

Селевский

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

МЕЛОВОЙ
БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ
КРИЗИС
И
ЭВОЛЮЦИЯ
НАСЕКОМЫХ

Ответственный редактор
доктор биологических наук
А.Г. ПОНОМАРЕНКО



МОСКВА "НАУКА" 1988

M.V.Kozlov, 1988.

Paleontology of lepidopterans in relation to the phylogeny of ordo Papilionida

In: Ponomarenko, A.G. Cretaceous biocenotical crisis and evolution of insects. Nauka, Moscow. P. 16-69.

Introduction

2.1. Brief historical review

Table 1. Number of described fossil lepidopterans. Columns: 1 - upper Jurassic, 2 - lower Cretaceous, 3 - upper Cretaceous, 4 - Paleocene, 5 - Eocene, 6 - Oligocene, 7 - Miocene, 8 - Pliocene, 9 - Pleistocene.

2.2. Diagnostic characteristics of fossil lepidopterans

In general, fossil lepidopterans in more or less good condition can be with certainty determined up to the family level; comparison with recent taxa within the family is usually problematic or totally impossible.

2.3. Preimaginal stages of lepidopterans

2.3.1. Ovum.

2.3.2. Larva.

2.3.3. Pupa.

2.4. "Traces" of lepidopterans [mostly mines]

2.5. Taxonomy of fossil lepidopterans

If I can place the fossil species into some of lepidopterans families, but I have no data to place it into some of described genera (or to establish a new genus), I use the formal taxa named "combined group" by Rasnitsyn (1986). Combined genus is used for such species; latin names of these taxa are based on the type genera of families, with the endings -ites (-ytes).

2.6. Taxonomic review of fossil lepidopterans.

...

2.6.8. Indications [i.e. references to the specimens not described and/or figured elsewhere, so it is impossible to evaluate the correctness of these data].

2.8. Ground plan of lepidopterans

My goal was to discuss the characteristics which can be proven by fossil materials. Kristensen (1984) is used for references (K in following text).

Moth size. The oldest moths have wing expanse 10-15 mm; the mining moths (size limitation!) have evolved not later than in early Cretaceous. → ancestor 10-15 mm.

Head. Antennae $2/5-1/2$ FW length (=K, i.e. the same as stated by K). Md present (=K). Length of lb palpi = one of mx palpi; mx palpi two-folded (=K). Unical autapomorphy: apical part of lb palpi in Tylliardineinae (extinct subfamily of Tineidae) is subdivided into numerous rings - secondary segmentation? Externally similar to Trichoptera Annulipalpia.

Thorax. Pronotum. In Eolepidopterigidae - similar to Mecoptera

(wide, without "setose warts"). No final conclusion; I think that these warts can appeared independently in moths and caddisflies. Mesonotum. Similar to metanotum in size, shape and structure (in connection with bimotoric flight which was primary in lepidopterans).

Legs. F: epiphysis present (=K). Ms: 1 pair of spurs on tibia (not =K). Mt: 2 pairs of tibial spurs (=K).

Wings. Oval, without tornal angle [not confirmed later - see paper of Grodnitsky on wing morphology]. No connection between FW and HW in flight. Venation: FW=HW. The transversal unbend line (along which the wing is deformed during the flight) is in the middle of wing length.

Venation. Most of veins with apical bifurcations (not clear whether Sc1 and Sc2 were primary in HW); M4 absent in both wings (not =K); both unbend line and the base of trapeziform deformation are present, i.e. endings of veins and thin parts of veins are arranged according to these lines (lines are absent in K, and veins are arranged incorrectly from biomechanical point of view); R4 ended at the terminal ridge.

Wing scales: uniform, like in recent Micropterigidae (=K); wings with microtrichia (=K).

Abdomen. ♀: two pairs of apophyses. ♂: The appearance of male external genitalia in *Palaeosabatinca zherichini* is practically identical to one figured by K for the hypothetical ancestor.

2.9. Phylogeny

Fossil data were mostly used to estimate the age of different taxa. Lepidopterans appeared not later than in mid-Jurassic.

Classification (p. 65): subordinal ranks following K., infraorders of Papiulionina - original, but without any data on synapomorphies (i.e. mostly "soft feelings").

MK 22.2.1993

2. ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ И ВОПРОСЫ ФИЛОГЕНИИ ОТРЯДА PAPILIONIDA

Отряду чешуекрылых (Papilionida = Lepidoptera), как справедливо отмечали многие исследователи, не повезло в геологической летописи. Бабочки составляют гораздо меньше 1% описанных по ископаемым материалам видов; при этом систематическое положение многих таксонов остается неясным. Этими и многими другими причинами объясняется скептическое отношение большинства лепидоптерологов к ископаемому материалу.

Характерно, что все более или менее значительные работы, посвященные систематике и эволюции отряда чешуекрылых (Common, 1973; Razowski, 1974; Кузнецов, Стекольников, 1978, 1986; Nielsen, 1982; Minet, 1984; Kristensen, 1984, et al.) базируются только на результатах изучения рецентных видов, без привлечения палеонтологических данных. Вместе с тем лишь изучение ископаемых материалов позволяет реконструировать историческое развитие группы.

Разрозненность описаний ископаемых чешуекрылых и подчас недостаточное критическое отношение к палеонтологическому материалу, непонимание специфики объекта затрудняют ознакомление лепидоптерологов с накопленным палеоэнтологами материалом и служат причиной различного рода ошибок. В связи с этим представляется целесообразным свести воедино и критически проанализировать опубликованные ранее сведения об ископаемых чешуекрылых, систематически упорядочив их. Этот материал в сочетании с описаниями новых таксонов составляет основу настоящей статьи.

Одной из важных филогенетических проблем является реконструкция исходного плана строения (архетипа) определенной группы. Недавно опубликованный "lepidopterous ground plan" (Kristensen, 1984) в отдельных деталях плохо согласуется с палеонтологическими данными. Мы рассматриваем исходный тип ротового аппарата, гениталий самки и жилкования крыльев и намечаем основные направления их преобразований, прослеживаемые на ископаемом материале.

Филогенетическое древо чешуекрылых, построенное с учетом палеонтологического материала, является попыткой согласовать данные палеоэнтологии с выводами морфологии, на сравнительном анализе которой базируется система отряда. Мы преследовали цель не столько выяснить филогенетические связи между отдельными семействами и подотрядами, сколько определить минимально возможный возраст таксонов и оценить время дивергенции основных групп чешуекрылых.

Пользуюсь случаем выразить глубокую признательность всему коллективу Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР и

в первую очередь В.В. Жерихину, А.П. Расницыну и И.Д. Сукачевой за предоставление материала, ценные советы и постоянное внимание к работе, К.М. Садиленко (Москва), разрешившему описать инклюзы из его коллекции, а также В.И. Кузнецову, А.Л. Львовскому (Зоологический институт АН СССР) и А.А. Стекольникову (ЛГУ) за ценные советы и консультации.

2.1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Первые сведения по ископаемым чешуекрылым содержатся в работах XVIII в. и касаются инклюзов в балтийском янтаре. Однако подавляющее большинство описаний XVIII–XIX вв. отличается схематичностью и не позволяет достаточно надежно определить систематическое положение описанных видов. Подробный разбор литературных сведений этого периода выполнен Н.Я. Кузнецовым (1941).

Первым автором, описавшим бабочку (*Ypsolophus insignis*) по отпечатку, был Гермар (Germar, 1837). В обширной сводке Геера (Heer, 1849) приводятся описания 9 видов миоценовых чешуекрылых. Несмотря на схематичность описания, хорошие рисунки позволяют достаточно обоснованно судить о принадлежности отпечатка определенному семейству чешуекрылых.

Большим вкладом в изучение ископаемых чешуекрылых явились работы Скадера (Scudder, 1872, 1875, 1890, 1892), содержащие тщательно выполненные рисунки и подробные описания преимущественно булавоусых бабочек. В каталоге описанных к 1891 г. ископаемых насекомых (Scudder, 1891) приведена обширная библиография по чешуекрылым. В зарубежной литературе прошлого века неоднократно обсуждалось систематическое положение описанных Шарпентье (Charpentier, 1843) и Геером (Heer, 1849, 1856, 1861, 1865) булавоусых бабочек, вследствие чего видовые названия последних употреблялись в самых различных комбинациях, полный перечень которых содержится в упомянутой сводке (Scudder, 1891). Отметим, что Скадер (Scudder, 1875) вел продолжительную полемику с Батлером (Butler, 1873, 1874), доказывая неправомочность отнесения *Palaeontina oolitica* Butler к чешуекрылым. И хотя Скадер правильно определил родственные связи этого вида с цикадами (отряд Cimicida), сем. Palaeontinidae еще долго включали в состав Papilionida (Handlirsch, 1906).

Упомянем также небольшую работу Рэбеля (Rebel, 1898) с детальными описаниями и хорошими рисунками трех миоценовых чешуекрылых, в том числе прекрасно сохранившегося *Doritites bosniaskii* Rebel (Papilionidae).

В первой трети XX в. изучением ископаемых насекомых, в том числе и чешуекрылых, занимался Кокерелл (Cockerell, 1907, 1913, 1916, 1919, 1921, 1922, 1926, 1933; Cockerell, LeVeque, 1932). Ценность его работ невысока из-за плохого качества иллюстраций. Как показало переисследование голотипа *Sabatinca perveta* (Cockerell, 1919), в приводимых рисунках жилкования встречаются грубые ошибки (Skalski, 1976a). Вместе с тем именно Кокереллу (Cockerell, 1919) принадлежит "первое точно научное определение янтарного чешуекрылого" (Кузнецов; 1941, с. 17).

Первая систематическая сводка по чешуекрылым балтийского янтара

Таблица 1. Распределение описанных видов чешуекрылых по семействам и геологическим эпохам

Семейство	Юра		Мел			Палеоген			Неоген		Антропоген
	верхняя	нижняя	верхняя	палеоцен	эоцен	олигоцен	миоцен	плиоцен	плейстоцен		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
Eolepidopterigidae	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	
Micropterigidae	—	2	—	1	2	1	—	—	—	—	
Undopterigidae	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	
Lophocoronidae	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	
Hepialidae	—	—	—	1	1	1	—	—	—	—	
Nepticulidae	—	—	6	—	2	3	7	4	—	—	
Adelidae	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	
Psychidae	—	—	—	—	16	1	—	—	—	—	
Tineidae	—	—	—	—	19	2	—	—	—	—	
Plutellidae	—	—	—	—	7	—	—	—	—	—	
Copromorphidae	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	
Xyloryctidae	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	
Elachistidae	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	
Oecophoridae	—	—	—	—	20	—	—	—	—	—	
Gracillariidae	—	—	—	—	3	2	1	—	—	—	
Bucculatricidae	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	
Lyonetiidae	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	
Tortricidae	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	
Cossidae	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	
Zygaenidae	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	
Hesperiidae	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	
Papilionidae	—	—	—	—	2	1	1	—	1	—	
Pieridae	—	—	—	—	—	3	2	1	1	—	
Satyridae	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	
Libytheidae	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	
Nymphalidae	—	—	—	—	—	9	5	—	—	—	
Lycaenidae	—	—	—	—	1	2	1	—	—	—	
Pyrallidae	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	
Geometridae	—	—	—	—	—	2	—	1	1	—	
Noctuidae	—	1	—	—	—	—	10	1	—	—	
Syntomidae	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	
Notodontidae	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	
Sphingidae	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	
Saturniidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	
Итого	1	5	8	2	92	36	31	8	5	—	

выполнена Рэбелем (Rebel, 1934, 1936¹). Однако приводимые им описания чрезвычайно кратки, а рисунки являются лишь примитивными схемами. Серьезный анализ описанных в указанных работах таксонов возможен лишь при условии изучения типового материала. Вместе с тем с учетом критических замечаний Н.Я. Кузнецова (1941) и Скальского (Skalski, 1976a) мы сочли возможным пересмотреть систематическое положение ряда таксонов.

Качественно новой ступенью в изучении чешуекрылых из балтийского янтаря стала сводка Н.Я. Кузнецова (1941), главное достоинство которой — прекрасно выполненные рисунки. Подробные описания позволяют с уверенностью определять систематическое положение объектов. На том же уровне выполнены работы Скальского (Skalski, 1973b, 1973c, 1974, 1977, 1979b), которые, помимо тотальных рисунков, документированы хорошими фотографиями и содержат рисунки реконструированного внешнего вида бабочек.

Работы по плейстоценовым чешуекрылым (Kernbach, 1967; Branschied, 1968) выполнены на низком профессиональном уровне и довольно плохо иллюстрированы, так что систематическое положение многих из описанных видов остается неясным.

Сводка по палеогеновой фауне о-ва Уайт (Jarzembowski, 1980) содержит описания 24 отпечатков чешуекрылых. С таксономическими выводами автора не всегда можно согласиться, но приводимые им рисунки позволяют судить о систематической принадлежности большинства видов.

Число описанных видов ископаемых чешуекрылых относительно невелико. Принято считать, что описано около 40 видов булавоусых бабочек и свыше 70 видов из других семейств (Durdan, Rose, 1978). Число неописанных ископаемых чешуекрылых, хранящихся в различных коллекциях, составляет по подсчету Скальского (Skalski, 1973a, 1979a) 600–700 видов, в том числе 400–500 инклюзов микрочешуекрылых в балтийском янтаре. По нашим подсчетам (см. табл. 1), описано 188 видов чешуекрылых достаточно ясного систематического положения, относящихся к 34 семействам. Кроме того, описано 39 видов неясного систематического положения. В различных литературных источниках содержится также свыше 40 указаний на нахождение ископаемых чешуекрылых определенного семейства, рода или вида, не сопровождающихся, однако, рисунками или описаниями.

2.2. СОХРАННОСТЬ ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ИСКОПАЕМЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Для установления филогенетических связей между различными группами чешуекрылых в настоящее время используются особенности их морфологии, анатомии, биохимии и генетики. Для диагностики чешуекрылых традиционно используется гораздо меньший набор преимущественно морфологических признаков и в первую очередь особенности строения гениталий самцов. Специфика палеонтологического материала делает практически невозможным изучение генитальных структур, что сильно затрудняет определение места ископаемых таксонов в современной системе отряда.

¹ Обычно эта работа цитируется: Rebel, 1935, но на обложке журнала указана дата выхода в свет: 1.02.1936.

Как правило, на отпечатках и в инклюзах достаточно хорошо сохраняются крылья, что позволяет использовать для диагностики их форму, абсолютные размеры, особенности жилкования и (реже) характер рисунка. Этот комплекс признаков позволяет, как правило, определить группу семейств, к которой может относиться образец.

По абсолютным размерам (размаху крыльев) бабочки могут быть подразделены на 2 сборные группы, не имеющие таксономического статуса: Microlepidoptera и Macrolepidoptera. Отнесение объекта к одной из двух размерных групп, как правило, не вызывает затруднений и сразу позволяет исключить из рассмотрения около половины семейств отряда.

Форма крыльев также может быть достаточно характеристичной: наличие вырезки на внешнем крае заднего крыла однозначно указывает на сем. Gelechiidae, а бабочка с ланцетовидными задними крыльями явно не может относиться к сем. Tortricidae. Однако как форма, так и жилкование крыльев могут изменяться параллельно в различных семействах (Козлов, Иванов, Гродницкий, 1986). Наличие многочисленных параллелизмов снижает ценность указанных признаков, но отнюдь не препятствует их применению в комплексе с другими признаками.

Диагностическая ценность жилкования крыльев заслуживает специального обсуждения в связи с неоднократно отмечавшейся индивидуальной изменчивостью набора и расположения жилок у рецентных видов (Косминский, 1912, 1915; Данилевский, Кузнецов, 1968; Козлов, 1987а). При работе с ископаемыми чешуекрылыми исследователь, как правило, имеет дело с единичными особями, что делает невозможным изучение индивидуальной изменчивости и вынуждает придерживаться типологической концепции вида.

Как было показано ранее (Козлов, 1987а), изменчивостью затронуты практически все жилки. Наиболее стабильно расположено линия отгиба вершины крыла; наиболее изменчиво отношение длины общего стебля радиальных жилок к длине свободных ветвей. В связи с этим использовать признаки жилкования для разграничения близких таксонов следует с большой осторожностью. Необходимо учитывать, что в ряде групп (например, сем. Adelidae) отмечена чрезвычайно сильная индивидуальная изменчивость жилкования как у рецентных, так и у ископаемых видов (Козлов, 1987а, б). Жилкование совок более стабильно; отсутствие иных диагностических признаков вынуждает нас при описании видов формального рода *Noctuities* Neer по передним крыльям использовать даже такие ненадежные признаки, как отношение длины стебля R_{3+4} к длине свободных ветвей. При этом мы допускаем возможность последующего уменьшения числа описанных видов, так как некоторые из них могут оказаться особями с несколько уклонившимся жилкованием.

В отдельных случаях в качестве дополнительного диагностического признака используется рисунок крыла, который иногда сохраняется как на отпечатках, так и в инклюзах. Можно применять также комплекс признаков, касающихся морфологии чешуйчатого покрова (размеры, форма крыловых чешуек и расположение их на крыле), однако применение его затруднено вследствие слабой изученности чешуйчатого покрова рецентных бабочек и наличия многочисленных случаев конвергентного сходства.

Строение грудного отдела представляет интерес лишь в отдельных слу-

чаях. Например, относительные размеры мезо- и метанотума у *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn. указывают на принадлежность бабочки к функционально четырехкрылым насекомым. У указанного вида примечательно также строение пронотума, размеры которого отличают *E. jurassica* A. Rasn. от всех ископаемых и рецентных чешуекрылых.

Из особенностей строения ног, обычно хорошо различимых у чешуекрылых в инклюзах, диагностическую ценность представляет наличие или отсутствие эпифиза на передних голених и расположение срединной пары шпор на задних голених (признаки родового ранга).

Большое значение для диагностики ископаемых объектов имеют особенности морфологии ротового аппарата: наличие мандибул или хоботка, размеры и форма челюстных и губных щупиков, длина усиков и форма их члеников. На отпечатках детали строения ротового аппарата обычно сохраняются фрагментарно, но в инклюзах часто встречаются препараты прекрасной сохранности. Диагностичны, например, длинные, колечкато изогнутые челюстные щупики (сем. Micropterigidae) или серповидно изогнутые губные щупики (различные семейства гелехиоидного комплекса). Относительные размеры и некоторые особенности морфологии челюстных и губных щупиков, а также хоботка успешно используются в систематике ископаемых Tineidae.

Строение генитальных структур ископаемых видов лишь в редких случаях бывает доступно для изучения. На трех отпечатках низших чешуекрылых (*Eolepidopterix jurassica* A. Rasn., *Daiopterix rasnitsyni* Skalski, *Undopterix sukatshevae* Skalski) различимы длинные апофизы и некоторые другие детали строения яйцеклада. Гениталии самцов можно исследовать у чешуекрылых в инклюзах, однако в большинстве случаев удается рассмотреть лишь форму ункуса и вальв. На отпечатках генитальные структуры самцов обычно неразличимы; исключение составляет *Palaeosabatina zherichini* Kozlov.

В целом для отпечатков и инклюзов хорошей сохранности удается, используя перечисленные выше признаки, с достаточно высокой вероятностью установить принадлежность к определенному семейству.

Все сказанное относится к имагинальной фазе развития чешуекрылых. Диагностика преимагинальных фаз плохо разработана даже для рецентных таксонов, в связи с чем определение систематического положения вида по яйцам, гусеницам и куколкам более затруднено и обычно менее надежно, чем определение по имаго. В янтарных инклюзах можно изучать хемотаксию гусениц (Кузнецов, 1941; Маскау, 1969, 1970), но неполнота данных по современным группам ограничивает привлечение сравнительного материала. Отпечатки гусениц обычно недиагностичны; исключение составляют лишь отдельные группы с характерными особенностями строения тела, например пяденицы (*Geometridae*) и некоторые роды нимфалид (*Nymphalidae*). Яйца и куколки в ископаемом состоянии встречаются крайне редко.

В заключение отметим, что ни одна из существующих определительных таблиц по чешуекрылым не рассчитана на работу с ископаемым материалом; создание подобной таблицы для определения семейств представляет собой самостоятельную задачу, выходящую за рамки нашей работы.

2.3. ОБЗОР НАХОДОК ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ ФАЗ РАЗВИТИЯ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

2.3.1. ЯЙЦО

Нам известна только одна достоверная находка яйца чешуекрылого, по-видимому, совки (сем. Noctuidae) (Gall, Tiffney, 1983). Возраст этой находки на основании пыльцевого анализа определен как меловой (кампан). Помимо этого, предполагается (Weyland, Brendt, Peters, 1960), что некоторые из микрофоссилий верхнего олигоцена Пфальца (ФРГ) могут оказаться яйцами каких-либо чешуекрылых.

2.3.2. ГУСЕНИЦА

В литературе упоминается около 50 различных ископаемых гусениц, но лишь 12 из них описаны достаточно подробно. Древнейшей находкой является головная капсула гусеницы предположительно из надсем. Tineoidea из канадского янтаря (верхний мел); по-видимому, это одна из древнейших достоверных находок представителя подотряда Papilionina (MacKay, 1970).

В балтийском янтаре описано 4 гусеницы: одна "Tortricidae" (Rebel, 1934), предположительно относящаяся к гелехиоидному комплексу (Кузнецов, 1941); одна Oecophoridae и две гусеницы Plutellidae (MacKay, 1969). Кроме того, нахождение гусениц в балтийском янтаре указывал Менге (Menge, 1856). Систематическое положение всех этих гусениц не является бесспорным, несмотря на хорошую сохранность материала.

Олигоценом датируются 4 находки: *Satyrites incertus* (Daudet, 1876) и гусеница макрочешуекрылого (Nel, Nel, 1985) из Экс-ан-Прованса (Франция), а также *Phylledestes vorax* (Cockerell, 1907a) и неописанная гусеница (Minot, 1886) из Флорисанта, США; их систематическое положение неясно.

Из верхнего олигоцена — нижнего миоцена происходят 2 описываемые ниже гусеницы неясного систематического положения.

Papilionida: larva incertae sedis, no. 1 (табл. 1, фиг. 1)

М а т е р и а л. ПИН, 3429/326, отпечаток гусеницы; Приморский край, Пожарский р-н, верховья р. Барачек, правый приток р. Б. Светловодная, слой № 1, P₃³—N₁¹ (В.В. Жерихин).

Длина тела гусеницы 8 мм. Тело цилиндрическое, хетотаксия не просматривается. Брюшных ног 5 пар. Лоб треугольный, его высота 0,28 мм; эпикраниальный индекс 0,68. Теменной вырез небольшой, прилобные швы впадают в теменной шов в точке, удаленной от вершины лба на расстояние длины последнего. Переднегрудной щит широкий, хорошо заметен на отпечатке; анальный щит небольшой, просматривается слабо.

Papilionida: larva incertae sedis, no. 2 (табл. 1, фиг. 2)

М а т е р и а л. № 3429/328, головная капсула гусеницы; Приморский край, Пожарский р-н, верховья р. Барачек, правый приток р. Б. Светловодная, слой № 1, P₃³—N₁¹ (В.В. Жерихин).

Ширина головной капсулы 1,7 мм, высота лба 0,8 мм. Эпикраниальный

индекс 1,6. Теменной вырез неглубокий, прилобные швы впадают в него. Прилобные склериты в нижней части лба очень узкие. Верхняя губа с вырезкой.

Из верхнемиоценового местонахождения Беттинген (ФРГ) описано 13 гусениц; для 3 из них установлена принадлежность к сем. Sphingidae и Nymphalidae (Zeuner, 1931). Кроме того, из Энингена описана гусеница *Bombycites buechii* (Heer, 1865) (см. 2.6.7). В Виллерсхаузене (ФРГ) обнаружено 16 гусениц неясного систематического положения; описаны гусеница из сем. Geometridae и гусеница неясного систематического положения, достаточно произвольно отнесенная к сем. Sphingidae (Kernbach, 1967).

Все указанные гусеницы относятся к открытоживущим формам подотряда Papilionina; скрытоживущие гусеницы, а также гусеницы низших чешуекрылых в ископаемом состоянии неизвестны.

2.3.3. КУКОЛКА

Куколки бабочек в ископаемом состоянии встречаются крайне редко. Из балтийского янтаря приводятся 4 куколки микрочешуекрылых (Menge, 1856) неясного систематического положения. В олигоценовом местонахождении Кэрси (Франция) обнаружена куколка, предвительно отнесенная к Noctuidae (Gervais, 1877). Из Экс-ан-Прованса указаны 2 куколочки без диагностических признаков (Nel, Nel, 1985). Олигоценом датируется и описываемая ниже куколка неясного систематического положения.

Papilionida: pupa incertae sedis (табл. 1, фиг. 3)

М а т е р и а л. ПИН, № 3122/1; Челкарский р-н, Актюбинская обл., овраг в 3 км к СВ г. Сандал, пр. склон. (А.И. Коробков).

Фрагмент дорсальной стороны куколки макрочешуекрылого. Длина фрагмента 12 мм; сохранились мезо- и метанотум, основания правых крыловых чехлов и 4 тергита брюшка. Рельеф нотумов и крыловых чехлов морщинистый; тергиты брюшка с отчетливой пунктировкой.

Три неописанных отпечатка из плиоцена Виллерсхаузена (ФРГ) также, по-видимому, принадлежат куколочкам чешуекрылых (Kernbach, 1967). Кроме того, одна куколка указана из плейстоценового занзибарского копала (Grote, 1901).

Редкая встречаемость яиц и куколок чешуекрылых в ископаемом состоянии по сравнению с гусеницами и бабочками, вероятно, объясняется тем, что активно подвижные формы имели больше шансов на захоронение.

2.4. СЛЕДЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Следами деятельности чешуекрылых, точнее их гусениц, являются погрызы и мины на листьях кормовых растений. Открытоживущие гусеницы, как правило, грубо объедают лист или скелетируют его. Повреждения такого рода недиагностичны и не позволяют определить насекомое даже до отряда. К тому же они могут быть легко спутаны с механическими повреждениями листьев. В связи с этим попытку приписать "погрыз" на листе *Quercus convexa* Lesquereux (Fagaceae) (Lewis, 1976) из олигоцена США гусенице Psychidae мы считаем необоснованной.

Кроме того, на шишке *Pinus krolii* Zabl. из нижнего миоцена Польши есть "повреждения, напоминающие повреждения от рецентных гусениц чешуекрылых — вредителей шишек сосны" (Zablocki, 1960, p. 47). Это указание также представляется нам сомнительным.

Минирующий образ жизни в отряде чешуекрылых возник очень давно; косвенным указанием на это служит наличие у самки *Undopterix sukatshevae* Skalski (апт—альб, нижний мел) режущего яйцекалада, типичного для *Eriocraniina* и коррелятивно связанного с минирующим образом жизни гусениц.

Мины на листьях достаточно диагностичны при условии точного определения кормового растения. Однако всегда остается вероятность их неправильного определения, вплоть до отнесения не в тот отряд. Поскольку показано соответствие видов миоценовых минеров современным видам (Opler, 1973), можно считать трофические связи минеров достаточно стабильными и в качестве косвенного признака при определении вида минера использовать вид кормового растения. Однако это возможно лишь в тех случаях, когда имеются сведения о рецентной энтомофауне, трофически связанной с рецентными аналогами кормового растения. Этот признак применялся при анализе мин на ископаемых *Berberidaceae* (Liebhold, Volney, Schorn, 1982), при описании *Stigmellites kzyldzharica* Kozlov и в ряде других случаев. К сожалению, фауна минеров тропических растений изучена слабо, и при анализе мины на листе *Mogaseae* (Kinzelbach, 1970) метод аналогии с рецентными формами не может быть использован.

К настоящему времени в отряде чешуекрылых насчитывается около 10 ихнотаксонов, описанных по миным и относящихся преимущественно к сем. *Nepticulidae*.

К следам деятельности чешуекрылых можно также отнести чехлики гусениц *Psychidae*, которые, однако, скорее, являются экстрасоматическими образованиями. Их обзор приводится в систематической части (см. сем. *Psychidae*).

2.5. НОМЕНКЛАТУРА ИСКОПАЕМЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

При подготовке работы возникли определенные номенклатурные вопросы, пути решения которых необходимо оговорить особо. Единичность находок ископаемых чешуекрылых, как уже отмечалось, вынуждает следовать типологической концепции вида. А это ведет к тому, что название зачастую становится лишь индивидуальным обозначением объекта, а не таксона (Rebel, 1936; Кузнецов, 1941). Так, Скальский (Skalski, 1973c), описывает род *Tortricidrosis*, хотя сравнение этого рода с рецентными невозможно. В тех случаях, когда вид можно поместить в определенное семейство, но невозможно установить его принадлежность определенному роду, мы используем понятие сборной группы (Расницын, 1986). Под сборным родом мы понимаем совокупность видов определенного таксона группы семейства, родовая принадлежность которых неясна. Названия подобных родов образованы прибавлением окончания *-ites (-ytes)* к грамматической основе типового рода семейства. Статус таких названий не регламентируется, однако они часто употребляются в палеонтологической литературе.

Следуя предложению Б.Б. Родендорфа (1977), мы используем типифицированные названия отрядов, подотрядов и инфраотрядов, образованные от названия соответствующего типового рода. Для отряда принято окончание *-ida*, для подотряда *-ina*, для инфраотряда *-omorpha*. Опыт показывает, что изменение названий отрядов и подотрядов неохотно принимается большинством исследователей, однако это, по-видимому, единственный способ избежать номенклатурной анархии и устранить разногласия между систематиками относительно названий таксонов высших категорий.

Авторы и даты опубликования названий таксонов ранга семейства и выше приведены по В.И. Кузнецову и А.А. Стекольникову (1978, 1981, 1984, 1985), Ю.П. Некрутенко (1985) и по официальным решениям Комиссии по зоологической номенклатуре (мнения 450, 500, 912; директивы 41, 99).

2.6. ТАКСОНЫ ОТРЯДА PAPILIONIDA, ИЗВЕСТНЫЕ В ИСКОПАЕМОМ СОСТОЯНИИ

Построенный в систематическом порядке список включает таксоны чешуекрылых (в том числе и вновь описываемые), известные в ископаемом состоянии. Для видов приводятся ссыла на первоописание, геологический возраст и географическое местонахождение. Из других литературных источников цитируются ревизии и переописания. В основном списке рассматриваются только виды, принадлежность которых определенному семейству может считаться установленной. Ошибочно отнесенные к чешуекрылым таксоны, виды неясного систематического положения и не сопровождающиеся описанием или рисунком указания на обнаружения чешуекрылых приводятся отдельными списками.

2.6.1. ПОДОТРИД EOLEPIDOPTERIGINA A. RASNITSYN, 1983

По-видимому, наиболее архаичный из подотрядов чешуекрылых. Фрагментарность ископаемого материала затрудняет сравнение с рецентными группами, однако, на наш взгляд, сем. *Eolepidopterigidae* не может быть включено ни в один из рецентных подотрядов.

Наиболее важным признаком мы считаем строение яйцекалада, явно телескопического, с двумя парами длинных апофизов. Сходным яйцекаладом обладают примитивные ручейники (*Dugdale*, 1972). От этого, по-видимому, исходного для *Amphiesmenoptera* состояния (*Kristensen*, 1984) гениталии самок эволюционировали в различных направлениях (*Mutuura*, 1972). У *Agathiphagidae* (подотряд *Agathiphagina*) строение яйцекалада сходно с *Eolepidopterigidae*, однако сильно модифицировано (преобразованы задние апофизы, имеются дополнительные апофизы на VIII стерните). В подотряде *Eriocraniina* сохраняются две пары апофизов, но возникает режущий яйцекалад. У *Micropterigidae* (подотряд *Micropterigina*) апофизы редуцированы. Телескопический яйцекалад с двумя парами длинных апофизов вторично возникает (или сохраняется) у низших чешуекрылых, обладающих, однако, гетерономным жилкованием крыльев и лишенных мандибул.

Строение нотума *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn. указывает на принадлежность этого вида к функционально четырехкрылым бабочкам. Приме-

чательно строение пронотума, представленного широкой, почти прямоугольной пластинкой. У современных чешуекрылых пронотум в большинстве семейств сильно редуцирован. Сходное его состояние отмечено лишь в сем. Nerialidae, но и в этом случае его длина составляет 1/5 длины мезонотума (у *E. jurassica* A. Rasn. около 2/5). Отметим, что у примитивных рецентных Mecoptera пронотум хорошо развит (Matsuda, 1970). На отпечатке не просматриваются парные "setosae warts", рассматриваемые как синапоморфия Amphimesoptera (Boudreaux, 1979) и включаемые в исходный план строения груди чешуекрылых (Kristensen, 1984).

Хорошо сохранившиеся жилкование *Daiopterix rasnitsyni* Skalski показывает, что сем. Eolepidopterigidae по признакам жилкования было очень близко к ручейникам, а предложенный ранее исходный план жилкования крыльев бабочек (Kristensen, 1984) не точен во многих деталях.

СЕМЕЙСТВО EOLEPIDOPTERIGIDAE A. RASNITSYN, 1983

Eolepidopterix A. Rasnitsyn, 1983

Eolepidopterix jurassica A. Rasnitsyn: Расницын, 1983, а. с. 470; удинская свита, верхняя юра; Центральное Забайкалье.

Daiopterix Skalski, 1984

Daiopterix rasnitsyni Skalski, 1984, p. 389; балейская свита, нижний мел, апт-альб; Восточное Забайкалье.

2.6.2. ПОДОТРЯД MICROPTERIGINA HERRICH-SCHAEFFER, 1855 (=ZEUGLOPTERA CHAPMAN, 1917)

СЕМЕЙСТВО MICROPTERIGIDAE HERRICH-SCHAEFFER, 1855

Micropterix Hübner, 1825

Electrocrania: Кузнецов, 1941, с. 19 (типовой вид *E. immensipalpa* Kusnezov, 1941), syn. nov.

Micropterix anglica: Jarzembowski, 1980, p. 263; бембриджские слои, о-в Уайт, Англия.

Micropterix immensipalpa (Kusnezov, 1941), comb. nov. Electrocrania: Кузнецов, 1941, с. 19; зоцен, балтийский янтарь.

Последующие исследователи (Davis, 1978; Скальский, 1979) также относили этот вид к сем. Egiocraniidae, отмечая его явную обособленность. По-видимому, обе интерпретации жилкования переднего крыла, предложенные Н.Я. Кузнецовым (1941), неточны. Реконструкция, выполненная на основании тотального рисунка в указанной работе (рис. 2), позволяет отнести этот вид к сем. Micropterigidae.

Palaeosabatınca Kozlov, gen. nov.

Д и а г н о з. В переднем крыле Sc и R₁ простые, R₂-R₅ самостоятельно отходят от ячейки r, Sc выходит на костальный край крыла на расстоянии 3/4 его длины от корня. В задних крыльях длина общего ствола CuA₁ и CuA₂ равна длине свободных ветвей.

С о с т а в. Типовой вид *Palaeosabatınca zherichini* sp. nov.

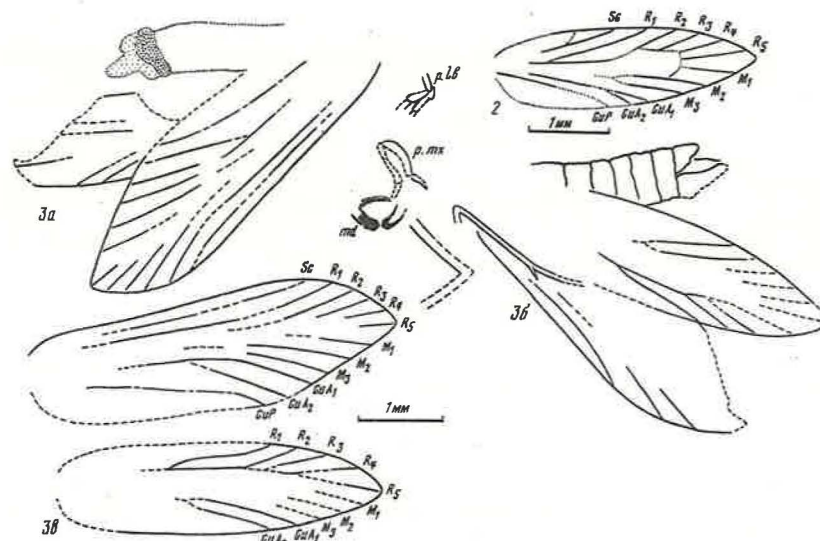


Рис. 2-3. Семейство Micropterigidae

2 - *Micropterix immensipalpa* Kusn., реконструкция жилкования переднего крыла; 3 - *Paleosabatınca zherichini* gen. et sp. nov., голотип ПИН № 3064/515, Байса (а, б - прямой и обратный отпечатки; в - реконструкция жилкования крыльев)

С р а в н е н и е. Неразветвленные жилки Sc и R₁ сближают описываемый род с *Parasabatınca* Whalley, от которого отличается самостоятельным отхождением жилки R₂-R₅ и M₁-M₃ от ячейки r-cu.

З а м е ч а н и я. Отнесен к сем. Micropterigidae на основании наличия мандибул, длинного челюстного щупика, изогнутого между 1-м и 2-м, 3-м и 4-м члениками, гомономного жилкования крыльев и строения гениталий самца, сходного с таковым видов рода *Paramartyria* Issiki. Вместе с тем большая длина свободных ветвей CuA₁ и CuA₂ в обоих крыльях отличает описываемый род от всех известных представителей Micropterigina, *Agathiphagina* и *Eriocraniina*.

Palaeosabatınca zherichini Kozlov, sp. nov.

Н а з в а н и е вида в честь палеознтомолога В.В. Жерихина.

Г о л о т и п - ПИН, № 3064/515, прямой и обратный отпечатки самца. Бурятская АССР, Еравненский р-н, левый берег р. Витима ниже устья р. Байса, слой № 15, нижний мел (неоком), зазинская свита.

О п и с а н и е (рис. 3, табл. 1, фиг. 4). Переднее крыло удлинено-овальное, (отношение длины к ширине 3,2:1); вершина крыла округлена. Sc и R₁ параллельны костальному краю, выходят на него в апикальной четверти крыла. R₅ впадает в вершину крыла. M₁, по-видимому, самостоятельно отходит от ячейки r-cu. Ветви CuA₁ и CuA₂ несколько короче их общего ствола. В задних крыльях R₁ простая, отходит от ствола на границе базальной трети крыла; R₂-R₅ самостоятельно отходят от ячейки r-cu. CuA₁ и CuA₂ длинные, больше похожи на M₂ и M₃ других Micropterigina, однако ошибка в интерпретации элементов жилкования маловероятна,

судя по сходству переднего и заднего крыльев. Гениталии самца, по-видимому, представлены склеротизованным кольцом (аннулусом), куполовидным тегуменом и удлинненно-треугольными вальвами. Длина переднего крыла 4,5 мм. Размах крыльев 10 мм.

З а м е ч а н и я. Бабочка видна сбоку, так что крылья частично перекрывают друг друга. На отпечатке головы различимы хорошо развитые мандибулы и длинный челюстной щупик, на обратном отпечатке — трехчлениковые губные щупики. Грудной отдел практически не сохранился. Окраска бабочки, по-видимому, темная, однотонная.

Parasabatinca Whalley, 1978

Parasabatinca aftimacrai: Whalley, 1978, p. 73; нижний мел, апт; ливанский янтарь. Предварительное описание: Whalley, 1977, p. 526.

Sabatinca Walker, 1863

Sabatinca perveta (Cockerell). Micropteryx: Cockerell, 1919, p. 23; верхний мел — палеоген; бирманский янтарь. *Dyseriocrania*: Кузнецов, 1941, с. 69. *Sabatinca*: Whalley, 1977, p. 526; 1978, p. 77.

Sabatinca proavitella (Rebel). Micropteryx: Rebel, 1936, S. 185; эоцен, балтийский янтарь. Неописанный род Micropterigidae: Skalski, 1976b, p. 199. *Sabatinca*: Whalley, 1978, p. 77.

2.6.3. ПОДОТРЯД ERIOCRANIINA TUTT, 1899 (=DACNONYPHA HINTON, 1940)

СЕМЕЙСТВО UNDOPTERIGIDAE KOZLOV, FAM. NOV.

Д и а г н о з. В передних крыльях R_1 с апикальным развилком. В задних крыльях R_2-R_5 свободные, M_1 на общем стебле с M_2 . Гениталии самки с режущим яйцекладом, снабженным длинными апофизами.

С о с т а в: Типовой род *Undopteix* Skalski, 1979.

С р а в н е н и е. Указанные особенности жилкования отличают описываемое семейство от всех семейств подотряда *Eriocraniina*.

З а м е ч а н и я. Анализ гениталий самки *U. sukatshevae* Skalski, относящихся к "эриокраниоидному типу" (Mutuura, 1972), позволяют помещать описываемое семейство либо в подотряд *Eriocraniina*, либо в инфраотряд *Adelomorpha* подотряда *Adelina*. Однако гомономное жилкование крыльев исключает отнесение *Undopterigidae* к *Adelomorpha*. Наличие длинных апофизов в сочетании со склеротизацией модифицированного VIII тергита и режущим яйцекладом в гениталиях самки коррелятивно связано с откладкой яйца в ткани кормового растения и, как следствие, с минирующим образом жизни гусениц.

Undopterix Skalski, 1979

Micropterigidae: Скальский, 1979с, с. 92. *Eolepidopterigidae*: Расницын, 1983а, с. 472; Skalski, 1984, p. 389.

Undopterix sukatshevae Skalski: Скальский, 1979с, с. 92; балейская свита, нижний мел, апт-альб; Восточное Забайкалье; Расницын, 1983а, с. 470; Skalski, 1984, p. 389.

СЕМЕЙСТВО LOPHOCORONIDAE COMMON, 1973

"Lophocoronid like specimen": Skalski, 1979d, P. 63; хетская свита, сантон, верхний мел, ретинит Таймыра.

Анализ опубликованных рисунков и описания (Skalski, 1979d) позволяет отнести этот экземпляр к сем. *Lophocoronidae*. Наличие или отсутствие эпифиза на передних голених, а также особенности расположения ветвей R и M в близком сем. *Eriocraniidae* — признаки родового ранга (Davis, 1978). Эдеагус указанного экземпляра гораздо больше напоминает эдеагус *Lophocorona* Common, нежели двухветвистый эдеагус *Eriocraniidae*. Сходство с *Eriocraniidae* выражается в наличии выроста вальвы, несущего на конце длинную щетинку; однако эти образования скорее аналогичны, чем гомологичны.

2.6.4. ПОДОТРЯД NEPIALINA LATREILLE, 1809 (= EXOPORIA DUGDALE, 1974)

СЕМЕЙСТВО NEPIALIDAE LATREILLE, 1809

Nepialidae: Evans, 1931, p. 99; верхний эоцен, угольные слои Вайката. Harris, 1984, p. 48; чешуйки, которые по заключению Тильярда, близки к чешуйкам *Wiseana signata* Walk.

Prohepialus Piton, 1940

Prohepialus incertus: Piton, 1940, p. 217; палеоцен; Мена, Франция.

Prohepialus sp. *Nepialidae*: Jarzembowski, 1976, p. 13; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия; Robinson, 1977, p. 108. *Prohepialus*: Jarzembowski, 1980, p. 265.

2.6.5. ПОДОТРЯД ADELINA LAMEERE, 1936

2.6.5.1. ИНФРАОТРЯД ADELOMORPHA LAMEERE, 1936

СЕМЕЙСТВО ADELIDAE WOCKE, 1871

Adela Latreille, 1796

Adela kuznetzovi Kozlov: Козлов, 1987б, с. 59; балтийский янтарь, эоцен.

Adela similis Kozlov: Козлов, 1987б, с. 60; балтийский янтарь, эоцен.

Adelites Rebel, 1934

Мы принимаем этот сборный род как объединение видов подсем. *Adelinae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Adelites acutitarsella (Rebel). *Prophalonia*: Rebel, 1936, S. 168; эоцен, балтийский янтарь.

Adelites electrella: Rebel, 1934, S. 15; эоцен, балтийский янтарь.

Adelites serraticornella: Rebel, 1936, S. 183; эоцен, балтийский янтарь. Сближение с *A. electrella* Rebel вызывает сомнение.

Prophalonia Rebel, 1936

Tortricidae, Prophaloninae: Rebel, 1936, s. 167. Incurvariidae: Skalski, 1976b, p. 200.

Prophalonia gigas: Rebel, 1936, S. 167; эоцен, балтийский янтарь.

2.6.5.2. ИНФРАОТРЯД NEPTICULOMORPHA STAINTON, 1859

СЕМЕЙСТВО NEPTICULIDAE STAINTON, 1859

Nepticulidae: Lewis, 1969, p. 1210; свита Лэйта, миоцен; штат Вашингтон, США; мина на листе *Quercus* sp. (Fagaceae). Caloptilia: Opler, 1973, p. 1321.

Liebhold, Volney, Schorn, 1982, p. 455; свита Траппер-Крик, Айдахо, США; мина на листе *Mahonia reticulata* (McGinitie) Brown (Berberidaceae). Не исключена возможность отнесения минера к Muscida.

Opler, 1973, p. 1321; средний-верхний миоцен, различные местонахождения в штатах Калифорния, Невада, Айдахо, Вашингтон; миоцен-плиоцен, Невада, США. Мины на листьях *Quercus* spp. (Fagaceae), многие из которых неотличимы от мин рецентных видов Nepticulidae.

"Healed wound": Brooks, 1955, p. 6; свита Уилкоккс, нижний эоцен, Западный Теннесси, США. Nepticulidae: Opler, 1973, p. 1321; мина на листе *Proteoidea wilcoxensis* Berry (?Proteaceae).

Crane, Jarzembowski, 1980, p. 632-633; слои Вулвич, палеоцен; Южная Англия. Несколько листовых мин, возможно принадлежащих Nepticulidae.

Stigmella Schrank, 1802

Stigmella ulmivora Fölgne, 1860; Kernbach, 1967. S. 106; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ. Мина на листе ?*Ulmus* sp. (Ulmaceae). Ископаемая находка рецентного или весьма близкого к нему вида.

Stigmellites Kernbach, 1967

Мы принимаем этот сборный род как объединение видов сем. Nepticulidae, родовая принадлежность которых не ясна.

Stigmellites araliae (Frič). Tinea: Frič, 1882, S. 6; перучские слои, сеноман, верхний мел; ЧССР. Eriocranioidea: Жерихин, 1978, с. 74. Мина на листе Araliaceae. По личному сообщению В.Г. Ковалева (Палеонтологический институт АН СССР), исследовавшего голотип этого вида, мина, скорее всего, принадлежит гусенице бабочки, а не личинке мухи. На современных аралиевых мины молей-малюток не зарегистрированы. Не исключена возможность последующего отнесения к другому семейству минирующих чешуекрылых.

Stigmellites baltica Kozlov, sp. nov.

Голотип — № 15-1-4 в частной коллекции К.М. Садиленко, Москва; самка в балтийском янтаре; эоцен.

Описание (рис. 4). Бабочка хорошо сохранилась. Чешуйчатый покров практически не нарушен, что сильно затрудняет изучение жилкова-

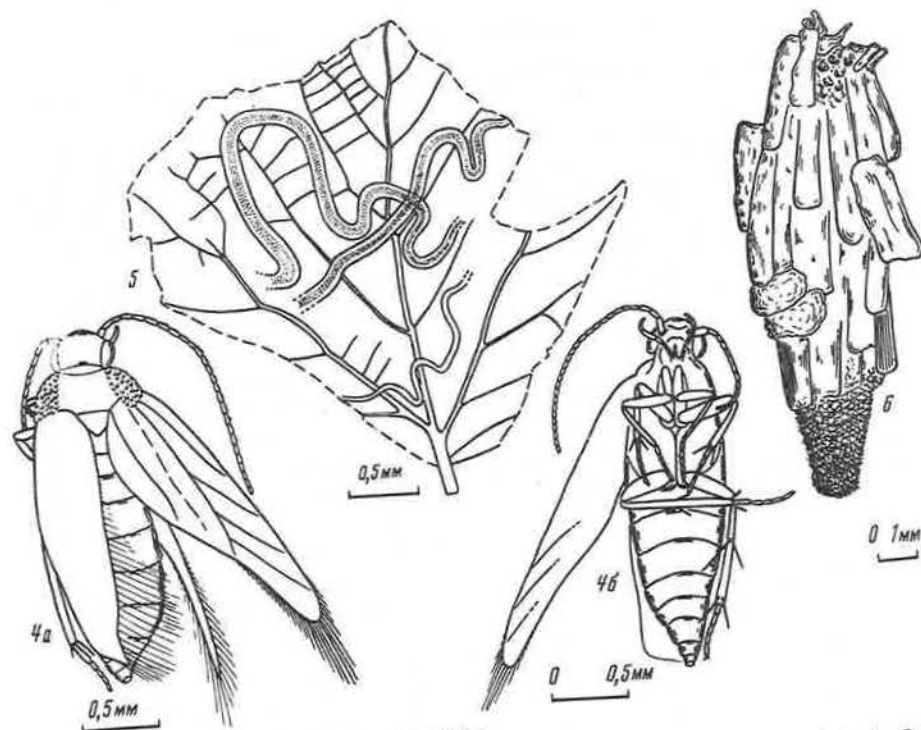


Рис. 4-6. Семейства Nepticulidae, Psychidae
4 — *Stigmellites baltica* sp. nov., голотип, колл. К.М. Садиленко, № 15-1-4, балтийский янтарь; 5 — мина *Stigmellites kzyldzharica* sp. nov. на листе *Platanus* sp., голотип ПИН № 2383/206, Кзыл-Джар; 6 — *Psychites* sp., экз. ПИН № 363/79

ния. Голова широкая, лоб выпуклый, гладкий. Усики нитевидные, поверхность члеников со взъерошенными чешуйками. Челюстные щупики длинные, 5-члениковые. Хоботок короткий, в 3 раза короче челюстных щупиков. Губные щупики не видны. Крылья узкие, с длинной бахромкой. В передних крыльях на костальный край выходят Sc и 3 ветви R, независимо отходящие от ствола R+M; Cu тонкая. В задних крыльях различимы ствол R+M и Cu. Брюшко толстое, с выгнутым яйцекладом. Срединные шпоры на задних голенях удалены на 2/5 от основания. Длина переднего крыла 1,8 мм, ширина головы 0,45 мм, длина брюшка 1,6 мм, ширина мезонотума 0,5 мм. Размах крыльев 4,1 мм.

З а м е ч а н и я. Это наиболее ранняя находка бабочки Nepticulidae. Сравнение описываемого вида с современными невозможно, поскольку систематика молей-малюток базируется на строении гениталий самцов.

Stigmellites fossilis (Heyden). Nepticula: Heyden, 1862, S. 77; верхний олигоцен; Зальцхаузен, ФРГ. Мина на листе *Juglans acuminata* Braun (Juglandaceae). ?Muscida: Opler, 1973, p. 1321; Skalski, 1973a, p. 647. Принадлежность мины гусенице Nepticulidae весьма вероятна.

Stigmellites heringi: Kernbach, 1967, S. 104; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ. Мина на листе ?*Berberis* sp. (Berberidaceae). На современных видах барбарисов мины молей-малюток не отмечались; определение кормового растения нуждается в проверке.

Stigmellites kzyldzharica Kozlov, sp. nov.

Таблица 1

Eriocraniidae: Жерихин, 1978, с. 79. Nepticulidae: Skalski, 1979b, p. 64; Жерихин, 1980, с. 89.

Голотип — ПИН, № 2383/206, прямой и обратный отпечатки листа *Platanus* sp. с миной. Паратип — ПИН, № 2383/214, отпечаток листа *Platanus ambicula* Vachg. с миной. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чиилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (рис. 5; табл. II, фиг. 1). Змеевидная мина на листе платана. Линия экскрементов четкая, занимает около 3/5 ширины хода. Ширина мины в дистальной части около 1,4 мм, длина мины 50–70 мм.

Сравнение. В современной фауне с платанами связаны три вида молей-малюток, но их мины значительно отличаются от мины описываемого вида. Европейский *Acalyptis platani* (Müller-Rutz) прокладывает змеевидную мину, причем ход целиком заполнен экскрементами (Hering, 1957). Два североамериканских вида — *Ectoedemia platanela* (Clemens) и *E. ceemensiella* (Chambers) делают змеепятновидную мину с очень короткой змеевидной частью (Wilkinson, Newton, 1981).

Stigmellites messelensis: Straus, 1976 S. 446; эоцен; Мессель, ФРГ. Кормовое растение неизвестно ("двудольное"). По-видимому, мина Nepticulidae.

Stigmellites pliotityrella: Kernbach, 1967, S. 106; плиоцен; Виллерхаузен, ФРГ. Мина на листе *Fagus* sp. (Fagaceae). Сравнение с современными видами затруднительно.

Stigmellites sp. Microlepidoptera, family uncertain, species A: Jarzembowski, 1980, p. 270; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия. Форма и размеры нотумов, форма головы и жилкование крыльев однозначно определяют принадлежность этого вида к сем. Nepticulidae.

Stigmellites sp. Microlepidoptera, family uncertain, species C: Jarzembowski, 1980, p. 271; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия. Незначительные размеры бабочки (размах крыльев 3,8 мм) и сохранившиеся детали жилкования позволяют отнести этот вид к сем. Nepticulidae.

Stigmellites serpentina Kozlov, sp. nov.

Голотип — ПИН, 2383/205, отпечаток листа с 6–7 минами. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чиилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (табл. II, фиг. 2) Мина на листе *Trochodendroides arctica* Heer (Berry) (Cercidiphyllaceae). Змеевидный, сильно изогнутый ход с отчетливо выраженной линией экскрементов, занимающей 1/2–2/3 ширины хода. Апикальный участок мины без экскрементов. Ширина мины в дистальной части около 0,5 мм; длина мины 40–60 мм, длина апикального участка хода без экскрементов 3 мм.

Замечания. Сем. Cercidiphyllaceae известно только в ископаемом состоянии, в связи с чем сравнение мины *S. serpentina* Kozlov с минами рецентных видов затруднительно.

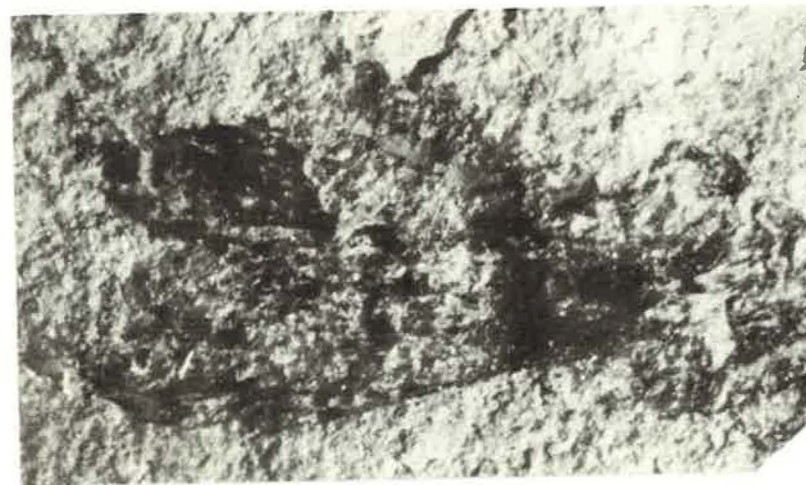
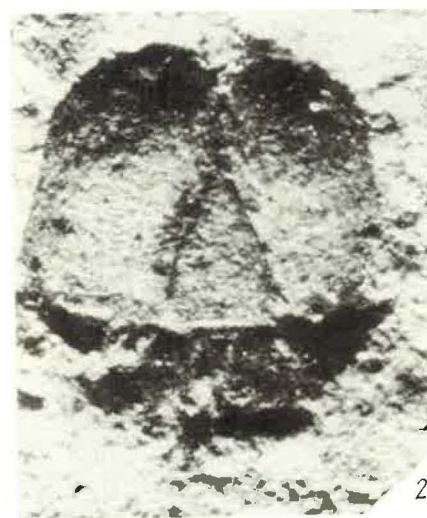
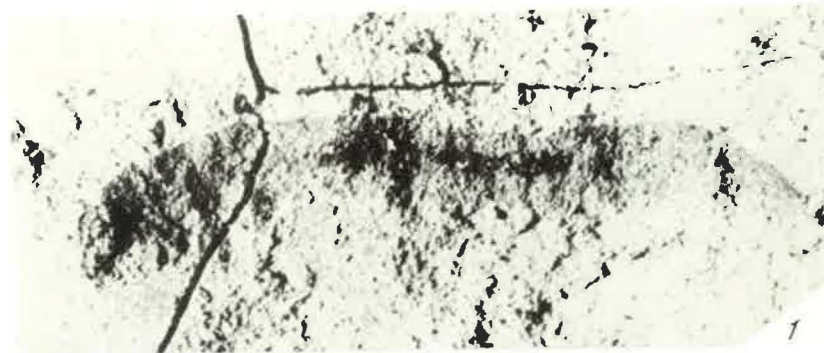
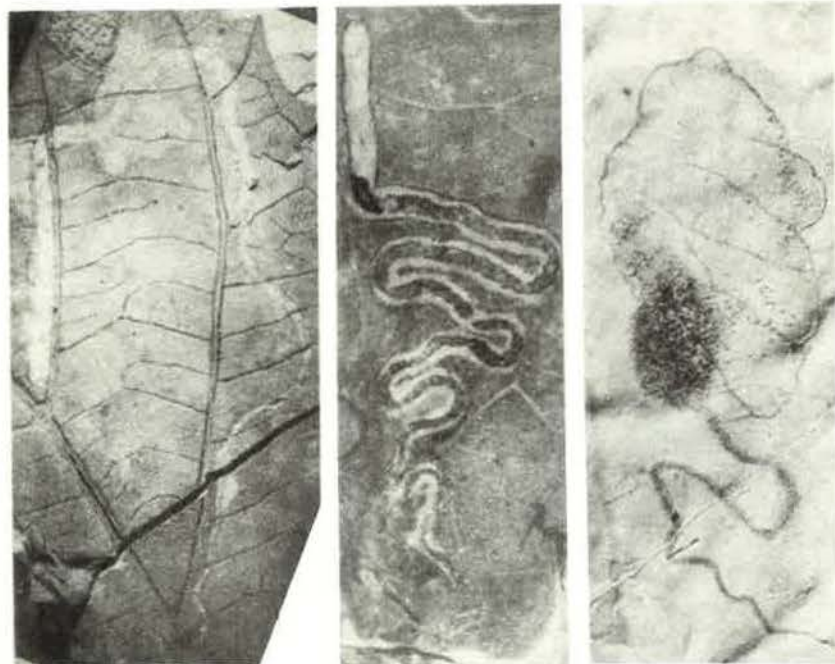


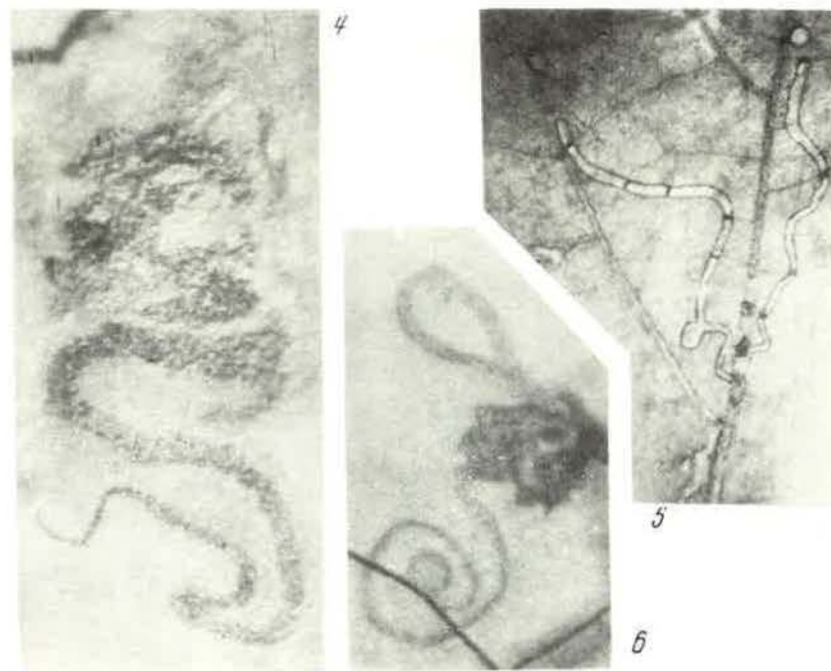
Таблица II



1

2

3

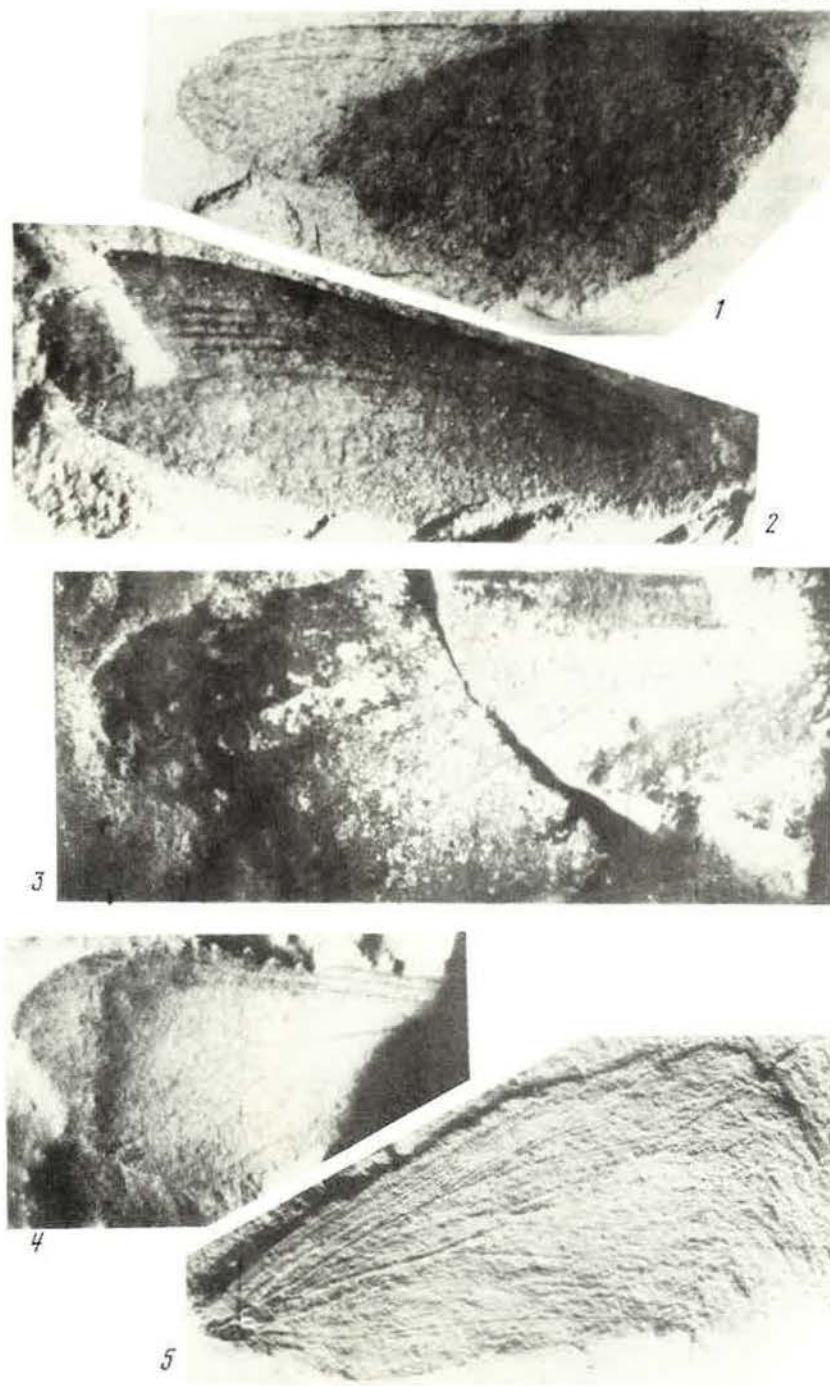


4

5

6

Таблица III



1

2

3

4

5



Stigmellites samsonovi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь палеоботаника К.С. Самсонова.

Голотип — ПИН, № 2383/209, отпечаток листа с миной. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (табл. II, фиг. 3). Змеепятновидная мина на листе *Trochodendroides arctica* Heer (Berry) (Cercidiphyllaceae). Змеевидный ход начинается от срединной жилки листа, практически целиком заполнен экскрементами; близ места впадения в пятновидную часть мины линия экскрементов занимает около 3/4 ширины хода. Длина змеевидной части почти в 2 раза превышает максимальный поперечник пятна. В пятновидной части мины крупинки экскрементов располагаются беспорядочно, концентрируются у места впадения змеевидного хода. Длина змеевидного хода 12 мм, ширина близ места впадения в пятновидную часть мины 0,4 мм, максимальный поперечник пятновидной части мины 7,5 мм.

Сравнение. От *S. serpentina* Kozlov, связанного с тем же кормовым растением, отличается типом мины (офио-стигматоном).

Stigmellites sharovi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь палеоэнтомолога А.Г. Шарова.

Голотип — ПИН, № 2383/208, отпечаток листа с миной. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (табл. II, фиг. 4). Змеепятновидная мина на листе *Trochodendroides arctica* Heer (Berry) (Cercidiphyllaceae). Змеевидный ход начинается в дистальной части листа и направляется к срединной жилке; линия экскрементов четкая, занимает 2/5—3/5 ширины хода. Длина змеевидной части в 1,2 раза превышает максимальный поперечник пятна. В начале пятновидной части мины экскременты расположены правильными параллельными рядами. Длина змеевидного хода 6 мм, ширина у места впадения в пятновидную часть мины 0,5 мм, максимальный поперечник пятновидной части 4,8 мм.

Сравнение. От *S. serpentina* Kozlov отличается типом мины (офио-стигматоном), от *S. samsonovi* Kozlov — расположением экскрементов в змеевидной и пятновидной частях мины и меньшими размерами.

Stigmellites tyshchenkoi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь проф. В.П. Тыщенко, советского энтомолога.

Голотип — ПИН, № 2383/211, отпечаток листа с 2 минами. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (табл. II, фиг. 5). Змеевидная мина на листе *Platanus latior* Knowlton (Platanaceae). Ход начинается у основания срединной жилки, слабо извилистый; линия экскрементов не видна (шлочно-видному, ход целиком заполнен экскрементами). Длина хода 25 мм (возможно, мина не завершена), ширина хода в дистальной части 0,6 мм.

Сравнение. От верхнемелового *S. kzyldzharica* Kozlov отличается отсутствием четко выраженной линии экскрементов, от современного *Niepeltia platani* (Müller-Rutz) отличается расположением начала хода у срединной жилки близ основания листа.

2.6.6. ПОДОТРЯД PAPILIONINA LAICARTING, 1781
(= DITRYZIA BÖRNER, 1825)

2.6.6.1. ИНФРАОТРЯД TINEOMORPHA LATREILLE, 1802–1803

НАДСЕМЕЙСТВО PSYCHOIDEA HERRICH-SCHAEFFER, 1845

СЕМЕЙСТВО PSYCHIDAE HERRICH-SCHAEFFER, 1845

Adelopsyche Cockerell, 1926

Cossidae: Cockerell, 1926, p. 17.

Adelopsyche frustrans: Cockerell, 1926, p. 18; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США. Проведенное в масштабе мировой фауны сравнение с Cossidae показывает уклоняющийся характер этого рода (Cockerell, 1926). Хорошо сохранившиеся на отпечатке широкие двухзубчатые чешуйки не отмечены для Cossidae (Müller, 1965), но встречаются у многих Psychidae (Hättenüchwilger, 1977). Жилкование, форма крыла и строение чешуек позволяют отнести род к сем. Psychidae.

Psychites Kozlov, gen. nov.

Сборный род обозначается нами как формальное объединение описанных по чехликам видов сем. Psychidae. Мы допускаем возможность последующего создания формальной системы этих чехликов, аналогичной системе ископаемых домиков ручейников (Вялов, 1973; Сукачева, 1982).

Psychites pineella (Heer). Psyche: Heer, 1849, S. 179; нижний миоцен, Радобой, Югославия.

Psychites pristinella (Rebel). Sterrhopteryx: Rebel, 1934, S. 105; эоцен, балтийский янтарь. Отнесение к роду Sterrhopteryx Hbn. произвольно.

Psychites spp. Psychidae: Menge, 1856, S. 27–28; эоцен, балтийский янтарь; краткие описания 15 чехликов по меньшей мере 7 видов. Vachofen-Echt, 1949, S. 148; эоцен, балтийский янтарь; хорошие фотографии 4 различных чехликов. Schlee, 1980, S. 61; эоцен, балтийский янтарь; фотографии 2 различных чехликов.

Psychites sp.

Материал. ПИН, № 363/79, эоцен, балтийский янтарь. Плохо сохранившийся веретеновидный чехлик длиной 15 мм, покрытый уложенными вдоль длинной оси небольшими кусочками детрита неясного происхождения (рис. 6). Внешне напоминает чехлики рецентных видов *Lepidopsyche* Newm.

НАДСЕМЕЙСТВО TINEOIDEA LATREILLE, 1810

СЕМЕЙСТВО TINEIDAE LATREILLE, 1810

ПОДСЕМЕЙСТВО TINEINAE LATREILLE, 1810

Monopibaltia Skalski, 1974

Monopibaltia ignitela: Skalski, 1974, S. 98; эоцен, балтийский янтарь. Сближение с рецентными видами рода *Monopis* Hbn. представляется вполне обоснованным.

Palaeotinea Kozlov, 1987

Palaeotinea rasnitsyni Kozlov: Козлов, 1987б, с. 61; эоцен, балтийский янтарь.

ПОДСЕМЕЙСТВО SCARDIINAE EYER, 1924

Proscardiites Kusnezov, 1941

Proscardiites martynovi Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 34; эоцен, балтийский янтарь. Двувёршинный укус этого вида, характерный для Scardiinae, вынуждает отнести *P. martynovi* Kusn. к подсем. Scardiinae, несмотря на нетипичные для этого подсемейства длинные губные щупики, незначительные размеры бабочки (размах крыльев 10,5 мм), форму крыльев и их жилкование. Диагноз подсем. Scardiinae при включении в него ископаемых видов должен быть расширен.

Palaeoscardiites Kusnezov, 1941

Palaeoscardiites mordvilkoii Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 37; эоцен, балтийский янтарь. Двувёршинный укус в гениталиях самца сближает этот вид с *Proscardiites martynovi* Kusn. и позволяет отнести его к подсем. Scardiinae.

Scardiites Kusnezov, 1941

Scardiites meyricki Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 32; эоцен, балтийский янтарь. Несмотря на наличие длинных челюстных щупиков, незначительные размеры тела (размах крыльев 12 мм), форму крыльев и расположение M_1 и M_2 на стебле в задних крыльях, мы помещаем этот вид в подсем. Scardiinae на основании его большого сходства с *Proscardiites martynovi* Kusn. и *Palaeoscardiites mordvilkoii* Kusn., для которых принадлежность к подсем. Scardiinae установлена по признакам строения гениталий самца.

Glessoscardia Kusnezov, 1941

Glessoscardia gerasimovi Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 43; эоцен, балтийский янтарь. Убедительная аргументация Н.Я. Кузнецова (1941) позволяет отнести этот описанный по гусенице вид к подсем. Scardiinae.

ПОДСЕМЕЙСТВО MYRMESCOZELINAE ZAGULAJEV, 1968

Martynaea Kusnezov, 1941

Martynaea rebeli Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 27; эоцен, балтийский янтарь. Особенности строения ункуса этого вида не позволяют согласиться с отнесением его к подсем. *Tineinae* (Кузнецов, 1941), поскольку у видов этого подсемейства ункус простой (Загуляев, 1960). Мы помещаем этот род в подсем. *Myrmescozelinae*, сближая его с родами *Ateliotum* Z. и *Serphitinea* Zag.

Pseudocephitinea Kozlov, 1987

Pseudocephitinea svetlanæ Kozlov: Козлов, 1987б, с. 62; эоцен, балтийский янтарь.

ПОДСЕМЕЙСТВО MEESSIINAE ZAGULAJEV, 1968

Palaeoinfurcitinea Kozlov, 1987

Palaeoinfurcitinea rohdendorfi Kozlov: Козлов, 1987б, с. 62; эоцен, балтийский янтарь.

Paratriaxomasia Jarzembowski, 1980

Paratriaxomasia solentensis: Jarzembowski, 1980, p. 267; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия. Принадлежность к сем. *Tineidae* не бесспорна. Жилкование крыльев весьма генерализовано. Условно включая этот вид в сем. *Tineidae*, мы помещаем его в подсем. *Meessiinae*, в пределах которого сближаем с трибой *Infurcitineini* Zag.

Simulotinea Skalski, 1977

Simulotinea intermedia: Skalski, 1977, p. 16; эоцен, балтийский янтарь. На основании незначительных размеров бабочки (размах крыльев около 8 мм) и особенностей строения ротового аппарата мы предварительно помещаем этот вид в подсем. *Meessiinae*, несмотря на расположение жилок R_3 и R_4 на общем стебле. Такой тип жилкования (если указание на наличие общего стебля подтвердится) легко мог возникнуть параллельно в различных подсемействах.

Tineolamima Rebel, 1934

Tineolamima aurella: Rebel, 1934, S. 13; эоцен, балтийский янтарь. Малые размеры (размах крыльев 7,5 мм), ланцетовидная форма передних крыльев и длинные челюстные щупики позволяют предварительно поместить этот вид в подсем. *Meessiinae*.

Electromeessia Kozlov, 1987

Electromeessia zagulajevi Kozlov: Козлов, 1987б, с. 63, эоцен, балтийский янтарь.

ПОДСЕМЕЙСТВО TILLYARDINEINAE KOZLOV, SUBFAM. NOV.

Д и а г н о з. Мелкие бабочки, размах крыльев 6–10 мм. Усики достигают 1/2 длины переднего крыла. Челюстные щупики в апикальной части вторично расчленены, равны губным щупикам или несколько длиннее последних. Хоботок короче губных щупиков или редуцирован. В передних крыльях все жилки отходят от ячейки r-cu свободно, имеются ячейка r и ствол M; ячейка m не выражена.

С о с т а в. Три рода, в том числе типовой *Tillyardinea* Kusnezov.

С р а в н е н и е. От всех известных нам рецентных и ископаемых чешуекрылых виды описываемого подсемейства отличаются многочлениковыми челюстными щупиками. Отметим, что многочлениковые челюстные щупики характерны для ручейников подотряда *Hydropsychina* (= *Annulipalpia*). Три включенных в подсемейство рода при описании были отнесены к сем. *Tineidae*. По общему облику (габитусу) эти бабочки чрезвычайно сходны с настоящими молями, и мы считаем возможным сохранить их в составе сем. *Tineidae* в ранге нового подсемейства.

Tillyardinea Kusnezov, 1941

Tillyardinea eocaenica Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 23; эоцен, балтийский янтарь.

Tineosemopsis Skalski, 1974

Tineosemopsis decurtatus: Skalski, 1974, S. 97; эоцен, балтийский янтарь.

Dysmasiites Kusnezov, 1941

Dysmasiites carpenteri Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 29; эоцен, балтийский янтарь. При описании род сближался с родом *Dysmasia* H.-S. Анализ рисунков жилкования *Eumasia parietella* H.-S. — типового вида рода *Eumasia* Chr. (= *Dysmasia* H.-S.) (Загуляев, 1978) показывает отсутствие какого-либо сходства с жилкованием *D. carpenteri* Kusn. Редукция хоботка и наличие только 4 ветвей R в передних крыльях позволяют считать *D. carpenteri* Kusn. наиболее специализированным видом описываемого подсемейства.

TINEIDAE INCERTAE SEDIS

Architinea Rebel, 1934

Architinea balticella: Rebel, 1934, S. 10; эоцен, балтийский янтарь.

Tineites Kowall, 1876

Мы принимаем этот сборный род как формальное объединение видов сем. *Tineidae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Tineites sepositella (Rebel). *Architinea*: Rebel, 1934, S. 12; эоцен, балтийский янтарь.

Tineites suscinacius Kozlov: Козлов, 1987б, с. 63; эоцен, балтийский янтарь.

Tineites sp. Tineidae: Handschin, 1947, S. 8; олигоцен; Керси, Франция. Куколки обнаруживают большое сходство с куколками современных Tineidae.

НАДСЕМЕЙСТВО EPINOMEUTOIDEA

СЕМЕЙСТВО PLUTELLIDAE GUENEE, 1845

Epinomeuta Rebel, 1936

Epinomeuta truncatipennella: Rebel, 1936, S. 172; эоцен, балтийский янтарь.

Plutellites Kozlov, gen. nov.

Сборный род выделяется как объединение видов сем. Plutellidae, родовая принадлежность которых не ясна.

Plutellites inversellus (Rebel). *Epinomeuta*: Rebel, 1936, S. 173; эоцен, балтийский янтарь.

Plutellites acutipennellus (Rebel). *Epinomeuta*: Rebel, 1936, S. 174; эоцен, балтийский янтарь.

Plutellites minorellus (Rebel). *Epinomeuta*: Rebel, 1936, S. 174; эоцен, балтийский янтарь.

Plutellites sp. Plutellidae: MacKay, 1969, p. 1173–1180; эоцен, балтийский янтарь (2 гусеницы).

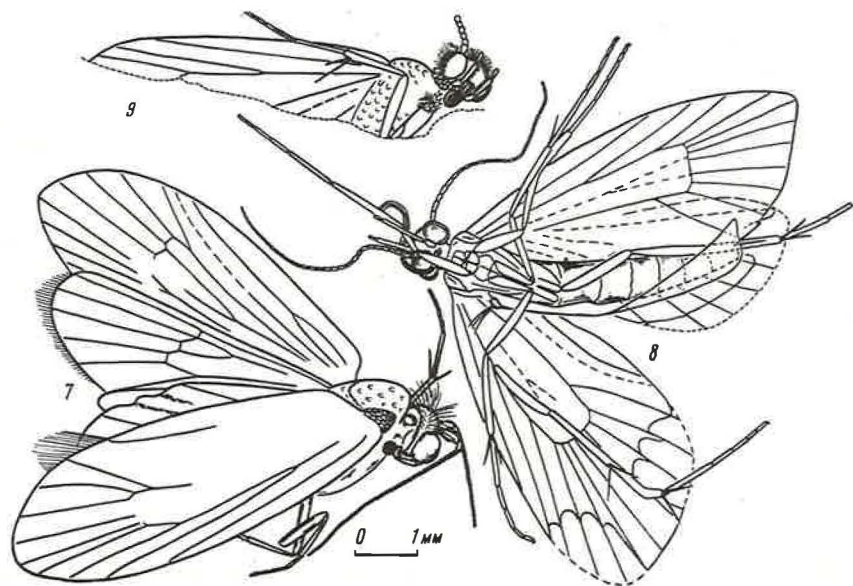


Рис. 7–9. Семейства Plutellidae, Tortricidae

7 – *Plutellites tenebricus* sp. nov., голотип ПИН № 363/80; 8 – *Tortricites sadilenkoi* sp. nov., голотип колл. К.М. Садненко, № 4; 9 – *T. skalskii* sp. nov., голотип, ПИН № 694/659

Plutellites tenebricus Kozlov, sp. nov.

Голотип – ПИН, № 363/80; балтийский янтарь, эоцен.

Описание (рис. 7). Усики слегка заходят за середину передних крыльев. Губные щупики короткие, их 2-й членик в 1,5 раза длиннее 3-го. Хоботок короткий, спирально закручен. Жилкование полное, все жилки свободные. В передних крыльях имеются радиальная ячейка и медиальный ствол. В задних крыльях основания M_3 и CuA_1 расставлены. В гениталиях самца вальвы удлинненно-треугольные, с округлой вершиной. Длина переднего крыла 6,8 мм. Размах крыльев 14,5 мм.

З а м е ч а н и я. По жилкованию крыльев сходен с родами *Scythropia* Hbn. и *Orthotaelia* Sph.

Scythropites Rebel, 1936

Scythropites balticella: Rebel, 1936, S. 169; эоцен, балтийский янтарь. *Scythridae*: Skalski, 1976b, p. 201. Этот вид, очевидно, относится к сем. Plutellidae, несмотря на некоторые особенности жилкования заднего крыла (возможно, объясняющиеся неточностью рисунка).

СЕМЕЙСТВО LYONETIIDAE STANTON, 1854

Prolyonetia Kusnezov, 1941

Prolyonetia cockerelli Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 45; эоцен, балтийский янтарь.

Отнесение к сем. Lyonetiidae вполне обосновано; вид может быть сближен с видами подсем. Leucopterinae. Укажем, что в обозначении жилок на рисунке голотипа (Кузнецов, 1941, рис. 30, 31) допущены ошибки: в задних крыльях на рис. 30 следует читать вместо $R - Sc$, $M - R$, $C_1 - M$, $C_2 - CuA$; на рис. 31 вместо $M_3 - R$. Кроме того, рис. 31 противоречит рис. 30, так как на первом жилка CuA в задних крыльях отходит от общего с R и M ствола, а на втором идет самостоятельно от корня крыла (что, по-видимому, соответствует истине).

НАДСЕМЕЙСТВО GRACILLARIOIDEA STANTON, 1854

СЕМЕЙСТВО BUCCULATRICIDAE MOSHER, 1916

Bucculatrix platani Kozlov, sp. nov.

Название вида по названию кормового растения (*Platanus*).

Голотип – ПИН, № 2383/213; отпечаток листа *Platanus cuneifolia* Вропп с миной. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (табл. II, фиг. 6). Короткий спирально закрученный ход, расширяющийся в пятно несколько меньших размеров, чем последний виток спирального хода. Линия экскрементов четкая, занимает около $3/5$ ширины хода.

С р а в н е н и е. На современных видах платанов мины *Bucculatricidae* не отмечены.

З а м е ч а н и я. Спирально закрученную мину могут прокладывать

также гусеницы некоторых видов Lyonetiidae и Nepticulidae; в целом для упомянутых семейств спиральная мина не характерна. На современных платанах спирально закрученные мины не отмечались.

Bucculatrix sp. Opler, 1982, p. 146; нижний—средний олигоцен, Флорисант, США. Мина на листе "Zelkova" drumeja (Lesq). R.W. Br. (Ulmaceae).

СЕМЕЙСТВО GRACILLARIIDAE STANTON, 1854

Caloptilia Hübner, 1825

Caloptilia sp. Nepticulidae: Lewis, 1969, p. 1210; миоцен, США. Мина на листе *Quercus* sp. (Fagaceae). *Caloptilia*: Opler, 1973, p. 1321.

Gracillariites Kozlov, 1987

Род понимается нами как формальное объединение видов сем. Gracillariidae, родовая принадлежность которых не ясна.

Gracillariites lithuanicus Kozlov: Козлов, 1987б, с. 68; эоцен, балтийский янтарь.

Gracillariites mixtus Kozlov: Козлов, 1987б, с. 68; эоцен, балтийский янтарь.

Gracillariites sp. Microlepidoptera, family uncertain, species N: Jarzembowski, 1980, p. 274; бембриджские слои, нижний олигоцен; о-в Уайт, Англия. Небольшие размеры бабочки (размах крыльев 5–6 мм) и особенности жилкования позволяют отнести вид к сем. Gracillariidae.

Lithocolletis Hübner, 1825

Lithocolletis sp. Freeman, 1965, p. 1069; нижний олигоцен, Уайт Лэйк Бэйсин, Британская Колумбия, Канада. Мина на листе неизвестного растения.

2.6.6.2. ИНФРАОТРЯД TORTRICOMORPHA LATREILLE, 1802–1803

НАДСЕМЕЙСТВО TORTRICOIDEA LATREILLE, 1802–1803

СЕМЕЙСТВО TORTRICIDAE LATREILLE, 1802–1803

Electresia Kusnezov, 1941

Electresia zalesskii Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 63; эоцен, балтийский янтарь. Вид предположительно относится к подсем. Olethreutinae.

Spatalistiforma submerga: Skalski, 1976b, p. 203; эоцен, балтийский янтарь; nomen nudum.

Tortricibaltia diakonoffi: Skalski, 1976b, p. 203; эоцен, балтийский янтарь; nomen nudum.

Tortricidrosis Skalski, 1973

Tortricidrosis inclusa: Skalski, 1973с, S. 339; эоцен, балтийский янтарь. Вид предположительно относится к подсемейству Olethreutinae.

Tortricites Kozlov, gen. nov.

Род обозначается нами как формальное объединение видов сем. Tortricidae, родовая принадлежность которых не ясна.

Tortricites sadilenko Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь К.М. Садиленко.

Голотип — № 4 в частной коллекции К.М. Садиленко, Москва; эоцен, балтийский янтарь.

Описание (рис. 8). Самка. Глаза большие, выпуклые. Губные щупики 3-члениковые, голые; 3-й членик несколько длиннее 1-го; 2-й членик составляет около 0,7 от всей длины щупика. Хоботок в 2 раза длиннее губных щупиков. Усики достигают середины передних крыльев. Жилкование передних крыльев полное, все жилки свободные; развита ячейка m. Жилкование задних крыльев не просматривается. Длина переднего крыла 5,3 мм, длина тела 5 мм, ширина головы 0,8 мм. Размах крыльев 11,6 мм.

З а м е ч а н и я. Принадлежность описываемого вида к сем. Tortricidae в связи с недостаточной сохранностью бабочки не бесспорна. В пределах сем. Tortricidae мы сближаем описываемый вид с видами трибы Cochylini Guenée.

Tortricites skalskii Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь Dr. A. Skalski (Польша), специалиста по ископаемым чешуекрылым.

Голотип — ПИН, № 964/659, голова и фрагмент переднего крыла; паратип — ПИН, № 964/660, тело и крылья; балтийский янтарь.

Описание (рис. 9). Губные щупики короткие, плотно прижаты к голове. Хоботок длинный, спирально закручен. Усики несколько заходят за середину передних крыльев. Жилкование передних и задних крыльев полное, все жилки свободные. В передних крыльях ячейка ограничена очень тонкой жилкой; основания M_2 , M_3 и CuA_1 сильно сближены. В задних крыльях Sc оканчивается близ вершины крыла, R упирается в вершину крыла, M_3 и CuA_1 в основании сближены. Длина переднего крыла 6 мм. Размах крыльев 13 мм.

З а м е ч а н и я. Бабочка заключена в 2 осколках янтаря. Систематическое положение не ясно. Мы сближаем описываемый вид с видами трибы Laspeyresiini Hein.

НАДСЕМЕЙСТВО COSSOIDEA LEACH, 1815

СЕМЕЙСТВО COSSIDAE LEACH, 1815

Gurnetia Cockerell, 1921

Gurnetia durganti: Cockerell, 1921, p. 472; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия; Jarzembowski, 1980, p. 275–276. Принадлежность этого вида к Cossidae не бесспорна.

НАДСЕМЕЙСТВО ZYGAENOIDEA LATREILLE, 1809

СЕМЕЙСТВО ZYGAENIDAE LATREILLE, 1809

Zygaena Fabricius, 1775

Zygaena miocaenica: Reiss, 1936, S. 556; верхний миоцен; Рандекер Маар, ФРГ.

2.2.6.3. ИНФРАОТРЯД COLEOPHOROMORPHA HÜBNER, 1825

НАДСЕМЕЙСТВО COPROMORPHOIDEA HAMPSON, 1918

СЕМЕЙСТВО COPROMORPHIDAE HAMPSON, 1918

Copromorpha Meyrick, 1886

Copromorpha fossilis: Jarzembowski, 1980, p. 270; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия. По жилкованию и форме крыльев отпечаток практически идентичен *C. gypsota* Meyr.

СЕМЕЙСТВО XYLORYCTIDAE MEYRICK, 1890

Oegocniites Kusnezov, 1941

Oegocniites borisjaki Kusnezov. Gelechiidae: Кузнецов, 1941, с. 53; эоцен, балтийский янтарь. Сравнение жилкования этого вида с жилкованием тропических Xyloryctidae (Clarke, 1955) позволяет отнести его к указанному семейству. Широкие округленные крылья характерны также для сем. Oecophoridae, но у последних жилки M_3 и CuA_1 в задних крыльях всегда расставлены (Львовский, 1981).

НАДСЕМЕЙСТВО ELACHISTOIDEA BRUAND, 1850

СЕМЕЙСТВО ELACHISTIDAE BRUAND, 1850

Elachistites Kozlov, 1987

Сборный род; понимается как формальное объединение видов сем. Elachistidae, родовая принадлежность которых не ясна.

Elachistites inclusus Kozlov: Козлов, 1987б, с. 64; эоцен, балтийский янтарь.

Elachistites sukatshevae Kozlov: Козлов, 1987б, с. 66; эоцен, балтийский янтарь.

Microperittia Kozlov, 1987

Microperittia proboscifera Kozlov: Козлов, 1987б, с. 66; эоцен, балтийский янтарь.

Microperittia sp. Heliodinidae: Skalski, 1976b, p. 205; 1977, p. 13; эоцен, балтийский янтарь. Сравнение жилкования этого вида с жилкованием рецентных Heliodinidae (Skalski, 1977) и Elachistidae (Traugott-Olsen, Nielsen, 1977) позволяет с уверенностью отнести указанный вид к сем. Elachistidae, сблизив его с *M. proboscifera* Kozlov.

Palaeoelachista Kozlov, 1987

Palaeoelachista traugottolseni Kozlov: Козлов, 1987б, с. 67; эоцен, балтийский янтарь.

Praemendesia Kozlov, 1987

Praemendesia minima Kozlov: Козлов, 1987б, с. 67; эоцен, балтийский янтарь.

НАДСЕМЕЙСТВО COLEOPHOROIDEA HÜBNER, 1825

СЕМЕЙСТВО OECOPHORIDAE BRUAND, 1849

ПОДСЕМЕЙСТВО OECOPHORINAE BRUAND, 1849

Borkhausenites Rebel, 1934

Borkhausenites bachofeni: Rebel, 1934, S. 6; эоцен, балтийский янтарь. *Bachofen-Echt*, 1949, S. 141: фотография голотипа. Skalski, 1976а, p. 157; жилкование переднего крыла.

Epiborkhausenites Skalski, 1973

Epiborkhausenites obscurotrimaculatus: Skalski, 1973b, p. 154; эоцен, балтийский янтарь.

Glesseumeyrickia Kusnezov, 1941

Glesseumeyrickia henrikseni Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 48; эоцен, балтийский янтарь.

Neoborkhausenites Skalski, 1977

Neoborkhausenites incertella (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 158; эоцен, балтийский янтарь. *Neoborkhausenites*: Skalski, 1977, p. 20.

Oecophorinites Kozlov, gen. nov.

Сборный род обозначается нами как формальное объединение видов подсем. Oecophorinae, родовая принадлежность которых не ясна.

Oecophorinites incolumnellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1934, S. 8; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophorinites angustipennellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, p. 179; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophorinites innominatus (Kusnezov). *Paraborkhausenites*: Кузнецов, 1941, с. 50; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophorinites vulneratellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 180; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophorinites implicatellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 180; эоцен, балтийский янтарь. Skalski, 1976а, p. 156; фотография голотипа.

Oecophorinites ingentellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 182; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophorinites crassellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 182; эоцен, балтийский янтарь.

Schiffermuelleria Hübner, 1825

Schiffermuelleria jantarica: Skalski, 1977, p. 17; эоцен, балтийский янтарь.

Paraborkhausenites Kusnezov, 1941

Paraborkhausenites vicinella (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 181; эоцен, балтийский янтарь. *Paraborkhausenites*: Кузнецов, 1941, с. 49.

ПОДСЕМЕЙСТВО SYMMOCINAE GOZMÁNY, 1957

Microsymmocites Skalski, 1977

Microsymmocites kuznetzovi: Skalski, 1977, p. 19; эоцен, балтийский янтарь. Вид назван в честь Н.Я. Кузнецова, транскрипцию фамилии которого (N. Kusnezov) Скальский ошибочно заменил транскрипцией фамилии В.И. Кузнецова (Vl. Kuznetzov).

Symmocites Kusnezov, 1941

Symmocites rohdendorfi Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 56; эоцен, балтийский янтарь.

ПОДСЕМЕЙСТВО DEPRESSARIINAE MEYRICK, 1883

Depressariites Rebel, 1936

Род принимается нами как формальное объединение видов подсем. *Depressariinae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Depressariites levipalpellus: Rebel, 1936, S. 175; эоцен, балтийский янтарь.

Depressariites blastuliferellus: Rebel, 1936, S. 177; эоцен, балтийский янтарь.

Palaeodepressaria Skalski, 1979

Palaeodepressaria hannemanni: Skalski, 1979b, p. 101; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophoridae incertae sedis

Oecophoridae: MacKay, 1969, p. 1174–1176; эоцен, балтийский янтарь (2 гусеницы).

2.6.6.4. ИНФРАОТРЯД PYRALOMORPHA LATREILLE, 1809

НАДСЕМЕЙСТВО PYRALOIDEA LATREILLE, 1809

СЕМЕЙСТВО PYRALIDAE LATREILLE, 1809

Glendotricha Kusnezov, 1941

Glendotricha olgae Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 65; эоцен, балтийский янтарь.

Pyralites Heer, 1856

Род принимается нами как формальное объединение видов сем. *Pyralidae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Pyralites preesei: Jarzembowski, 1980, p. 276; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия.

НАДСЕМЕЙСТВО GEOMETROIDEA LEACH, 1815

СЕМЕЙСТВО GEOMETRIDAE LEACH, 1815

Geometridites Kernbach, 1967

Род принимается нами как формальное объединение видов семейства *Geometridae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Geometridites larentiformis: Jarzembowski, 1980, p. 278; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия.

Geometridites герена: Kernbach, 1967, S. 107; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ (гусеница).

Geometridites sp. *Hyperythria lutea* Cramer: Evers, 1907, S. 130; плейстоцен; копал Занзибара. Определение вида сомнительно. *Phalaenites proserpinus*: Heer, 1861, p. 153; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция; *non nudum*.

2.6.6.5. ИНФРАОТРЯД NOCTUOMORPHA LATREILLE, 1809

НАДСЕМЕЙСТВО NOCTUOIDEA LATREILLE, 1809

СЕМЕЙСТВО NOCTUIDAE LATREILLE, 1809

Noctuities Heer, 1849

Xyleutites: Кожанчиков, 1957, с. 676 (типовой вид *Xyleutites miocenicus* Kozhantshikov, 1957), *syn. nov.*

Сборный род принимается нами как формальное объединение видов сем. *Noctuidae*. Поскольку родовая принадлежность совок, как правило, не может быть определена по сохранившимся на отпечатках признакам, к этому роду мы относим всех известных ископаемых совок.

Noctuities caucasicus Kozlov, *sp. nov.*

Г о л о т и п — ПИН, № 254/175, переднее крыло. Ставропольский край, Вишневая балка, 18 км к З от Ставрополя; обн. № 4; караганский горизонт, средний миоцен.

О п и с а н и е (рис. 10; табл. III, фиг. 1). R_1 отходит от ячейки $r-cu$ посередине между основанием крыла и основанием ячейки r ; длина общего стебля R_{2+4} равна длине свободных ветвей; R_2 отходит от ячейки r на уровне $3/4$ ее длины; поперечная жилка, замыкающая ячейку $r-cu$, подходит к ячейке r на уровне $2/3$ ее длины. Длина крыла 16 мм. Размах крыльев 32–35 мм.

С р а в н е н и е. От описываемых ниже видов отличается меньшими размерами, формой ячейки r и расположением отходящих от нее жилок.

Noctuities effosa: Heer, 1949, S. 179; нижний миоцен; Радобой, Югославия.

Noctuities gersdorfi: Kernbach, 1967, S. 107; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ.

Noctuities haidingeri: Heer, 1849, S. 179; нижний миоцен; Радобой, Югославия.

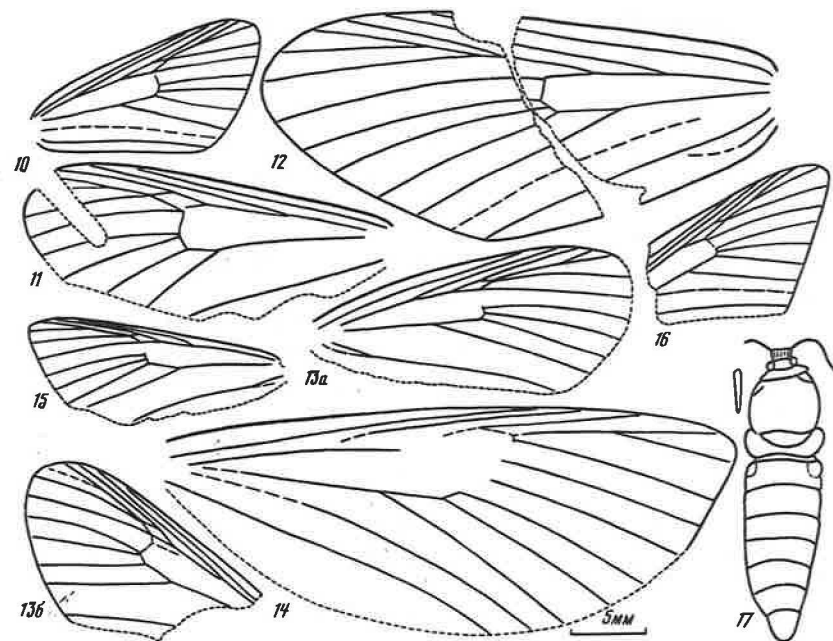


Рис. 10–17. Семейство Noctuidae из миоценовых отложений Ставропольского края
 10 – *Noctuites caucasicus* sp. nov., голотип ПИН № 254/175; 11 – *N. kaspievi* sp. nov., голотип ПИН № 254/2057; 12 – *N. kusnezovi* sp. nov., голотип ПИН № 254/1912; 13 – *N. kozhantshikovi* sp. nov. (а – голотип, ПИН № 254/166, б – паратип ПИН № 254/197); 14 – *N. maximus* sp. nov., голотип ПИН № 254/178; 15 – *N. miocenicus* Kozh., голотип ПИН № 254/182; 16 – *N. stavorolicus* sp. nov., голотип ПИН № 254/185; 17 – *Noctuites* sp., экз. ПИН № 254/201

Noctuites kaspievi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь Б.Ф. Каспиева, исследовавшего местонахождение "Вишневая балка".

Голотип – ПИН, № 254/2057, переднее крыло. Ставропольский край, Вишневая балка, 18 км к З от Ставрополя, обн. № 4; караганский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 11, табл. III, фиг. 2). R_1 отходит от ячейки г–си на уровне ее середины; R_2 отходит от ячейки г на уровне ее середины; длина общего стебля R_{3+4} вдвое меньше длины свободных ветвей; поперечная жилка, замыкающая ячейку г–си, изогнута под прямым углом в месте впадения в нее жилки M_1 ; CuA_2 отходит от ячейки г–си на уровне основания ячейки г. Длина крыла 25 мм, размах крыльев 52–55 мм.

Сравнение. От других описываемых видов хорошо отличается впадением M_1 в поперечную жилку несколько ниже ячейки г.

Noctuites kusnezovi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь известного лепидоптеролога Н.Я. Кузнецова.

Голотип – ПИН, № 254/1912, переднее крыло. Ставропольский край, станица Темнолесская, 18 км к З от Ставрополя; чокракский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 12; табл. III, фиг. 3). R_1 отходит от ячейки г–си на уровне ее середины; общий стебель R_{3+4} в 4–5 раз короче свободных ветвей; CuA_2 отходит от ячейки г–си на уровне середины расстояния между основаниями жилки R_1 и ячейки г. Длина крыла 35 мм, размах крыльев 72–76 мм.

Сравнение. От всех описываемых видов хорошо отличается крупными размерами, а от более крупного *N. maximus* sp. nov. – соотношением длин общего стебля и свободных ветвей жилок R_{3+4} .

Noctuites kozhantshikovi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь известного лепидоптеролога И.В. Кожанчикова.

Голотип – ПИН, № 254/166, переднее крыло. Паратип – ПИН, № 254/197, апикальная половина переднего крыла. Ставропольский край, Вишневая балка, 18 км к З от Ставрополя, обн. № 4; караганский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 13, табл. III, фиг. 4–5). R_2 отходит от ячейки г на уровне отхождения от нее жилки M_1 или несколько апикальнее; длина общего стебля R_{3+4} в 1,5 раза превышает длину свободных ветвей. Длина крыла 22–24 мм, размах крыльев 45–50 мм.

Сравнение. Близок к *N. miocenicus* Kozh., от которого отличается местом отхождения R_2 от ячейки г и соотношением длин общего стебля и свободных ветвей R_{3+4} .

Noctuites maximus Kozlov, sp. nov.

Голотип – ПИН, № 254/178, переднее крыло. Ставропольский край, станица Темнолесская, 18 км к З от Ставрополя, слой X; чокракский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 14; табл. IV, фиг. 2–3). Длина общего стебля R_{3+4} равна длине свободных ветвей; жилки R_{3+4} и R_5 в основании расставлены. Длина крыла 40 мм, размах крыльев 80–85 мм.

Сравнение. От всех видов сборного рода *Noctuites* Heer отличается крупными размерами и разобщенностью оснований R_{3+4} и R_5 .

Noctuites miocenicus (Kozhantshikov, 1957), comb. nov.

Xyleutites, Cossidae: Кожанчиков, 1957, с. 676. Описывая отпечаток, И.В. Кожанчиков отнес его к сем. Cossidae на основании наличия медиального ствола и вставочной ячейки в переднем крыле. Однако изучение голотипа (рис. 15; табл. IV, фиг. 1) показало, что за медиальный ствол была принята медиальная складка (sm), хорошо развитая в передних крыльях современных совков. Пересмотр признаков, в частности

расположения жилок R_3 и R_4 на общем стебле, и сравнение с другими миоценовыми чешуекрыльями позволяют отнести указанный отпечаток к сем. Noctuidae.

Noctuities radobojana: Handlirsch, 1906, S. 924; нижний миоцен; Радобой, Югославия; nomen dubium.

Noctuities stavropolicus Kozlov, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 254/185, апикальная часть переднего крыла. Ставропольский край, станица Темнолесская, 18 км к З от Ставрополя, слой X; чокракский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 16; табл. IV, фиг. 4). R_2 отходит от ячейки r на уровне $3/5$ ее длины; общий стебель R_{3+4} в 2 раза короче свободных ветвей; M_1 впадает в поперечную жилку на уровне $2/5$ длины ячейки r ; CuA_2 отходит от ячейки r — cu несколько базальнее основания ячейки r . Длина крыла 20 мм, размах крыльев 42—45 мм.

Сравнение. От описываемых выше видов отличается размерами, формой ячейки r и местами отхождения от нее жилок.

Noctuities sp.

Материал, ПИН, № 254/201, тело бабочки. Ставропольский край, станица Темнолесская, 18 км к З от Ставрополя, слой X; чокракский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 17; табл. IV, фиг. 5). Усики нитевидные. Мезонотум округлый, скутоскутеллярный шов прямой; метанотум вогнут по переднему краю, его длина в средней части составляет $1/3$ длины мезонотума. 1-й сегмент брюшка, по-видимому, с тимпанальными органами. Длина тела 19 мм.

Замечания. Поскольку у всех описанных выше видов сохранились только крылья, мы не имеем возможности сопоставить с ними отпечаток тела и воздерживаемся от отнесения этого отпечатка к какому-либо виду.

Noctuities sp. Noctuidae: Gall, Tiffney, 1983, p. 507; свита Мэготи, кампан, верхний мел; восток Северной Америки. Хорошо сохранившееся яйцо.

СЕМЕЙСТВО SYNTOMIDAE HERRICH-SCHAEFFER, 1847

Oligamatites Kusnezov, 1928

Oligamatites martynovi Kusnezov: Кузнецов, 1928, с. 431; средний олигоцен; Ашутас, Казахская ССР.

Pseudonaclia Butler, 1876

Pseudonaclia puella Boisduval: Zeuner, 1943, p. 144; поздний плейстоцен; копал Занзибара. Ископаемая находка рецентного вида.

НАДСЕМЕЙСТВО NOTODONTOIDEA VOISDUVAL, 1837

СЕМЕЙСТВО NOTODONTIDAE VOISDUVAL, 1837

Cerurites Kernbach, 1967

Cerurites wagneri: Kernbach, 1967, S. 107; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ. Полный отпечаток бабочки с сохранившимся рисунком передних крыльев.

2.6.6.6. ИНФРАОТРЯД BOMBYCOMORPHA LATREILLE, 1802—1803

НАДСЕМЕЙСТВО SPHINGOIDEA LATREILLE, 1802—1803

СЕМЕЙСТВО SPHINGIDAE LATREILLE, 1802—1803

Sphingidae: Zeuner, 1931, S. 311—313; верхний миоцен; Бёттинген, ФРГ. Хорошо сохранившийся отпечаток гусеницы.

НАДСЕМЕЙСТВО BOMBYCOIDEA LATREILLE, 1802—1803

СЕМЕЙСТВО SATURNIIDAE VOISDUVAL, 1837

Aglia Ochsenheimer, 1810

Aglia tau Linnaeus: Lindberg, 1900, p. 235; плейстоцен; Финляндия; Koronen, Nuorteva, 1973, p. 34. Ископаемая находка гусеницы рецентного вида.

2.6.6.7. ИНФРАОТРЯД PAPILIONOMORPHA LAICHARTING, 1781

НАДСЕМЕЙСТВО HESPERIOIDEA LATREILLE, 1809

СЕМЕЙСТВО HESPERIIDAE LATREILLE, 1809

Pamphilites Scudder, 1875

Pamphilites abdita: Scudder, 1875, p. 68; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Thanaites Scudder, 1875

Thanaites vetulinus (Heyden). Vanessa: Heyden, 1859, S. 12; нижний миоцен; Потт, ФРГ; Thanaites: Scudder, 1875, p. 62.

НАДСЕМЕЙСТВО PAPILIONOIDEA LEACH, 1815

СЕМЕЙСТВО PAPILIONIDAE LEACH, 1815

Doritites Rebel, 1898

Doritites bosniaskii: Rebel, 1898, S. 740; верхний миоцен, Габбро, Италия. Luehdorfia: Demoulin, 1975, p. 98.

Papilio Linnaeus, 1758

Papilio cf. maackii Ménétériés: Fujiyama, 1968, p. 87; плейстоцен; Сиоба-ра, Хонсю, Япония.

Praerapilio Durden et Rose, 1978

Praerapilio colorado: Durden, Rose, 1978, p. 6; средний эоцен; Колорадо, США.

Praerapilio gracilis: Durden, Rose, 1978, p. 11; средний эоцен; Колорадо, США.

Thaites Scudder, 1875

Thaites ruminianus Scudder, 1875. *Thaites ruminiana* Heer: Heer, 1861, p. 153, 205; *pomen nudum*; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция; Scudder, 1875, p. 60–62, (первописание); Demoulin, 1975, p. 98.

СЕМЕЙСТВО PIERIDAE DUPONCHEL, 1832

Belenois Hübner, 1825

Belenois crawshayi Butler: Zeuner, 1942, p. 415; плейстоцен; копал Занзибара. Ископаемая находка рецентного вида.

Coliates Scudder, 1975

Coliates proserpina: Scudder, 1875, p. 52; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция; Zeuner, 1942, p. 414.

Miopieris Zeuner, 1942

Miopieris talboti: Zeuner, 1942, p. 409; верхний миоцен; Рандекер Маар, ФРГ.

Oligodonta Brown, 1976

Oligodonta florissantensis: Brown, 1976; нижний–средний олигоцен; Флориссант, США.

Pierites Heer, 1849

Род принимается нами как формальное объединение видов сем. Pieridae, родовая принадлежность которых не ясна.

Pierites sp. *Aporia crataegi* L.: Kernbach, 1967, S. 108; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ. *Aporia* sp., *villeicht crataegi* L.: Branscheid, 1968, S. 41. Отпечатки переднего и заднего крыльев по жилкованию и размерам соответствуют таковым *Aporia crataegi* L., но могут быть приписаны также и некоторым другим видам белянок из подсем. Pierinae и Coliadinae. Мы считаем отнесение отпечатков к рецентному виду *A. crataegi* L. недостаточно обоснованным.

Pontia Fabricius in Illiger, 1807

Pontia freyeri (Heer): Pierites: Heer, 1849, S. 182; нижний миоцен; Радобой, Югославия. *Pontia*: Scudder, 1875, p. 53–56.

Stolopsyche Scudder, 1889

Stolopsyche libytheoides: Scudder, 1889, p. 468; нижний–средний олигоцен, Флориссант, США.

СЕМЕЙСТВО SATYRIDAE BOISDUVAL, 1833

Lethites Scudder, 1875

Lethites reynesii (Scudder). *Satyrites*: Scudder, 1872, p. 74; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция. *Lethites*: Scudder, 1875, p. 34–40.

Mylothrites Scudder, 1875

Mylothrites pluto (Heer). *Vanessa*: Heer, 1849, S. 179; нижний миоцен; Радобой, Югославия. *Mylothrites*: Scudder, 1875, p. 44; Pongrácz, 1928, S. 152. *Pieridae*: Zeuner, 1942, p. 414. Отнесение к одному виду разобщенных переднего и заднего крыльев (Heer, 1849) является необоснованным.

СЕМЕЙСТВО LIBYTHEIDAE BOISDUVAL, 1829

Prolibythea Scudder, 1889

Prolibythea vagabunda: Scudder, 1889, p. 465; нижний–средний олигоцен; Флориссант, США.

Barbarothea Scudder, 1892

Barbarothea florissanti: Scudder, 1892, p. 23; нижний–средний олигоцен; Флориссант, США.

СЕМЕЙСТВО NYMPHALIDAE SWAINSON, 1827

Apanthesis Scudder, 1889

Apanthesis leuce: Scudder, 1889, p. 461; нижний–средний олигоцен, Флориссант, США.

Chlorippe Doubleday, 1844

Chlorippe wilmatae: Cockerell, 1907b, p. 361; нижний–средний олигоцен; Флориссант, США.

Jupiteria Scudder, 1889

Jupiteria charon: Scudder, 1889, p. 450; нижний–средний олигоцен; Флориссант, США.

Lithodryas Cockerell, 1909

Lithopsyche: Scudder, 1889, p. 454 (non *Lithopsyche* Butler, 1889). *Lithodryas*: Cockerell, 1909, p. 79.

Lithodryas styx (Scudder). *Lithopsyche*: Scudder, 1889, p. 454; нижний–средний олигоцен, Флориссант, США.

Neorinopsis Butler, 1873

Neorinopsis sepulta (Boisduval). *Cyllo*: Boisduval, 1840, p. 371; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция. *Neorinopsis*: Butler, 1873, p. 127; Scudder, 1875, p. 9.

Nymphalites Scudder, 1889

Род понимается нами как формальное объединение видов сем. *Nymphalidae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Nymphalites atavus (Charpentier). *Sphinx*: Charpentier, 1843, p. 408; нижний миоцен; Радобой, Югославия. *Vanessa atavina*: Heer, 1849, S. 177. *Eugonia*: Scudder, 1875, p. 40—44.

Nymphalites obscurum: Scudder, 1889, p. 457; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США.

Nymphalites scudderi Beutenmüller et Cockerell: Cockerell, 1908, p. 67; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США.

Nymphalites zeuneri Jarzembowski, 1980. *Lithosia* sp.: Woodward, 1879, p. 344; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия; Handlirsch, 1907, S. 923. *Euthalia*: Zeuner, 1960, p. 310. *Nymphalites zeuneri*: Jarzembowski, 1980, p. 279.

Nymphalites sp. *Apaturidi*: Zeuner, 1931, S. 310—311; верхний миоцен; Бёттинген, ФРГ. Хорошо сохранившийся отпечаток гусеницы. *Nymphalidatum* gen. et sp. (?): Zeuner, 1931, S. 309—310; верхний миоцен; Бёттинген, ФРГ. Отпечаток гусеницы.

Prodryas Scudder, 1889

Prodryas persephone: Scudder, 1889, p. 443; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США.

Vanessa Fabricius in Illiger, 1807

Vanessa sp. *Pygmaeis fossilis*: Nekrutenko, 1965b, p. 156; чокракский горизонт, средний миоцен; Ставропольский край; *nomen conditionalis*. Видовое название непригодно согласно ст. 15 ICZN.

Aglais Dalman, 1816

Aglais karaganica (Nekrutenko). *Vanessa*: Nekrutenko, 1965, с. 97; чокракский горизонт, средний миоцен; Ставропольский край; Nekrutenko, 1965b, p. 153.

СЕМЕЙСТВО LYCAENIDAE LEACH (1815)

Aquisextana Theobald, 1937

Aquisextana irenaei: Theobald, 1937, p. 160; нижний олигоцен, Экс-ан-Прованс, Франция.

Lithopsyche Butler, 1889

Geometroidea, *Euchemidae*: Butler, 1889, p. 294; *Lycaenidae*, *Riodininae*: Jarzembowski, 1980, p. 283.

Lithopsyche antiqua: Butler, 1889, p. 294; бембриджские слои, нижний олигоцен; о-в Уайт, Англия.

Lycaenites Rebel, 1898

Род принимается нами как формальное объединение видов сем. *Lycaenidae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Lycaenites gabbroensis: Rebel, 1898, S. 742; верхний миоцен; Габбро, Италия.

Rhiodinella Durden et Rose, 1978

Rhiodinella nympha: Durden, Rose, 1978, p. 17; свита Грин-Ривер, средний эоцен; Колорадо, США.

2.6.7. PAPILIONIDA INCERTAE SEDIS

В эту группу мы включаем сведения о таксонах, описанных по фрагментарному материалу либо недостаточно подробно, так что установить их принадлежность какому-либо определенному семейству чешуекрылых не представляется возможным. Список составлен в алфавитном порядке оригинальных названий объектов.

Alybia cuprella Rebel (*Elachistidae* s.l.): Rebel, 1934, S. 9; эоцен, балтийский янтарь. По первоописанию вид можно отнести к инфраотряду *Coleophoromorpha*.

Archaeolepis mane Whalley (*Archaeolepidae*): Whalley, 1985, p. 160; нижний лиас, Англия. Принадлежность единственного фрагмента крыла чешуекрылому нельзя считать однозначно определенной; систематическое положение не ясно.

Arctiites deletus Rebel (*Arctiidae*): Rebel, 1898, S. 732; верхний миоцен, Габбро, Италия. Неопределимый отпечаток; отнесение к *Arctiidae* произвольно.

Argyresthites Rebel (*Argyresthiidae*): Rebel, 1934, S. 5; отнесение рода к *Argyresthiidae* и объединение в нем двух нижнеперечисленных видов произвольно: признаки жилкования крыльев и строения ротового аппарата не согласуются ни между собой, ни с диагнозом указанного семейства.

Argyresthites succinella Rebel (*Argyresthiidae*): Rebel, 1934, S. 5; эоцен, балтийский янтарь. См. *Argyresthites* Rebel.

Argyresthites balticella Rebel (*Argyresthiidae*): Rebel, 1936, S. 175; эоцен, балтийский янтарь. См. *Argyresthites* Rebel.

Bombycites buechii Heer (*Bombycoidea*): Heer, 1865, p. 397; верхний миоцен, Энинген, ФРГ. Недиагностируемый отпечаток гусеницы.

Bombycites oeningensis Heer (*Bombycoidea*): Heer, 1849, S. 179; верхний миоцен, Энинген, ФРГ. Два брюшка с фрагментами крыльев.

Charidea metis Dalman (*Zygaenidae*): Dalman, 1826, p. 407; копал (без более точных указаний). Вид может быть отнесен как к *Zygaenidae*, так и к *Syntomidae*.

Chionaemopsis quadrifasciatus Cockerell et LeVeque (*Oecophoridae*): Cockerell, LeVeque, 1931, P. 355; свита Грин-Ривер, средний эоцен, Колорадо, США. *Atteva* (*Yponomeutidae*): Forbes, 1931, p. 480. На оригинальном рисунке, по-видимому, следует исправить обозначения жилок: m на R₁, Cu? на M₂, R₂ и R₄ на общем стебле не встречаются у *Tortricidae* и *Yponomeutidae*; такое расположение жилок отмечено у *Amphisbatinae*

(Oecophoridae), заметно отличающихся от указанного вида формой крыла и особенностями жилкования. Отнесение к Oecophoridae произвольно.

Eriocraniites hercynicus Kernbach (Eriocraniidae): Kernbach, 1967, S. 104; плиоцен, Виллерсхаузен, ФРГ. Размах крыльев современных Eriocraniidae не превышает 16 мм (обычно 9–13 мм); отнесение к этому семейству вида с размахом крыльев 19–20 мм нуждается в дополнительном обосновании. Опубликованная фотография не позволяет рассмотреть жилкование крыла.

Eristalis lapideus Scudder (Syrphidae, Muscida): Scudder, 1877, p. 765; 1890, p. 558, pl. 5, fig. 48. Судя по изображению, плохо сохранившийся отпечаток ночной бабочки.

Ethmia mortuella (Scudder). *Psecadia* (Ethmiidae): Scudder, 1890, p. 603; нижний–средний олигоцен, Флориссант, США. Этот вид может быть отнесен как к сем. Ethmiidae, так и к сем. Oecophoridae.

Gallerites keleri Kernbach (Pyralidae): Kernbach, 1967, S. 106; плиоцен, Виллерсхаузен, ФРГ. Плохое качество фотографии и явная неполнота описания затрудняют определение систематического положения.

Gelechioidea, species A: Jarzembowski, 1980, p. 269; бембриджские слои, олигоцен, о-в Уайт, Англия. Отпечаток не содержит никаких диагностических признаков.

Gelechioideogram, gen. et sp. 1 et 2: Кузнецов, 1941, с. 59–60; эоцен, балтийский янтарь. Эти виды относятся к инфраотряду Coleophoromorpha.

Geometridites jordani Kernbach (Geometridae): Kernbach, 1967, S. 107; плиоцен, Виллерсхаузен, ФРГ. Принадлежность описанного фрагмента крыла к сем. Geometridae вызывает сомнение; скорее, это крыло булавоусой бабочки.

Hexerites primalis Cockerell (Thyrididae): Cockerell, 1933, p. 480; эоцен; Колорадо, США. Качество фотографии и неполнота описания не позволяют установить систематическую принадлежность отпечатка.

Hydriomena protrita Cockerell (Geometridae): Cockerell, 1922, p. 1; нижний–средний олигоцен; Флориссант, Колорадо, США. Отнесение к Geometridae не обосновано.

Incurvariidae: Whalley, 1978, p. 77; ?апт, нижний мел; ливанский янтарь. Семейство определено по крыловым чешуйкам; определение нуждается в подтверждении.

Macrolepidoptera: Theobald, 1937b, p. 132; олигоцен; Гард, Франция. Плохо сохранившийся отпечаток.

Micropterix sp. (Micropterigidae): Kühne, Kubig, Schlüter, 1973, S. 62; сеноман, верхний мел; Дюргаль, Франция; Schlüter, 1974, S. 253; Skalski, 1976a, p. 162; Schlüter, 1978, Taf. 6. Принадлежность описанных чешуек не ясна.

Nepticulidae: Kinzelbach, 1970, S. 93; средний эоцен; Мессель, ФРГ. Мина на листе Moraceae. Sittig, 1927, S. 350; нижний олигоцен; Зальцхаузен, ФРГ. Мина на листе неизвестного растения. Принадлежность обеих мин бабочкам сомнительна.

Noctuidae: Theobald, 1937b, p. 163, Taf. III, fig. 20; олигоцен; Клейн-кемб, Эльзас, ФРГ. Описание нет.

Noctuites deperditus Heer (Noctuidae): Heer, 1856, S. 30; нижний оли-

гоцен; Экс-ан-Прованс, Франция. Возможно, что изображенный отпечаток вообще не относится к чешуекрылым.

Noctuites incertissimus Oustalet (Noctuidae): Oustalet, 1870, p. 158; средний олигоцен; Жерговия, Франция. Отнесение к Noctuidae произвольно.

Ocnerites macroceraticus Oppenheim (Lymantriidae): Oppenheim, 1885, S. 347; нижний миоцен; Ротт, ФРГ. Отнесение к Lymantriidae произвольно.

Phalaena geometra Bloch (Geometridae): Bloch, 1776, S. 180; копал (без более точного указания). Отнесение к Geometridae произвольно.

Phalaenites crenata Heer (Geometridae): Heer, 1849, S. 180; нижний миоцен; Радобой, Югославия; Pongrácz, 1928, S. 152. Отнесение к пяденицам не обосновано.

Phalaenites obsoleta Heer (Geometridae): Heer, 1849, S. 180; нижний миоцен; Радобой, Югославия. Систематическое положение не ясно.

Phylledestes vorax Cockerell (?Nymphalidae): Cockerell, 1907a, p. 187; нижний–средний олигоцен; Флориссант, США. Отпечаток гусеницы Macrolepidoptera.

Phyllocnistis sp. (Phyllocnistidae): Hickey, Hodges, 1975, p. 719; свита Уинд-Ривер, нижний эоцен; перевал Шеридан, Вайоминг, США. Мина на листе *Cedrela* sp. (Meliaceae). Отнесение к Phyllocnistidae возможно, но не однозначно.

Psychidae: Pongrácz, 1928, S. 152; нижний миоцен; Радобой, Югославия. Отпечаток бабочки плохой сохранности; отнесение к Psychidae произвольно.

Pyralites obscurus Heer (Pyralidae): Heer, 1856, S. 30; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция. Плохо сохранившийся отпечаток; отнесение к Pyralidae произвольно.

Satyrites incertus Daudet (Satyridae): Daudet, 1876, p. 423; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция. Отпечаток гусеницы. Возможно, вообще не имеет отношения к насекомым, представляя собой отпечаток шишки голосеменного (Nel, Nel, 1985).

Sphingidae: George, 1952, S. 88; средний олигоцен; Соляной Кряж, Пакистан. Одна удлиненная чешуйка; отнесение к Sphingidae произвольно.

Sphingidites weidneri Kernbach (Sphingidae): Kernbach, 1967, S. 108; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ. Нечеткий отпечаток гусеницы.

Tineidae: Menge, 1856, S. 29; эоцен, балтийский янтарь. *Tineidae*, species A: Jarzembowski, 1980, p. 269; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия. Отнесение обоих видов к Tineidae произвольно.

Tineites crystalli Kawall (Tineidae): Kawall, 1876, p. 171; возраст неизвестен; Уфалей, Средний Урал. Несколько мелких гусениц в кристалле горного хрусталя (!). Отнесение к Tineidae произвольно.

Tortricidae: Menge, 1986, S. 28–29; эоцен, балтийский янтарь. Отнесение к Tortricidae произвольно.

Tortrix destructus Cockerell (Tortricidae): Cockerell, 1916, p. 98; нижний–средний олигоцен; Флориссант, США. Отнесение к Tortricidae произвольно.

Ypsolophus insignis Germar (Plutellidae): Germar, 1837, Taf. 20; нижний миоцен; окрестности Бонна, ФРГ. Отнесение к Plutellidae произвольно; инфраотряд Coleophoromorpha.

2.6.8. УКАЗАНИЯ НА PAPILIONIDA

Под указанием мы понимаем упоминание об обнаружении ископаемых чешуекрылых, не сопровождающееся описанием или рисунком. Все указания в списке расположены в алфавитном порядке. Не включены указания на находки остатков бабочек, не сопровождающиеся никакими сведениями об их систематическом положении.

Androgynus neander Plötz (Hesperidae): Skalski, 1976b, p. 199; плейстоцен; копал Занзибара.

Arctia (Arctiidae): Klebs, 1890, S. 270; эоцен, балтийский янтарь.

Arctiidae: Kernbach, 1967, S. 107; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ.

Bombux: Serres, 1829, p. 230; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Charaxes candiopa Godt (Nymphalidae): Skalski, 1976b, p. 198; плейстоцен; копал Занзибара. Ископаемая находка рецентного вида.

Cosmopterigidae: Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

Cossus: Serres, 1829, p. 230; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Deilephila sp. (Sphingidae): Theobald, 1934, p. 281; нижний олигоцен; Села, Франция.

Ectoedemia Busck (Nepticulidae): Skalski, 1976b, p. 199; эоцен, балтийский янтарь.

Eriocraniella sp. (Eriocraniidae): Opler, 1973, p. 1321; средний миоцен; Невада, США. Мины на *Quercus simulans* (Fagaceae).

Ethmiidae: Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

Evetria resinella L. (Tortricidae): Koronen, Nuorteva, 1973, p. 34; плейстоцен, Финляндия. Ископаемая находка рецентного вида.

Gelechiidae: Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

Heliozelidae: Skalski, 1976b, p. 199; эоцен, балтийский янтарь.

Incurvariidae: Skalski, 1979d, p. 63; хетская свита, верхний сантон; ретинит Янтардаха, Таймыр.

Johanssonia Bork. (Nepticulidae): Skalski, 1976b, p. 199; эоцен, балтийский янтарь.

Junonia sp. (Satyridae): Evers, 1907, p. 132; плейстоцен; копал Занзибара.

Lipariden—Raupe (Lymantriidae): Evers, 1907, S. 132; плейстоцен; копал Занзибара.

Lithocolletis aceriella Clem. (Gracillariidae): Chambers, 1882, p. 529; верхний мел, группа Дакота; Канзас, США. Мина на листе "Acer" sp. Определение современного вида чрезвычайно сомнительно.

Micropterigidae: Tillyard, 1926, p. 410; эоцен, балтийский янтарь.

Mnesarchaeidae: Жерихин, Сукачева, 1973, с. 20; хетская свита, верхний сантон; ретинит Янтардаха, Таймыр. Skalski, 1979d, p. 63.

Oecophoridae: Hurd, Smith, Durham, 1962, p. 110; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

Phalaena (Geometridae): Curtis, 1829, p. 295; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Phyllocnistis liriodendronella Clem. (Phyllocnistidae): Chambers, 1882, p. 529; верхний мел, группа Дакота; Канзас, США. Мина на листе "Magnolia" sp. Определение современного вида чрезвычайно сомнительно.

Precis sp. (Nymphalidae): Evers, 1907, S. 130; плейстоцен; копал Занзибара.

Psychidae: Lewis, 1976, p. 345; олигоцен; Монтана, США.

Pyralidae: Hiura, Miyatake, 1974, p. 389; плейстоцен; Мидзунами, о-в Хонсю, Япония.

Rhrobota sp. (Tortricidae): Skalski, 1976b, p. 203; копал (без более точных указаний).

Satyrus (Satyridae): Serres, 1829, p. 230; н. олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Sesia (Sesiidae): Serres, 1829, p. 230; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Sphinx: Berendt, 1830, p. 37; эоцен, балтийский янтарь.

Sphinx (Sphingidae): Schöberlin, 1888, S. 69; верхний миоцен; Энинген, ФРГ (гусеница).

Tineidae: Hurd, Smith, Durham, 1962, p. 110; Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен, Чьяпас, мексиканский янтарь.

Tineoidea: Жерихин, 1980b, с. 67; коньяк, нижняя часть хетской свиты; ретинит, Романыха, Таймыр. Неописанный фрагмент бабочки; определение А. Скальского.

Tortricidae: Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

Triphena (Noctuidae): Gervais, 1877, p. 68; олигоцен; Керси, Франция (куколка).

Zygaena (Zygaenidae): Serres, 1829, p. 230; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Walshidae: Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

2.7. ТАКСОНЫ, ОШИБОЧНО ОТНЕСЕННЫЕ К PAPILIONIDA

Archipsyche eichstaettensis: Handlirsch, 1906, S. 624: Cimicida, Palaeontinidae.

Beloptesis gigantea (Weyenberg, 1874): Handlirsch, 1906, S. 625: Cimicida, Palaeontinidae.

Beloptesis oppenheimi: Handlirsch, 1906, S. 625: Cimicida, Palaeontinidae.

Breyeria borinensis (Bohre, 1875): Wallace, 1879, p. 501, 582 (цит. по: Scudder, 1891): Dictyoneurida, Breyeriidae.

Curvicutitidae (единственный род и вид *Curvicutitus triassicus*); Hong, 1984, p. 783: Cimicida (Д.Е. Щербakov, лич. сообщ.).

Cyllonium boisduvalianum: Westwood, 1854, p. 387: Cimicida, Palaeontinidae.

Cyllonium hewistonianum: Westwood, 1854, p. 390: Cimicida, Palaeontinidae.

Eocicada lameeri: Handlirsch, 1906, S. 627: Cimicida, Palaeontinidae.

Eocicada microcephala: Oppenheim, 1888, S. 229: Cimicida, Palaeontinidae.

Eosoronidae (единственный род и вид *Eosorona iani*); Tindale, 1980, p. 270: Phryganeida, Protorhyacophilidae Riek, 1955; Protorhyacophila iani (Tindale) (Сукачева, 1980, с. 9).

Eoneura (подотряд Papilionida с единственным семейством, родом и видом *Eosectidae*, *Eoses triassica*); Tindale, 1945, p. 39, триас: Panorpida, Permochoristidae, Mesochoirista proavitella Tillyard, 1916 (Riek, 1955; Сукачева, 1980, с. 9; Wilmann, 1984, p. 232).

Fabellovena (3 вида): Oppenheim, 1885, S. 344, юра: Vespida, Myrmiciidae, Myrmicium Westwood, 1854 (Мaa, 1949, p. 17).

Limacodites mesozoicus: Handlirsch, 1906, S. 662: Cimicida, Palaeontinidae.

Micropterigidae indet.: Barthel, Hetzer, 1982, S. 333: Phrygaenida (И.Д. Сукачева, лич. сообщ.).

Pachypsyche vidali: Meunier, 1902, p. 9; Cimicida, Palaeontinidae.

Palaeocossus jurassicus: Oppenheim, 1885, S. 333: Cimicida, Palaeontinidae.

Palaeontina oolitica: Butler, 1873, p. 126: Cimicida, Palaeontinidae.

Palaeontinidae: Handlirsch, 1906, S. 618: Cimicida (Tillyard, 1921, p. 283).

Paratrachoptera: Riek, 1976: Panorpida, subordo Paratrachoptera. Рик (Riek, 1976) считал Paratrachoptera подотрядом Papilionida, что противоречит диагнозу чешуекрылых. Обычно эта группа рассматривается как отдельный отряд (Родендорф, 1977) или подотряд скорпионид (Сукачева, 1980).

Phragmatocites damesii: Oppenheim, 1885, S. 323: Cimicida, Palaeontinidae.

Prolystra lithographica: Oppenheim, 1888, S. 228: Cimicida, Palaeontinidae.

Protopsyche braueri: Handlirsch, 1906, S. 623: Cimicida, Palaeontinidae.

Pseudosirex darwini: Weyenbergh, 1873, S. 238: Vespida, Myrmiciidae, Myrmicium schroeteri (Germar, 1839) (Carpenter, 1932, p. 125; Maa, 1949, p. 17).

Rhipidorabidus (3 вида): Oppenheim, 1885, S. 344: Vespida, Myrmiciidae, Myrmicium Westwood, 1854 (Maa, 1949, p. 17).

Sphinx schroeteri: Germar, 1839, S. 210: Vespida, Myrmiciidae, Myrmicium schroeteri (Germar, 1839) (Maa, 1949, p. 17).

Sphinx schnelleni: Weyenbergh, 1869, p. 261: Vespida, Myrmiciidae, Myrmicium schroeteri (Germar, 1839) (Carpenter, 1932, p. 125; Maa, 1949, p. 17).

Tineites lithophilus: Germar, 1842, S. 88–89: Termitida (Hagen, 1862, p. 107).

2.8. ИСХОДНЫЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Установление исходного плана строения какой-либо группы организмов — классическая проблема, лежащая на стыке филогенетики, сравнительной анатомии и палеонтологии. Ее решение входит в сферу компетенции сравнительной анатомии и служит основой для создания естественной системы организмов, для установления их филогенетических связей. "Разделение целого на части и описание их взаимной связи составляет предмет тектологии; синтез целого, обратное его построение из частей, составляет предмет архитектоники" (Беклемишев, 1952, с. 19). Применительно к отряду чешуекрылых достаточно подробно разработана только архитектура гениталий самцов (Birker-Smith, 1974; Кузнецов, Стекольников, 1978); исследования других систем органов находятся в лучшем случае на тектологическом уровне. Попытка реконструкции исходного плана строения чешуекрылых недавно была предпринята Кристенсеном (Kristensen, 1984), который, однако, не использовал имеющиеся палеонтологические материалы. Мы рассмотрим те черты исходного плана строения бабочек, которые могут быть установлены на ископаемом материале.

Размеры. Специально вопрос о размерах гипотетического предка чешуекрылых ранее не обсуждался. Отметим, что у современных чешуекрылых из наиболее примитивных семейств наблюдается достаточно большой размах размерной изменчивости — от 3 (моли-малютки) до 100 и более (тонкопряды) миллиметров в размахе крыльев. Вместе с тем наиболее древние (юрские и нижнемеловые) чешуекрылые представлены видами с размахом крыльев 10–15 мм. По-видимому, этот факт нельзя объяснить тафономическими искажениями; наоборот, крупные размеры способствуют захоронению насекомых в осадочных породах.

Косвенным, но достаточно важным указанием на относительно небольшие размеры предковых форм отряда чешуекрылых является чрезвычайно раннее и, по-видимому, быстрое возникновение у чешуекрылых минирующего образа жизни гусениц. Наличие у самки *Undopterix sukatshevae* Skalski режущего яйцеклада позволяет предположить, что гусеницы этого вида, подобно гусеницам современных *Eriocraniidae*, минировали листья древесных растений. Наличие богатой фауны минеров в дуроне подтверждается приведенными выше описаниями мин 5 видов *Nepticulidae* и 1 вида *Bucculatricidae* из Кзыл-Джара. На обилие в позднем мелу чешуекрылых-минеров указывает также высокая численность их паразитов в сенонских смолах Таймыра (Расницын, 1975). Вместе с тем очевидно, что ключевой преадаптацией для перехода гусениц к минированию тканей листа являются незначительные размеры тела насекомого. Показано, что относительное число видов с минирующим образом жизни гусениц коррелятивно связано с размерами бабочек и крайне незначительно в тех семействах, где размах крыльев в среднем больше 12–15 мм (Ivinskis, Pakalniškis, Puplėsis, 1985).

Исходя из вышеизложенного, мы считаем, что размах крыльев гипотетической предковой формы отряда чешуекрылых составлял 10–15 мм. Современные представители подотрядов *Micropterigina*, *Agathi-phagina*, *Heterobathmiina*, *Eriocraniina* в основном сохранили принадлеж-

ность к той же размерной группе. В пределах *Nepticulomorpha* (подотряд *Adelina*) наблюдается заметное уменьшение размеров тела в связи с дальнейшим приспособлением гусениц к минирующему образу жизни. У *Neptialina*, напротив, мы наблюдаем резкое увеличение размеров тела, носящее, несомненно, вторичный характер и вызвавшее изменения относительных размеров торакальных мышц (Козлов, 1986) в связи с переходом в иную размерную категорию. В пределах *Papilionina* наблюдается очень широкий спектр абсолютных размеров тела: 3–300 мм в размахе крыльев.

Голова. Мы затрудняемся провести подробный анализ строения усиков, однако укажем, что судя по отпечатку *Eolepidopterix jurassica* A. Rasp. они составляли около 2/5–1/2 длины передних крыльев, что и отражено в реконструкции Кристенсена (Kristensen, 1984). В дальнейшем у чешуекрылых происходило как удлинение (наблюдающееся уже у эоценовых *Tineidae* и *Adelidae*), так и гораздо более редкое укорочение усиков; последнее направление представлено лишь тонкопрядами.

Ротовой аппарат у предковых форм отряда, несомненно, был грызущего типа, с хорошо развитыми мандибулами, наличие которых Уолли (Whalley, 1978) считает одной из главных плезиоморфных черт *Micropterigidae*. Отметим, что ротовой аппарат ручейников сильно специализирован в ином по сравнению с чешуекрылыми направлении и прямое выведение особенностей строения ротового аппарата примитивных чешуекрылых из ротового аппарата примитивных ручейников (более древнего отряда, имеющего пермский возраст) невозможно. Ротовой аппарат ископаемых ручейников изучен пока что недостаточно.

Одной из интересных особенностей строения ротового аппарата *Eolepidopterix jurassica* A. Rasp. являются размеры губных щупиков, практически равных по длине челюстным и несколько превышающих расстояние между глазами бабочки. По-видимому, равная длина челюстных и губных щупиков была присуща исходному плану строения бабочек; в дальнейшем преимущественное развитие получали либо челюстные, либо губные щупики. Наличие перегибов на челюстных щупиках, также являющееся одной из плезиоморфных черт *Micropterigidae* (Whalley, 1978), прослеживается не только у всех ископаемых видов этого семейства, но и у *Eolepidopterigidae*.

Уникальным для бабочек случаем преобразования челюстных щупиков является возникновение вторичной кольчатости их концевых члеников, отмеченное у 3 видов вымершего подсем. *Tillyardineinae* (*Tineidae*). По-видимому, это вторичное расчленение может рассматриваться как возникшее параллельно у бабочек (где, однако, оно не получило широкого распространения) и у ручейников (подотряд *Hudrop-suchina*) на общей морфологической основе.

Грудь. При обсуждении исходного для чешуекрылых состояния пронотума палеонтологические данные приходят в явное противоречие с данными сравнительной морфологии. Хорошо сохранившийся отпечаток пронотума *Eolepidopterix jurassica* A. Rasp. напоминает пронотум современных *Panorpida* и не несет парных "setose warts", принимаемых за синапоморфию *Amphiesmenoptera* (Boudreaux, 1979) и включаемых в исход-

ный план строения груди чешуекрылых (Kristensen, 1984). В качестве альтернативной гипотезы можно выдвинуть предположение, что упомянутые "setose warts" параллельно возникли у Phryganeida и Papilionida на общей морфологической основе.

Соотношение размеров нотумов средне- и заднегруди наиболее древних чешуекрылых подтверждает наше предположение (Гродницкий, Козлов, 1985; Козлов, 1986) об исходной гомономности двух сегментов птероторакса. Явная гетерономность строения грудных сегментов, выражающаяся в преобладании мезонотума над метанотумом, обнаруживается лишь у более продвинутых палеогеновых чешуекрылых.

Из особенностей строения ног укажем на наличие эпифиза на передних голенях, обнаруженного у *Parasabatina aftimacrai* Whalley из ливанского янтара, и наличие шпор: апикальной пары на средних и срединной и апикальной пар на задних голенях (Whalley, 1978). Предполагаемое наличие срединной пары шпор на средних голенях (Kristensen, 1984) не подтверждается палеонтологическими данными (Whalley, 1978; Скальский, 1979в; Расницын, 1983а). Отметим, что на задних голенях, кроме 2 пар шпор, исходно, по-видимому, имелись многочисленные длинные щетинки, как у *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn. (Расницын, 1983а).

Основные черты исходного для отряда строения крыльев (удлинненно-овальная, симметричная относительно базально-апикальной оси форма крыльев; отсутствие специализированного сцепочного аппарата; гомономное жилкование; расположение линии отгиба вершины близ середины крыла), установленные ранее (Козлов, Иванов, Гродницкий, 1986), могут быть существенно дополнены при изучении ископаемого материала. Анализ жилкования юрских и нижнемеловых представителей *Eolepidopterigidae*, *Micropterigidae* и *Undopterigidae* показывает, что предложенный ранее (Kristensen, 1984) исходный план жилкования крыльев бабочек не вполне точен.

Для исходного типа жилкования крыльев чешуекрылых, по-видимому, было характерно наличие апикальных бифуркаций практически всех жилок. Основными из них являются Sc_1 и Sc_2 (не ясно, имелось ли это разветвление в задних крыльях), R_{1a} и R_{1b} , R_2 и R_3 , R_4 и R_5 , M_1 и M_2 , CuA_1 и CuA_2 . Отметим отсутствие бифуркации задней ветви ствола M , следовательно, отсутствие жилки M_4 , искусственно введенной в исходный план жилкования чешуекрылых (Kristensen, 1984). Кроме того, при реконструкции архетипа жилкования необходимо учитывать некоторые закономерности функциональной морфологии крыльев и, в частности, наличие на крыльях первичных молей линий отгиба вершины крыла (лежащие на одном уровне место выхода на костальный край жилки Sc_2 , бифуркации стволов R , M и CuA и место выхода на анальный край крыла жилки CuP и связанной с ней складки scu) и трапециевидного прогиба вершины крыла (места расхождения жилок R_2 и R_3 , R_4 и R_5 , M_1 и M_2). Жилки в местах прохождения через них линий деформации уплощены и представляются прерванными, в связи с чем расположение этих линий можно восстанавливать на палеонтологическом материале хорошей сохранности. Обе указанные линии прекрасно видны у *Diaopterix gasnitsyni* Skalski и у рецентных видов первичных молей (Гродницкий, Козлов, 1985), но потеряны на реконструкции Кристенсена

(Kristensen, 1984). Отметим, что у ископаемых *Eolepidopterigidae* и *Micropterigidae* жилка R_5 выходит на терминальный край крыла (плезиоморфия *Micropterigidae* по Whalley, 1978). Поперечные жилки, замыкающие ячейку $r-cu$, выражены гораздо более слабо, чем продольные жилки. В целом жилкование наиболее примитивных из известных чешуекрылых гораздо ближе к жилкованию ручейников (*Phryganeida*), чем это предполагалось ранее.

Как на попытку установления архетипа жилкования булавоусых чешуекрылых (*Hesperioidea* + *Papilionoidea*) необходимо указать на работу Тиндейла (Tindale, 1980). Однако предлагаемая им схема является несколько усложненной; она не подтверждается при изучении палеогеновых и неогеновых булавоусых чешуекрылых. В указанной работе исходный план жилкования крыла установлен на основании изучения онтогенеза жилкования при однозначном истолковании биогенетического закона ("онтогенез есть краткое повторение филогенеза"). Методологическая несостоятельность подобного "прямолинейного" подхода неоднократно обсуждалась ранее (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1982).

Гомономность крыльев и соответствующих им двух сегментов птероторакса (симметрия сдвига), наблюдающаяся у наиболее древних из известных чешуекрылых, подтверждает наше предположение (Гродницкий, Козлов, 1985), что исходным для бабочек является функционально четырехкрылый полет; переход к функциональной двукрылости происходил уже в пределах отряда *Papilionida*. Отметим, что уздечка (френулом) у *Parasabatina aftimacrai* Whalley по строению идентична уздечке современных *Micropterigidae* и явно не обеспечивала механической связи крыльев одной стороны тела в цикле взмаха. Возможно, щетинки френулома исходно несли сенсорную функцию (Гродницкий, Козлов, 1985).

Судя по ископаемым материалам, организация поверхности крыла у *Micropterigidae* на протяжении около 100 млн лет не претерпела существенных изменений; подчеркнем наличие шипиков (микротрихий) на крыловой мембране и однородность чешуйчатого покрова крыльев (Whalley, 1978). Строение чешуек современных *Micropterigidae* (Kristensen, 1970) идентично с таковым ископаемых представителей этого семейства и, по-видимому, совпадает со строением чешуек гипотетических предковых форм чешуекрылых. Наличие чешуек такого типа вполне обоснованно включено в исходный план строения бабочек (Kristensen, 1984).

Наиболее сложным является вопрос о строении брюшка, в особенности о строении генитальных структур, которые редко удается изучать у ископаемых объектов. Укажем, что палеонтологические материалы подтверждают приписываемое исходному плану строения гениталий самок наличие двух пар длинных апофизов. По-видимому, самки *Eolepidopterigidae* обладали коротким телескопическим яйцекладом, обеспечивающим откладку яиц в полости какого-либо субстрата. Из рецентных групп примитивных чешуекрылых наиболее близки к такому состоянию самки *Agathiphagidae*. В целом мы поддерживаем предложенную ранее (Mutuura, 1972) схему основных направлений эволюции гениталий

самок. Подчеркнем, что на палеонтологическом материале удастся проследить лишь эволюцию структур, связанных с яйцекладом.

Гениталии самок наиболее древних представителей Papilionida практически не изучены. Укажем только, что частично сохранившиеся на отпечатке гениталии описанного выше Palaeosabatinca zherichini Kozlov внешне практически идентичны изображенным у "hypothetical ancestral moth" (Kristensen, 1984).

Приведенным выше перечислением анцестральных состояний морфологических признаков, по-видимому, ограничивается на современном этапе вклад палеоэнтомологии в проблему реконструкции исходного плана строения чешуекрылых.

2.9. ФИЛОГЕНИЯ ОТРЯДА ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Одним из ключевых вопросов филогении Papilionida, решение которого должно базироваться на изучении ископаемого материала, является вопрос о времени возникновения отряда в целом и отдельных его таксонов в частности.

Время возникновения отряда чешуекрылых широко обсуждалось в литературе, но до последнего времени отсутствие палеонтологических данных тормозило решение этого вопроса и вынуждало исследователей прибегать к косвенным методам оценки возраста Papilionida. При этом выдвигались предположения о том, что чешуекрылые как отряд сформировались в конце триаса—начале юры (Razowski, 1974) или даже в перми—триасе (Емельянов, Фалькович, 1983). Последняя датировка, вероятно, основывается на подтвержденном палеонтологическими материалами пермском возрасте отряда Phryganeida, поскольку считается установленным, что предками чешуекрылых не могли быть представители современных подотрядов ручейников (Kristensen, 1975). Однако дивергенция двух подотрядов ручейников — Hydropsychina и Phryganeina — и становление их морфологических особенностей происходили в верхнем триасе—нижней юре (Сукачева, 1980), в связи с чем пермский возраст чешуекрылых представляется нам завышенным.

Для установления времени происхождения чешуекрылых использовались также зоогеографические данные, объясняемые с позиций "мобилистической биогеографии" (Kristensen, Nielsen, 1979; Емельянов, Фалькович, 1983). Убедительная критика подобных концепций приведена К.Ю. Еськовым (1984), в связи с чем мы воздерживаемся от обсуждения выводов предшествующих исследователей, основанных на анализе ареалов реликтовых групп. Отметим только, что нахождение ископаемых представителей реликтовых семейств чешуекрылых далеко за пределами их современных ареалов подтверждает выводы К.Ю. Еськова. Это в первую очередь достоверное нахождение бабочки сем. Lophocoridae в ретинитах Таймыра (Skalski, 1979d); три современных вида этого семейства известны из Южной Австралии (Common, 1973). Кроме того, в ретинитах Таймыра обнаружен фрагмент равнокрылой бабочки, предварительно отнесенный к сем. Mnesarchaeidae (Skalski, 1979d), а из олигоценовых отложений о-ва Уайт (Англия) описан представитель рода *Copromorpha* Meur. (*Copromorphidae*) (Jarzembowski, 1980). Оба указан-

ных таксона в современной фауне представлены только в Индо-Австралийском регионе. Наконец, два ископаемых рода Micropterigidae — *Parasabatinca* Whalley и *Palaeosabatinca* Kozlov — обнаружены соответственно в Ливане и в Бурятии, в то время как наиболее близкий к ним род *Sabatinca* Walk. встречается в Австралии и Новой Зеландии. Два ископаемых вида последнего рода описаны из бирманского и балтийского янтарей (Whalley, 1978).

Не так давно (Сукачева, 1980) древнейшие находки чешуекрылых датировались аптом—альбом (нижний мел). Однако за последние годы чешуекрылые обнаружены в нижнем мелу (Байса; см. выше) и в верхней юре (Уда; Расницын, 1983а). Имеется также сообщение об обнаружении приписываемого чешуекрылым крыла *Archaeolepis* Whalley в нижнем лейасе Англии (Whalley, 1985). Таким образом, юрский возраст отряда чешуекрылых можно считать доказанным.

Система высших таксонов отряда чешуекрылых в последнее десятилетие активно разрабатывалась различными авторами. Несмотря на это, не существует общепринятой классификации отряда Papilionida. В целом мы принимаем схему дивергенции подотрядов и надсемейств равнокрылых бабочек, предложенную Кристенсеном (Kristensen, 1984). К этой схеме довольно близко филогенетическое древо В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниковца (1978, 1986), охватывающее, однако, только палеарктических представителей отряда. В подавляющем большинстве работ принимается точка зрения, что Micropterigidae являются сестринской группой по отношению ко всем остальным чешуекрылым; выделение подотряда Micropterigina можно считать общепринятым. Вместе с тем мы считаем нецелесообразным объединять всех остальных чешуекрылых в один подотряд (*Haustellata*: Кузнецов, Стекольников, 1984), поскольку указанный таксон хотя и базируется на синапоморфии признаков, но все же является чрезвычайно неоднородным. От выделения этого таксона в последние годы воздерживаются даже сторонники "чистого" кладизма (Kristensen, 1984; Minet, 1984).

Предложение М.И. Фальковича (Емельянов, Фалькович, 1983) использовать в качестве основного признака при выделении подотрядов разнокрылость (гетерономное жилкование крыльев бабочек) было рассмотрено нами ранее (Козлов, Иванов, Гродницкий, 1986; Козлов, 1986, 1987а). Показано, что достижение разнокрылости (точнее — функциональной двукрылости, ее определяющей) хотя и явилось важнейшим этапом в эволюции полета чешуекрылых, однако не затронуло принципиальных особенностей строения птероторакса и не изменило аэродинамику полета чешуекрылых. В связи с этим мы считаем, что этот признак имеет подчиненное значение по сравнению с особенностями морфологии и анатомии генитальных структур, строение которых широко используется в классификации чешуекрылых. Принимаемый многими авторами подотряд Frenatae (=Heteroneura) является гетерогенной группой, объединяющей монотризных и дитризных чешуекрылых. Заметим, что сходство в строении крылового аппарата функционально двукрылых бабочек можно рассматривать не только как доказательство монофилии этой группы, но и как результат конвергенции (дифилетизм *Heteroneura*, по: Minet, 1984). Гипотеза независимого становления

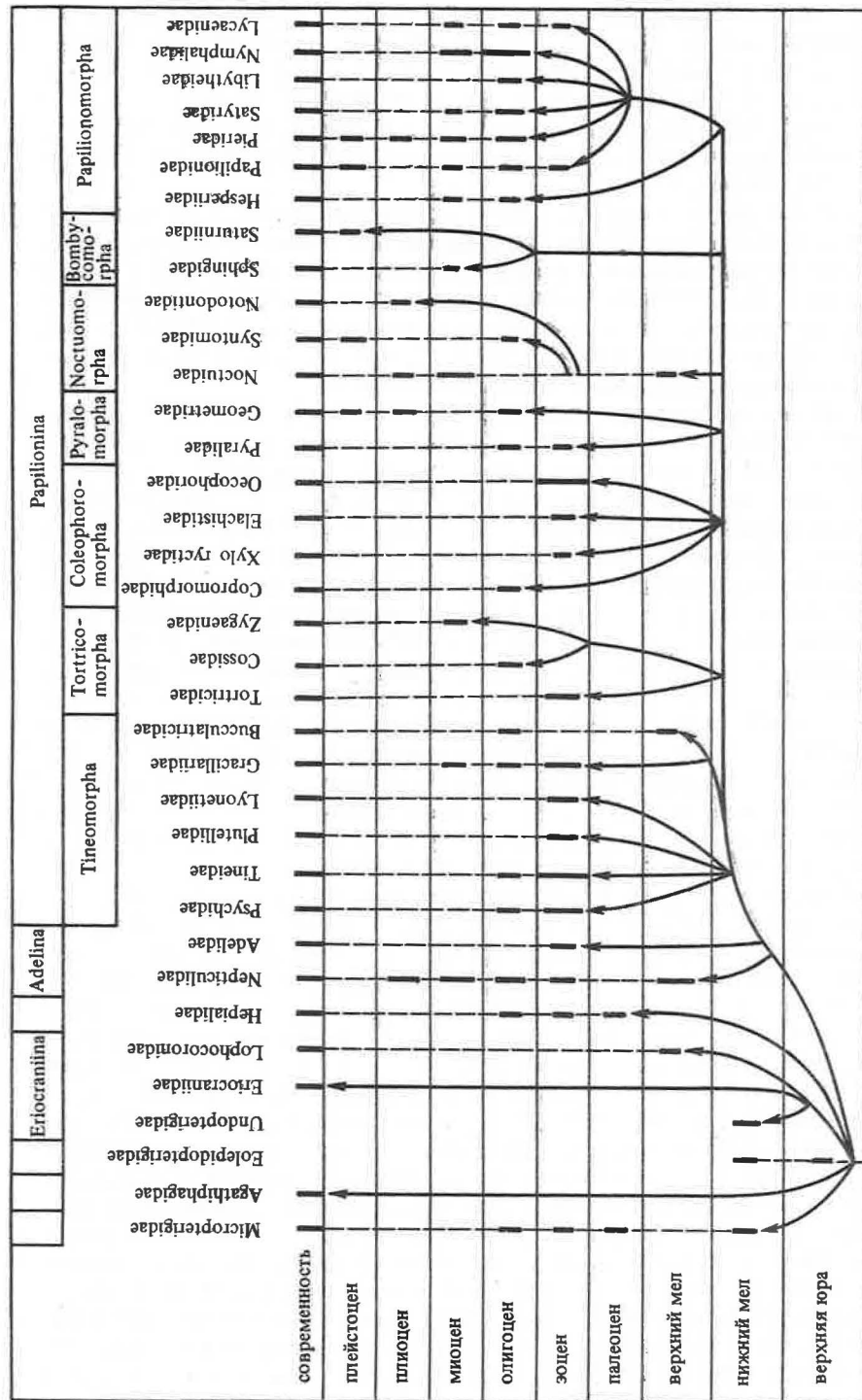


Рис. 18. Схема филогенетических отношений чешуекрылых (сплошные линии указывают на наличие ископаемого материала)

разнокрылости объясняет, в частности, отмеченные ранее (Nielsen, 1982; Minet, 1984) отличия в строении сцепочного аппарата некоторых нептикульморфных молей. Не отрицая возможность неоднократного возникновения функционально двукрылого полета у разных групп чешуекрылых (как это имело место у ручейников, — Иванов, 1985), мы рассматриваем эту гипотезу как не доказанную и принимаем более простую схему, в которой разнокрылые бабочки рассматриваются как монофилетическая группа. Мы отклоняем также недостаточно аргументированное предложение Минэ (Minet, 1984) выводить подотряд *Hepialina* из общего корня с разнокрылыми бабочками, помещая его между инфраотрядами *Nepticulomorpha* и *Adelomorpha*.

Введенная в систематику чешуекрылых В.И. Кузнецовым и А.А. Стекольниковым (1978) категория инфраотряда с окончанием — *morpha* хорошо укладывается в принятую нами систему типифицированных таксонов и используется в настоящей работе для более дробной классификации инфраотрядов *Adelina* и *Papilionina* как промежуточная категория между подотрядом и надсемейством. При этом мы допускаем возможность последующего повышения двух инфраотрядов *Adelina* в ранг подотрядов. Приводимое ниже разделение на инфраотряды подотряда *Papilionina* отражает, по нашему мнению, основные направления эволюции высших (дигризных) чешуекрылых. При этом каждый из инфраотрядов объединяет, как правило, комплекс не только морфологически сходных, но и экологически близких семейств. Подробная характеристика выделенных нами инфраотрядов подотряда *Papilionina* и обсуждение их объема выходят за рамки настоящей работы.

Ordo Papilionida Laicharting, 1781

- Subordo Eolepidopterigina Rasnitsyn, 1983
- ” Micropterigina Herrich-Schaeffer, 1855
- ” Agathiphagina Davis, 1978
- ” Heterobathmiina Kristensen et Nielsen, 1983 (1979)
- ” Eriocraniina Tutt, 1899
- ” Hepialina Latreille, 1809
- ” Adelina Lameere, 1936 (1815)
- Infraordo Adelomorpha Lameere, 1936 (1815)
- ” Nepticulomorpha Stainton, 1859
- Subordo Papilionina Laicharting, 1781
- Infraordo Tineomorpha Latreille, 1810, stat. nov.
- ” Tortricomorpha Latreille, 1802–1803, stat. nov.
- ” Coleophoromorpha Hübner, 1825, stat. nov.
- ” Pyralomorpha Latreille, 1809, stat. nov.
- ” Noctuomorpha Latreille, 1809, stat. nov.
- ” Bombycomorpha Latreille, 1802–1803, stat. nov.
- ” Papilionomorpha Laicharting, 1781, stat. nov.

Схема филогенетических отношений основных групп отряда чешуекрылых, составленная с учетом палеонтологического материала, приведена на рис. 18. Мы предполагаем, что в историческом развитии отряда чешуекрылых можно выделить три основных этапа адаптивной радиации. Первый, наиболее древний, по-видимому, датируется верхней юрой. Из юры известны *Archaeolepis mane* Whalley и *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn. и в дальнейшем, возможно, произойдет смещение этого этапа вниз по геохронологической шкале.

В мелу представлены основные подотряды чешуекрылых: *Eolepidopterigina*, *Micropterigina*, *Eriocraniina*, *Adelina* и *Papilionina*. Второй, наиболее бурный период адаптивной радиации чешуекрылых, преимущественно подотряда *Papilionina*, наблюдается в середине мела и совпадает по времени с экспансией покрытосеменных. Козволюция чешуекрылых и цветковых растений неоднократно подчеркивалась многими исследователями, и мы не будем специально останавливаться на этом вопросе. Отметим только, что покрытосеменные растения явились чрезвычайно мощным средообразующим фактором, так что их роль в эволюции чешуекрылых не ограничивается созданием трофической базы для гусениц и имаго. Большое значение имело резкое увеличение пространственно-временной неоднородности растительного покрова, послужившее основой для формирования значительного количества потенциальных экологических ниш, многие из которых были заняты чешуекрылыми. В середине—конце мела сформировались, по-видимому, все инфраотряды *Papilionina*.

Наконец, третий период адаптивной радиации чешуекрылых датируется средним палеогеном (предположительно нижним эоценом) и связан в первую очередь с резким увеличением разнообразия дневных (инфраотряд *Papilionomorpha*) и некоторых ночных чешуекрылых. Возможно, это было связано с переходом гусениц к открытому образу жизни и с освоением бабочками открытых (не лесных) ландшафтов.

Наиболее примитивными из известных чешуекрылых являются 2 вида подотряда *Eolepidopterigina*. По-видимому, они наиболее близки к предковым формам *Papilionida*, от которых предположительно в конце юры отделились все подотряды чешуекрылых. Подотряд *Eolepidopterigina* является вымершим; в современной фауне к нему наиболее близки *Micropterigina* и *Agathiphagina* (ископаемые находки последних нам неизвестны).

Геологическая история *Micropterigina* — группы, сохранившей, по-видимому, наибольшее количество плезиоморфных признаков, прослеживается достаточно полно. Они известны с нижнего мела до олигоцена, причем число достоверных находок бабочек *Micropterigidae* (6 видов) составляет 3% от известных ископаемых чешуекрылых (в современной фауне к этому семейству относится менее 0,1% видов). Можно предположить, что в мелу—палеогене *Micropterigidae* были гораздо более многочисленны, чем в настоящее время; их вымирание, вероятно, было вызвано не конкурентным вытеснением со стороны более продвинутых групп, а их стенобионтностью — высокой требовательностью к постоянству определенных абиотических факторов, в первую очередь влажности почвы. Необходимо отметить, что при этом как гусеницы, так и бабочки очень лабильны в выборе пищи. Так, для гусениц *Micropterix* Hb. отмечено питание растительным детритом (Lorenz, 1961), скелетирование листьев *Veronica agrestis* L. (Lorenz, 1961) и других цветковых растений (Carter, Dugdale, 1982). Бабочки питаются пыльцой голосеменных (сосны), чаще покрытосеменных растений, как однодольных, так и двудольных (Heath, 1959, и мн. др.). Отметим, что хотя гусеницы некоторых тропических представителей этого семейства и питаются мхами (Powell, 1980), широко распространенное мнение о питании мхами гусениц *Micropterix* Hb. является

ошибочным. Наиболее древним из рецентных родов является, по-видимому, *Sabatınca* Walk., известный с палеоцена—эоцена; два близких к нему рода описаны из мела.

Подотряд *Eriocraniina* достоверно известен только из мела. Имеющиеся указания на нахождение мин в туроне Средней Азии основаны на ошибочном определении, в миоцене США нуждаются в подтверждении (мины не описаны). Гусеницы всех известных видов этого подотряда минируют листья древесных растений.

Подотряд *Herpialina* представлен несколькими находками в олигоцене—эоцене. Положение этого подотряда в системе *Papilionida* не вполне ясно; в качестве крайних вариантов можно указать как противопоставление тонкопрядов всем прочим чешуекрылым (Friese, 1969), так и расположение их между разнокрылыми бабочками инфраотрядов *Nepticulomorpha* и *Adelomorpha* (Minet, 1984). Это объясняется тем, что выводы указанных исследователей базируются на изучении различных групп признаков без учета явлений гетеробатмии — неодинакового уровня специализации различных органов, т.е. присутствия как плезиоморфных, так и апоморфных признаков в строении организмов определенного таксона. По-видимому, тонкопряды являются в этом отношении одной из наиболее показательных групп. В качестве примеров далеко зашедшей специализации укажем на большие размеры тела бабочек, яркую окраску крыльев и сложную систему рисунка, наличие своеобразного андрокониального аппарата в преобразованных голенях задних ног самцов, уклоняющееся строение гениталий как самцов (утрата эдеагуса), так и самок (сопряженное расположение гонопора и овипора, соединенных наружным желобком) и сложное предкопуляционное поведение. Вслед за Кристенсеном (Kristensen, 1984) мы считаем *Herpialina* наиболее уклонившимся подотрядом низших (равнокрылых) бабочек.

В подотряд *Adelina* мы включаем 2 сильно различающихся инфраотряда: *Adelomorpha* и *Nepticulomorpha*. *Adelidae* достоверно известны из эоцена, откуда, в частности, описаны 2 вида современного рода *Adela* Latr. Имеются указания на нахождение *Incurvariinae* и *Prodoxinae* в мелу. Мины *Nepticulidae* прослеживаются с верхнего мела (сеноман—турон) до плиоцена; бабочки известны из эоцена и олигоцена. Становление подотряда, вероятно, было связано с переходом гусениц к минирующему образу жизни; *Nepticulomorpha* специализировались в этом направлении, а *Adelomorpha* вторично перешли к открытому (точнее полускрытому) образу жизни, к питанию детритом, и, кроме того, более широко освоили травянистые растения.

Одной из наиболее древних групп *Papilionina* является инфраотряд *Tineomorpha*, к которому мы относим надсемейства *Tineoidea*, *Psychoidea*, *Yponomeutoidea*, *Gracillarioidea*. Отметим, что здесь и далее при определении объема инфраотрядов мы учитываем только таксоны палеарктической фауны, перечисленные в работе В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниковой (1986). Достоверные находки *Tineomorpha* датируются эоценом—миоценом, однако наличие в меловых янтарях головной капсулы, приписываемой гусенице *Tineoidea* (MacKay, 1970) и неописанной бабочки надсем. *Tineoidea* (Жерихин, 1980б) позволяет поддержать вывод А.К. Загуляева (1969) о том, что формирование этого комплекса проис-

ходило в мелу. Вопросы филогении тинеоидного комплекса разработаны достаточно подробно, однако единой точки зрения на взаимоотношение различных семейств Tineomorpha нет (Загуляев, 1969, 1973; Кузнецов, Стекольников, 1976, 1977, 1986). Наличие большого ископаемого материала (46 видов, т.е. 24% от описанных ископаемых бабочек) позволяет обсудить структуру этого инфраотряда и его положение в системе Papilionina.

Центральной группой инфраотряда Tineomorpha является сем. Tineidae, представленное в эоцене 19 видами из 5 подсемейств. Их изучение позволяет заключить, что реконструированный А.К. Загуляевым (1973) исходный план строения гипотетического предка Tineidae не вполне точен. Мы считаем ошибочным предположение, что предковые формы Tineoidea были довольно крупными бабочками. Средний размах крыльев современных Tineidae составляет около 15 мм, т.е. они относятся к той же размерной категории, что и гипотетический предок отряда Papilionida (см. выше). Увеличение размеров, наблюдающееся у Scardiinae, несомненно, является вторичным. Известные из эоцена 3 бабочки Scardiinae имеют размах крыльев 10–12 мм, т.е. примерно в 2 раза меньше современных представителей этого подсемейства. Кроме того, хоботок, "предназначенный для втыкания в субстрат" (Загуляев, 1973), также явно вторичен; об этом свидетельствует наличие у эоценовых Tineidae типичного хоботка, который в среднем несколько длиннее, чем у современных близкородственных форм.

В эоцене существовало 5 подсемейств Tineidae, что согласуется с заключением А.К. Загуляева (1969) о том, что основные черты настоящих молей сформировались уже в начале палеогена, но противоречит приводимой в более поздних работах (Загуляев, 1975, 1979) филогенетической схеме с геохронологической шкалой, согласно которой дивергенция подсемейств семейства Tineidae происходила в среднем–верхнем эоцене. В балтийском янтаре представлено 4 достаточно специализированных рода Meessiinae и 2 рода Myrmecozelinae, что говорит о гораздо более раннем формировании этих подсемейств, особенно Meessiinae, для гусениц которых характерна лишенофагия. Подсем. Scardiinae в эоцене представлено 4 родами, 1 из которых описан по гусенице. Особенности строения ротового аппарата и жилкования крыльев сближают эоценовых Scardiinae с Tineinae. Вместе с тем строение гениталий самцов у ископаемых Scardiinae чрезвычайно сходно с таковым современных видов Scardia F. Это не позволяет согласиться с повышением ранга Scardiinae до семейства (Кузнецов, Стекольников, 1976, 1977). Вымершее подсемейство Tillyardineinae может быть сближено как с Meessiinae, так и с Tineinae; его ранг и положение в системе не вполне ясны. Виды подсем. Nemapogoninae в ископаемом состоянии неизвестны.

Формирование надсемейств Psychoidea, Gracillarioidea и Yponomeutoidea, по-видимому, происходило в позднем мелу, однако становление связей Gracillarioidea и Yponomeutoidea с цветковыми растениями способствовало более быстрой эволюции этих надсемейств по сравнению с Psychoidea, которые, вероятно, перешли к питанию цветковыми растениями через питание низшими растениями (водорослями и лишайниками). В эоцене эти надсемейства представлены значительным числом

видов; интересно отметить, что чехлики наиболее примитивных Psychidae (подсем. Talaeporiinae и Solenobiinae), так же как и чехлики гусениц Tineidae, в ископаемом состоянии неизвестны.

К инфраотряду Tortricomorpha мы относим надсемейства Cossioidea, Sesioidea, Tortricoidea и Zygaenoidea. Отметим, что если близость трех первых надсемейств не вызывает сомнений, то положение надсемейства Zygaenoidea требует уточнения. В частности, В.И. Кузнецов и А.А. Стекольников (1986) сближают это надсемейство с булавоусыми чешуекрылыми. В ископаемом состоянии известно 6 видов Tortricomorpha.

Инфраотряд Coleophoromorpha по объему соответствует гелехиоидному комплексу в понимании В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниковой (1984) и включает надсемейства Sorptomorphae, Elachistoidea, Coleophoroidea и Gelechioidea. В ископаемом состоянии представлен 26 эоценовыми и 1 олигоценовым видом из 4 семейств. Наиболее богато видами сем. Oecophoridae. Интересно отметить нахождение в балтийском янтаре 5 видов Elachistidae — специализированных минеров, связанных исключительно с травянистыми растениями, преимущественно с однодольными (злаками и осоками). У эоценовых Elachistidae хоботок в среднем заметно длиннее, чем у современных.

Гусеницы всех перечисленных выше таксономических групп в подавляющем большинстве случаев ведут скрытый или полускрытый образ жизни. Они белые или окрашены в светлые тона (зеленовато-серый, светло-розовый, светло-коричневый), без рисунка. Исключением являются гусеницы некоторых семейств Tortricomorpha (Limacodidae, Zygaenidae и др.). Напротив, для гусениц Papilionina из остальных 4 инфраотрядов характерен открытый, реже полускрытый образ жизни, часто яркая окраска с выраженным рисунком. Бабочки указанных групп (по-видимому, в связи с переходом гусениц к открытому образу жизни и снятию за счет этого части размерных ограничений) в среднем значительно крупнее, чем низшие чешуекрылые и представители первых 3 инфраотрядов.

Ограниченность ископаемых находок Pupalomorpha (6 видов) и Bombycomorpha (2 вида) не позволяет обсуждать историческое развитие этих групп. Представители Noctuomorpha известны с верхнего мела (яйцо Noctuidae в кампане Северной Америки), что подтверждает принятую нами датировку времени становления инфраотрядов Papilionina.

Инфраотряд Papilionomorpha известен с эоцена; в ископаемом состоянии обнаружены оба относящихся к нему надсемейства (Hesperioidea и Papilionoidea) и 7 из 11 известных семейств. При этом даже наиболее ранние находки булавоусых бабочек полностью вписываются в рамки современных семейств и не позволяют установить связи с предковыми формами. Мы считаем, что корни этого инфраотряда также уходят в верхний мел; верхний палеоген является периодом бурной адаптивной радиации, но не становления Papilionomorpha.

В заключение отметим, что в отличие от многих других отрядов насекомых практически все таксоны ранга семейства и выше, обнаруженные в ископаемом состоянии, представлены в современной фауне. Вымершими являются подотряд Eolepidopterigina (единственное сем. Eolepidopterigidae), сем. Undopterigidae (подотряд Eriocraniina) и подсем. Tillyardineinae (сем. Tineidae, подотряд Papilionina).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А.С.* Количественный анализ вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 59. № 2. С. 87–102.
- Братцева Г.М., Новодворская И.М.* Споры и пыльца из нижнемеловых отложений местонахождения Хуран-Дух, МНР. М.: Наука, 1975. С. 205–209, 231. (Тр. ССМПЭ. Вып. 2).
- Братцева Г.М., Новодворская И.М.* Палинологическая характеристика нижнемеловых отложений Буйлясутун-худук и Анда-Худук, Баян-Хонгорский аймак, МНР. М.: Наука, 1979. С. 98–99 (Тр. ССМПЭ. Вып. 8).
- Бей-Биенко Г.Я.* Кузнечиковые. Подсем. Листовые кузнечики (Phaneropteridae) М.; Л.: Наука, 1954. 385 с. (Фауна СССР; № 59).
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука. 1952. 698 с.
- Вахрамеев В.А.* Покрытосеменные и граница нижнего и верхнего мела // Палинология мезофита: Тр. III Межд. палинол. конф. М.: Наука, 1973. С. 131–135.
- Вахрамеев В.А., Котова И.З.* Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 101–109.
- Вялов О.С.* Классификация викопных хатинок ручайников // Докл. АН УССР. Сер. Б. 1973. № 7. С. 585–588.
- Горохов А.В.* О классификации современных сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) с описанием новых таксонов // Зоол. журн. 1984. Т. 63. С. 1641–1651.
- Горохов А.В.* Сверчковые (Orthoptera, Grylloidea) мезозоя Азии // Палеонтол. журн. 1985. № 2. С. 59–68.
- Григалис А., Балтакис С., Котинас В.* Стратиграфия палеогеновых отложений Прибалтики // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1971. № 3. С. 107–116.
- Гродницкий Д.Л., Козлов М.В.* Функциональная морфология локомоторного аппарата и особенности полета первичных молей (Lepidoptera: Micropterigidae, Egiocaniidae) // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 11. С. 1661–1671.
- Данилевский А.С., Кузнецов В.И.* Листовертки Tortricidae, триба плодоярки Lespreyusiini. Л.: Наука, 1968. 636 с. (Фауна СССР. Насекомые, чешуекрылые. Т. 5, вып. 1).
- Длусский Г.М.* Надсемейство Formicoidea // Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975. С. 114–122. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 147).
- Длусский Г.М.* Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Длусский Г.М.* Новое семейство позднемеловых перепончатокрылых – “промежуточное звено” между муравьями и сколоидами // Палеонтол. журн. 1983. № 3. С. 65–78.
- Длусский Г.М.* Новые формикоиды из позднего мела // Там же. 1987. № 1. С. 131–135.
- Длусский Г.М.* Муравьи сахалинского янтаря // Там же. 1988. № 1.
- Емельянов А.Ф., Фалькович М.И.* О книге “Историческое развитие класса насекомых” // Энтومол. обозрение. 1983. Т. 62. Вып. 1. С. 205–222.
- Еськов К.Ю.* Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филогенез. М.: Наука, 1984. С. 24–91.
- Жантiev Р.Д.* Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ. 1981. 256 с.
- Жерихин В.В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (Трахеинные и хелицероые). М.: Наука, 1978. 198 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 165).
- Жерихин В.В.* Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. М.: Наука, 1979. С. 113–132.
- Жерихин В.В.* Насекомые в экосистемах суши // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980а. С. 189–22. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Жерихин В.В.* Класс Insecta // Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя: Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука, 1980б. С. 40–97.
- Жерихин В.В.* Насекомые // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука, 1985. С. 100–131. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 213).
- Жерихин В.В., Расницын А.П.* Биоэкологическая регуляция эволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 77–81.
- Жерихин В.В., Сукачева И.Д.* О меловых насекомоядных “янтарях” (рентингах) севера Сибири // Докл. на 24-м Ежегод. чтении памяти Н.А. Холодковского, 1971: Вопросы палеонтологии насекомых. Л.: Наука, 1973. С. 3–48.
- Загуляев А.К.* Настоящие моли (Tineidae). Подсемейство Tineinae. М.; Л.: Наука, 1960. 267 с. (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 4. Вып. 3).
- Загуляев А.К.* Положение семейства Tineidae в системе и его эволюция // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 3. С. 538–549.
- Загуляев А.К.* Настоящие моли (Tineidae). Подсемейство Scardiinae. Л.: Наука, 1973. 128 с. (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 4. Вып. 4).
- Загуляев А.К.* Настоящие моли (Tineidae). Подсемейство Murgicoselinae. Л.: Наука, 1975. 429 с. (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 4. Вып. 5).
- Загуляев А.К.* Семейство Psychidae – мешочницы (психиды) // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 4. Чешуекрылые. Ч. 1. Л.: Наука, 1978. С. 112–138.
- Загуляев А.К.* Настоящие моли (Tineidae). Подсемейство Meessiinae. Л.: Наука, 1979. 408 с. (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 4. Вып. 6).
- Иванов В.Д.* Сравнительный анализ кинематики крыльев ручейников (Gri-choptera) // Энтومол. обозрение. 1985. Т. 64. Вып. 2. С. 273–284.
- Калугина Н.С.* Насекомые в водных экосистемах прошлого // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980а. С. 224–240. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 175).
- Кипятков В.Е.* Происхождение общественных насекомых, Сер. Биология. М.: Знание, 1985. № 4. 64 с.
- Кожанчиков И.В.* Новый представитель сем. Cossidae из миоценовых отложений Кавказа // Докл. АН СССР. 1957. Т. 113. № 3. С. 675–677.
- Козлов М.В.* Мускулатура птероторакса низших чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigidae–Tischeriidae) // Вестн. зоологии. 1986. № 1. С. 59–70.
- Козлов М.В.* Функциональная морфология крыльев и изменчивость жилкования низших чешуекрылых // Журн. общ. биологии. 1987а. Т. 48. № 2. С. 238–247.
- Козлов М.В.* Новые молевидные чешуекрылые из балтийского янтаря // Палеонтол. журн. 1987б. № 4. С. 59–68.
- Козлов М.В.; Иванов В.Д., Гродницкий Д.Л.* Эволюция крылового аппарата и кинематика крыльев чешуекрылых // Усп. совр. биологии. 1986. Т. 101. Вып. 2. С. 291–305.
- Косминский П.А.* К вопросу о непостоянстве морфологических признаков у *Abrahas grossulariata* L. // Рус. энтомол. обозрение. 1912. Т. 12. № 2. С. 313–328.
- Косминский П.А.* Значение для систематики чешуекрылых некоторых особенностей радиальной системы жилкования // Изв. Моск. энтомол. о-ва. 1915. Т. 1. С. 91–94.
- Красилов В.А.* Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969. С. 12–30.
- Красилов В.А.* Меловой период: Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 240 с.
- Красилов В.А.* Периодичность развития органического мира // Палеонтол. журн. 1987. № 3. С. 9–15.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.* Филогенетические связи надсемейств Psychoidea, Tineoidea и Уропомеутоида (Lepidoptera) с учетом функциональной морфологии генитального аппарата самцов. Ч. 1. Функциональная морфология гениталий самцов // Энтومол. обозрение. 1976. Т. 55. Вып. 3. С. 533–548.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.* Филогенетические связи надсемейств Psychoidea, Tineoidea и Уропомеутои-

- dea (Lepidoptera) с учетом функциональной морфологии генитального аппарата самцов. Ч. 2. Филогенетические связи семейств и подсемейств // Там же. 1977. Т. 56. Вып. 1. С. 19–30.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. Система и эволюция инфраотрядов чешуекрылых (Lepidoptera: Microptegiomorpha–Papilionomorpha) с учетом функциональной морфологии гениталий // Там же. 1978. Т. 57. Вып. 4. С. 870–890.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. Функциональная морфология гениталий самцов и филогенетические отношения некоторых примитивных надсемейств инфраотряда Papilionomorpha (Lepidoptera: Sesioidea, Cossioidea, Zygaenoidea) фауны азиатской части СССР // Тр. ЗИН АН СССР. 1981. Т. 92. С. 38–73.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. Система и филогенетические связи семейств и надсемейств гелехиоидных чешуекрылых инфраотряда Papilionomorpha (Lepidoptera: Sorgomorpha, Elachistoidea, Coleophoroidea, Gelechioidea) с учетом функциональной морфологии гениталий самцов // Там же. 1984. Т. 122. С. 3–68.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. Сравнительная и функциональная морфология гениталий самцов шелкопрядообразных чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionomorpha: Lasiocampoidea, Sphingoidea, Bombysoidea) и их систематическое положение // Там же. 1985. Т. 134. С. 3–48.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. Система высших таксонов чешуекрылых (Lepidoptera) с учетом данных по сравнительной морфологии гениталий // Тр. ВЭО. 1986. Т. 68. С. 42–46.
- Кузнецов Н.Я. Чешуекрылые янтаря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1941. 135 с.
- Львовский А.Л. Семейство Oecophoridae – ширококрылые моли // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 4. Чешуекрылые. Ч. 2. Л.: Наука. 1982. С. 560–638.
- Малышев С.И. Пути и условия возникновения инстинктов у муравьев в процессе эволюции (Hymenoptera, Formicidae) // Тр. ВЭО. Л. 1960. Т. 47. С. 5–52.
- Мамкаев Ю.В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29, № 1. С. 48–56.
- Назаров В.И. Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеонтологическим данным (антропоген). М.: Наука. 1984. 96 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 205).
- Насекомые в раннемеловых биоценозах Западной Монголии. М.: Наука. 1986. 215 с. (Тр. ССМПЭ, вып. 28).
- Насонов Н.В. Материалы по анатомии муравья (*Lasius flavus* Fabr) // Изв. Имп. о-ва любителей естествознания. 1889. Т. 33. Вып. 1. С. 1–42.
- Некрутенко Ю.П. Новый третичный представитель семейства Nymphalidae (Lepidoptera: Rhopalocera) // Палеонтол. журн. 1965а. № 4. С. 97–99.
- Некрутенко Ю.П. Булавотусые чешуекрылые Крыма: Определитель. Киев: Наук. думка. 1985. 152 с.
- Подгорная Л.И. О некоторых анатомических особенностях кузнечиков (Orthoptera, Tettigoniidae) // Морфология и систематика насекомых. Л.: Наука, 1979. С. 3–17. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 83).
- Пономаренко А.Г., Расницын А.П. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 1, с. 5–14.
- Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя: Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука. 1980. 176 с.
- Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука. 1981. 142 с.
- Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя: Позвоночные. М.: Наука. 1978. 136 с.
- Развитие и смена простейших, кишечнорастных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука. 1981. 83 с.
- Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука. 1977. 130 с.
- Разумовский С.М. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 1981. 231 с.
- Расницын А.П. Опыт определительной таблицы надсемейств и семейств перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) // Энтомол. обозрение. 1966. Т. 45, № 3. С. 599–611.
- Расницын А.П. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука. 1975. 132 с. (Тр. ПИН АН СССР; т. 147).
- Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых // Тр. ПИН АН СССР. 1980. Т. 174. 192 с.
- Расницын А.П. Первая находка бабочки юрского возраста // Докл. АН СССР. 1983а. Т. 269, № 2. С. 467–471.
- Расницын А.П. Филогения и систематика // Теоретические проблемы современной биологии. Пушино, 1983б. С. 41–47.
- Расницын А.П. Живое существо как адаптивный компромисс // Макроэволюция: Матер. I Всес. конф. по пробл. эволюции. М.: Наука. 1984. С. 233–234.
- Родендорф Б.Б. О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 14–22.
- Родендорф Б.Б., Жерихин В.В. Палеонтология и охрана природы // Природа. 1974. № 5. С. 82–91.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.: Изд-во АН СССР. 1939. 610 с.
- Северцов А.С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ. 1981. 319 с.
- Сукачева И.Д. Отряд Papilionida: Чешуекрылые, или бабочки // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука. 1980. С. 110–112. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 175).
- Сукачева И.Д. Историческое развитие отряда ручейников. М.: Наука. 1982. 112 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 197).
- Татаринов Л.П. Палеонтология и теория эволюции // Вестн. АН СССР. 1983. № 12. С. 40–51.
- Татаринов Л.П. Палеонтология и эволюционное учение. Сер. Биология. М.: Знание. 1985. № 9. 64 с.
- Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: Элементы современного функционализма. Л.: Наука. 1985. 544 с.
- Харленд У.Б., Кокс А.В., Ллевелин П.Г. и др. Шкала геологического времени. М.: Мир. 1985. 140 с.
- Черджемов Г.Х., Бибиков В.И. Об абсолютном возрасте глауконитовых янтарных отложений Пальмникенского месторождения // Геол. сборн. Львовского университета. 1971. № 13. С. 187–189.
- Шаров А.Г. Филогения ортоптероидных насекомых // Тр. ПИН АН СССР. Т. 118. 1968. 216 с.
- Шаталкин А.И. Концепции монофилии в систематике // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47. С. 579–591.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 1969. 493 с.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука. 1982. 383 с.
- Ander K. Vergleichend-Anatomische und Phylogenetische Studien über die Ensiifera (Saltatoria) // Opusc. Entomol. Suppl. 2. Lund, 1939. 306 s.
- Ashlock P.D. Monophyly and associated terms // Syst. Zool. 1971. Vol. 20. P. 63–69.
- Baccetti B., Gonnelli A. Notulae orthopterologicae, 20. Morfologia comparata del ventriglio negli ortotteri italiani // Redia. 1964. Vol. 49. P. 31–69.
- Bachofen-Echt A. Der Bernstein und seine Einschlüsse. Wien: Springer-Verlag. 1949. 204 S.
- Baroni Urbani C. Materiali per una revisione della sottofamiglia Leptanillinae Emery (Hymenoptera; Formicidae) // Entomol. Basiliensia. 1977. N 2. P. 427–488.
- Barthel M., Hetzer H. Bernstein-Inkluden aus dem Miozän des Bitterfelder Raumes // Z. angew. Geol. 1982. Bd 28. Hf. 7. S. 314–336.
- Beier M. Tettigoniidae: Subfam. Pseudophyllinae // Orthopterum Catalogus, pars 5 / Ed. W. Junk. Gravenhage. 1963. 246 p.
- Beier M. Saltatoria (Grillen und Heuschrecken) // Handb. Zool. Bd. 4. 1972. 217 s.
- Birket-Smith S.J.R. Morphology of the male genitalia of Lepidoptera. II. Monotrysis, Zeugloptera, and discussion // Entomol. scand. 1974. Vol. 5, N 3/4. P. 161–183.
- Bloch D. Beitrag zur Naturgeschichte des Copals // Beschäftigungen Berlin Ges. naturforsch. Freunde, 1776. Bd 2. S. 91–196.
- Boisduval M. Sur une empreinte de Lepidoptere trouvee dans les marnes des environs d Aix, en Provence, et communiquee par M. de Saporta // Ann. Soc. Entom. France. 1840. T. 9. P. 371–374.
- Bolton B. A revision of the ant genera Meranoplus F. Smith, Dicroaspis Emery and Calyptomymex Emery (Hymenoptera: Formicidae) in the Ethiopian zoogeographical region // Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Entomol.). 1981. Vol. 42, N 2. P. 43–81.
- Bolton B. Diagnosis and relationship of the Myrmicine ant genus Yshakidris gen. nov. (Hymenoptera: Formicidae) // System. Entomol. 1984. Vol. 9. P. 373–382.

- Boudreaux H.B.* Arthropod phylogeny with special reference to insects. N.Y. etc.: Wiley. 1979. 320 p.
- Borre P.* (Preudhomme de Borre). Un papillon dans la houille // Bull. Sci. Dep. Nord. 1875. T. 7. P. 121-127.
- Branscheid F.* Ein weiterer Schmetterlingsflügel von Willershausen // Beihefte Bericht. Naturhist. Ges. Hannover. 1968. Hf. 6. S. 41-42.
- Brendt G.* Insekten im Bernstein, ein Beitrag zur Tiergeschichte der Vorwelt. Danzig, 1830. 38 s.
- Brooks H.K.* Healed wounds and galls on fossil leaves from the Wilcox Deposits (Eocene) of Western Tennessee // Psyche. 1955. Vol. 62, N 1. P. 1-9.
- Brown F.M.* Oligodonta florissantensis gen.n., sp. nov. (Lepidoptera: Pieridae) // Bull. Allyn Mus. 1976. N 37. P. 1-4.
- Brown W.L.* Revisionary studies in the ant tribe Dacetini // Amer. Midl. Natur. 1953. Vol. 50. P. 1-137.
- Brown W.L.* Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae // Ins. Sociaux. 1954. Vol. 1. P. 21-31.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera) // Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. 1958. Vol. 118. P. 173-362.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera) // Bull. Mus. Compar. Zool. Harv. 1960. Vol. 122, N 4. P. 145-230.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomymecini (Hymenoptera) // Psyche. 1965. Vol. 72. P. 65-78.
- Brown W.L.* An hypothesis concerning the evolution of the metapleural glands in ants // The Amer. Naturalist. 1968. Vol. 102. P. 188-191.
- Brown W.L.* A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas // Tropical forest ecosystems in Africa: A comparative review // Ed. B.I. Meggers et al. Smiths. Inst. Press. 1973. P. 161-185.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromymecini, Acanthostichini and Aenictogitini // Search Agriculture (Ithaca). 1975. Vol. 15. P. 1-116.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachini. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus Odontomachus // Studia entomol. Rio de Janeiro. 1976. Vol. 19, fasc. 1-4. P. 67-170.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachini. Section B. Genus Anochetus and bibliography // Studia entomol. Rio de Janeiro. 1978. Vol. 20, fasc. 1-4. P. 549-638.
- Brown W.L., Gotwald W.H., Levieux J.* A new genus of Ponerine ants from West Africa (Hymenoptera: Formicidae) with ecological notes // Psyche. 1970. Vol. 77, N 3. P. 259-275.
- Brown W.L., Kempf W.W.* A world revision of the ant tribe Basicerotini (Hymenoptera: Formicidae) // Studia entomol. Rio de Janeiro. 1960. Vol. 3, fasc. 1-4. P. 161-250.
- Brown W.L., Nutting W.L.* Wing venation and phylogeny of the Formicidae (Hymenoptera) // Trans. Amer. Entomol. Soc. 1949. Vol. 75. P. 113-132.
- Brown W.L., Wilson E.O.* The evolution of the Dacetine ants // Quarter. Rev. of Biology. 1959. Vol. 34, N 4. P. 278-294.
- Brunner-Wattenwyl C.* Monographie der Pseudophylliden. Wien, 1895. 282 S.
- Bugnon E.* Les Pièces buccales, le Sac infrabuccal et le Pharynx des Fourmis // Folia myrmecologica et termitologica. Berlin, 1926-1927. T. 1, N 2/3, S. 33-44; N 4/5, S. 59-88; N 8/9, S. 105-134.
- Burnham L.* Survey of social insects in the fossil records // Psyche. 1978. Vol. 89, N 3. P. 85-133.
- Butler A.G.* Lepidoptera exotica, 1869-1874. London, 1874. 190 p.
- Butler A.G.* Notes on the impression of Paleontina oolitica in the Jermyn Street Museum // Geol. Mag. 1874. N. S. Vol. 1, N 10. P. 446-449.
- Butler A.G.* Description of a new genus of fossil moths belonging to the geometrid family Euschemidae // Proc. Zool. London. 1889. P. 292-297.
- Cappe-Baillon P.* Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grillo-niens, 1-2 // La cellule. 1920-1922. Vol. 31-32. P. 1-193.
- Carpenter F.M.* A fossil ant from the Lower Eocene (Wilcox) of Tennessee // J. Wash. Acad. Sci. 1929. Vol. 19, N 14. P. 300-301.
- Carpenter F.M.* The fossil ants of North America // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard. 1930. Vol. 70, N 1. P. 1-66.
- Carpenter F.M.* Jurassic insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology // Ann. Carnegie Mus. 1932. Vol. 21. P. 97-129.
- Carter D.J., Dugdale J.S.* Notes on collecting and rearing Micropterix (Lepidoptera, Micropterigidae) larvae in England // Entomol. Gaz. 1982. Vol. 33, N 1. P. 43-47.
- Chambers V.T.* Burrowing larvae // Nature. 1882. Vol. 25, N 649. P. 529.
- Charpentier T.* Über einige fossile Insecten aus Radoboj in Croatien // Verhandl. K. Leopold.-Carol. Akad. Naturforscher. 1843. Bd 20, Abt. 1. S. 399-410.
- Clarke I.F.G.* Catalogue of the type specimens of Microlepidoptera in the British Museum (Natural History) described by Edward Meyrick. Vol. 1. London, 1955. 332 p.
- Cockerell T.D.A.* A fossil caterpillar // Can. Entomol. 1907a. Vol. 39. P. 187-188.
- Cockerell T.D.A.* A fossil butterfly of the genus Chlorippe // Can. Entomol. 1907b. Vol. 39. P. 361-363.
- Cockerell T.D.A.* Fossil insects from Florissant, Colorado // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1908. Vol. 24. P. 59-69.
- Cockerell T.D.A.* British fossil insects // Proc. U.S. Nat. Mus. 1915. Vol. 49. P. 469-499.
- Cockerell T.D.A.* Some American fossil insects // Proc. U.S. Nat. Mus. 1916. Vol. 51, N 2146. P. 89-106.
- Cockerell T.D.A.* Two interesting insects in Burmese amber // Entomologist. 1919. Vol. 52, N 676. P. 193-195.
- Cockerell T.D.A.* Fossil Arthropods in the British Museum. VI. Oligocene insects from Gurnet Bay, Isle of Wight // Ann. Mag. Nat. Hist. 1921 Ser. 9. Vol. 7, N 42. P. 453-480.
- Cockerell T.D.A.* A fossil moth from Florissant, Colorado // Amer. Mus. Novitates. 1922. N 34. P. 1-2.
- Cockerell T.D.A.* Fossil insects from the Eocene of Texas // Amer. J. Sci. 1923. Ser. 5. P. 397-399.
- Cockerell T.D.A.* A new fossil moth from Florissant // Psyche. 1926. Vol. 33, N 1. P. 16-17.
- Cockerell T.D.A.* A second moth from the Colorado eocene // Amer. Natur. 1933. Vol. 67. P. 479-480.
- Cockerell T.D.A., LeVeque N.* The antiquity of Insect structures // Amer. Natur. 1931. Vol. 65, N 699. P. 351-359.
- Cohn T.J.* The arid-land katydid of the North American genus Neobarrettia (Orthoptera: Tettigoniidae): their systematics and a reconstruction of their history // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. 1965. N 126. P. 1-179.
- Common I.F.B.* A new family of Dachonypha (Lepidoptera) based on three new species from Southern Australia, with notes on the Agathiphagidae // J. Austral. Entomol. Soc. 1973. Vol. 12. P. 11-23.
- Crane P.R., Jarzembowski E.A.* Insect leaf mines from the Palaeocene of the southern England // J. Nat. Hist. 1980. Vol. 14, N 5. P. 629-636.
- Curtis J.* Observations upon a collection of fossil insects discovered near Aix in Provence, in the summer of 1828 // Edinburgh new Philos. J. 1829, July-oct. P. 293-297.
- Dalman J.W.* Om insekter inneslutne i Copal; jemte beskrifning på några deribland förekommande nya släkten och arter // Kongl. Vetenskaps-Acad. Handlingar, för år 1825. 1826. P. 375-410.
- Daudet M.H.* Description d'une chenille fossile trouvée dans le calcaire d'Aix (Provence) // Rev. Mag. Zool. 1876. Ser. 3. T. 4. P. 415-424.
- Davis D.R.* A revision of the North American moths of the superfamily Eriocranioidea with the proposal of a new family, Acanthopteroctetidae (Lepidoptera) // Smiths. Contrib. Zool. 1978. N 251. P. 1-131.
- Demoulin G.* A propos de deux Papilionidae Méditerranéennes fossiles. // Bull. Cercle Lepidopt. Belg. 1975. T. 4, N 6. P. 96-101.
- Doyle J.A., Hickey L.* Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early Angiosperm evolution // Origin and early evolution of angiosperm. N.Y.: Columbia Univ. Press. 1976. P. 139-206.
- Dugdale J.S.* Female genital configuration in the classification of Lepidoptera // N. Zeal. J. Zool. 1974. Vol. 1, N 2. P. 127-146.
- Durden Ch.J., Rose H.* Butterflies from the middle Eocene: the earliest occurrence of fossil Papilionoidea (Lepidopte-

- ra) // The Pearce-Sellards Ser. 1978. N 29. P. 1-25.
- Eisner T. A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae) // Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. 1957. Vol. 116, N 8. P. 439-490.
- Eisner T., Brown W.L. The evolution and social significance of the ant proventriculus // Proc. X Intern. Congr. Entomol. 1958 (1956). Vol. 2. P. 503-508.
- Emery C. Formicidae Dorylinae // P. Wytsman. Genera Insectorum. Fasc. 102. Brussels: V. Verteneuil & Desmet. 1911.
- Emery C. Formicidae. Dolichoderinae. // P. Wytsman. Genera Insectorum. Fasc. 137. Brussels: V. Verteneuil & Desmet. 1912.
- Emery C. La nervulation de l'aile antérieure des Formicides // Rev. Suisse Zool. 1913. Vol. 21, N 15. P. 577-587.
- Emery C. La distribuzione geografica attuale delle formiche // Real. Acad. Lincei. 1920. Vol. 13, N 5. P. 3-98.
- Emery C. Formicidae. Myrmicinae // Wytsman P. Genera Insectorum. Fasc. 174. Brussels: V. Verteneuil & Desmet. 1922. P. 1-397.
- Emery C. Formicidae. Formicinae // Wytsman P. Genera Insectorum. Fasc. 183. Brussels: V. Verteneuil & Desmet. 1925.
- Ettershank G. A genetic revision of the world Myrmicinae related to Solenopsis and Pheidologeton (Hymenoptera: Formicidae) // Australian J. Zool. 1966. Vol. 14. P. 73-171.
- Evans W.R. Traces of a lepidopterous insect from the Middle Waicato Coal Measures // Trans. Proc. N. Zeal. Inst. 1931. Vol. 62. P. 99-101.
- Evers J. Copal-Schmetterlinge // Entomol. Jahrb. 1907. Jg. 16. S. 129-132.
- Forbes W.T.H. The oldest moth. // Amer. Natur. 1931. Vol. 65. P. 479-480.
- Forel A. Aperçu la distribution géographique et la phylogénèse des fourmis // 1 Congr. Internat. d'Entomol. 1910. P. 81-100.
- Forel A. The social world of the ants. Bradford, 1928.
- Freeman T.N. A lepidopterous leaf-mine from the tertiary period // Can. Entomol. 1965. Vol. 97, N 10. P. 1069-1070.
- Frič A. Fossile Arthropoden aus der Steinkohlen- und Kreideformation Böhmens // Beitr. Paleontol. Oesterr.-Ung. 1882. Bd 2. P. 1-7.
- Friese G. Zur Phylogenie der älteren Teilgruppen der Lepidopteren // Tagungsber. Deutsche Akad. Landwirtschaftswiss. 1969. N 80, Th. 2. S. 203-222.
- Fujiyama I. A pleistocene fossil Papilio from Shiobara, Japan // Bull. Nat. Sci. Mus. 1968. Vol. 11, N 1. P. 85-96.
- Gall L.F., Tiffney B.H. A fossil noctuid moth egg from the Late Cretaceous of Eastern North America // Science. 1983. Vol. 219, N 4584. P. 507-509.
- George V.P. On some Arthropod microfossiles from India // Agra Univ. J. Res. (Sci.). 1952. Vol. 1. P. 83-108.
- Germar E.F. Fauna Insectorum Europae, fasc. XIX. Insectorum protogaeae specimen sistens Insecta carbonum fossilium, Halae. 1837. 25 Tab.
- Germar E.F. Beschreibung einiger neuen fossilen Insecten I. in dem lithographischen Schiefer Baierns, II. im Schieferthon des Steinkohlengebirges von Wettin // Münster Beitr. 1842. Hf. 5. S. 79-90.
- Gervais M.P. Fossiles du Quercy // J. Zool. 1877. T. 6. P. 67-68.
- Gorochoy A.V. On the higher classification of the recent Ensifera (Orthoptera) // Verh. SIEEC. 10. 1983. Budapest, 1984. P. 187-189.
- Gotwald W.H. Comparative morphological studies of the ants with particular reference to the mouthparts (Hymenoptera: Formicidae) // Cornell univ. station. 1969. Memoir 408. P. 1-150.
- Gotwald W.H. Phylogenetic affinities of the ant genus Cheliomyrmex (Hymenoptera: Formicidae) // J.N.Y. Entomol. Soc. 1971. Vol. 69. P. 161-173.
- Gotwald W.H. Phylogenetic implications of Army Ants zoogeography (Hymenoptera: Formicidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1979. Vol. 72. P. 462-467.
- Grasse P.P. Traité de Zoologie. Paris. 1949-1951. T. 10, 11. P. 975-1948.
- Grote R. Nachrichten aus Verein für Schmetterlingsfreunde in Hildesheim // Ins.-Börse. 1901. Bd 18. S. 108.
- Hagen H.A. Ueber die Neuropteren aus dem lithographischen Schiefer in Bayern // Palaeontographica. 1862. T. 10, N 2. P. 96-145.
- Handlirsch A. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig. 1906-1908. 1430 S.
- Handlirsch A. Systematische Übersicht // Schröder's Handbuch der Entomologie. Jena: G. Fischer. 1924. S. 712-825.
- Handschin E. Insekten aus den Phosphoriten des Quercy // Schweiz. Paläont. Abh. 1944 (1947). Bd 64, N 4. S. 1-23.
- Harris A.C. New Zealand pre-Pleistocene insect fossils // N. Zeal. Entomol. 1984. Vol. 8. P. 47-49.
- Hätenschwiler P. Neue Merkmale als Bestimmungshilfe bei Psychiden und Beschreibung von drei neuen Solenobia Dup. Arten (Psychidae, Lepidoptera) // Mitt. Entomol. Ges. Basel. 1977. Jg. 27, N 2. S. 33-60.
- Heath J. The food plants of adult Micropterigids (Lep.) // Entomol. Monthly Mag. 1950. Vol. 95, N 1143. P. 188.
- Hecht M.K. Phylogenetic inference and methodology as applied to the Vertebrate record // Evol. Biology. 1976. Vol. 9. P. 335-363.
- Heer O. Die Insektenfauna der Tertiärbildung von Oeningen und von Radoboj in Croatien. Leipzig, 1849. 264 p.
- Heer O. Über die fossilen Insekten von Aix in Provence // Vierteljahrsschrift Naturforsch. Ges. Zürich. 1856. Jg. 1. S. 1-40.
- Heer O. Recherches sur le climat et la végétation du pays tertiaire. Geneve et Paris, 1861. 220 p.
- Heer O. Die Urwelt der Schweiz. Zürich, 1865. 622 s.
- Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutsches Zentralverlag. 1950. 370 s.
- Hennig W. Phylogenetic Systematics. Chicago, London, Urbana. 1966. 263 p.
- Hennig W. Phylogenetische systematik. Berlin, Hamburg, Parey. 1982. 246 p.
- Hering M. Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa. Bd 1-3. Gravenhage, 1957. 1185 S.
- Heyden C. Fossile insecten aus der Rheinischen Braunkohle // Palaeontographica. 1859. Bd. 8, Lief 1. S. 1-15.
- Heyden C. Gliederthiere aus der Braunkohle des Niederrhein's, der Wetterau und der Röhn // Palaeontographica: Beiträge zur Naturgeschichte der Vorwelt. 1862. Bd 10, Lief 2. S. 62-68.
- Hickey L.J., Hodges R.W. Lepidopteran leaf mine from the Early Eocene Wind River formation of Northwestern Wyoming // Science. 1975. Vol. 189, N 4024. P. 718-720.
- Hiura I., Miyatake Y. Mizunami amber and fossil Insects: General remarks on Arthropoda // Bull. Mizunami Fossil Mus. 1974. N 1. P. 385-392.
- Hong You-chong. Curvicutitidae fam. nov. (Lepidoptera? Insecta) from Middle Triassic of Shaanxi // Acta Palaeont. Sinica. 1984. Vol. 2, N 6. P. 782-785.
- Hung A.C.F., Brown W.L. Structure of the gaster apex as a subfamily character of the Formicinae (Hymenoptera: Formicidae) // J. N.Y. Entomol. Soc. 1966. Vol. 64, N 4. P. 198-200.
- Hurd P.D., Smith P.F., Durham J.W. The fossiliferous amber of Chiapas, Mexico // Ciencia. 1962. Vol. 21, N 3. P. 107-118.
- ICBN. International Code of Botanical Nomenclature, adopted by the Twelfth International botanical congress, Leningrad, July 1975. // Regnum vegetabile. 1978. vol. 97. XIV+457 p. (Перевод: Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым международным ботаническим конгрессом. Ленинград, июль 1975 г. JI.: Наука. 1980. 283 с.
- ICZN. International Code of Zoological Nomenclature // Third edition, adopted by the XX General assembly of the international union of biological sciences. London, 1985. XX+338 p.
- Ivinskis P., Pakalniškis S., Puplė R. Augalus minuojantys vabzdžiai. Vilnius, Moksas, 1985. 240 p.
- Janet C. Construction morphologique de la bouche de l'insecte. Paris, 1941. 35 p.
- Jarzewowski E.A. Report of Easter field meeting: the Lower Tertiaries of the Isle of Wight // Tertiary Res. 1976. Vol. 1. P. 11-16.
- Jarzewowski E.A. Fossil insects from the Bembridge Marls, Palaeogene of Isle of Wight, Southern England // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ser. geol. 1980. Vol. 33, N 4. P. 237-293.
- Karny H. Fam. Locustidae. Subfam. Listroselinae // Wytsman P. Genera Insectorum. Fasc. 131. Brussels: V. Verteneuil & Desmet. 1912. 20 p.
- Kawall J.H. Organische Einschlüsse im Bergkristall // Bull. Soc. imp. Natural. Moscou. 1876. T. 51. P. 170-173.
- Kempff W. Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae) // Studia Entomol. 1972. Vol. 15, N 1-4. P. 3-344.
- Kempff W.W. A new Zacryptocerus from Brazil with remarks on the generic classification of the tribe Cephalotini (Hymenoptera: Formicidae) // Studia Entomol. 1973. Vol. 16, fasc. 1-4. P. 449-461.
- Kempff W.W. A revision of the neotropical ponerine ant genus Thaumatomyrmex Mayr (Hymenoptera: Formicidae) // Studia Entomol. 1975. Vol. 18, fasc. 1-4. P. 95-126.
- Kernbach K. Über die bisher im Pliozän von

- Willershausen gefundenen Schmetterlings- und Raupenreste // Bericht Naturhist. Ges. Hannover. 1967. Bd 111. S. 103-108.
- Kevan D.K.McE.* Orthoptera. Insecta // Synopsis and Classification of Living Organisms. N.Y. et al.: McGraw Hill. 1982. Vol. 2. P. 352-379.
- Key K.N.L.* Orthoptera // The Insects of Australia, Supplement. Melbourne, 1974. P. 45-47.
- Kinzelbach R.K.* Eine Gangmine aus dem eozänen Ölschiefer von Messel (Insecta: ?Lepidoptera) // Paläont. Z. 1970. Bd 44, N 1/2. S. 93-96.
- Klebs R.* Ueber die Fauna des Bernsteins // Tagebl. der 62. Versammlung Deutsch. Naturforsch. Ärzte. Heidelberg, 1890. S. 268-271.
- Koponen M., Nuorteva M.* Über subfossile Waldinsekten aus dem Moor Piiionsuo in Südfinland // Acta Entomol. Fenn. 1973. Vol. 29. P. 3-84.
- Krassilov V.* Early Cretaceous flora of Mongolia // Palaeontographica. 1982, Abt.A. Bd 181, Lf. 1-3. S. 1-43.
- Kristensen N.P.* Morphological observations on the wing scales in some primitive Lepidoptera (Insecta) // J. Ultrastruct. Res. 1970. Vol. 30, N 3/4. P. 402-410.
- Kristensen N.P.* The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts // Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 1975. Bd 13. S. 1-44.
- Kristensen N.P.* Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta) // Steenstrupia. 1984. Vol. 10, N 5. P. 141-191.
- Kristensen N.P., Nielsen E.S.* A new subfamily of micropterigid moths from South America. A contribution to the morphology and phylogeny of the Micropterigidae, with a genetic catalogue of the family (Lepidoptera, Zeugloptera) // Steenstrupia. 1979. Vol. 5, N 7. P. 69-147.
- Kügler Ch.* A comparative study of the Myrmicine sting apparatus (Hymenoptera: Formicidae) // Studia Entomol. 1978. Vol. 20, fasc. 1-4. P. 413-548.
- Kühne W.G., Kubig L., Schlüter T.* Eine Micropterigidae (Lepidoptera, Homoneura) aus mittelcretazischem Harz Westfrankreichs // Mitt. Deutschen Entomol. Ges. e.V. 1973. Jg. 32, Hf. 3/4. S. 61-65.
- Kusnezov N.* Phyletische Bedeutung Maxillar- und Labialtaster der Ameisen // Zool. Anz. 1954. Bd 153. S. 28-38.
- Kusnezov N.* Oligamatites martynovi, gen. et sp. n., a fossil Amatiid Lepidopteron from the Oligocene beds of Central Asia // Докл. АН СССР. 1928. Т. 20/21. С. 431-436.
- Lewis S.E.* Lepidopterous larval-mining of an oak (?) leaf from the Latah formation (Miocene) of Eastern Washington // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1969. Vol. 62, N 5. P. 1210-1211.
- Lewis S.E.* Lepidopterous feeding damage of live oak leaf (Quercus convexa Lesquereux) from the Ruby river basin (Oligocene) of southwestern Montana // J. Paleontol. 1976. Vol. 50, N 2. P. 345-346.
- Liebhold A.M., Volney W.J.A., Schorn H.E.* An unidentified leaf mine in fossil Mahonia reticulata (Berberidaceae) // Can. Entomol. 1982. Vol. 114, N 5. P. 455-456.
- Lindberg H.* Suomen turvesuot. I // Suomen suovijelijelysyhdistyksen vuosikirja. 1900. P. 184-257.
- Lorenz R.E.* Morphologie und Biologie von Micropteryx calthella (L.) (Lep., Micropterygidae) // Deutsche Entomol. Z. 1961. N.F. Bd 8, Hf. 1/2. S. 1-23.
- Lutz H.* Beitrag zur Kenntnis der Unteroigozänen Insektenfauna von Ceresté (Sud-Frankreich) // Documenta naturae. 1984. N 21. S. 1-26.
- Maa T.* A synopsis of asiatic Siricoidea with notes on certain exotic and fossil forms (Hymenoptera: Symphyta) // Not. Entom. Chin. 1949. Vol. 13, fasc. 2. P. 11-189.
- MacKay M.R.* Microlepidopterous larvae in Baltic amber // Can. Entomol. 1969. Vol. 101, N 11. P. 1173-1180.
- MacKay M.R.* Lepidoptera in Cretaceous amber // Science. 1970. Vol. 167, N 3917. P. 379-380.
- Maschwitz V., Koob K., Schildenknecht H.* Ein Beitrag zur Function der Metathoracaldrüse der Ameisen // J. of Insect Physiol. 1970. Vol. 16. S. 387-404.
- Matsuda R.* Morphology and evolution of the insect thorax // Mem. Can. Entomol. Soc. 1970. Vol. 76. P. 1-354.
- Matthews J.V., Jr.* Tertiary Coleoptera fossils from the North American Arctic // Coleopterists Bull. 1977. Vol. 31, N 4. P. 297-308.
- Matthews J.V., Jr.* Tertiary land bridges and their climate: backdrop for development of the present Canadian insect fauna // Can. Entomol. 1980. Vol. 112, N 11. P. 1089-1103.
- Mayr G.L.* IV. Vorläufige Studien über die Radoboy-Formiciden, in der K.K. geologischen Reichsanstalt // Jarb. der K.K. geologischen Reichsanstalt. 1867. Bd 17, Hf. 1. S. 47-62.
- Menge A.* Lebenszeichen vorweltlicher, im Bernstein eingeschlossener Thiere. Programm, womit zu der öffentlichen Prüfung der Schuler die Petrischule. Danzig, 1856. 32 S.
- Meunier F.* Una nueva Cicada del Kimeridgenense en el Montsech Provincia de Lérida (Cataluña) // Mem. Acad. Barcelona. 1902. Vol. 4, N 18. P. 9-14.
- Minet J.* Contribution a l'analyse phylogénétique des néolépidoptères (Lepidoptera, Glossata) // Nouv. Rev. Entomol. 1984. T. 1, N 2. P. 139-149.
- Minot Ch. S.* Zur Kenntniss der Insektenhaut // Arch. Mikroskop. Anat. 1886. Bd 28. S. 37-48.
- Müller A.* Schuppenuntersuchungen an Cossiden (Ins. Lep.) // Deutsche Entomol. Z. 1965. N.F. Bd 12, Hf. 3. S. 181-272.
- Mutuura A.* Morphology of the female terminalia in Lepidoptera, and its taxonomic significance // Can. Entomol. 1972. Vol. 104, N 7. P. 1055-1071.
- Nekrutenko Y.P.* Tertiary Nymphalid butterflies and some phylogenetic aspects of systematice lepidopterology // J. Res. Lep. 1965. Vol. 4, N 3. P. 149-158.
- Nel A., Nel J.* A propos de chenilles et de chrysalides fossiles du stampien en France (Lepidoptera) // Alexanor. 1985. Vol. 14, N 3. P. 126-130.
- Nielsen E.S.* Review of the higher classification of the Lepidoptera, with special reference to lower Heteroneura // Tio to Ga. 1982. Vol. 33, N 1/2. P. 98-101.
- Niklas K.J., Tiffney B.H., Knoll A.H.* Patterns in vascular land plant diversification // Nature. 1983. Vol. 303, N 5918. P. 614-616.
- Opler P.A.* Fossil lepidopterous leaf-mines demonstrate the age of some insect-plant relationships // Science. 1973. Vol. 179, N 4080. P. 1321-1323.
- Opler P.A.* Fossil leaf-mines of Bucculatrix (Lyonetiidae) on Zelkova (Ulmaceae) from Florissant, Colorado // J. Lepidopt. Soc. 1982. Vol. 36, N 2. P. 145-147.
- Oppenheim P.* Die Ahnen unserer Schmetterlinge in der Secundär- und Tertiärperiode // Berliner Entomol. Z. 1885. Bd 28, Hf. 2. S. 331-349.
- Oppenheim P.* Die Insectenwelt des lithographischen Schiefers in Bayern // Paleontogr. Stuttgart. 1888. Bd 34. S. 215-247.
- Osten T.* Vergleichend-funktionsmorphologische Untersuchungen der Kopfkapsel und der Mundwerkzeuge ausgewählter "Scolioidea" (Hymenoptera: Aculeata) // Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A. 1982. N 354. S. 1-60.
- Oustalet M.E.* Recherches sur les Insectes fossiles des terrains tertiaires de la France // Ann. Sci. Geol. 1870. T. 2, N 3. P. 1-178.
- Phylogenetic analysis and paleontology. // Eds. J. Cracraft, N. Eldredge. N.Y.: Columbia Univ. Press. 1979. 210 p.
- Piton L.-E.* Paléontologie du gisement éocène de Menat (Puy-de-Dôme) (Flore et faune). Paris, 1940. 306 p.
- Pongrácz A.* Die fossilen Insekten von Ungarn // Ann. Mus. Nat. Hung. 1928. Vol. 25. P. 91-194.
- Powell I.A.* Evolution of larval food preferences in microlepidoptera // Ann. Rev. Entomol. 1980. Vol. 25. P. 133-159.
- Ragge D.R.* The wing-venation of the Orthoptera Saltatoria with notes on dictyopteran wing-venation. London, 1955. 159 p.
- Ragge D.R.* Classification of the Tettigonoidea // Mem. Lyman Entomol. Mus. Res. Lab. 1977. N 4. P. 44-46.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., Jr.* Periodicity of extinctions in the geologic past // Proc. Nat. Acad. Sci. USA Biol. Sci. 1984. Vol. 81, N 3. P. 801-805.
- Razowski J.* Phylogeny and classification of Lepidoptera // Acta Zool. Cracov. 1974. T. 19, N 1. P. 1-18.
- Rebel H.* Fossile Lepidopteren aus den Mioänformation von Gabbro // Sitzungsber. K. Acad. Wiss., math.-natur. Cl. Wien, 1898. Bd 107. Abt. 1. S. 731-745.
- Rebel H.* Bernstein-Lepidopteren (Aus der Sammlung Bachofen-Echt) // Palaeobiologica. 1934. Bd 6, Lief. 1. S. 1-16.
- Rebel H.* Bernstein-Lepidopteren // Deutsche Entomol. Z. Iris. 1935 (1936). Bd 49, Hf. 4. S. 162-186.
- Rebel H.* Zur Systematik der Bernstein-Lepidopteren // Z. Österr. Entomol.-Ver. 1937. Jn. 22, N 1. S. 1-13.
- Reid J.A.* The thorax of the wingless and shortwinged Hymenoptera // Transactions Roy. Entomol. Soc. London. 1941. Vol. 91. P. 367-446.

- Reiss H. Ein Zygaenenfund aus der Tertiärzeit // Entomol. Rundschau. 1936. Jg. 53, N 39. S. 554–556.
- Rentz D.C.F. Comments on the Classification of the Orthopteran Family Tettigoniidae, with a Key to Subfamilies and Description of Two New Subfamilies // Aust. J. Zool. 1979. Vol. 27. P. 991–1013.
- Rentz D.C.F., A.B. Gurney. The shield-backed katydids of South America (Orthoptera: Tettigoniidae, Tettigoniinae) and a new tribe of Conocephalinae with genera in Chile and Australia // Ent. scand. 1985. Vol. 16. P. 69–119.
- Riek E.F. Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland // Austral. J. Zool. 1955. Vol. 3. P. 654–691.
- Riek E.F. A new collection of Insects from the Upper Triassic of South America // Ann. Natal Mus. 1976. Vol. 22, N 3. P. 791–820.
- Robinson G.S. A taxonomic revision of the genus Callipelus Butler (Lepidoptera: Hepialidae) // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), ser. entomol. 1977. Vol. 35, N 4. P. 101–121.
- Romero E.J., Hickey L.J. A fossil leaf of Aganiaceae from Paleocene beds in Argentina // Bull. Torrey Botan. Club. 1976. Vol. 103. P. 126–131.
- Rossi de Garsia E. Insectos fosiles en la formation Ventano (Eoceno) provincia de Neuquen // Revista Assoc. Geol. Argentina. 1983. Vol. 38, N 1. P. 17–23.
- Schlee D. Bernstein-Raritäten. Stuttgart, 1980. 88 S.
- Schlüter T. Kritisches zum Nachweis von Schmetterlingsschuppen aus einem fossilen Harz der mittleren Kreide Nordwestfrankreich // Entomol. Z. 1974. Jg. 84, N 23. S. 253–256.
- Schlüter T. Zur Systematik und Paläökologie harzkonserverter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich // Berliner Geowissenschaft. Abhandl. 1978. Reihe A. Bd. 9, 150 S.
- Schöberlin E. Der Oeninger Stinkschiefer und seine Insektenreste // Societas entomol. 1888. Jg. 3, N 9. S. 68–69.
- Scudder S.H. Description d'un nouveau papillon fossile (Satyrites Reynesii) trouvé à Aix en Provence // Rev. Mag. Zool. 1872. Ser. 2, T. 23. P. 66–72.
- Scudder S.H. Fossil butterflies // Mem. Amer. Association Adv. Sci. Salem. 1875. Vol. 1. P. 1–99.
- Scudder S.H. The fossil butterflies of Florissant // Ann. Rep. U.S. Geol. Surv. 1889. Vol 8, pt. 1. P. 433–474.
- Scudder S.H. The tertiary Insects of North America // Rep. U.S. Geol. Surv. Terr. 1890. Vol. 13. P. 1–734.
- Scudder S.H. Index to the known fossil insects of the World, including Myriapods and Arachnids // Bull. U.S. Geol. Surv. 1891. N 71. P. 1–744.
- Scudder S.H. Some insects of special interest from Florissant, Colorado, and other points in the Tertiaries of Colorado and Utah // Bull. U.S. Geol. Surv. 1892. N 93. P. 1–25.
- Sepkoski J.J., Jr. Compendium of fossil marine families // Milwaukee Publ. Mus. Contr. Biol. Geol. 1982, N 51. P. 1–125.
- Sepkoski J.J., Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions // Paleobiology. 1984. Vol. 10, N 2. P. 246–267.
- Serres M. Géognosie des terrains tertiaires. Paris, 1829. 277 p.
- Simpson G.G. Principles of animal taxonomy. N.Y.: Columbia Univ. Press. 1961. 247 p.
- Sittig W. Blattminierende Insektenlarven // Natur und Museum. 1927. Ber. 57, Hf. 7. S. 348–350.
- Skalski A.W. Uwagi o motylach z żywic kopalnych // Pol. Pismo Entomol. 1973a. T. 43, fasc. 3. P. 647–654.
- Skalski A.W. Studies on the Lepidoptera from fossil resins. Part II. Epiborkhausenites obscurotrimaculatus gen. et sp. nov. (Oecophoridae) and a Tineid-moth in the Baltic amber // Acta Palaeontol. Pol. 1973b. Vol. 18, N 1. P. 153–160.
- Skalski A.W. Studies on the Lepidoptera from fossil resins. Part VI. Tortricidrosis inclusa gen. et sp. nov. from the baltic amber. // Deutsche Entomol. Z. 1973c, N.F. Bd 20, Hf. 4/5. S. 339–344.
- Skalski A.W. Zwei neue Gattungen und Arten der Familie Tineidae aus dem baltischen Bernstein. Studien an Lepidopteren aus fossilen Harzen. V. // Beitr. Entomol. 1974. Bd. 24, Hf. 1/4. S. 97–104.
- Skalski A.W. Les Lépidoptères fossiles de l'ambre. Etat actuel de nos connaissances. Pt 1–3 // Linnaea Belg. 1976. a–c. T. 6. P. 154–169, 195–208, 221–233.
- Skalski A.W. Studies on the Lepidoptera from fossil resins. Part I. General remarks and descriptions of new genera and species of the families Tineidae and Oecophoridae from the Baltic amber // Prace Mus. Ziemi. 1977. Z. 26. P. 3–24.
- Skalski A.W. Study of the Lepidoptera from fossil resins. Part VII. Palaeodepressaria hannemanni gen. et sp. nov. (Oecophoridae) from the Baltic Amber // Prace Mus. Ziemi. 1979a. Z. 32. P. 101–107.
- Skalski A.W. Records of oldest Lepidoptera // Nota Lepidopt. 1979b. Vol. 2, N 1/2. P. 61–66.
- Skalski A.W. A new Lower Cretaceous Lepidoptera (Homoneura) // Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci. 1984. Vol. 32, N 11/12. P. 389–392.
- Sotavalta O. Studies on the variations of the wing venation of certain tiger moths (Lep., Arctiidae, subfam. Arctiinae) // Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A. IV. Biol. 1964. Vol. 74. P. 1–42.
- Stanley S.M., Addicott W.O., Chinzei K. Lyellian curves in paleontology: possibilities and limitations // Geology. 1980. Vol. 8. P. 422–426.
- Straus A. Eine Gangmine im Eocän von Messel // Aufschluss. 1976. Jg. 27, Hf. 12. S. 445–446.
- Szalay F.S. Ancestors, descendants, sister groups and testing of phylogenetic hypotheses // Syst. Zool. 1977. Vol. 26. P. 12–18.
- Taylor R.W. A monographic revision of the rare tropicopolitan ant genus Probolomyrmex Mayr // Trans. Roy. Entomol. Soc. London. 1965. Vol. 117. P. 345–365.
- Taylor R.W. Nothomyrmecia macrops: a living-fossil ant rediscovered // Science. 1978. Vol. 201. P. 979–985.
- Theobald M.N. Les insectes fossiles de Célas (Card) // C.R. Acad. Sci. 1934. Vol. 198, N 3. P. 280–282.
- Theobald M.N. Note complémentaire sur les insectes fossiles oligocènes des gypses d'Aix-en-Provence // Bull. Mensuel Soc. Sci. Nancy, n.s. 1937. N 6. P. 157–178.
- Tillyard R.J. Mesozoic insects of Queensland. N 8. Hemiptera Homoptera (Contd.). The genus Mesogereon; with a discussion of its relationships with the jurassic Palaeontinidae // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1921. Vol. 46, pt. 2. P. 270–284.
- Tillyard R.J. The insects of Australis and New Zealand. Sydney: Angus & Robertson, Ltd. 1926. 360 p.
- Tindale N.B. Triassic Insects of Queensland. I. Eoses, a probable Lepidopterous insect from the Triassic beds of Mt. Crosby, Queensland // Proc. R. Soc. Queensland. 1945. Vol. 56, N 5. P. 37–46.
- Tindale N.B. Origin of the Lepidoptera with description of a new mid-triassic species and notes on the origin of the butterfly stem // J. Lepidopt. Soc. 1980. Vol. 34, N 3. P. 263–285.
- Traugott-Olsen E., Nielsen E.S. The Elachistidae (Lepidoptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomol. Scand. 1977. Vol. 6. 299 p.
- Viana M.J., Haedo Rossi J.A. Primer halazgo en el hemisferio sur de Formicidae extinguidos y catalogo mundial de los Formicidae fosiles // Ameghiana. 1957. Vol. 1, N 1–2. P. 108–113.
- Vickery V.R., D.C.McE. Kevan. A Monograph of the Orthopteroid Insects of Canada and Adjacent Regions, V. 1 // Mem. Lyman Entomol. Mus. Res. Lab. 1983. N 13. 679 p.
- Weber N.A. Binary anterior ocelli in ants. // Biol. Bull. 1947. Vol. 93., N 2. P. 112–113.
- Weyenbergh H. Notes sur quelques insectes du calcaire jurassique de la Baviere // Arch. Mus. Teyler. 1873. Vol. 3, fasc. 3. p. 234–240.
- Weyenbergh H. Varia zoologica et paleontologica // Period. Zool. Org. Soc. Ent. Argent. 1874. Vol. 1. P. 72–111.
- Weyland H., Brendt W., Peters I. Über einige bisher unbekannte Mikrofossilien aus der Braunkohle // Senckenberg. Lethaea. 1960. Bd 41, N 1/6. S. 489–511.
- Westwood J.O. Contribution to Fossil entomology // Quart. J. Geol. Soc. 1854. Vol. 10. P. 378–396.
- Whalley P. Lower Cretaceous Lepidoptera // Nature. 1977. Vol. 266, N 5602. P. 526.
- Whalley P. New taxa of fossil and recent Micropterygidae, with a discussion of their evolution, and a comment of the evolution of Lepidoptera (Insecta) // Ann. Transvaal Mus. 1978. Vol. 31, N 8. P. 71–86.
- Whalley P. The systematics and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ser. geol. 1985. Vol. 39, N 3. P. 107–165.
- Wheeler W.M. The ants of the Baltic Amber // Schriften Physic. Ökonom. Ges. Königsberg. 1914. S. 1–142.
- Wheeler W.M. Les sociétés d'insectes. Leur origine. Leur evolution // Encyclopedie scientifique. Paris, 1926. 468 p.

- Wiley E.O. Phylogenetics. N.Y. etc.: John Wiley a. sons. 1981. 439 p.
- Wilkinson Ch., Newton P.J. The microlepidopteran genus *Ectoedemia* Busck (Nepticulidae) in North America // Tijdschr. Entomol. 1981. Bd 124, N 2/3. P. 27-110.
- Willemse C. Tettigonoidea of the Papuan Subregion (Orthoptera), 1. Mecopodidae // Pacif. Ins. 1961. Vol. 3. P. 93-116.
- Willmann R. Zur systematischen Stellung mesozoischer und tertiärer Mecopteren einschliesslich *Eoses triassica* Tindale (angeblich Lepidoptera) (Insecta, Holometabola) // Paläont. Z. 1984. Bd 58, Hf. 3/4. S. 231-246.
- Wilson E.O. Observations on the behavior of the Cerapachyinae ants // Ins. Soc. 1958. Vol. 5, N 1. P. 129-140.
- Wilson E.O. The insect societies. Cambridge (Mass.): Belknap Press. 1971. 548 p.
- Wilson E.O. Ants from the Cretaceous and Eocene Amber from North America // Psyche. 1985. Vol. 92, N 2-3. P. 205-216.
- Wilson E.O. The earliest known ants. An analysis of the Cretaceous species and an inference concerning their social organization (Hymenoptera: Formicidae) // Paleobiology. 1987. Vol. 13. N 1. P. 44-53.
- Wilson E.O., Eisner T., Wheeler G.C., Wheeler J. *Aneuretus semoni* Emery, a major link in ant evolution // Bull. Mus. Compar. Zool. 1956. Vol. 115. P. 85.
- Wilson E.O., Carpenter F.M., Brown W.L.
- The first mesozoic ant with the description of new family // Psyche. 1967. Vol. 74. P. 1-19.
- Woodward H. On the occurrence of *Branchipus* (or *Chirocephalus*) in a fossil state, associated with *Eosphaeroma* and with numerous Insect remains, in Eocene Freshwater (Bembridge) Limestone of Gurnet Bay, Isle of Wight // Quart. J. Geol. Soc. London. 1879. Vol. 35. P. 342-350.
- Zablocki J. *Pinus króli*, nowy gatunek sosny trzyczajowej. Z pokładów soli kamiennej w Wieliczce // Stud. Soc. Sci. Torun. Sect. D. (Botan.). 1960. Vol. 4, N 4. P. 43-48.
- Zeuner F.E. Die Insektenfauna des Böttinger Marmors // Fortschr. Geol. Palaeontol. 1931. Bd 9, Hf. 28. S. 274-406.
- Zeuner F.E. The subfamilies of Tettigoniidae (Orthoptera) // Trans. R. Entomol. Soc. London. 1936. Vol. 5. P. 103-109.
- Zeuner F.E. Fossil Orthoptera Ensifera. London, 1939. 321 p.
- Zeuner F.E. Two new fossil butterflies of the family Pieridae // Ann. Mag. Nat. Hist. 1942, Sr. 11. Vol. 9. P. 409-416.
- Zeuner F.E. On recent and fossil *Pseudonacchia* Butler (Lep., Amatidae) // Ann. Mag. Nat. Hist. 1943. Ser. 11. Vol. 10. P. 140-144.
- Zeuner F.E. Notes on the evolution of the Rhopalocera (Lep.) // Verhandl. XI Intern. Kongr. Entomol. Wien. 1960. Bd 1. S. 310-313.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

- Фиг. 1. Larva incertae sedis, no. 1, экз. 3429/326, ПИН (X 12); Биамо.
 Фиг. 2. Larva incertae sedis, no. 2, экз. 3429/328, ПИН (X 20); Биамо.
 Фиг. 3. Pupa incertae sedis, экз. 3122/1, ПИН (X 5,5); г. Сандал, Актюбинская обл.
 Фиг. 4. *Palaeosabatina zherichini* gen. et sp. nov., голотип № 3064/515, ПИН (X 20); Байса.

Т а б л и ц а II

- Фиг. 1. *Stigmellites kzyldzharica* sp. nov., паратип № 2383/214, ПИН (X 2.2); Кзыл-Джар.
 Фиг. 2. *Stigmellites serpentina* sp. nov., голотип № 2382/205 (часть), ПИН (X 7.5); Кзыл-Джар.
 Фиг. 3. *Stigmellites samsonovi* sp. nov., голотип № 2383/209, ПИН (X 6.5); Кзыл-Джар.
 Фиг. 4. *Stigmellites sharovi* sp. nov., голотип № 2383/208, ПИН (X 20); Кзыл-Джар.
 Фиг. 5. *Stigmellites tyshchenkoii* sp. nov., голотип № 2383/211, ПИН (X 3); Кзыл-Джар.
 Фиг. 6. *Vucculatrix platani* sp. nov., голотип № 2383/213, ПИН (X 9); Кзыл-Джар.

Т а б л и ц а III

- Фиг. 1. *Noctuities caucasicus* sp. nov., голотип № 254/175, ПИН (X 5.5); Вишневая балка.
 Фиг. 2. *Noctuities kaspieni* sp. nov., голотип № 254/2057, ПИН (X 3.6); Вишневая балка.
 Фиг. 3. *Noctuities kusnezovi* sp. nov., голотип № 254/1912, ПИН (X 3.3); Вишневая балка.
 Фиг. 4, 5. *Noctuities kozhantshikovi* sp. nov.: 4 - паратип № 254/197, ПИН (X 4); 5 - голотип № 254/166, ПИН (X 4); Вишневая балка.

Т а б л и ц а IV

- Фиг. 1. *Noctuities miocenicus* Kozh., голотип № 254/182, ПИН (X 3.2); Вишневая балка.
 Фиг. 2, 3. *Noctuities maximus* sp. nov., голотип № 254/178, ПИН (X 2.5); Вишневая балка.
 Фиг. 4. *Noctuities stavoropolicus* sp. nov., голотип № 254/185, ПИН (X 5.5); Вишневая балка.
 Фиг. 5. *Noctuities* sp., экз. № 254/201, ПИН (X 3.5); Вишневая балка

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие (А.Г. Пономаренко)	3
1. Принципы и методы реконструкции филогенезов (А.П. Расницын, Г.М. Длуцкий)	5
2. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда Papilionida (М.В. Козлов)	16
2.1. Краткая история изучения ископаемых чешуекрылых	17
2.2. Сохранность диагностических признаков у ископаемых чешуекрылых	19
2.3. Обзор находок преимагинальных фаз развития чешуекрылых	22
2.4. Следы деятельности чешуекрылых	23
2.5. Номенклатура ископаемых чешуекрылых	24
2.6. Таксоны отряда Papilionida, известные в ископаемом состоянии	25
2.7. Таксоны, ошибочно отнесенные к Papilionida	57
2.8. Исходный план строения чешуекрылых	58
2.9. Филогения отряда чешуекрылых	62
3. Происхождение и ранние этапы эволюции муравьев (Г.М. Длуцкий, Е.Б. Федосеева)	70
3.1. Введение	70
3.2. Классификация	72
3.3. Сравнительная морфология	81
3.4. Палеонтология	121
3.4.1. Формикоиды и сколиоиды мела	123
3.4.2. Муравьи палеоцена—среднего эоцена	130
3.5. Филогения	135
3.5.1. Происхождение формикоидов	135
3.5.2. Возникновение муравьев	139
3.5.3. Происхождение подсемейств муравьев	140
4. Классификация и филогения кузнечиковых (А.В. Горохов)	145
4.1. Происхождение кузнечиковых	146
4.2. Классификация кузнечиковых	148
4.3. Филогения кузнечиковых	187
5. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода (А.П. Расницын)	191
5.1. Введение	191
5.2. Концепция биоценотического кризиса в середине мелового периода	191
5.3. Материал	194
5.4. Методы расчета	196
5.5. Распространение семейств насекомых в юрское и раннемеловое время	198
5.6. Результаты	202
5.7. Обсуждение	205
6. Изменения разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений. (В.Ю. Дмитриев, В.В. Жерихин)	208
Литература	216
Объяснения к таблицам	229

Научное издание

МЕЛОВОЙ БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ КРИЗИС И ЭВОЛЮЦИЯ НАСЕКОМЫХ

Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР
и Московским обществом
испытателей природы

Редактор
В.С. Ванин
Художественный редактор
В.В. Алексеев
Технический редактор
В.В. Лебедева
Корректор
Е.А. Мишина

Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 37455

Подписано к печати 22.12.87. Т — 25109
Формат 60×90 1/16. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная
Усл.печ.л. 14,5 + 0,3 вкл. Усл.кр.-отт. 14,9
Уч.-изд.л. 18,0. Тираж 850 экз.
Тип. зак. 2212. Цена 3р.60 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12