

УДК 565.722:551.761.1/2(517.3)

## ПОЗДНЕЮРСКИЕ ТАРАКАНЫ (INSECTA, BLATTARIA) ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ХОУТИЙН-ХОТГОР В МОНГОЛИИ

© 2008 г. Пётр Вршанский

Геологический институт Словацкой Академии наук

e-mail: geolvrsa@savba.sk

Поступила в редакцию 07.07.2007 г.

Принята к печати 20.07.2007 г.

Описан малоразнообразный комплекс тараканов из верхней юры местонахождения Хоутийн-Хотгор в Монголии, состоящий из *Solemnia alexandri* gen. et sp. nov. (Caloblattinidae), *Blattula choutinensis* sp. nov. (Blattulidae) и предполагаемого триасового реликта *Irreblatta relicta* gen. et sp. nov. (incertae familiae). Хищных Raphidiomimidae предлагается выводить от Caloblattinidae.

Более 2000 ископаемых насекомых из 16 отрядов и 52 семейств были собраны в бумажных сланцах уланэрэгской свиты во впадине Хоутийн-Хотгор, 23 км юго-западнее сомона Баян-Жаргалан, Среднегобийский аймак, Монголия. Это местонахождение содержит характерный для верхней юры комплекс (Пономаренко, 1990; Sinitshenkova, 2002), по видам насекомых сопоставляемый с верхами верхней юры местонахождения Шар-Тэг в Монголии (Gubin, Sinitza, 1996) и соответствующий позднеюрскому термическому максимуму (см., напр., Riding, Hubbard, 1999; Dromart et al., 2003; Husinec, Read, 2007). Восемнадцать рассматриваемых ниже остатков тараканов (из них семь с более или менее сохранившимся телом) из этого комплекса относятся к Caloblattinidae, Blattulidae и новому роду неясного семейственного положения.

В ископаемом состоянии известны двадцать семейств тараканов от середины карбона (ок. 325 млн. лет назад) доныне (Vršanský, 2002; Vršanský et al., 2002a, b). Семейство Caloblattinidae, начиная с первой находки в среднем триасе, занимало важное место почти во всех известных экосистемах и доминировало с начала юры до конца раннего мела. Большинство калоблаттинид были морфологически продвинутыми и контрастно окрашенными, что указывает на дневную и/или сумеречную активность. С другой стороны, некоторые темные однотонные виды приспособились к скрытому образу жизни и предположительно были активны ночью. Описываемый ниже *Solemnia alexandri* gen. et sp. nov., очевидно, открытоживущий и активно летающий таракан, имел удлинённые крылья, ноги и тело – тенденция, получившая дальнейшее развитие у хищных Raphidiomimidae.

Всесветно распространённое семейство Blattulidae (древнейшая находка в среднем триасе) было доминирующим на протяжении всей юры и

мела, хотя за весь 140-миллионнолетний период доминирования было представлено всего 14 родами (Вишнякова, 1982; Vršanský, 2003, 2005a, b; Cifuentes-Ruiz et al., 2007; Vršanský, Ansorge, 2007; Wang et al., 2007a, b).

Неожиданна изолированная находка в верхней юре предполагаемого триасового реликта, рода *Irreblatta* gen. nov., ближайшие родственники которого известны из триасовых энтомофаун.

Описанный ниже материал хранится в коллекции Палеонтологического института РАН (ПИН). Три экземпляра тараканов из местонахождения Хоутийн-Хотгор представлены неопределимыми фрагментами (ПИН, №№ 3688/842, 844±, 2214).

Автор признателен коллективу под руководством А.Г. Пономаренко (ПИН) за сбор материала и ценные советы, а также А.П. Расницыну, М.Б. Мостовскому, Д.Е. Щербакову (ПИН) и анонимному рецензенту за замечания по рукописи. Работа поддержана UNESCO-AMBA, UNESCO-IGCP-458, VEGA 6002, MVTS, Literarny Fond.

### НА Д С Е М Е Й С Т В О C A L O B L A T T I N O I D E A V R Š A N S K Ý E T A N S O R G E I N V R Š A N S K Ý, 2 0 0 0

С Е М Е Й С Т В О C A L O B L A T T I N I D A E,  
V R Š A N S K Ý E T A N S O R G E I N V R Š A N S K Ý, 2 0 0 0

Это всесветно распространённое со среднего триаса до позднего мела семейство включает роды: *Aktassoblatta* Vishniakova, 1971; *Asioblatta* Vishniakova, 1968; *Etapia* Vishniakova, 1983; *Euryblattula* Martynov, 1937; *Fusiblatta* Hong, 1980; *Ijablatta* Vishniakova, 1983; *Itchetuja* Vishniakova, 1983; *Kemerowia* Vishniakova, 1983; *Nipponoblatta* Fujiyama, 1974; *Rhipidoblattina* Handlirsch, 1906; *Rhipidoblatta* Vishniakova, 1968; *Samaroblatta* Tillyard, 1919; *Samaroblattula* Martynov, 1937; *Sogdoblatta* Martynov, 1937; *Soliblatta* Lin, 1986; *Shartegoblattina* Vršanský, 2004; *Summatiblatta* Lin, 1986; *Taublatta* Martynov,

1937; Taublattopsis Vishniakova, 1985; Thuringoblatta Kuhn, 1938; а также, предположительно, ряд других, недостаточно известных родов.

К семейству относятся, в основном, дневные, открытоживущие, активно летающие и контрастно окрашенные тараканы с удлинённым тонким телом, крыльями и ногами (иногда и головой). Передние крылья с узкой субкостальной областью, ветвистой (изредка простой) Sc, дуговидным в основании передним краем, обширным CuA с разветвленными задними ветвями, и ветвистыми анальными жилками. В заднем крыле M упрощена (с 1–7 окончаниями), CuA с ветвями второго порядка и слепыми ветвями.

Семейство Caloblattinidae вероятно возникло от форм, близких к “Sogdoblatta” porrecta Vishniakova, 1998 (средний–верхний триас мадыгенской свиты Киргизии; относится к неопisanному семейству). Древнейший представитель Caloblattinidae – “Triassoblatta” cargini Pinto et Ornellas, 1974 (средний триас свиты Санта-Мария, Бразилия; описан в Poroblattinidae: Pinto, Ornellas, 1974) – по всей вероятности относится к Rhipidoblattina или Rhipidoblatta (несмотря на гораздо большую древность, этот вид не обладает никакими плезиоморфиями). Симплезиоморфии “S.” porrecta и “T.” cargini – богатое жилкование (особенно разветвленные анальные жилки и гребенчатая задняя ветвь CuA) и суженное к основанию брюшко, синапоморфии – правильное жилкование с сильными интеркалярными жилками.

Наиболее плезиоморфен среди Caloblattinidae не имеющий апоморфий род Summatiblatta (широкое переднее крыло с не вполне параллельными краями, обширный R с вторичными развилками, анальные жилки с ветвлениями третьего порядка). Род Nirronoblatta, аутапоморфный по исходящему переднему краю переднего крыла, не имеет синапоморфий и, вероятно, обособился непосредственно от Summatiblatta или близкого рода.

Рано отделившаяся от Summatiblatta эволюционная линия (к ее синапоморфиям относятся значительное удлинение переднего крыла и укорочение Sc) представлена родами Rhipidoblatta (плезиоморфен по широкой переднеспинке, но аутапоморфен по крупным размерам), Rhipidoblattina (нижняя юра – верхи нижнего мела) и Solemnia gen. nov., последний отделился непосредственно от Rhipidoblattina (эти два рода синапоморфны по выпрямленному R и характерной окраске).

Некоторые виды, описанные в роде Rhipidoblattina, в действительности принадлежат к другим родам и даже семействам. Это, например, “R.” gurganensis Vishniakova, 1986 из семейства Liberiblattinidae, демонстрирующий важные синапоморфии с Blattulidae (характер жилкования и развилков, простые анальные жилки, и темное пятно на продолжении ложной жилки, которое плезиоморфно

также для богомол) и, по всей вероятности, произошедший непосредственно от Eublattula Handlirsch, 1939.

Строение головы и переднеспинки у Caloblattinidae чрезвычайно разнообразно. Пластичность этих признаков привела к появлению различных типов строения, в том числе хищников Raphidiomimidae. Последние также несут все синапоморфии калоблаттинид, в том числе и характер окраски, и отличаются лишь более удлинённой переднеспинкой и, соответственно, более свободной, удлинённой, прогнатной головой с удлинённым затылком и парой хорошо развитых латеральных глазков (центральный редуцирован), а также еще более узкой субкостальной областью с прямым краем (аутапоморфии). Род Liadoblattina, предположительно отнесенный к стволовой группе Raphidiomimidae (Vršanský, Ansoerge, 2007; аутапоморфен по уменьшению задних ветвей CuA), вместе с Shartegoblattina (синапоморфны по удлинённой Sc) составляет еще одну линию развития, выводимую из Summatiblatta.

Ранее предлагалось выводить Raphidiomimidae из Liberiblattinidae (Vršanský, 2002). Однако такие аутапоморфии Liberiblattinidae, как исчерченная голова, более редуцированные параноты, короткое тело и круто изогнутая CuP, исключают подобное предположение. Таким образом, Raphidiomimidae, как и Liberiblattinidae, произошли непосредственно от Caloblattinidae.

#### Род Solemnia Vršanský, gen. nov.

Название рода от *solemnis* лат. – празднование.

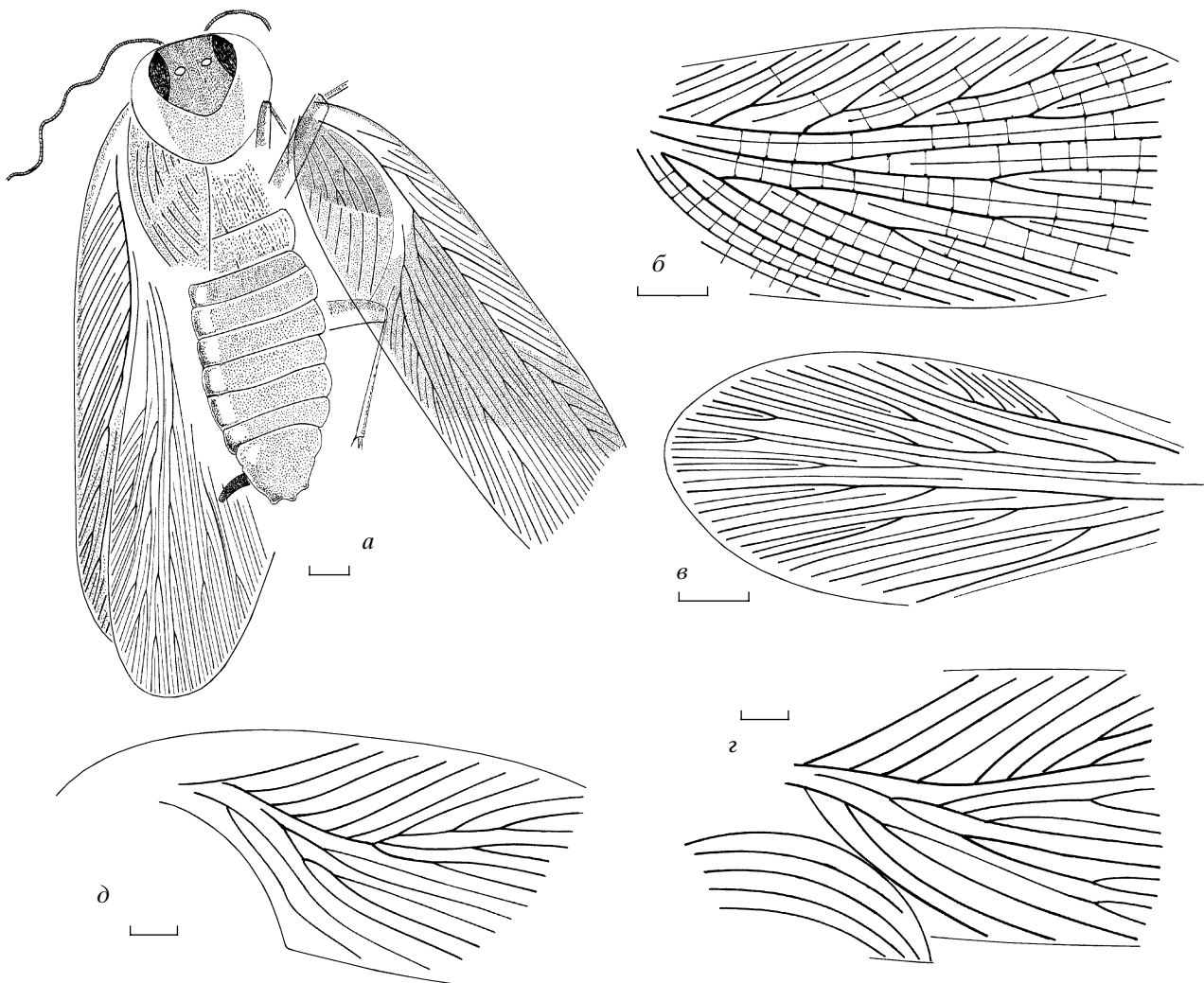
Типовой вид – *S. alexandri* sp. nov.

Диагноз. Голова круглая, тело узкое, ноги тонкие. Переднее крыло крайне длинное и узкое, с контрастной окраской; Sc очень короткая, простая или с 2(–3) ветвями; R почти прямой, его ветви в основном простые; M уменьшена до нескольких длинных, прямых ветвей; CuA обширный, его задняя ветвь богато гребенчато ветвится; анальные жилки ветвятся. Заднее крыло с обособленным, богато разветвленным RS, упрощенной M и ветвями второго порядка на CuA.

Видовой состав. Типовой вид и, вероятно, “Rhipidoblattina” hebeiensis Hong, 1980 из средней юры Китая.

Сравнение. Отличается от остальных родов семейства (а также от всех известных ископаемых тараканов) крайне удлинёнными передними крыльями.

Замечания. Новый род отнесен к семейству Caloblattinidae на основании ветвящейся Sc, обширного CuA с богатыми задними ветвями и ветвящихся анальных жилок в переднем крыле и ветвей второго порядка на CuA заднего крыла.



**Рис. 1.** Детали строения верхнеюрских тараканов из местонахождения Хоугийн-Хотгор: *a* – *Solemnia alexandri* gen. et sp. nov., общий вид по паратипу ПИН, № 3688/840, переднее крыло по голотипу ПИН, № 3688/838, голова по паратипу ПИН, № 3688/845 (видны антеннальные ямки), переднеспинка по паратипу ПИН, № 3688/839, задняя нога и яйцеклад по паратипу ПИН, № 3688/841 (разница в окраске передних крыльев обусловлена их асимметричным перекрыванием в покое у тараканов); *b*, *c* – *Blattula choutinensis* sp. nov.: *b* – голотип ПИН, № 3688/846, переднее крыло, *c* – паратип ПИН, № 3688/837, заднее крыло; *d* – *Irreblattia relicta* gen. et sp. nov., переднее крыло: *z* – паратип ПИН, № 3688/850, *д* – голотип ПИН, № 3688/851. Длина масштабного отрезка во всех случаях соответствует 1 мм.

Его апоморфии – круглая голова, сильно удлиненное переднее крыло с короткой Sc и почти прямым R.

*Solemnia alexandri* Vršanský, sp. nov.

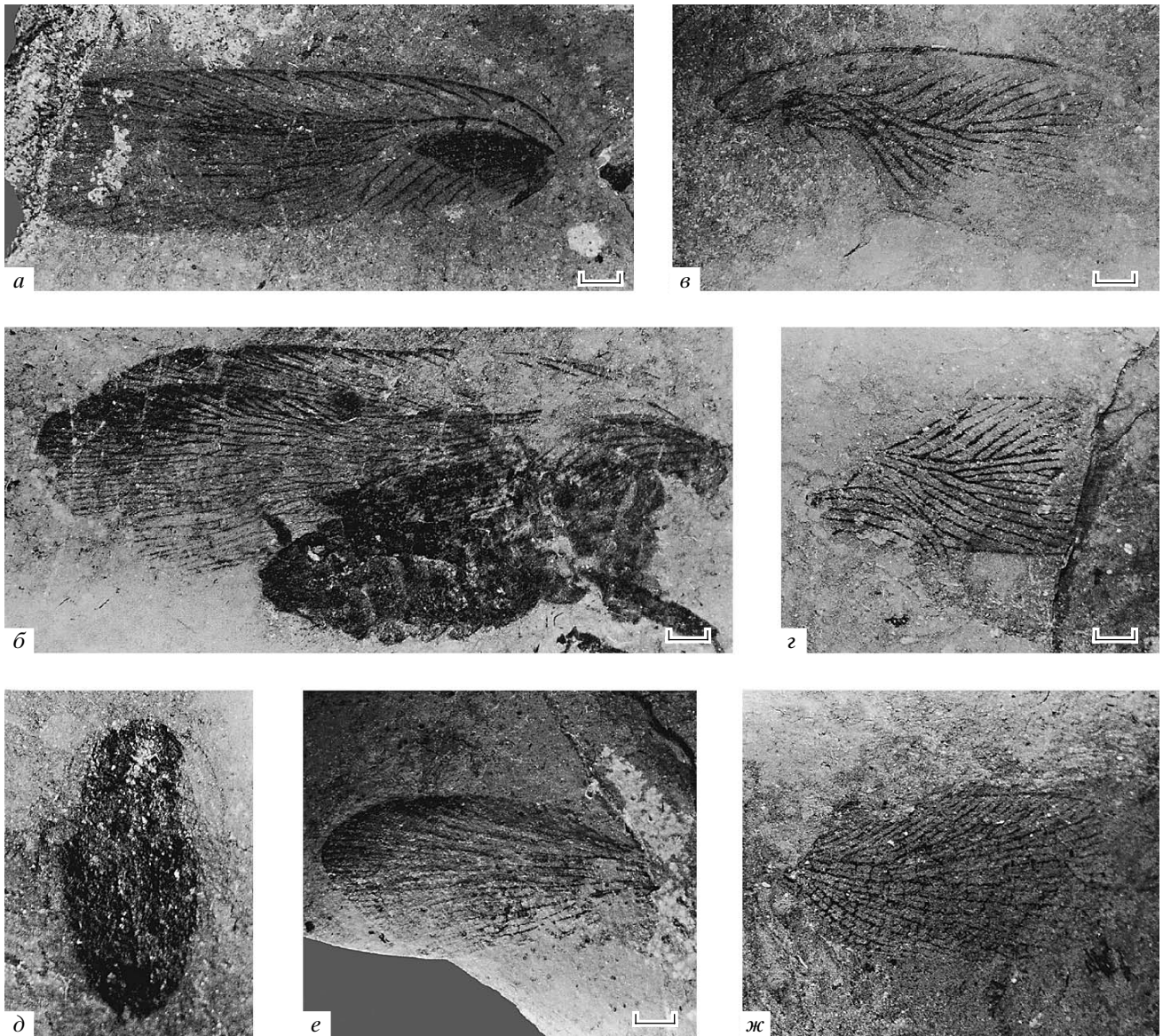
Название вида в честь Александра Георгиевича Пономаренко – выдающегося человека, наставника и палеонтолога.

Голотип – ПИН, № 3688/838, переднее крыло (прямой и обратный отпечатки); местонахождение Хоугийн-Хотгор (обн. 296/14); верхняя юра.

Описание (рис. 1, *a*; 2, *a*, *b*). Голова большая, более или менее круглая, с большими глазами и очень длинными и тонкими нитевидными антеннами; переднеспинка большая, сердцевидная.

Переднее крыло удлиненное, его края почти строго параллельны, передний в основании слегка дуговидный. R примерно с 12 окончаниями; M прямая, несет около 4 ветвей; на CuA порядка 10 ветвей, самая задняя сигмоидальная; клавус с диагональным уступом. Заднее крыло с обособленными R1 (около 5 ветвей) и RS (около 9 ветвей); M от простой до 5-ветвистой, CuA обширный (не менее 10 ветвей). Ноги длинные и тонкие. Тело удлиненное, тонкое, церки сравнительно короткие. У самки длинный наружный яйцеклад. Окраска как на рис. 1, *a*.

Размеры в мм: длина переднего крыла – 16.0–17.3, ширина – 4.3–4.7, длина яйцеклада – около 5.



**Рис. 2.** *a, б* – *Solemnia alexandri* gen. et sp. nov.: *a* – голотип ПИН, № 3688/838, переднее крыло; *б* – паратип ПИН, № 3688/840, общий вид; *в, з* – *Irreblatta relicta* gen. et sp. nov., переднее крыло: *в* – голотип ПИН, № 3688/851; *з* – паратип ПИН, № 3688/850; *д* – ?*I. relicta* gen. et sp. nov., экз. ПИН, № 3688/847а, фрагмент имаго или нимфы; *е, ж* – *Blattula choutinensis* sp. nov.: *е* – паратип ПИН, № 3688/837, заднее крыло; *ж* – голотип ПИН, № 3688/846, переднее крыло. Длина масштабного отрезка во всех случаях соответствует 1 мм.

**З а м е ч а н и я.** Формы, по облику подобные *S. alexandri* (но не столь удлиненные), появляются в средней юре Монголии (местонахождение Бахар) и Китая (местонахождение Даохугоу). *S. alexandri*, по всей вероятности, обособился от сестринского таксона “*Rhipidoblattina*” *hebeiensis*, обладавшего идентичной окраской, но не столь удлиненными крыльями с менее параллельными краями. Есть еще ряд сходных видов: *Rhipidoblattina karatavica* Vishniakova, 1968 из верхней юры местонахождения Каратау (Казахстан) немного крупнее (переднее крыло до 21.5 мм), с округлой переднеспинкой (апоморфия), узкой головой (апомор-

фия) и более изогнутым R в более широкой радиальной области переднего крыла (плезиоморфия); *Rh. angustata* Martynov, 1937 из нижней юры местонахождения Шураб (Таджикистан) мельче (переднее крыло около 12 мм; апоморфия) и с более широкой радиальной областью (плезиоморфия). Два этих вида синапоморфны по значительно удлиненному переднему крылу с почти параллельными краями. Вид “*Subioblatta*” *tongchuanensis* Lin, 1978 из поздне триасовой свиты Еньчан (Тунчуань, пров. Шэнси, Китай) по окраске и жилкованию очень близок *Rh. karatavica*, но мельче (переднее крыло 11 мм) и соответственно с обеднен-

ным жилкованием, а также с более длинной Sc, несущей 5 окончаний. У *Rh. emacerata* Zhang, 1986 из юры или мела северного Хэбея (Китай) переднее крыло менее удлинено, Sc длиннее, жилкование не упрощено (всё плезиоморфии), а CuA ветвится слабее (апоморфия). *Rh. geikei* (Scudder, 1886) из нижней юры Англии мельче (переднее крыло 14 мм), с плезиоморфным богатым жилкованием и менее параллельными краями переднего крыла. Некоторые другие китайские виды *Rhipidoblattina* (*Rh. fuxinensis* Lin, 1976 и *Rh. decoris* Lin, 1978 из верхнеюрской или нижнемеловой свиты Исянь, *Rh. lanceolata* Hong, 1980 и *Rh. longa* Hong, 1980 из средней юры Чэнде) по облику напоминают скорее *Liadoblattina* (более широкие передние крылья с плотным жилкованием). У *Rh. laterniforma* Lin, 1978 переднеспинка иной формы (с узкой апикальной и широкой проксимальной частью), более сложная окраска, и этот вид может оказаться представителем нового рода.

**Материал.** Кроме голотипа, паратипы: передние крылья ПИН, №№ 3688/835, 836 (оба из обн. 296/11) и 849 (обн. 296/17); тела или их фрагменты (почти все с крыльями) ПИН, №№ 839±, 840±, 841± (все из обн. 296/14; 839 и 841 – самки с яйцекладом), 843± и 845± (оба из обн. 296/17).

## НА Д С Е М Е Й С Т В О BLATTULOIDEA VISHNIAKOVA, 1982

### СЕМЕЙСТВО BLATTULIDAE VISHNIAKOVA, 1982

#### Род *Blattula* Handlirsch, 1906

*Blattula choutinensis* Vršanský, sp. nov.

**Название вида** от местонахождения Хоугуйн-Хотгор.

**Голотип** – ПИН, № 3688/846, переднее крыло (прямой и обратный отпечатки); местонахождение Хоугуйн-Хотгор (обн. 296/17); верхняя юра.

**Описание** (рис. 1, б–в; 2, е, ж). Переднее крыло расширено перед вершиной, без темного пятна. На R около 11 ветвей, M с тремя, Cu с 7–8 окончаниями. Заднее крыло с простой Sc, R1 с пятью, RS с шестью, M с четырьмя ветвями; CuA с ветвями третьего порядка; CuP простой. Жилкование переднего и заднего крыльев правильное, с интеркалярными и многочисленными поперечными жилками.

**Размеры** в мм: длина переднего крыла – 7–9.5, ширина – около 2.5.

**Сравнение.** Отличается от остальных видов рода расширенной дистальной частью переднего крыла, почти от всех из них также размерами; от сходного по размерам *B. brevicaudata* Vishniakova, 1968 из верхней юры Каратау дополнительно отличается более узкой радиальной областью.

**Замечания.** Заднее крыло ПИН, № 3688/837 ассоциировано с голотипом (передним крылом) по размерам и форме. Это заднее крыло, несо-

мненно, принадлежит к роду *Blattula*, а по опыту изучения мезозойских энтомофаун при наличии в одном местонахождении нескольких видов одного рода, они всегда отличаются размерами (Vršanský, 1999).

**Материал.** Кроме голотипа, паратипы ПИН, № 3688/837± (обн. 296/12), заднее крыло, и ПИН, № 3688/847b± (обн. 296/17), тело с парой передних крыльев.

## INCERTAE SUPERFAMILIAE ET FAMILIAE

### Род *Irreblattula* Vršanský, gen. nov.

**Название рода** от *irregularis* *lat.* – неправильный (по неравномерному характеру жилкования) и *blatta* *lat.* – таракан.

**Типовой вид** – *I. relictata* sp. nov.

**Диагноз.** Переднее крыло с непараллельными краями и правильным жилкованием вдоль края. Ветвление жилок создает характерные нерегулярности (неоднородные промежутки между соседними жилками), местами гребенчатое. Вставочные и поперечные жилки отсутствуют или не видны. Sc короткая, с не более чем 3 ветвями; R слегка изогнут, с прямыми, вторично делящимися ветвями; M обширная; CuA с очень длинными ветвями; анальные жилки простые, их вершины сближены.

**Видовой состав.** Типовой вид.

**Сравнение.** Новый род более всего похож на *Voltziablatta* Papier et Grauvogel-Stamm, 1995 из низов среднего триаса Вогез (синапоморфны по обедненному жилкованию, редуции вставочных жилок, простым анальным жилкам, мелким размерам), но у последнего богаче ветвится Sc (плезиоморфия). Менее похож на *Pedinoblatta* Handlirsch, 1910 из позднего триаса Германии, отличающегося большими размерами, более обильным жилкованием и ветвящимися анальными жилками (плезиоморфия). От двух этих родов и других сходных таксонов отличается сохранением неправильного жилкования (плезиоморфия; следовательно, простые анальные жилки и мелкие размеры – независимо возникшие аутапоморфии).

**Замечания.** Другие сходные таксоны были описаны в роде *Triassoblatta* Tillyard, 1919 из триаса Японии (Fujiyama, 1973), Китая (Lin, 1978) и Австралии (Dodds, 1949); типовой вид *Triassoblatta*, *T. typica* Tillyard, 1919 из верхнего триаса Ипсвича (Австралия), сохраняет важные плезиоморфии (края переднего крыла совсем не параллельны, жилкование у краев нерегулярное, M и CuA нисходящие, прямые ветвящиеся анальные жилки) и потому относится к архаичным *Mylacridoidea*.

Необычные признаки нового рода (нерегулярное жилкование с редуцированными вставочными жилками) не позволяют отнести его ни к одному из ранее установленных семейств. Внешне он

напоминает Blattulidae, но его крылья намного шире. Такие апоморфии, как редуцированные интеркаляры, короткая (но ветвящаяся) Sc, длинные ветви CuA и сближенные к краю простые анальные жилки не позволяют считать *Irreblatta* gen. nov. предком Blattulidae, но он, видимо, занимал ту же экологическую нишу.

Род *Irreblatta* предположительно возник ранее среднего триаса, поскольку сохраняет важные плезиоморфии (локальные нерегулярности ветвления, длинные ветви CuA), неизвестные среди юрских и родственных триасовых таксонов, но отмеченные у пермских, таких как Phyloblattidae из местонахождения Обора (Чехия; см. Schneider, 1983). Поэтому этот род рассматривается как раннетриасовый реликт. Если это так, то обнаружение в поздней юре группы (предположительно ранга семейства), возникшей ранее среднего триаса – второй по продолжительности в истории тараканов случай реликтового существования таксона, после находки Phyloblattidae в раннем мелу Монголии (Vršanský, in prep).

*Irreblatta relictata* Vršanský, sp. nov.

Название вида *relictata* lat. – реликтовая.

Голотип – ПИН, № 3688/851, переднее крыло; местонахождение Хоутин-Хотгор (обн. 296/17); верхняя юра.

Описание (рис. 1, г–д, 2, в, з). Sc примерно с тремя ветвями; ветвление R и M нерегулярное; на R около 14 окончаний; M с 5–8 ветвями; CuA с 2–5 очень длинными, в основном простыми ветвями; не менее 5 простых анальных жилок.

Размеры в мм: длина переднего крыла – 11–12, ширина – 4.3–4.5.

Материал. Кроме голотипа, паратип ПИН, № 3688/850, переднее крыло (обн. 296/17). К этому виду может относиться и плохо сохранившийся остаток нимфы или фрагмента имаго (ПИН, № 3688/847а; рис. 2, д).

\* \* \*

Разнообразие тараканов местонахождения Хоутин-Хотгор очень низкое, хотя тафономическая ситуация с соотношением числа изолированных передних и задних крыльев и остатков целых насекомых выглядит стандартной. Присутствуют как мелкие и нежные, так и более крупные насекомые, так что сборщики не оказывали предпочтения броско окрашенным и/или большим экземплярам. Низкое разнообразие теплолюбивых тараканов противоречит предполагаемому для этого времени максимуму потепления (Riding, Hubbard, 1999; Dromart et al., 2003; Husinec, Read, 2007), но может объясняться обедненностью исходного биоценоза.

Данный комплекс, в котором преобладает каглоблаттинида *S. alexandri* gen. et sp. nov. (половина остатков) и встречается *B. choutinensis* sp. nov., сходен с другими средне- и позднеюрскими комплексами, за исключением находки предполагаемого триасового реликта, *I. relictata* gen. et sp. nov. неясного семейственного положения, вероятного экологического предшественника Blattulidae.

Тараканы – очень хорошие индикаторы возраста отложений и палеоклимата (Schneider, 1983; Vršanský et al., 2002; Hmich et al., 2006; Schneider, Werneburg, 2006; Jarzembowski, Schneider, 2007). С другой стороны, такие виды как *Archimesoblatta altera* (Vršanský, 1997) оставались неизменными на протяжении более чем 10 млн. лет (Vršanský, 1997). Существование видов тараканов в течение интервалов времени порядка 10 млн. лет не является необычным и связано с длительным существованием целых сообществ. Гораздо более удивительна находка предполагаемого триасового реликта в продвинутой энтомофауне среднепозднеюрского типа. *I. relictata* gen. et sp. nov. – возможное свидетельство существования группы в течение, по меньшей мере, 80 млн. лет без попадания в палеонтологическую летопись.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вишнякова В.Н. Юрские таракановые нового семейства Blattulidae Сибири // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 69–79.
- Пономаренко А.Г. Насекомые и стратиграфия нижнего мела Монголии // Континентальный мел СССР / Ред. Красилов В.А. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. С. 103–108.
- Cifuentes-Ruiz P., Vršanský P., Vega F.J. et al. Campanian terrestrial arthropods from the Cerro del Pueblo Formation, Difunta Group in northeastern Mexico // Geol. Carpathica. 2007. V. 57. № 5. P. 347–354.
- Dodds B. Mid-Triassic Blattoidea from the Mount Crosby Insect Bed // Pap. Dept. Geol. Univ. Queensl., Brisbane. 1949. V. 3. № 10. P. 1–11.
- Dromart G., Garcia J.-P., Gaumet F. et al. Perturbation of the carbon cycle at the Middle/Late Jurassic transition: geological and geochemical evidence // Amer. J. Sci. 2003. V. 303. P. 667–707.
- Fujiyama I. Mesozoic insect fauna of east Asia. Part I. Introduction and Upper Triassic faunas // Bull. Nat. Sci. Museum Tokyo. 1973. V. 16. № 2. P. 331–386.
- Gubin Yu.M., Sinitza S.M. Shar Teg: a unique Mesozoic locality of Asia // Museum North Arizona Bull. 1996. V. 60. P. 311–318.
- Hmich D., Schneider J.W., Saber H. et al. New continental Carboniferous and Permian faunas of Morocco – implications for biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoclimate // Geol. Soc. London Spec. Publ. 2006. V. 265. P. 297–324.
- Husinec A., Read J.F. The Late Jurassic Tithonian, a greenhouse phase in the Middle Jurassic–Early Cretaceous “cool” mode: evidence from the cyclic Adriatic Platform, Croatia // Sedimentology. 2007. V. 54. № 2. P. 317–337.

- Jarzewowski E.A., Schneider J.W. The stratigraphical potential of blattodean insects from the late Carboniferous of southern Britain // *Geol. Mag.* 2007. V. 144. № 3. P. 449–456.
- Lin Q.-b. On the fossil Blattodea of China // *Acta entomol. sin.* 1978. V. 21. P. 335–342.
- Pinto I.D., Ornellas L.P. de. A new insect *Triassoblatta cargini* Pinto et Ornellas, sp. nov., a Triassic blattoid from Santa Maria Formation, South Brazil // *An. Acad. Brasil. Cienc.* 1974. V. 46. № 3/4. P. 515–521.
- Riding J.B., Hubbard R.N.L.B. Jurassic (Toarcian to Kimmeridgian) dinoflagellate cysts and paleoclimates // *Palynology.* 1999. V. 23. P. 15–30.
- Schneider J.W. Die Blattodea (Insecta) des Palaeozoikums, Teil 1: Systematik, Ökologie und Biostratigraphie // *Freib. Forschungshefte*, C 382. 1983. S. 107–146.
- Schneider J.W., Werneburg R. Insect biostratigraphy of the European Late Carboniferous and Early Permian // *Geol. Soc. London Spec. Publ.* 2006. V. 265. P. 325–336.
- Sinitshenkova N.D. 3.3. Ecological history of the aquatic insects // *History of Insects* / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer, 2002. P. 388–417.
- Vršanský P. *Piniblattella* gen. nov. – the most ancient genus of the family Blattellidae (Blattodea) from the Lower Cretaceous of Siberia // *Entomol. Probl.* 1997. V. 28. № 1. P. 67–79.
- Vršanský P. Lower Cretaceous Blattaria // *Proc. First Intern. Palaeoentomol. Conf.*, Moscow, 1998. Bratislava: AMBA projects, 1999. P. 167–176.
- Vršanský P. Origin and the early evolution of mantises // *AMBA projekty.* 2002. V. 6. № 1. P. 1–16.
- Vršanský P. Unique assemblage of Dictyoptera (Insecta – Blattaria, Mantodea, Isoptera) from the Lower Cretaceous of Bon Tsagaan Nuur in Mongolia // *Entomol. Probl.* 2003. V. 33. № 1–2. P. 119–151.
- Vršanský P. A fossil insect in a drilling core sample – cockroach *Kridla stastia* gen. et sp. nov. (Blattulidae) from the Cretaceous of the Verkhne-Bureinskaya Depression in Eastern Russia // *Entomol. Probl.* 2005a. V. 35. № 2. P. 115–116.
- Vršanský P. Lower Cretaceous cockroaches and mantids (Insecta: Blattaria, Mantodea) from the Sharin-Gol in Mongolia // *Entomol. Probl.* 2005b. V. 35. № 2. P. 163–167.
- Vršanský P., Ansoerge J. Lower Jurassic cockroaches (Insecta: Blattaria) from Germany and England // *Afr. Invertebr.* 2007. V. 48. № 1. P. 103–126.
- Vršanský P., Mostovski M.B., Bazylev B.A., Bugdaeva E. Early Cretaceous climate changes suggested on the basis of cockroach wing variations // *Proc. XVII Congr. Carpathian-Balkan Geol. Assoc.* Bratislava, Sept. 1<sup>st</sup>–4<sup>th</sup>, 2002. *Geol. Carpathica.* 2002a. V. 53 (Spec. issue). P. 1–5 ([http://www.geologicacarthica.sk/special/V/Vrsansky\\_etal.pdf](http://www.geologicacarthica.sk/special/V/Vrsansky_etal.pdf)).
- Vršanský P., Vishnyakova V.N., Rasnitsyn A.P. 2.2.2.1.1. Order Blattida Latreille, 1810. The cockroaches (= Blattodea Brunner von Wattenvill, 1882) // *History of Insects* / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer, 2002b. P. 263–270.
- Wang T.-t., Liang J.-H., Ren D. Variability of *Habroblattula drepanoides* gen. et sp. nov. (Insecta: Blattaria: Blattulidae) from the Yixian Formation in Liaoning, China // *Zootaxa.* 2007a. № 1443. P. 17–27.
- Wang T., Liang J.-H., Ren D., Shi C. New Mesozoic cockroaches (Blattaria: Blattulidae) from Jehol Biota of western Liaoning in China // *Annales Zoologici.* 2007b. V. 57. № 3. P. 483–495.

## Late Jurassic Cockroaches (Insecta, Blattaria) from the Houtiyn-Hotgor Locality in Mongolia

Peter Vršanský

A low-diversity cockroach assemblage from the Upper Jurassic of the Houtiyn-Hotgor locality in Mongolia is described, comprising *Solemnia alexandri* gen. et sp. nov. (Caloblattinidae), *Blattula choutinensis* sp. nov. (Blattulidae) and a presumed Triassic relict *Irreblattula relicta* gen. et sp. nov. (incertae familiae). Raphidiomimidae supposedly originated directly from Caloblattinidae.