

# Mesozoic Insects



*Wonnacottella pulcherrima* Whalley and Jarzembowski, 1985.  
Homoptera Palaeontinidae. Lower Cretaceous of El Montsec (Spain).  
LP-026-IEI/G housed in the Institut d'Estudis Ilerdencs, Lleida.

## Nouveaux Orthoptères (Ensifera, Insecta) du Trias des Vosges (France)

### New Orthoptera (Ensifera, Insecta) from the Triassic of the Vosges (France)

F. MARCHAL-PAPIER<sup>(1)</sup>, A. NEL<sup>(2)</sup> et L. GRAUVOGEL-STAMM<sup>(1)</sup>

(1) Université Louis Pasteur, Institut de Géologie, 1, rue Blessig, F-67084 Strasbourg Cedex. E-mail: fpapier@illite.u-strasbg.fr

(2) Muséum d'Histoire Naturelle, Entomologie, 45, rue Buffon, F-75005 Paris, E-mail: anel@cimrs1.mnhn.fr

#### RÉSUMÉ

Trois nouveaux Orthoptera, Ensifera (Hagloidea et Gryllavoidea) du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur, Trias inférieur/moyen) des Vosges (France) représentés par des ailes antérieures, sont décrits. *Galliagryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp. (Gryllavidae) montre des affinités avec *Gryllavus madygenicus* SHAROV 1968 du Trias de Madygen (Kirghizistan). *Triassoparacrytphyllites bifurcatus* n.gen., n.sp. (Tuphellidae) présente des analogies avec *Paracrytphyllites undulatus* SHAROV 1968 du Jurassique supérieur de Karatau (Kazakhstan). *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp. (Haglidæ) semble proche du genre *Archaboilus* MARTYNOV 1937 du Jurassique inférieur de Shurab (Tadjikistan).

Ces trois Ensifera qui appartiennent à des familles distinctes mettent en évidence la diversité de ce groupe à la limite du Trias inférieur/moyen. Une révision cladistique des Hagloidea et des Gryllavoidea serait nécessaire pour pouvoir déterminer les relations phylogénétiques entre ces différentes familles.

*Mots-clefs:* Insecta. Orthoptera. Hagloidea. Gryllavoidea. Fossile. Trias. France.

#### ABSTRACT

Three new Orthoptera, Ensifera (Hagloidea and Gryllavoidea) from the Grès à Voltzia (Upper Buntsandstein, transition Lower/Middle Triassic) of the Vosges (France) are described based on forewings. *Galliagryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp. (Gryllavidae) shows affinities with *Gryllavus madygenicus* SHAROV 1968 from the Triassic of Madygen (Kirghizistan). *Triassoparacrytphyllites bifurcatus* n.gen., n.sp. (Tuphellidae) displays some similarities with *Paracrytphyllites undulatus* SHAROV 1968 from the Upper Jurassic of Karatau (Kazakhstan). *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp. (Haglidæ) seems close to the genus *Archaboilus* MARTYNOV 1937 from the Lower Jurassic of Shurab (Tadjikistan).

These three Ensifera which belong to distinct families underscore the diversity of the Hagloidea and the Gryllavoidea at the boundary between the Lower and Middle Triassic. A cladistic study would be necessary to determine the phylogenetical relationships between the different families.

*Keywords:* Insecta. Orthoptera. Hagloidea. Gryllavoidea. Fossil. Triassic. France.

---

#### EXTENDED ABSTRACT

Three new Triassic Orthoptera Ensifera (Hagloidea and Gryllavoidea) are described. They belong to a rich and diverse entomofauna (about 5300 specimens and 200 species) from the Grés à Voltzia (Upper Buntsandstein) of the Vosges, in north-eastern France (Marchal-Papier, 1998). The Grés à Voltzia is correlated with the Lower Anisian and therefore corresponds to the early Middle Triassic.

The new Hagloidea and Gryllavoidea are represented by forewings and have been attributed to three new genera.

***Galliagryllavus vogesiacus*** n.gen., n.sp. (Plate I, figures 1-3; Figures 1.1 - 1.3)

This new wing taxon, represented by three specimens, is characterized by straight and closely parallel veins MA1, MA2 and MP+CuA1, a very wide sub-costa area, numerous branchings of RA and RP, a branching of MA1-MA2 being very proximal compared to that of the anal veins and the vein MP+CuA1 consisting of a single branch with bifurcations. The specialized structure of the lanceolate cell of the holotype (specimen 5594/5595) suggests a stridulation organ. This wing probably belonged to a male.

A study of the affinities and systematic position shows that the venation of *Galliagryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp. resembles that of *Gryllavus madygenicus* SHAROV 1968 from the Madygen Formation (Triassic) of Kirghizistan. Both share a putative synapomorphy: the veins MA1, MA2 MP+CuA1 are straight and parallel to each other. Therefore *Galliagryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp. is classified, like *Gryllavus madygenicus*, in the family Gryllavidae GOROCHOV, 1988.

***Triassoparacryrtophyllites bifurcatus*** n. gen., n.sp. (Plate II, figure 2; Figure 2)

This new taxon is represented by one specimen. The venation of this wing is characterized by a radial vein devoid of any branching, a median vein with three branches originating from the same point, a costal area comprising several cells of which the more or less triangular shape gives a characteristic aspect to this wing. The lanceolate cell is long and closed by a bifurcating oblique vein.

*Triassoparacryrtophyllites bifurcatus* n.gen., n.sp. shows some resemblances with *Paracryrtophyllites undulatus* SHAROV 1968 from the Upper Jurassic of Karatau (Kazakhstan). In both species, Sc and its branching are similarly organized and the lanceolate cell is closed by an oblique vein. Nevertheless the oblique vein is simple in *Paracryrtophyllites undulatus* whereas it is bifurcated in *Triassoparacryrtophyllites bifurcatus* n.gen., n.sp. *Triassoparacryrtophyllites bifurcatus* n.gen., n.sp. has been classified, like *Paracryrtophyllites undulatus*, in the family Tuppellidae GOROCHOV, 1988, subfamily Paracryrtophyllitinae GOROCHOV, 1988.

***Voltziahagla pseudoveinosa*** n.gen., n.sp. (Plate II, figure 1; Figure 3)

This new taxon represented by one specimen is characterized by a pseudovein parallel to the Costa, a radial vein parallel to ScP and a RP having a strong bend. The lanceolate cell is closed by an oblique vein joining the bend of RP. The venation features of *Voltziahagla pseudoveinosa* correspond to those of the family Haglidae HANDLIRSCH, 1906. The subfamily cannot be precised with certainty since the specimen is incomplete. However the fact that the closing of the

lanceolate cell resembles that of *Archaboilus* MARTYNOV 1937 from the Upper Jurassic of Shurab (Tadjikistan) suggests that *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp. is close to the subfamily Cyrtophyllitinae ZEUNER, 1935.

These three new Ensifera (Hagloidea and Gryllavoidea) which belong to distinct families underscore the diversity of this group at the transition Lower-Middle Triassic. A cladistic revision would be necessary to determine the phylogenetic relationships between these families.

## INTRODUCTION

Le Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) des Vosges du Nord (France) a livré une faune entomologique abondante (5300 échantillons) et diversifiée (200 espèces) (Marchal-Papier, 1998). Une vingtaine d'ordres sont présents et certains (Diptera, Blattodea, Odonata, Mecoptera, Orthoptera) ont déjà fait l'objet d'une ou plusieurs publications (Grauvogel et Laurentiaux, 1952; Krzeminski et al., 1994; Papier et al., 1994, 1996 a, b, 1997; Papier et Grauvogel-Stamm, 1995; Nel et al., 1996).

L'étude des Orthoptères a permis de reconnaître le plus ancien Tettigonoidea connu (Papier et al., 1997). A présent trois nouveaux genres d'Orthoptera Ensifera, appartenant aux Hagloidea et Gryllavoidea, sont décrits dans cette faune du Trias des Vosges (France). Ils sont représentés par cinq échantillons.

La superfamille des Hagloidea est connue depuis le Trias inférieur et existe encore de nos jours (Handlirsch, 1906). L'apogée de sa diversité se situe au Mésozoïque; actuellement elle n'est représentée que par deux genres: *Prophalangopsis* WALKER 1871 en Inde et *Cyphoderis* UHLER 1864 en Amérique du Nord. Par contre la superfamille des Gryllavoidea n'est connue que du Trias d'Asie Centrale.

## LOCALISATIONS STRATIGRAPHIQUE ET GEOGRAPHIQUE

Les insectes fossiles de la collection Grauvogel et Gall ont été récoltés dans plusieurs carrières des Vosges du Nord, France (voir Papier et Grauvogel-Stamm, 1995 pour une localisation géographique plus précise). Ceux qui sont étudiés dans cette note proviennent d'Arzviller (Moselle), de Gottenhouse et de Bust (Bas-Rhin).

Tous les échantillons proviennent de la partie inférieure du Grès à Voltzia, appelée Grès à meules, qui présente le sommet du Buntsandstein supérieur. Bien que,

du point de vue lithologique, cette formation appartient au Buntsandstein ou Trias inférieur de faciès germanique, elle est d'âge Anisien inférieur dans les Vosges et correspond à la base du Trias moyen dans la stratigraphie alpine (Durand et Jurain, 1969; Gall, 1971).

## ETUDE SYSTÉMATIQUE

La nomenclature de la nervation alaire utilisée pour cette étude est celle proposée par Gorochov (1986). Bien que le nombre d'échantillons étudiés soit assez réduit, des individus mâles et femelles ont pu être distingués. C'est la présence ou l'absence de structures spécialisées suggérant un organe de stridulation qui a permis cette distinction.

**Ordre:** Orthoptera OLIVIER, 1789

**Sous-ordre:** Ensifera CHOPARD, 1920

**Superfamille:** Gryllavoidea GOROCHOV, 1995

**Famille:** Gryllavidae GOROCHOV, 1986

*Genre et espèce-type:* *Gryllavus madygenicus* SHAROV 1968

GENRE *Galliagryllavus* n.gen.

*Diagnose:* Nervures MA1, MA2 et MP+CuA1 droites et étroitement parallèles; champ sous-costal très large; branches de RA et RP nombreuses; bifurcation de MA1-MA2 en position très proximale par rapport aux nervures anales; MP+CuA1 a la forme d'une seule branche avec ramifications.

*Galliagryllavus vogesiacus* n.sp.

Planche I, figures 1 - 3; Figures 1.1 - 1.3

*Diagnose:* voir la diagnose du genre

*Matériel:* Holotype, n° 5594-5595; empreinte et contre-empreinte d'un élytre d'un individu mâle. Autres échantillons : n° 5535-5536, n° 5568-5569; empreintes et contre-empreintes de deux élytres ayant appartenu à des

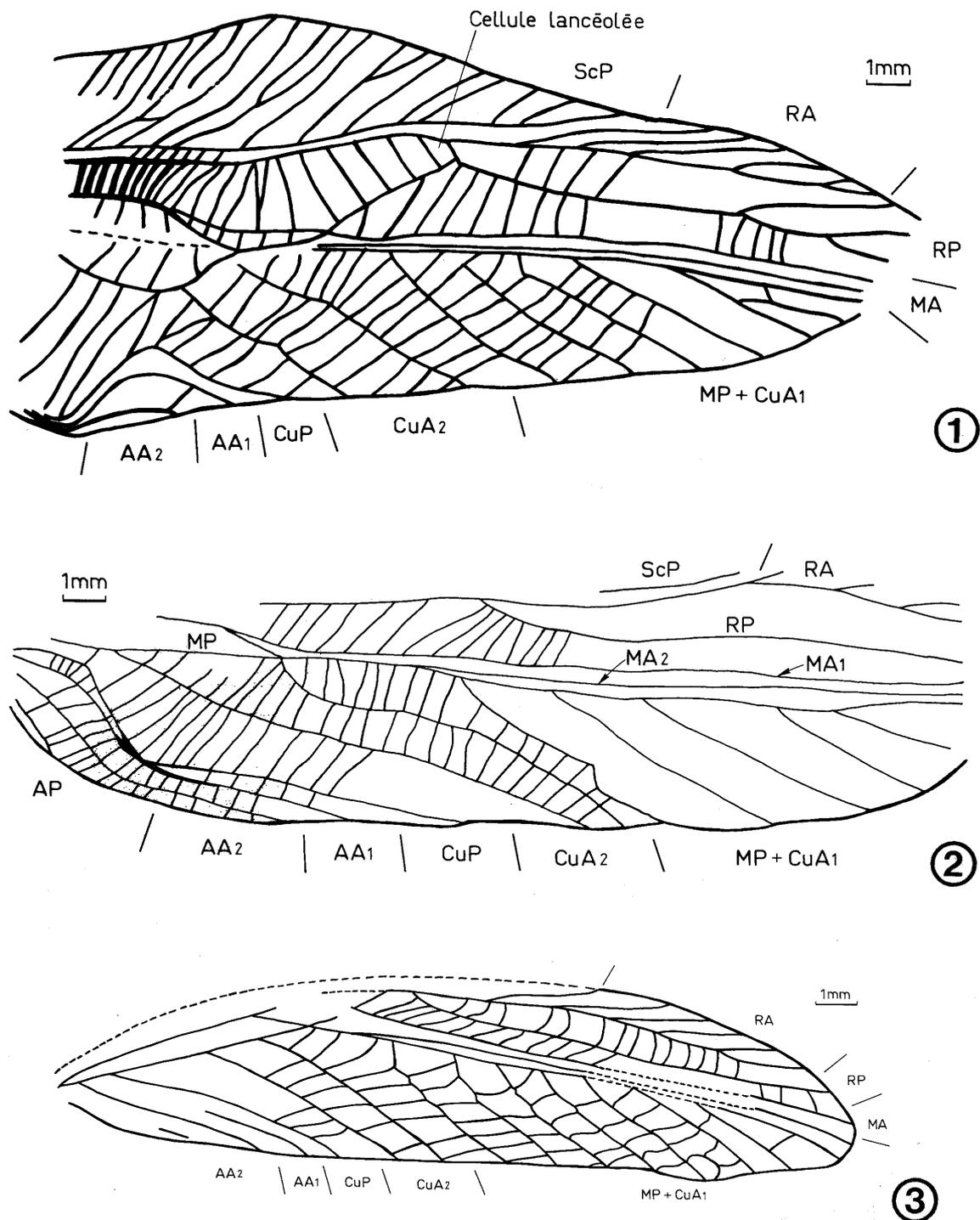


Figure 1. *Gallia gryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp. (Gryllavidae). Schéma à la chambre claire de la nervation des ailes antérieures. Tous les échantillons proviennent d'Arzviller (Moselle, France). 1.-Holotype n° 5594/5595, aile antérieure d'un mâle ; 2.- Echantillon n° 5535/5536, aile antérieure d'une femelle ; 3.- Echantillon n° 5568/5569, aile antérieure d'une femelle ?.

Figure 1. *Gallia gryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp. (Gryllavidae). Camera lucida drawing of the forewing venation. All the specimens come from Arzviller (Moselle, France). 1.- Holotype n° 5594/5595, male forewing ; 2.- Specimen n° 5535/5536, female forewing; 3.- Specimen n° 5568/5569, female forewing?.

individus femelles. Les trois échantillons proviennent d'Arzviller (Moselle, France) et se trouvent dans la collection Grauvogel et Gall à Ringendorf (Bas-Rhin, France).

*Derivatio nominis:* *Galliagryllavus*, car c'est le seul Gryllavidae décrit pour le moment en France; *vogesiacus*, par référence à sa provenance des Vosges.

*Locus typicus:* Arzviller (Moselle, France).

*Stratum typicum:* Grés à meules = base du Grés à Voltzia (Buntsandstein supérieur), d'âge Anisien (base du Trias moyen) dans les Vosges du Nord.

*Description de l'hotype* n° 5594-5595 (Pl. I, fig. 1; Fig. 1.1): L'échantillon est représenté par l'empreinte et la contre-empreinte d'un élytre ayant appartenu à un individu mâle; la présence de structures spécialisées suggère en effet l'existence d'un appareil de stridulation. Ces empreintes qui sont fragmentaires et dépourvues de matière organique, sont dans l'ensemble assez mal conservées. Sur l'empreinte, le bord antérieur est incomplet et la partie proximale de l'aile manque. Sur la contre-empreinte, seule subsiste la région distale. Cette aile a une forme allongée effilée et montre un élargissement dans sa partie centrale. La longueur préservée est de 12,5 mm et sa largeur atteint 5,4 mm.

Nervure sous-costale (ScP): la nervure ScP est longue et émet de nombreuses branches dirigées vers le bord antérieur, dont 12 sont visibles. Certaines de ces branches sont bifurquées. La partie proximale de ScP n'est pas conservée. Quelques nervures transverses relient ScP à R. Le champ sous-costal est nettement élargi dans sa partie centrale.

Nervure radiale (R): la nervure R se divise en RA et RP, à l'extrémité de la cellule lancéolée. RA a 5 ramifications alors que RP n'en émet que 2. A la base du champ entre RA et RP, 4 nervures transverses subparallèles sont visibles.

Nervure médiane (M): le système médian est rectiligne et correspond peut-être à une zone de pliement qui rend l'aile plus fragile à cet endroit. En effet, comme le montre l'échantillon n° 5594-5595, l'aile est pliée ou même déchirée le long de cette zone. La nervure MA se divise en 2 longues branches rectilignes (MA1 et MA2) dépourvues de ramification; la nervure MP oblique n'est pas conservée, mais la branche MP+CuA1 est visible. Le système médian aboutit dans la région apicale.

Entre les nervures R et M se trouve une grande cellule lancéolée, en forme de triangle assez large. Elle est parcourue par de nombreuses nervures transverses subparallèles fortement épaissies dans la partie proximale. L'ensemble de cette structure représente une spécialisation vraisemblablement liée à l'existence d'un appareil de stridulation. La cellule lancéolée est fermée par une nervure oblique aboutissant sur RP, peu après la bifurcation de R en RA et RP. Une série de nervures transverses subparallèles relient aussi MA à RP. Dans la partie la plus incurvée de la cellule lancéolée, les branches de MA délimitent une deuxième cellule lancéolée beaucoup plus petite, comprenant également des nervures transverses. Le point de bifurcation de MA en MA1 et MA2, par rapport aux nervures anales, se trouve bien avant leurs terminaisons sur le bord postérieur de l'aile et se situe, notamment, à équidistance entre le noeud anal et la terminaison de AA1. Les nervures MA1, MA2 et MP + CuA1 sont rectilignes et parallèles entre elles.

Nervures cubitales et anales: la nervure MP, dont le point de départ n'est pas visible sur notre échantillon, fusionne avec CuA1. MP+CuA1, émet six branches obliques se terminant sur le bord postérieur de l'aile. Les nervures transverses entre les branches de MP+CuA1 forment un réseau quadrillé. CuA2 se divise en deux branches. La CuP est fortement ondulée et se rapproche fortement des 2 nervures anales pour former un noeud anal. Chez les Grylloidea et les Tettigonioidea actuels, cette nervure est munie à la face inférieure d'une crête stridulatoire, non décelable ici.

*Description de l'échantillon* n° 5535-5536 (Pl. I, fig. 2; Fig. 1.2): Cet échantillon est représenté par l'empreinte et la contre-empreinte d'un élytre qui, vu l'absence de nervures spécialisées, a dû appartenir à un individu femelle. La conservation est assez bonne mais le bord costal et l'apex manquent. Cette aile a une forme allongée. Les parties préservées de sa longueur et de sa largeur mesurent respectivement 12,5 mm et 3 mm.

Nervure sous-costale (ScP): seule une très petite portion de la ScP est conservée et aucune ramification n'y est visible.

Nervure radiale (R): la nervure R se divise en RA et RP. RA montre le départ de trois ramifications alors que RP est simple dans la partie conservée qui est importante.

Nervure médiane (M): M se divise en MA et MP. MA se subdivise en 2 longues branches parallèles, rectilignes mais leur point de bifurcation n'est pas conservé. MP est

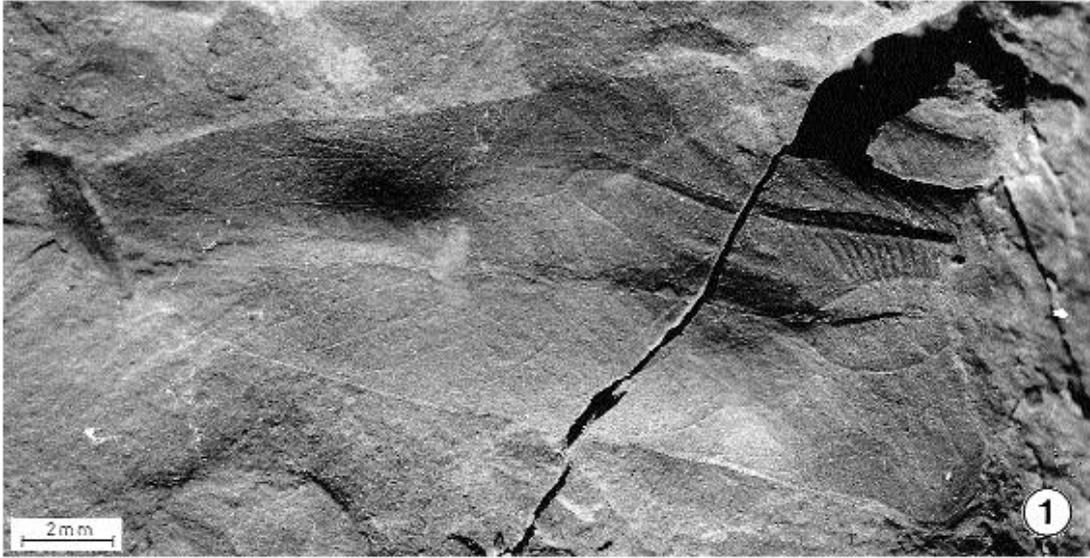


Planche I: Figures 1 - 3. *Galligryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp. (Gryllavidae). Tous les échantillons proviennent d'Arzviller (Moselle, France). 1.- Holotype n° 5594/5595, aile antérieure d'un mâle; 2.- Echantillon n° 5535/5536, aile antérieure d'une femelle; 3.- Echantillon n° 5568/5569, aile antérieure d'une femelle ?. Toutes les photos sont réalisées en lumière polarisée.

Plate I. Figures 1-3. *Galligryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp. (Gryllavidae). All the specimens come from Arzviller (Moselle, France). 1.- Holotype n° 5594/5595, male forewing; 2.- Specimen n° 5535/5536, female forewing; 3.- Specimen n° 5568/5569, female forewing ?. All the photos are taken in polarized light.

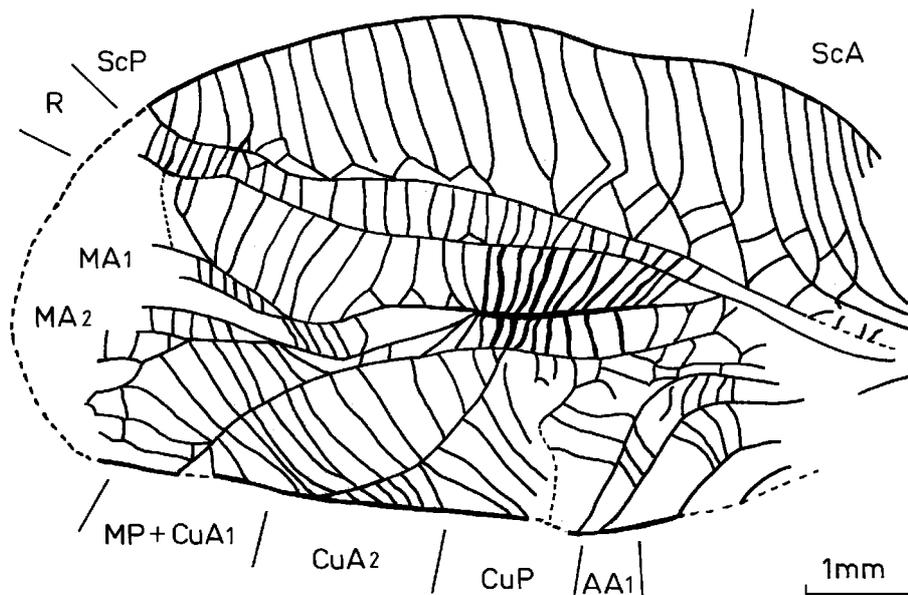


Figure 2. *Triassoparacrytophyllites bifurcatus* n.gen., n.sp. (Tuphelliidae). Holotype n° 5562/5563, schéma à la chambre claire de la nervation d'une aile antérieure d'un mâle. Gottenhouse (Bas-Rhin, France).

Figure 2. *Triassoparacrytophyllites bifurcatus* n.gen., n.sp. (Tuphelliidae). Holotype n° 5562/5563), camera lucida drawing of the male forewing venation. Gottenhouse (Bas-Rhin, France).

représentée par une nervure oblique qui fusionne avec la CuA1. MA1, MA2 et MP+CuA1 sont très rapprochées et parallèles entre elles.

Nervures cubitales et anales: MP+CuA1 émet 5 branches obliques se terminant sur le bord postérieur de l'aile; CuA2 est représentée par 2 branches. CuP qui est fortement incurvée, s'anastomose avec la AA1 alors que la AA2 est libre. L'incurvation de CuP et AA1 est cependant moins marquée que chez le mâle (holotype éch. n° 5594-5595) et pourrait être liée au fait que les femelles ne stridulaient pas. L'absence d'une cellule lancéolée et de ses structures spécialisées (nervures transverses épaissies) renforce cette hypothèse.

*Description de l'échantillon n° 5568-5569* (Pl. I, fig. 3; Fig. 1-3): Le troisième échantillon (n° 5568-5569) est représenté, par l'empreinte et la contre-empreinte d'un élytre assez bien conservé, quoiqu'incomplet. Le bord antérieur et le milieu de l'aile sont en effet abimés, ce qui empêche de voir s'il y avait une structure spécialisée liée à l'existence d'un appareil stridulatoire et donc de préciser s'il s'agit d'un élytre d'un individu mâle ou femelle. Cette aile a une forme allongée. Sa longueur est de 18,5 mm et la partie conservée de sa largeur mesure 4,2 mm.

Le schéma nervuraire de cette aile présente les mêmes caractéristiques que celui des deux échantillons décrits ci-dessus. La seule différence se situe au niveau des nervures anales. En effet, elles ne sont pas incurvées et ne s'anastomosent pas. Malgré cette différence liée sans doute à la conservation et vu l'absence d'arguments contraires, il est probable que cette aile appartienne aussi à *Galliagryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp.

#### Affinités et position systématique de *Galliagryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp.

En l'absence de toute analyse phylogénétique des Hagnoloidea et des Gryllavoidea, nous ne pouvons faire ici qu'une comparaison typologique, non cladistique, en recherchant les taxons présentant le plus de ressemblances avec nos fossiles.

La nervation de *Galliagryllavus vogesiacus* n.gen., n.sp. du Grès à Voltzia des Vosges (France) se rapproche incontestablement de celle de *Gryllavus madygenicus* SHAROV 1968 du Trias de Madygen (Kirghizistan). Ces deux espèces qui ont des plans nervuraires très proches partagent une synapomorphie très probable. Ce sont les deux seuls taxons où les nervures MA1, MA2 et

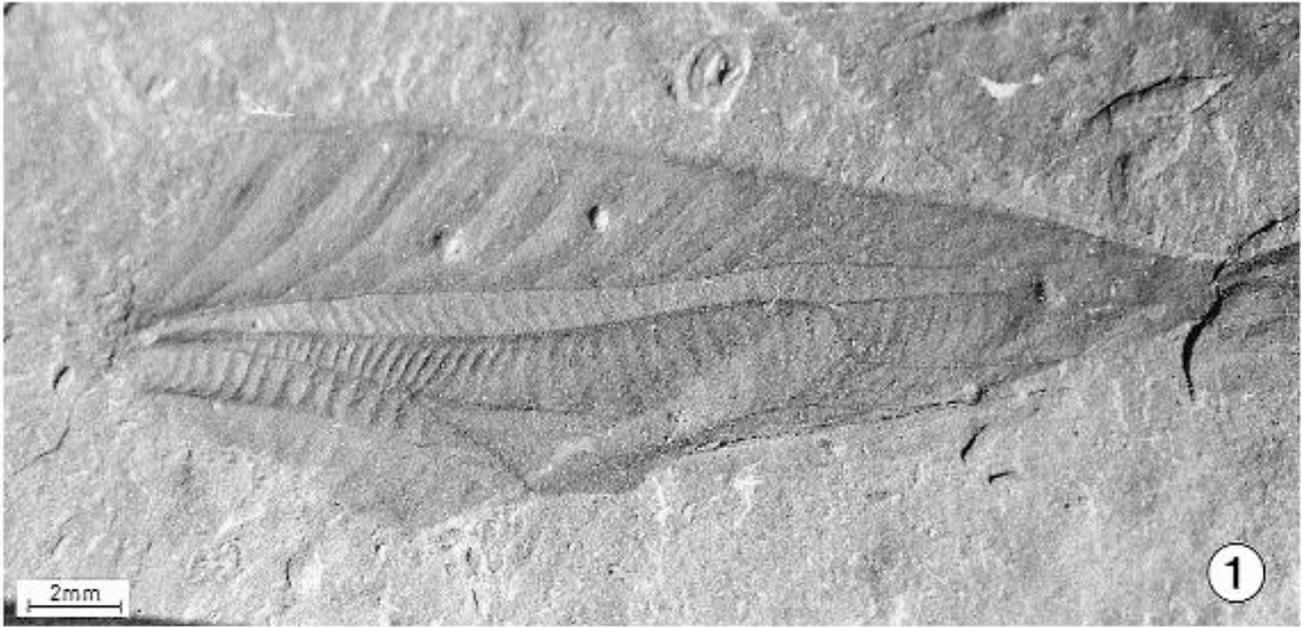


Planche II: 1.- *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp. (Haglidae). Holotype n° 5596/5597, aile antérieure. Bust (Bas-Rhin, France); 2.- *Triassoparacyrptophyllites bifurcatus* n.gen., n.sp. (Tuphelliidae). Holotype n° 5562/5563, aile antérieure d'un mâle. Gottenhouse (Bas-Rhin, France). Toutes les photos sont réalisées en lumière polarisée.

Plate II: 1.- *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp. (Haglidae). Holotype n° 5596/5597, forewing. Bust (Bas - Rhin, France) ; 2.- *Triassoparacyrptophyllites bifurcatus* n.gen., n.sp. (Tuphelliidae). Holotype n° 5562 - 5563, male forewing. Gottenhouse (Bas-Rhin, France). All the photos are taken in polarized light.

MP+CuA1 sont rectilignes et parallèles entre elles. Toutefois quelques différences sont à noter. *G. vogesiacus* n.gen., n.sp. présente: a) une largeur plus grande du champ sous-costal; b) des ramifications plus nombreuses de RA et RP (symplesiomorphie probable); c) une position plus proximale de la bifurcation MA1-MA2 par rapport aux nervures anales (caractère propre à ce taxon); d) une MP+CuA1 formée d'une seule branche avec ses ramifications (caractère propre à ce taxon). Chez *Gryllavus madygenicus*, la MP+CuA1 comprend 2 branches parallèles dont seule la branche postérieure porte des ramifications dirigées vers le bord postérieur.

A l'origine, *G. madygenicus* a été classée dans la famille des Gryllidae LATREILLE par Sharov (1968), pour qui les caractères essentiels sont: a) un fort pli longitudinal sur les ailes antérieures qui forment de ce fait comme une sorte de boîte enserrant l'abdomen. Ce caractère est cependant difficile à apprécier sur des ailes fossiles, en général fortement aplaties dans le sédiment; b) des ramifications de RP réduites et une nervure MP+CuA1 arrivant à proximité de l'apex.

Selon cet auteur, *G. madygenicus* serait aussi apparenté à la sous-famille "primitive" des Cyrtophyllitinae ZEUNER, 1935, famille des Haglidae HANDLIRSCH, 1906, en raison des caractères suivants: a) la nervure MA bifurquée; b) la nervure oblique entre MA et RP; c) la pectination des branches de MP+CuA1; d) l'incurvation de CuP et des nervures anales chez le mâle et la femelle.

Bien qu'il reconnaisse une certaine parenté, avec les Cyrtophyllitinae, Sharov maintient *Gryllavus madygenicus* dans les Gryllidae. Cependant, comme cette espèce ne possède pas la nervure diagonale caractéristique des Gryllidae actuels, il la considère comme un "Gryllidae primitif" et suggère que les Gryllidae se sont développés à partir d'"Haglidae primitifs", tels que les Cyrtophyllitinae.

D'après Gorochov (1985), en revanche, *G. madygenicus* serait non pas "l'ancêtre" des Grylloidea mais celui des Hagloidea. Comme argument, il note l'absence du triangle intercalé chez cette espèce. D'après cet auteur, ce caractère qui est typique de tous les grillons à élytres bien développés serait l'un des plus significatifs de la superfamille des Grylloidea. Il en conclut que *Gryllavus* était probablement voisin de la branche des Hagloidea dont les grillons, seraient issus. En 1986, Gorochov révisé la classification de Sharov (1968) et propose la nouvelle famille des Gryllavidae (superfamille Hagloidea) pour *G. madygenicus*. Il y ajoute 2 nouveaux genres *Paragryllavus* GOROCHOV 1986 et *Zagryllavus* GOROCHOV 1986 du

Trias de Madygen, mais le matériel-type est très incomplet et ne peut servir pour une comparaison avec *G. vogesiacus* n.gen., n.sp. du Grès à Voltzia. Il faut noter que tout comme *G. madygenicus*, *Galliagryllavus vogesiacus* est dépourvu du triangle intercalé; d'autres structures encore sont absentes telles que le miroir et la nervure diagonale issue du noeud anal qui sont des caractères de Grylloidea ayant un appareil de stridulation.

Malheureusement, les classifications proposées par Sharov (1968) et Gorochov (1985, 1986) sont typologiques et non phylogénétiques. Démontrer qu'un taxon est "l'ancêtre" d'un groupe est impossible et considérer un groupe comme l'ancêtre d'un autre groupe revient à faire une division artificielle non justifiable. D'après la classification de Gorochov (1985), les Gryllavidae sont définis par des caractères qu'il considère comme des symplesiomorphies, ce qui rend cette famille paraphylétique. En 1995 Gorochov propose une nouvelle position systématique pour les Gryllavidae qu'il classe dans la nouvelle superfamille des Gryllavoidea. Une étude phylogénétique serait nécessaire pour mettre en évidence les synapomorphies des Gryllavidae et clarifier leurs parentés.

**Superfamille:** Hagloidea HANDLIRSCH, 1906

**Famille:** Tuphelliidae GOROCHOV, 1988

**Sous-famille:** Paracyrtophyllitinae GOROCHOV, 1988

GENRE *Triassoparacyrtophyllites* n.gen.

*Diagnose:* R dépourvue de ramification; MA1 et MA2 ayant chacune 2 branches; M formée de 3 branches principales issues d'un même point; champ costal comprenant des cellules de forme plus ou moins triangulaire; ScA et ScP pourvues de nombreuses ramifications; cellule lancéolée longue et bien fermée par une nervure oblique bifurquée entre MA1 et R.

*Triassoparacyrtophyllites bifurcatus* n.sp.

Planche II, figure 2 ; Figure 2

*Diagnose:* voir celle du genre

*Holotype:* n° 5562-5563; empreinte et contre-empreinte d'un élytre d'un individu mâle, collection Grauvogel et Gall à Ringendorf (Bas-Rhin, France).

*Derivatio nominis:* *Triassoparacyrtophyllites*, par référence à la période géologique et au nom de la sous-famille des Paracyrtophyllitinae; *bifurcatus*, par référence à la bifurcation de la nervure oblique.

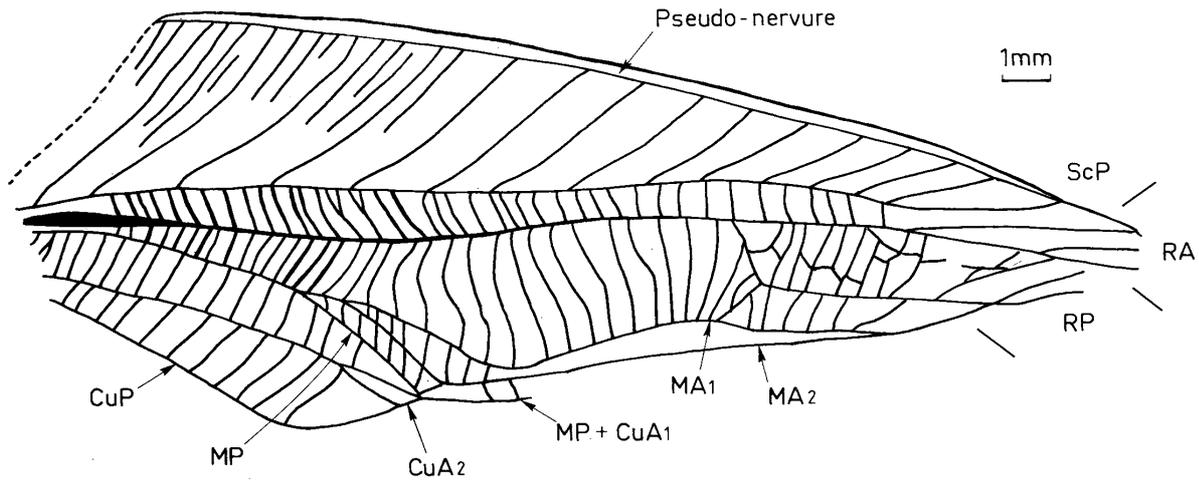


Figure 3. *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp. (Haglidae). Holotype n° 5596/5597, schéma à la chambre claire de la nervation d'une aile antérieure. Bust (Bas-Rhin, France).

Figure 3. *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp. (Haglidae). Holotype n° 5596/5597, camera lucida drawing of the fore wing venation. Bust (Bas-Rhin, France).

*Locus typicus*: Gottenhouse (Bas-Rhin, France)

*Stratum typicum*: Grès à meules = base du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur), d'âge Anisien (base du Trias moyen) dans les Vosges du Nord.

*Description de l'holotype* n° 5562-5563 (Pl. II, fig. 2; Fig. 2). L'échantillon est représenté par l'empreinte et la contre-empreinte d'une aile antérieure d'un individu mâle. Sa conservation est bonne et les nervures contrastées. Seules manquent de petites portions aux deux extrémités de l'aile. La forme est arrondie et la longueur préservée est de 7,6 mm et sa largeur de 4,6 mm.

**Nervure sous-costale (Sc)**: la Sc est longue et se termine sur le bord antérieur de l'aile. Elle est formée par la ScA et la ScP qui toutes deux sont ramifiées. ScA émet plusieurs branches dont 2 seulement montrent leur point de départ, les autres se trouvant dans la partie proximale non conservée de l'aile. ScP émet une dizaine environ de ramifications primaires qui toutes sont subperpendiculaires à la Costa et à la ScP. Celles-ci présentent la particularité de se bifurquer une nouvelle fois assez près de la ScP pour former des ramifications secondaires. Des nervures transverses obliques existent entre les ramifications primaires et secondaires. Elles délimitent des petites cellules plus ou moins triangulaires, qui confèrent un aspect caractéristique à cette aile. Ces structures triangulaires diminuent de taille et disparaissent dans la partie distale de l'aile.

**Nervure radiale (R)**: la nervure radiale est rectiligne et subparallèle à ScP. Aucune bifurcation en RA et RP n'est visible. De nombreuses nervures transverses parallèles entre elles relient ScP et R. Le champ entre ScP et R est étroit, mesurant 0,5 mm dans sa partie la plus large.

**Nervure médiane (M)**: la nervure M émerge de la radiale à 2 mm de la base de l'aile. Elle se bifurque en MA1, MA2 et MP à 2,3 mm de son origine. MA1 et MA2 montrent toutes deux une incurvation marquée vers le bas puis s'orientent à nouveau vers le haut. MA1 et MA2 se bifurquent et donnent naissance à 2 fourches à peu près égales (1MA1, 2MA1; 1MA2, 2MA2). La nervure oblique MP fusionne avec CuA1. Les 3 branches du système médian ont la particularité, d'être issues d'un même point.

**Nervure cubitale (Cu)**: la nervure cubitale se ramifie en CuA1 et CuA2. CuA1 fusionne avec MP. MP+CuA1 et CuA2 aboutissent sur le bord postérieur de l'aile.

**Champ anal (A) et CuP**: la CuP et les 3 nervures anales sont subparallèles. La CuP de même que AA1 montre une convexité, vers le haut.

*Remarques*: Des nervures transverses parallèles relient toutes les nervures principales. Elles sont épaissies dans les champs entre R et la médiane basale (Mb) et entre CuA et Mb, suggérant l'existence d'un organe de stridulation. La cellule lancéolée est localisée entre R et la branche antérieure de MA1. Elle est longue et fortement

élargie dans son tiers postérieur ce qui lui confère une forme triangulaire. Une nervure oblique issue de MA1 et bifurquée à l'extrémité ferme cette cellule. La bifurcation de MA1 se situe dans la partie la plus convexe de la cellule lancéolée.

#### **Affinités et position systématique de *Triassoparacyrto- phyllites bifurcatus* n.gen., n.sp.**

Une comparaison de *Triassoparacyrtophyllites bifurcatus* n.gen., n.sp. avec les Hagloidea connus au Trias est présentée et discutée pour définir sa position systématique. Comme les représentants de cette super-famille sont connus dans le Trias de presque tous les continents, nous ne retiendrons que les espèces qui présentent une certaine ressemblance avec *T. bifurcatus* n.gen., n.sp. Ainsi sont éliminées de cette comparaison les espèces du Trias australien (Riek, 1954, 1955) et celle du Trias argentin (Cabrera, 1928) qui ne présentent aucune similitude avec *T. bifurcatus* n.gen., n.sp. L'espèce décrite dans le Trias d'Afrique du Sud (Formation Molteno), *Afrohagla contorta* (RIEK) GOROCHOV 1990, montre plus de différences que de ressemblances. Seules les ramifications de sa Sc ont le même aspect que celles de l'espèce du Grès à Voltzia. Tous les autres caractères sont très différents.

De nombreux Hagloidea, classées dans des familles différentes, ont été décrits dans le Trias d'Asie centrale (Sharov, 1968; Gorochov, 1986, 1988) mais nous n'avons retenu pour les comparaisons que deux genres (*Proisfaroptera martynovi* SHAROV 1968 et *Tuphella* GOROCHOV 1986) car ce sont les seuls qui ont quelques points communs avec *T. bifurcatus* n.gen., n.sp. En revanche, une espèce du Jurassique d'Asie centrale (*Paracyrtophyllites undulatus* SHAROV 1968) mérite plus d'attention car c'est elle, en définitive, qui présente le plus d'analogies avec l'espèce du Grès à Voltzia et qui semble la plus significative pour la détermination de sa position systématique.

*Proisfaroptera martynovi* SHAROV 1968 du Trias de Madygen (Kirghizstan), classée dans la famille des Haglidae, sous-famille des Haglinae HANDLIRSCH, 1906.

Les ramifications de sa Sc sont de même type que chez l'espèce du Grès à Voltzia. Cependant plusieurs autres caractères l'en différencient: la radiale très ramifiée, une cellule lancéolée fermée par contact entre MA1 et RP et des ramifications de M issues de points différents.

*Tuphella rasnitzini* GOROCHOV 1986, *T. rohdendorfi* GOROCHOV 1986, *T. sharovi* GOROCHOV 1986 du

Trias de Madygen (Kirghizstan) classés dans la famille des Tuphellidae, sous-famille des Tuphellinae GOROCHOV, 1988.

Le genre *Tuphella* GOROCHOV 1986 se rapproche davantage de l'espèce du Grès à Voltzia car il présente plus de similitudes, à savoir même type de ramifications de la Sc et son système radial peu ou pas ramifié. Cependant plusieurs caractères le différencient du genre *Triassoparacyrtophyllites* n.gen.: le système médian forme, de nervures (MA1, MA2, MP) issues de différents points. Ces nervures montrent de plus des ramifications et une incurvation différente de celles observées chez *T. bifurcatus* n.gen., n.sp.; la cellule lancéolée y est fermée par une nervure oblique courte et simple.

L'espèce *Neotuphella minor* GOROCHOV 1986 montre une Sc différente de celle de *T. bifurcatus* n.gen., n.sp. et de plus sa conservation est fragmentaire.

*Paracyrtophyllites undulatus* SHAROV 1968 du Jurassique supérieur de Karatau (Kazakhstan), classé dans la famille des Tuphellidae, sous-famille des Paracyrtophyllitinae GOROCHOV, 1988.

Cette espèce est celle qui montre le plus de ressemblances et probablement le plus d'affinités avec *T. bifurcatus* n.gen., n.sp. du Grès à Voltzia. Elles ont en communs: une forme comparable de l'aile; la même organisation de la Sc et de ses ramifications; des branches de la médiane issues d'un même point; une fermeture comparable de la cellule lancéolée. Quelques caractères les distinguent néanmoins: la RA et la RP sont ramifiées chez *P. undulatus* alors que la radiale est simple chez *T. bifurcatus* n.gen., n.sp.; la nervure oblique est longue et simple chez *P. undulatus* alors qu'elle est bifurquée chez l'espèce du Grès à Voltzia; la MA2 est simple chez *P. undulatus* alors qu'elle est bifurquée chez *T. bifurcatus* n.gen., n.sp.

Le grand nombre de caractères communs entre *T. bifurcatus* et *P. undulatus* nous amène à classer l'espèce du Grès à Voltzia dans la sous-famille des Paracyrtophyllitinae qui fait partie de la famille des Tuphellidae GOROCHOV, 1988. Les différences par rapport au genre *Paracyrtophyllites* SHAROV 1968 nous ont conduit à établir le genre *Triassoparacyrtophyllites* n.gen.

**Superfamille:** Hagloidea HANDLIRSCH, 1906

**Famille:** Haglidae HANDLIRSCH, 1906

**Sous-famille:** indéterminée

GENRE *Voltziahagla* n.gen.

*Diagnose:* ScP longue avec nombreuses ramifications; pseudo-nervure parallèle à C; R parallèle à ScP sur presque toute sa longueur; RP avec une forte angulation; MA avec 2 branches MA1 et MA2 très incurvées; MP courte fusionnée avec CuA1; grande cellule lancéolée de forme subtriangulaire, fermée par une nervure oblique rejoignant le point d'angulation de RP.

*Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp.  
Planche II, figure 1; Figure 3

*Diagnose:* voir la diagnose du genre

*Holotype:* n° 5596-5597; empreinte et contre-empreinte d'une aile antérieure incomplète; collection Grauvogel et Gall à Ringendorf (Bas-Rhin, France).

*Derivatio nominis:* *Voltziahagla*, par référence à la formation géologique (Grès à Voltzia) et à sa position systématique (Haglidæ); *pseudoveinosa*, par référence à la pseudo-nervure située sous la Costa.

*Locus typicus:* Bust (Bas-Rhin, France)

*Stratum typicum:* Grès à meules = base du Grès à Voltzia (Buntsandstein supérieur) d'âge Anisien (base du Trias moyen) dans les Vosges du Nord.

*Description de l'holotype* n° 5596-5597 (Pl. II, fig. 1; Fig. 3): L'holotype est représenté par l'empreinte et la contre empreinte d'une aile antérieure dont la partie proximale et le bord postérieur ne sont pas conservés. Le champ anal manque totalement et le champ cubital est incomplet. Les dimensions préservées sont de 23 mm pour la longueur et de 8 mm pour la largeur.

Nervure sous-costale (Sc): la ScA n'est pas conservée. La ScP est longue et se termine apparemment à proximité de l'apex. Elle émet environ 14 ramifications d'aspect pectiné. Entre ces dernières, des nervures secondaires sont nettement visibles dans la partie proximale. Une pseudo-nervure chemine parallèlement à la Costa.

Nervure radiale (R): la nervure radiale qui est parallèle à la ScP sur presque toute sa longueur est fortement épaissie dans sa partie proximale. A 15 mm de son origine elle se divise en RA et RP. RA se dirige vers l'apex en émettant deux ramifications orientées vers le bord antérieur. RP se dirige d'abord subperpendiculairement au

bord postérieur de l'aile puis, à 1,5 mm, montre un coude prononcé (supérieur à 90°) et reprend une orientation parallèle à RA. De nombreuses nervures transverses parallèles relient ScP et R, de même que ScP et la partie proximale de RA. Entre RA et RP il y a également des nervures transverses subparallèles et certaines sont reliées entre elles, ce qui confère un aspect légèrement réticulé à cette partie de l'aile.

Nervure médiane (M): la médiane est libre à la base et se bifurque en MA et MP. MP est courte et fusionne avec CuA1. MA se divise en MA1 et MA2 qui sont longues et présentent un coude marqué dans leurs parties proximales, puis cheminent subparallèlement à R et ScP. Une grande cellule lancéolée est présente. Elle est fermée par une nervure transverse oblique qui aboutit au coude de RP. Sa partie la plus large se situe à peu près au milieu de l'aile.

Nervure cubitale (CuA): la CuA se bifurque en CuA1 et CuA2. CuA1 fusionne avec MP, mais la partie distale de cette nervure n'est pas conservée. CuP est simple.

Le champ anal (A) n'est pas conservé.

**Affinités et position systématique de *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp.**

Les caractères de *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen. n.sp. correspondent à ceux de la famille des Haglidæ HANDLIRSCH, 1906 qui fait partie de la superfamille des Hagloidea, avec les Hagloedischidiæ GOROCHOV, 1986, les Gryllavidae GOROCHOV, 1986, les Tephellidae GOROCHOV, 1988 et les Prophalangopsidae CAUDELL, 1911. Sa conservation incomplète n'a pas permis de préciser davantage sa position systématique. Toutefois il faut noter que c'est avec la sous-famille des Cyrtophyllitinae ZEUNER, 1935 qu'elle montre le plus d'analogies.

D'après Gorochov (1988), les Haglidæ sont caractérisés par la présence d'une grande cellule lancéolée dans la partie médiane ou proximale de l'aile; par une nervure stridulante peu incurvée (celle-ci n'est pas conservée sur l'échantillon du Grès à Voltzia); par l'absence d'une fausse nervure costale sectionnant les ramifications de Sc. Cette diagnose demande à être révisée et basée sur des apomorphies indubitables.

Actuellement la famille des Haglidæ est subdivisée en 7 sous-familles dont 2 ont été signalées uniquement dans le Trias: les Haglopterinae GOROCHOV, 1986 et les

Maraginae GOROCHOV, 1986, et 5 sont connues dans le Trias et le Jurassique: les Haglinae HANDLIRSCH, 1906, Isfaropterinae MARTYNOV, 1937, Voliopininae GOROCHOV, 1986, Bachariinae GOROCHOV, 1988 et Cyrtophyllitinae ZEUNER, 1935. La principale différence entre ces sous-familles réside dans la structure de la cellule lancéolée. Chez les Maraginae, les Bachariinae, les Isfaropterinae elle est franchement ouverte. Chez les Voliopininae elle est partiellement fermée par des nervures transverses modifiées. Les Haglinae ont une cellule lancéolée fermée par simple contact entre RP et MA1. Chez les Haglopterinae elle est fermée par une petite nervure transversale modifiée. Les Cyrtophyllitinae, en revanche, ont une cellule lancéolée fermée par une nervure oblique aboutissant sur RP, comme chez *V. pseudoveinosa* n.gen., n.sp.

Aussi, d'après le type de fermeture de la cellule lancéolée, le spécimen du Grès à Voltzia se rapproche des Cyrtophyllitinae. Cette sous-famille est connue par les genres *Archaboilus* MARTYNOV 1937 du Jurassique d'Asie centrale (Schurab; Issyk-Kul; Kizyl-Kya) et *Cyrtophyllites* OPPENHEIM 1888 du Jurassique d'Allemagne.

*Archaboilus* comprend 4 espèces: *A. shurabicus* MARTYNOV 1937, *A. sinuatus* MARTYNOV 1937, *A. kisylkiensis* MARTYNOV 1937 et *A. martynovi* GOROCHOV 1988. Seules *A. shurabicus* et *A. martynovi* sont des élytres d'individus mâles, et sont assez bien conservés pour pouvoir être comparés avec *V. pseudoveinosa*. Les points communs sont: la présence d'une pseudonervure sous la C; une cellule lancéolée fermée par une nervure oblique et une bifurcation de M comparable. Les différences résident dans la nervure diagonale qui chez *A. shurabicus* et *A. martynovi* aboutit sur la RP avant le point d'angulation, alors qu'elle arrive à ce point chez *V. pseudoveinosa*; l'incurvation des branches de M qui est différente; la RP qui porte des ramifications chez *Archaboilus* et en est dépourvue chez *V. pseudoveinosa*.

Le genre *Cyrtophyllites* qui est représenté, par l'espèce *C. rogeri* OPPENHEIM 1888, est mal connu. L'échantillon étant incomplet, sa comparaison avec l'espèce du Grès à Voltzia est délicate. Les deux genres ont en commun une cellule lancéolée fermée par une nervure oblique. La RP est ramifiée chez *Cyrtophyllites* et simple chez *V. pseudoveinosa*. La pseudonervure est absente ou mal conservée chez *Cyrtophyllites*.

Malgré les ressemblances, la classification de *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp. est délicate. La conser-

vation incomplète de l'échantillon ne permet pas de voir l'aspect du champ anal et des ramifications de la nervure MP+CuA qui manquent totalement. La solution minimale consiste à classer *Voltziahagla pseudoveinosa* n.gen., n.sp. dans la famille des Haglidae mais dans une sous-famille indéterminée. Cette classification, de plus, n'est qu'indicative puisqu'elle est uniquement fondée sur le principe de la plus grande ressemblance. La polarisation des caractères employés pour définir les différentes familles d'Hagloidea est en effet inconnue.

## CONCLUSION

La découverte de plusieurs Hagloidea et d'un Gryllovoidea dans le Trias inférieur/moyen des Vosges (France) montre que ces groupes étaient bien diversifiés dans la partie occidentale du continent eurasiatique dès cette période. L'absence des Grylloidea n'en est que plus remarquable et demeure inexplicée. Cependant les difficultés rencontrées dans la classification des fossiles décrits dans cet article mettent en évidence la nécessité d'une révision phylogénétique des Hagloidea et des Gryllovoidea. Aussi les positions systématiques proposées pour les nouveaux taxons étudiés ne sont pas forcément définitives.

## BIBLIOGRAPHIE

- Cabrera, A., 1928. Un segundo ortóptero del Triásico argentino. Eos, 4, 371-374.
- Caudell, A.N., 1911. Orthoptera. Fam. Locustidae, introduction. Subfam. Prophalangopsidae. Genera Insectorum, Bruxelles, 120, 1-7.
- Chopard, L., 1920. Recherches sur la conformation et le développement des derniers segments abdominaux chez les Orthoptères. Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences de Paris, 352 p., 623 tex-fig., 7 pl.
- Durand, M., Jurain, G., 1969. Eléments paléontologiques nouveaux du Trias des Vosges méridionales. C. R. Acad. Sci., Paris, 269D, 1047 - 1049.
- Gall, J.C., 1971. Faunes et paysages du Grès à Voltzia du Nord des Vosges. Essai paléoécologique sur le Buntsandstein supérieur. Mem. Ser. Carte Geol. Als. Lorr., 34, 318 p.
- Gorochov, A.V., 1985. Mesozoic crickets (Orthoptera, Grylloidea) of Asia. Paleont. Journ., 2, 56-66 (traduit de Paleont. Zhur., 1985, 2, 59-68).
- Gorochov, A.V., 1986. Triassic insects of the superfamily Hagloidea (Orthoptera). Trudy zool. Inst. Akad. Nauk, 143, 65-100.
- Gorochov, A.V., 1988. The lower and middle Jurassic superfamily Hagloidea (Orthoptera). Paleont. Journ., 2, 50-61 (traduit de Paleont. Zhur., 1988, 2, 54-66).

- Gorochov, A.V., 1990. New Genera and Species of Mesozoic Orthopteran Superfamily Hagloidea (Orthoptera) with uncertain systematic position. *Novosti Faunistiki i Sistematiki*, Kiev, 5, 32-35.
- Gorochov, A.V., 1995. System and Evolution of the suborder Ensifera (Orthoptera). Russian Academy of Sciences. Proceedings of the Zoological Institute, 260, 2 vol., 224 p. et 212 p.
- Grauvogel, L., Laurentiaux, D., 1952. Un Protodonata du Trias des Vosges. *Ann. Pal.*, 38, 121-129.
- Handlirsch, A., 1906-1908. Die Fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Band I-VI, Verl. W. Engelmann, Leipzig, 1430 p.
- Krzeminski, W., Krzeminska, E., Papier, F., 1994. *Grauvogelia arzvilleriana* sp. n.- the oldest Diptera species (Lower/Middle Triassic of France). *Acta Zool. Cracov.*, 37 (2), 95-99.
- Marchal - Papier, F., 1998. Les insectes du Buntsandstein des Vosges (NE de la France). Biodiversité et contribution aux modalités de la crise biologique du Permo-Trias. Thèse, Universit, Louis Pasteur, Strasbourg, 177 p., 30 pl.
- Martynov, A.V., 1937. Liasovye nasekomye Shuraba i Kizil-Kii (Liassic insects from Shurab and Kizylkiya). *Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk*, 7 (1), 1-232.
- Nel, A., Papier, F., Grauvogel-Stamm, L., Gall, J.C., 1996. *Voltzialestes triasicus* gen.nov. sp.nov. le premier Odonata Protozygoptera du Trias inférieur des Vosges (France). *Paleont. Lombarda (N.S.)*, 5, 25-36.
- Olivier, G.A., 1789. Encyclopédie méthodique. Dictionnaire des insectes, V. 4. Pankouke, Paris, 311 p.
- Oppenheim, P., 1888. Die Insektenwelt des lithographischen Schiefers in Bayern. *Palaeontographica A*, 34, 215-247.
- Papier, F., Grauvogel-Stamm, L., Nel, A., 1994. *Subioblatta undulata* n.sp., une nouvelle blatte (Subioblattidae Schneider) du Buntsandstein supérieur (Anisien) des Vosges (France). Morphologie, systématique et affinités. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 5, 277-290.
- Papier, F., Grauvogel-Stamm, L., 1995. Les Blattodea du Trias: Le genre *Voltziablatta* n.gen. du Buntsandstein supérieur des Vosges (France). *Palaeontographica A*, 235 (4-6), 141-162.
- Papier, F., Grauvogel-Stamm, L., Nel, A., 1996a. Nouveaux Blattodea du Buntsandstein supérieur (Trias) des Vosges, France. *Paleont. Lombarda, (N.S.)*, 5, 47-60.
- Papier, F., Nel, A., Grauvogel-Stamm, L., 1996b. Deux nouveaux insectes Mecopteroidea du Buntsandstein supérieur (Trias) des Vosges (France). *Paleont. Lombarda, (N.S.)*, 5, 37-45.
- Papier, F., Nel, A., Grauvogel-Stamm, L., Gall, J.C., 1997. La plus ancienne sauterelle Tettigoniidae (Trias, NE France): mimétisme ou exaptation ?. *Paläont. Zeitschrift*, 71, 71-77.
- Riek, E.F., 1954. Further Triassic insects from Brookvale, N. S. W. (Orders Orthoptera, Saltatoria, Protorthoptera, Perlaria). *Records Austral. Mus.*, 23, 161-168.
- Riek, E.F., 1955. Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland. *Austral. J. Zool*, 3, 654-691.
- Riek, E.F., 1974. Upper Triassic insects from the Molteno "Formation", South Africa. *Pal. Afr.*, 17, 19-31.
- Sharov, A.G., 1968. Filogeniya ortopteroidnykh nasekomykh. *Trudy Paleont. Instit. Akad. Nauk*, 118, 1-216, (traduit en 1971: Phylogeny of the Orthopteroidea. Israel program for scientific translations, Jerusalem, 1-251).
- Uhler, P.R., 1864. Orthopterological Contributions. *Proc. Ent. Soc. Philad.*, 2, 543-555.
- Walker, F., 1869-1871. Catalogue of the specimens of Dermaptera and Saltatoria of the British Museum. *Brit. Mus. Nat. Hist.*, 5 vols., London.
- Zeuner, F.E., 1935. The recent and fossil Prophalangopsidae (Saltatoria). *Stylops*, 4, 102-108.