

ЛИМНОЛОГИЯ И ПАЛЕОЛИМНОЛОГИЯ МОНГОЛИИ

ЛИМНОЛОГИЯ И ПАЛЕОЛИМНОЛОГИЯ МОНГОЛИИ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ
НАУК

АКАДЕМИЯ НАУК
МОНГОЛИИ

СОВМЕСТНАЯ
РОССИЙСКО-МОНГОЛЬСКАЯ
КОМПЛЕКСНАЯ
БИОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ

ОРОСЫН ШИНЖЛЭХ
УХААНЫ АКАДЕМИ

МОНГОЛЫН ШИНЖЛЭХ
УХААНЫ АКАДЕМИ

МОНГОЛ-ОРОСЫН
БИОЛОГИЙН ХАМТАРСАН
ИЖ БҮРЭН ЭКСПЕДИЦИ



БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ
И ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ
МОНГОЛИИ

ТРУДЫ СОВМЕСТНОЙ РОССИЙСКО-МОНГОЛЬСКОЙ
КОМПЛЕКСНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭКСПЕДИЦИИ

Том LX
Серия основана в 1972 г.

**ЛИМНОЛОГИЯ И
ПАЛЕОЛИМНОЛОГИЯ
МОНГОЛИИ**

МОСКВА 2014

МОНГОЛ ОРНЫ
БИОЛОГИЙН БАЯЛАГ
БА БАЙГАЛИЙН НӨХЦӨЛ

ОРОС-МОНГОЛЫН ХАМТАРСАН БИОЛОГИЙН
ИЖ БҮРЭН ШИНЖИЛГЭЭНИЙ АНГИЙН БҮТЭЭЛ

LX боть
Цуврал 1972 онд үндэслэгдсэн болно

МОНГОЛ ОРНЫ НУУР СУДЛАЛ БА ЭРТНИЙ НУУРУУД

МОСКВА 2014

9.3. НАСЕКОМЫЕ В ДРЕВНИХ ОЗЕРАХ МОНГОЛИИ*

Остатки насекомых весьма обычны в отложениях древних озер Монголии. На территории страны найдено более сотни местонахождений ископаемых насекомых, и почти все они представляют собой озерные отложения (Хосбаяр, 2005). Местонахождения обнаружены в большинстве регионов Монголии (рис. 9.3). Даже в самом Улан-Баторе, в карьере кирпичного завода собрана довольно представительная коллекция остатков нижнемеловых насекомых. Остатки многочисленны и разнообразны, среди них почти всегда представлены водные насекомые, позволяющие довольно уверенно восстанавливать условия их обитания. С территории Монголии описано намного больше водных насекомых, чем всех остальных водных растений и животных, взятых вместе. Подробные адресные описания монгольских местонахождений ископаемых насекомых доступны на сайте Лаборатории артропод ПИН РАН (http://www.palaeoenomolog.ru/Collections/mong_loc.html).

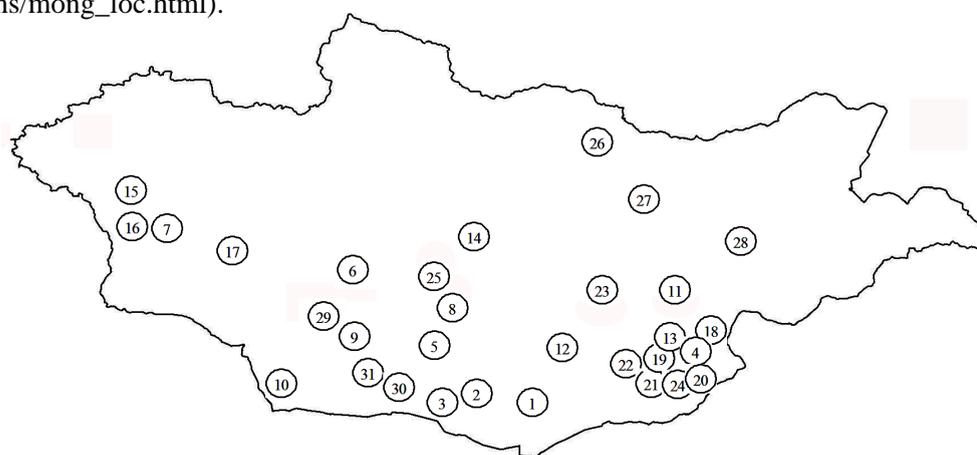


Рис. 9.3. Местонахождения ископаемых насекомых на территории Монголии. Цифры соответствуют нумерации местонахождений в таблице 9.1.

Существенно, что полупустынный эродированный ландшафт позволяет изучать отложения древнего озера на значительной площади, установить его форму, оценить изменения озера во времени. Остатки насекомых найдены в отложениях всех систем от перми до палеогена, особенно полна представительность юрских и меловых. Наконец, промежуточное положение Монголии позволяет связывать европейско-среднеазиатские, китайские и сибирские фауны и флоры. Стратиграфические выводы из изучения остатков насекомых также были далеко не тривиальны. Стратиграфические горизонты, выделенные на всей территории Монголии, включали отложения совершенно разного возраста. Местонахождения, которые считались одновозрастными в силу сходства характера осадка (например, красноцветные псефиты), оказались содержащими совершен-

* А. Г. Пономаренко, А. А. Прокин

но разные комплексы остатков наземных насекомых, которые образуют хорошо узнаваемую последовательность фаун. Тем не менее, и в стратиграфических (Стратиграфия мезозойских ..., 1975) и в палеолимнологических (Лимнология и палеолимнология ..., 1994) работах ископаемые насекомые, как правило, даже не упоминаются.

Таблица 9.1. Местонахождения ископаемых насекомых на территории Монголии

№	Местонахождение	Адрес	Возраст
1	Табун-Тологой, Бор-Тологой	Южно-Гобийский аймак, 16 км ЮВ сомона Цогт-Цеций, ур. Бор-Тологой, 20 км СВ карьера Табун-Тологой	Средняя пермь, казанский? ярус, цанхинская и табунтологийская свиты
2	Яман-Ус	Южно-Гобийский аймак, 25 км В сомона Номгон, ур. Яман-Ус	Верхняя пермь-нижний триас?, свита яман-ус, верхняя (песчаниковая) толща
3	Сайн-Сар-Булак	Южно-Гобийский аймак, хребет Ноен-Ула, ущелье Сайн-Сар-Булак	Верхний триас, нижненоксомская свита
4	Тушилга	Восточногобийский аймак, гора Тушилга в 1,5 км ЮЗ г. Сайн-Шанд	Средняя юра, хамархобуринская свита
5	Дулан-Богд	Баян-Хонгорский аймак, хр. Дулан-Богд на С склоне горы Их-Богдо, Ю оз. Орог-Нур	?Нижняя юра
6	Джаргалант	Кобдосский аймак, ЮВ склоны хр. Джаргалант, СЗ от сомона Дзерэг, Джаргалантское угольное месторождение, обн. по ключу Боро-Булак и открытые выработки	Средняя юра, жаргалантская свита
7	Ошин-Боро-Удзюр-Ула	Кобдосский аймак, гряда Ошин-Боро-Удзюр-Ула, ЮВ оз. Хар-Ус	Средняя юра, жаргалантская свита
8	Баян-Тэг	Увэр-Хангайский аймак, С хр. Ушугийн-Нуру, карьер Баян-Тэг	Средняя юра
9	Бахар	Баян-Хонгорский аймак, Гобийский Алтай, 12 км С горы Цецен-Ула	Верхняя юра
10	Шар-Тэг	Гоби-Алтайский аймак, ЮЗ оконечность хр. Адж-Богдо	Верхняя юра
11	Хоутийн-Хотгор	Среднегобийский аймак, 23 км ЮЗ сомона Баян-Жаргалан, впадина Хоутийн-Хотгор	Верхняя юра, уланэрэгская свита
12	Хутулийн-Хира	Южногобийский аймак, 25 км Ю Мандал-Обо, район Мушугайского месторождения, 3 ур. Хутулийн-Хира	Верхняя юра нижний мел, улугейская свита
13	Хутэл-Хара	Восточногобийский аймак, 70 км ЮЗ Сайн-Шанда, гора Хутэл-Хара (Хара-Хутул)	Нижний мел, цаганцабская свита, нижнецаганцабская под-свита

Таблица 9.1. (продолжение)

14	Хотонт	Ар-Хангайский аймак, 6 км З сомона Хотонт, С часть горы Уха	Верхняя юра или нижний мел
15	Мянгад	Кобдосский аймак, 8 км С сомона Мянгад	Нижний мел, гурваннэренская свита
16	Гурван-Эрэн	Гоби-Алтайский аймак, ЮЗ оз. Ихэс-Нур и сомона Дарби	Нижний мел, гурваннэренская свита, зэрэгская свита
17	Хух-Морьт	Гоби-Алтайский аймак, 40 км З сомона Хух-Морьт, между горами Шинлуст-Ула и Цахир-ула	Нижний мел, гурваннэренская свита
18	Тушлэг	Восточногобийский аймак, С склон горы Тушилга, 10 км ЮЗ г. Сайн-Шанд	Нижний мел, цаганцабская свита, верхняя подсвита
19	Цаган-Субурга	Восточногобийский аймак, 150 км З Сайн-Шанда, 40 км С Улугей-Хида, Ю склон массива Цаган-Субурга (Улдзейту-Обо)	Нижний мел, цаганцабская свита
20	Цаган-Цаб	Восточногобийский аймак, 40 км ЮЗ Сайн-Шанда, Унэгетинская котловина, 3 км ЮЗ колодца Цаган-Цаб	Нижний мел, цаганцабская свита, верхняя подсвита
21	Ринчин-Бумба	Южногобийский аймак, обнажение у подножья горы Ринчин-Бумба в 15 км от развалин монастыря Шатен	Нижний мел, цаганцабская свита
22	Манлай	Южногобийский аймак, 5 км СВ сомона Манлай, С и СВ склоны хребта с вершиной Моготуин-Дэль-Ула	Нижний мел, моготуинская свита
23	Улан-Тологой	Среднегобийский аймак, 80 км З Мандал-Гоби (по дневнику Ю.А. Попова 40–42 км З Мандал-Гоби, 45 км по дороге от Сайхан-Обо, 2 км в дороги), ур. Улан-Тологой	Нижний мел, моготуинская свита
24	Баин-Шире	Восточногобийский аймак, 150 км Ю от г. Сайн-Шанд	Нижний мел, дзунбаинская свита
25	Анда-Худук	Увэр-Хангайский аймак, хр. Ушугийн-Нуру, западные истоки сая Шанд-Гол у колодца Анда-Худук	Нижний мел, готерив-баррем, андахудукская свита; андахудукский комплекс
26	Шарын-гол	Селенгингский аймак, 45 км ЮВ Дархана, карьер Шарын-Гол	Нижний мел, шарынгольская свита
27	Налайх	Центральный аймак, Налайхская долина, 40 км В г. Улан-Батор	Нижний мел
28	Нилигийская впадина	Хентейский аймак, Ю большой излучены Керулена, 15 км СЗ сомона Баян-Мунх	Нижний мел, дорготская и ишинхудукская свиты
29	Бон-Цаган	Баян-Хонгорский аймак, предгорья Дунд-Улы Ю оз. Бон-Цаган	Нижний мел, бонцаганская серия

Таблица 9.1. (продолжение)

30	Алтан-Ула	Южногобийский аймак, хр. Алтан-Ула, южные склоны вблизи колодца Наран-Булак	Верхний мел, низы барун-гойотской свиты, линза серых глин и песчаников, алтанулинский комплекс
31	Бамба-Худук	Южногобийский аймак, северный склон хр. Адтан-Улаб, колодец Бамба-Худук	Верхний мел, немец-тинская свита

Древние озера на территории Монголии изучены крайне неравномерно. Так, нет никаких данных об озерах каменноугольного периода и более древних, хотя отложения континентальных водоемов карбона и девона определенно присутствуют. Пермских местонахождений ископаемых остатков насекомых всего три, триасовое одно, зато юрских около 20 и раннемеловых более 80. Позднемеловых снова лишь три, кайнозойских два. И это притом, что число местонахождений позднемеловых и кайнозойских местонахождений позвоночных измеряется десятками. Такая разница лишь частично объясняется разной интенсивностью сборов. Главная причина в том, что раннемеловой ландшафт и характер раннемеловых озер были наиболее благоприятны для захоронения ископаемых остатков насекомых. После триаса на территории Монголии вообще нет морских отложений, так что перспективы палеолимнологических исследований на территории Монголии очень благоприятны. К сожалению, исследована только незначительная часть отложений древних озер. Большинство из них не имеет даже первичного геологического описания, не говоря уже о палеоэкологическом. Лишь для некоторых озер биота была описана комплексно. Обычно она изучалась лишь до уровня, необходимого для стратиграфии.

Древнейшие озера, в которых найдены остатки насекомых, были изучены в районе **Табун-Тологойского** угольного месторождения в южной Монголии. Отложения имеют среднепермский возраст (рис. 9.3, табл. 9.1). В базальных пролювиальных отложениях озерной котловины органические остатки не найдены, как и в береговых песчаниках сложившегося озера. Большинство остатков собрано в тонкослойчатых алевропелитовых осадках профундали довольно глубокого озера с заморным гиполимнионом, поскольку тонкослойчатые мелкозернистые осадки не были биотурбированы. При этом встречается довольно много остатков высокотелых палеонисковых рыб, сходных с *Platysomus*. Почти все собранные остатки насекомых – наземные формы, водных практически не найдено. Из последних довольно обычны лишь схизофороидные жуки-архостематы, если характерное для них вдавление на надкрыльях правильно интерпретировано как приспособление для удержания под надкрыльями воздуха при пребывании жука под водой. Не найдено ни остракод, ни конхострак, зато найдены склериты лепадоморфных усконогих *Prelepas* (Пономаренко, 1992). В отличие от современных форм, карбоновые и пермские морские уточки найдены только в отложениях континентальных водоемов.

Выше по разрезу отложения становятся угленосными. Угольные слои промышленной мощности образованы главным образом листьями кордаитов. Наземная растительность состояла из смеси ангарских и катазиатских форм и произрастала в условиях теплого экваториального климата, который начал формироваться во второй половине перми. Для этого типа климата было характерно уменьшение температурного контраста между экватором и полюсами и малые сезонные различия (Пономаренко, 2010).

Следующее по возрасту местонахождение, **Яман-Ус**, также расположено в южной Монголии (рис. 9.3, табл. 9.1). Отложения также угленосные, принадлежат небольшому водоему аллювиального ряда, немногие сведения о местонахождении не позволяют обоснованно судить о характере водоема. Остатки водных насекомых представлены исключительно крыловыми чехлами нимф поденок (термины „личинки” и „нимфы” используются нами в объеме, предложенном А.П. Расницыным (1965)). Разные исследователи предполагают терминальный пермский или базальный триасовый возраст местонахождения. Предпочтителен первый, в пользу чего свидетельствуют данные о растениях, жуках, а также то, что, как убедительно показал Г. Реталлак (Retallack, 1985), угленакопление не известно в раннем триасе.

Граница между палеозойской и мезозойской эрами, она же — граница между пермским и триасовым периодами, была проведена по вымиранию морской биоты, причиной которого считают излияние Эменьшайских и Сибирских траппов. Достаточно сложно провести границу между пермскими и триасовыми континентальными отложениями, так как раннетриасовые местонахождения по энтомокомплексу практически неотличимы от пермских, что позволило Д.Е. Щербакову охарактеризовать этот период как „пост-палеозой” по аналогии с „пост-палеофитом”, выделенным С.В. Мейеном на основании изучения мегафлоры (Shcherbakov, 2008). Интересно, что по последним данным (Расницын и др., 2013) массового вымирания насекомых в конце перми не было, тем более на самом пермтриасовом рубеже или в нижнем триасе. Структура пермтриасового кризиса во многом подобна таковой мелового кризиса. После позднепалеозойского стазиса с триаса начался рост биоразнообразия, продолжающийся поныне. Очевидно, в результате кризиса структура биоты стала гораздо более емкой (Расницын и др., 2013).

К нижнему триасу относятся базальные горизонты южномонгольского местонахождения **Сайн-Сар-Булак** (рис. 9.3, табл. 9.1). Здесь в озерных песчаниках захоронены многочисленные остатки мелкого дицинодонта листрозавра (Gubin, Sinitza, 1993) и мелких конхострак плохой сохранности. Затем озеро исчезает, и в позднем триасе возникает новый озерный бассейн. Быстрое прогибание сопровождается накоплением значительных мощностей хлидолитов с вложенными линзами алевро-пелитовых осадков небольших, скорее всего, временных водоемов. В одной из этих линз найдена кость лабиринтодонта (Зайцев и др., 1973). Затем в котловине возникает довольно глубокое озеро с заморным гиполимнионом, осадки которого отличаются значительным содержанием неокисленного углерода. Кроме немногочисленных остатков наземных насекомых,

встречаются довольно многочисленные остатки казахартр (фото 5), особенной группы близких к щитням листоногих ракообразных, известных только из среднего и позднего триаса.

Вообще для триаса характерно крайне низкое разнообразие насекомых, которое подтверждается большим числом повторов даже в небольших сборах (Пономаренко, 2010). В то же время, именно в позднем триасе на фоне стабилизации условий в водоемах происходит радиация основных групп водных насекомых (Sinichenkova, 2003).

Местонахождения озерных насекомых ранней юры известны в юго-западной Монголии в районе города Сайн-Шанд — **Тушилга** (рис. 9.3, табл. 9.1) и в Центральной Монголии — в Монгольском Алтае (**Дулан-Богд**, рис. 9.3, табл. 9.1). Это типичные небольшие озера аллювиального ряда с ограниченным поступлением тонкозернистого пелитового материала (Верзилин, Калмыкова, 1994). Доминируют нимфы веснянок, несколько реже поденок, еще реже стрекоз. Остатки других насекомых очень редки. Нимфы веснянок и поденок выглядят как реофильные и оксифильные насекомые, хотя обитали в стоячем водоеме с заморным дном. Нимфы стрекоз р. *Samarura* выглядели как таковые равнокрылых стрекоз, но использовали листовидные придатки на конце тела не как жабры, а как хвостовой плавник (фото 6). Довольно обычны остатки рыб, главным образом фолидофороидов. Водные растения представлены почти исключительно хвощами. Фауна этих озер типично ангарская, усть-балейского типа. Сходное население имели среднеюрские озера западной части Долины Озер (местонахождения **Джаргалант** и **Ошин-Боро-Удзюр-Ула**) (рис. 9.3, табл. 9.1), но здесь разнообразие и водных, и наземных насекомых выше. Изредка встречаются остатки имаго крупных водных жуков-коптоклавид, но, в отличие от Забайкалья ни в одном из этих местонахождений не найдены их личинки. Интересно отсутствие амфибиотических двукрылых — нет ни хирономид, ни хаборид. Возможно, что эти два отсутствия связаны, поскольку обилие личинок коптоклавид явно коррелирует с многочисленностью хаборид. Эти озера также принадлежат к аллювиальному ряду и были расположены в области несколько более теплого климата.

Среднеюрский водоем с мощными слоями угля представлен в карьере **Баян-Тэг** на южной оконечности Хангая (рис. 9.3, табл. 9.1). Хотя представленные здесь растения сибирского типа, набор насекомых кажется еще более теплолюбивым, чем описанные выше. Самой странной его особенностью является абсолютное доминирование единственного вида веснянок *Plutopteryx beata* Sinitshenkova, 1985 из семейства *Valejpterygidae*, причем большинство экземпляров (около тысячи) — имаго, иногда совершенно покрывающие поверхность напластования. Нимф оказалось не более 20 экз. Это единственный случай столь массового захоронения веснянок. Такие захоронения известны для двукрылых хаборид, но никогда не встречались у веснянок. Довольно многочисленные поденки принадлежат к семейству *Leptophlebiidae*. Они похожи на поденок, описанных из верхнеюрского местонахождения Хоутийн-Хотгора. Можно предположить, что веснянки и поденки обитали на плавающих агрегатах (Ponomarenko,

1996) в поверхностном слое при заморной профундали, подобно современным, которые при сильном органическом загрязнении у дна скапливаются в поверхностном слое и толще воды на растительном субстрате вместе с другими бентонитами, создавая эффект „второго дна” (Жгарева, 2007). Сообщества плавающих агрегатов мезозоя А.А. Протасов (2011) справедливо охарактеризовал как консортивные.

Из других водных насекомых многочисленны клопы-кориксиды *Shuragobia frater* Yu. Popov, 1988 из семейства Shurabellidae, описанные из верхов орцагской толщи местонахождения Бахар. Встречаются хищные жуки-коптоклавиды — имаго из рода *Timarchopsis* и личинки *Stygeonectes*, лиадитиды *Liadytes*; жуки из рода неопределенного систематического положения *Memptus*, вероятные водолюбообразные *Hygrobiites*, предположительно водные схизофориды *Tersus* и *Schisphoroides*. Найден вид стрекоз р. *Sogdophlebia* из семейства Camptero-phlebiidae, немногие двукрылые, присутствуют также остатки рыб.

Еще более тепловодный облик имеют обитатели аллювиальных озер конца средней или начала поздней юры в районе горы **Бахар** в средней части Монгольского Алтая (рис. 9.3, табл. 9.1). Для отложений этого местонахождения было предложено название бахарская серия, подразделенная снизу вверх на тогухудукскую, орцагскую и баян-ульскую толщи (Синица, 1993). Возможно, что эти толщи представляют собой отложения разных, последовательно существовавших озер. Базальные конгломераты бахарских отложений, по крайней мере, в северо-западной части, являются речными — они сложены принесенными изда-лека хорошо окатанными валунами и гальками. К речным отложениям относятся хорошо отсортированные песчаники и алевролиты без видимых органических остатков. Вышележащая ритмическая толща представляет собой осадки довольно большого озера. Судя по присутствию в более грубых слоях и хорошо окатанных галек, и зерен речного происхождения, и остроугольных не окатанных продуктов плоскостных смылов, питание озера было разнообразным. Циклиты толщи образуют трансгрессивный ряд, отражающий углубление озерной чаши — преимущественный цвет отложений меняется с желтого и желто-бурого на серый и почти черный. Сходные слои алевролитов в одних случаях очень богаты ископаемыми остатками, в других — совершенно их лишены. Озеро быстро трансгрессировало, его осадки становились более тонкими, а глубины достаточными для захоронения водных и наземных насекомых в условиях асфиксии. Водные насекомые представлены здесь главным образом поденками семейства Leptophlebiidae (*Mesoneta* sp.). Реже встречаются водные жуки и клопы-гладыши. Захоронения наземных насекомых здесь наиболее обильны.

Осадки средней части толщи образовались в меняющейся обстановке устьевой части реки и приустьевых частей озера. Наиболее характерный объект здесь — скопления обломков толстостенных раковин двустворчатых моллюсков, кроме того встречаются конхостраки и оогонии харовых водорослей. Остатки наземных организмов представлены лишь грубым растительным детритом. В тонкозернистых прослоях встречаются насекомые, водные представлены клопами-гладышами и кориксидами *Bakharia gibbera* Yu. Popov, 1988 из подсе-

мейства *Velosorixinae*, представители которых являлись нектонными мелководными детритофагами (Попов, 1986), возможно, жуками-водолюбями. Найдены имаго веснянок, но нимфы их не встречаются.

Для верхней части толщи характерны темносерые и черные тонкослойчатые аргиллиты с большим количеством дисперсной обугленной органики, многочисленными листьями и семенами, наземными насекомыми. Водных насекомых, кроме имаго стрекоз, не найдено; водные позвоночные представлены только рыбами-палеонисками. По мнению С.М. Сеницы (1993), — это отложения небольших отшнуровавшихся частей озера, густо заросших по берегам лесом. Дисперсная органика — обильно поступавшие с суши продукты разложения растительного опада. В желтых алевролитах многочисленны насекомые и растения, в серых и черных растения еще более обильны и, кроме того, многочисленны остатки рыб; в мергелях найдены растения и насекомые; в мергелях с примесью щебенки и гравия — двустворчатые и брюхоногие моллюски, остракоды *Darvinula*, конхостраки, древесина, оогонии харовых водорослей.

Средняя (орцагская) толща согласно залегает на того-худукской или на палеозойском фундаменте. В основании залегают псефиты, затем псаммиты, далее циклическая пачка из алевролитов, пелитов и мергелей, прослоев углей и строматолитовых построек. Область осадконакопления расширяется, занимая значительные территории на запад и юг. В базальных горизонтах преобладает плохоокатанный щебенчатый материал, сносимый временными водотоками с возвышенностей обрамления. В песчаниках преобладает кварц, наиболее устойчивый минерал, так что окрестности были невысоки, пенепленизированы, и выветривание зашло достаточно далеко. В щебне присутствуют сланцы и эффузивы и отсутствуют палеозойские известняки, образующие современное западное обрамление бахарских отложений, так что основной снос шел с востока и юга. Конусы выноса сохранились с западной и восточной стороны структуры, южнее их образовалось озеро, где шло осаждение алевропелитов. В верхней части толщи имеется промышленный пласт угля. Уголь маломощных прослоев аллохтонный, в их окружении растительные остатки многочисленны и часто образуют листовые кровли, верхний мощный пласт, скорее всего, водорослевый — содержание растительных остатков к нему постепенно падает, и в угле макроостатков растений нет, но есть специфические домики, построенные из песчинок и принадлежащие двукрылым или ручейникам. Они особенно многочисленны в алевролитах окрестностей маломощных угольных слоев. Домики, построенные из песчинок и растительного детрита, имеют примитивную, довольно хаотическую укладку. В тонкослойчатых бурых мергелях многочисленны растения и насекомые, в алевролитах — насекомые, тонкостенные двустворчатые моллюски, остракоды, растения. Нимфы поденок и веснянок еще многочисленны, но доминирование переходит к клопам-кориксидам. Кориксиды — наиболее универсальные в экологическом плане среди остальных водных полужесткокрылых, благодаря способности использовать атмосферный и растворенный в воде кислород, сбалансированной осморегуляции, смешанному питанию. Основным направлением их эволюции было появление и развитие фито- и детритофагии, сопровож-

давшие активизацией плавания (Попов, 1986). Характерной особенностью этого и следующего местонахождения Шар-Тэг является полное отсутствие находок нимф стрекоз при довольно большом разнообразии имаго. Обитатели озера представлены редкими остракодами и довольно многочисленными и разнообразными насекомыми. Это, прежде всего, клопы-кориксиды *B. gibbera* и близкие к кориксидам шурабеллиды *Shuragobia altaica* Yu. Popov, 1988 в нижних горизонтах, водные жуки схизофориды (род *Tersus*), лиадитиды и водолюбы, взрослые ручейники-филопотамиды *Baga bakharica* Sukacheva, 1992, хириномиды и хаобориды, рыбы, от которых сохранилась только чешуя. Довольно многочисленны остатки наземных насекомых.

Озеро постепенно все более трансгрессирует, осадки делаются более мелкозернистыми и карбонатными, снос уменьшается. К концу орцагского времени сохраняется только южная часть озера, но заполнения водоема песком, как обычно бывает, не происходит. Напротив, поступление в озеро даже пелитового материала сокращается и здесь накапливается довольно мощная сапропелевая толща, превратившаяся в десятиметровый пласт полукаменного угля. От обитателей водорослевых агрегатов, послуживших источником сапропеля, остались описанные выше характерные домики из песчинок. На юго-восток от этого озера существовали отдельные небольшие озера или почти отшнуровавшиеся части центрального озера, где поступление кластического материала было довольно обильным. Здесь образовывались маломощные пропласты углей, часто аллохтонных. Берега были облесены, количество растительных остатков в захоронениях очень велико; насекомых, наоборот, мало. Водные насекомые представлены почти исключительно ручейниками, от которых сохранились типичные для мезозоя домики *Terrindusia* (фото 7) и *Folindusia*. Судя по различию ориктоценозов, между завершением осадконакопления орцагского и началом осадконакопления баян-ульского времени прошел значительный отрезок времени, в течение которого орцагские отложения были дислоцированы и частично размыты.

В отложениях обширного по площади, но мелководного баян-ульского озера чередуется осаднение водорослевых известняков и темно-серых битуминозных тонкослойчатых аргиллитов („бумажных сланцев”). Обитатели озера — стрекозы семейства *Isophlebiidae* (*Khoutynia*), клопы-кориксиды *Haenbaea badamgaravae* Yu. Popov, 1988 (*Velocixinae*), хаобориды, ручейники. Присутствуют многочисленные следы плохо сохранившейся органики, напоминающие сплетения нитчатых водорослей. По-видимому, озеро активно „цвело”.

Последовательность верхнеюрских местонахождений открывает известный лагерштетт **Шар-Тэг** (рис. 9.3, табл. 9.1) знаменитый огромным разнообразием представленных групп растений и животных (Gubin, Sinitza, 1996). Некоторые исследователи считают это местонахождение среднеюрским (по харовым водорослям), другие, наоборот, находят меловые элементы. Местонахождение расположено на крайнем юго-западе Монголии в крупном эрозионном окне на юго-западной оконечности хребта Адж-Богдо в юго-западной части Гоби-Алтайского аймака, и до конца не ясно на каком из составляющих Монголию террейнов. Местонахождение сложено осадками двух последовательно сущест-

вовавших озер. Первое было довольно глубоким и имело заморную профундаль, откуда и были собраны все остатки насекомых (шар-тэгская толща). Кроме насекомых были найдены раковины моллюсков и конхострак, остатки двоякодышащих и костистых рыб, лабиринтодонтов, водных черепах. Водные растения представлены хвощами, похожими на риччии печеночниками и мегаспорами плаунов. Озеро постепенно мелело, его сменили папоротниково-хвощевые марши, затем оно высохло и на его месте образовалось мощное каличе. Через некоторое время возникло новое, неглубокое, но более обширное озеро с аэробной водной массой. В осадках этого озера (улан-малгайтская толща) насекомые и крупномерные остатки растений не сохранились, зато найдены редкие раковины остракод, гиригониты харовых водорослей, остатки динозавров, крокодилов и черепах.

Состав водных насекомых шар-тэгской толщи имеет типично юрский облик — множество видов веснянок, причем представлены и нимфы; некрупные поденки, принадлежащие, как правило, к одному виду, обилие жуков из рода *Memptus*, мелкие жуки-коптоклавиды. Лишь многочисленность и разнообразие домиков ручейников более характерны для нижнего мела, но и во второй половине юры бывают местонахождения, где находки домиков ручейников весьма многочисленны в некоторых фациях. Многочисленность клопов-кориксид характерна для озер поздней юры и начала мела. Один из видов стрекоз — *Protomyrmeleon handlirschi* Martynov, 1925, наоборот, описан из Каратау, местонахождения первой половины верхней юры. Все сказанное заставляет нас считать, что Шар-Тэг, скорее всего, относится к средней части верхней юры. Среди наземных насекомых для определения возраста важными оказались мухи. Благодаря изучению М.Б. Мостовским смены фаун короткоусых двукрылых в юре и мелу (Mostovski, 2009), можно уверенно говорить о юрском возрасте Шар Тэга, поскольку доля мух среди неводных двукрылых очень невелика, безоговорочно доминируют Rhagionidae (утрачивающие в мелу доминирующее положение), присутствуют Archisargidae (вымершее к мелу семейство паразитических мух), а доля Empididae очень незначительна.

Водные насекомые Шар-Тэга имеют промежуточный зоогеографический состав. С одной стороны, здесь имеется довольно много разнообразных веснянок, с другой, присутствуют довольно многочисленные, хотя и не доминирующие в большинстве комплексов местонахождения, клопы-кориксиды. Кроме веснянок, к „сибирским” группам можно отнести поденок, хириноид рода *Jurochilus* (Lukashevich, Przhiboro, 2012), жуков-лиадитид *Liadytes aspidytoides* Prokin et al., 2013 и жуков из формального рода *Memptus*. К „евро-синийским”, кроме кориксид, следует отнести также вертячек, коптоклавид, домикостроящих ручейников, хаборид, большинство стрекоз. В составе ориктоценоза больше насекомых, близких к евро-среднеазиатским, чем к северокитайским. Имеются виды, известные из южноказахстанского местонахождения Каратау и даже из южной Англии (Лукашевич, 2012; Lukashevich, 2009 и др.).

Такой состав свидетельствует о экотонном положении Шар-Тэга, местонахождение образовалось при прохождении на север границы между Сибирским и Евро-Синийским биомами.

В экологическом отношении комплекс водных насекомых Шар-Тэга следует, по-видимому, рассматривать как достаточно единый. Остатки большинства водных насекомых встречаются в наиболее мелкозернистых и тонкослойчатых осадках, не имеющих следов биотурбаций. Эти отложения образовались в моменты наибольшей трансгрессии озера и на относительно больших глубинах. Отсутствие биотурбации осадков, и, следовательно, донной фауны, заставляет предполагать их образование в асфиксных условиях. Нет следов обитания донной эпи- и инфауны, нет и следов транспорта по дну домиков ручейников. Да и сама мелкозернистость осадков предполагает отсутствие достаточно сильных для транспорта остатков насекомых течений. Сероцветность осадков определяется закисным состоянием железа и присутствием незначительного количества неокисленной органики. Интересно, что остатки именно жабродышащих насекомых — поденок, веснянок, ручейников, большекрылых-сиалид *Sharasialis fusiformis* Ропомаренко, 2012, встречаются в самых тонкозернистых осадках профундали, тогда как атмосферно-дышащие кориксиды, коптоклавиды и водолюбобразные жуки распространены заметно шире, их остатки встречаются и в более грубых мелководных или прибрежных осадках. Анतिकоррелирует распространение жабродышащих насекомых и с распространением таких оксифильных групп, как остракоды и двустворчатые моллюски. Конечно, можно предположить, что в достаточно подвижной среде, где образовывались богатые кислородом осадки, остатки насекомых просто не сохранялись, однако в некоторых из таких слоев есть остатки наземных насекомых и почти нет домиков ручейников, которые сохраняются и в этих условиях. Все сказанное заставляет считать, что большинство водных насекомых, в том числе и те, которые, судя по их строению, были оксифильными, обитали на каком-то субстрате, не будучи жителями бентали. Наиболее подходящим их местообитанием представляются плавающие агрегаты из водных растений. Каркасообразователями служили водные плавающие разноспоровые плауновидные *Limnionobe* и печеночники *Thallites*, на которых селились разнообразные водоросли. Макроостатки плаунов не найдены, но некоторые домики ручейников построены из мегаспор *Limnionobe*. Этот факт может рассматриваться как еще один аргумент против бентального обитания большинства шар-тэгских личинок ручейников. Трудно представить себе, каким образом бентальный прибрежный организм смог бы использовать для постройки домика мегаспоры плавающего растения, а потом домик был бы транспортирован в профундаль. Трофность была довольно низкой, и в осадках не захоранивалось значительного количества органики. Насекомые потребляли в основном растительное вещество непосредственно на печеночниково-водорослевых агрегатах. Органическое вещество распавшихся агрегатов потреблялось в более оксифильных условиях остракодами, в менее оксифильных — конхостраками. Возможно, участвовали в переработке планктонной и агрегатной органики и ветвистоусые рачки, но их остатки пока что не найдены. Судя по относительно

невысокому обилию основных потребителей кладоцер — хаоборид, это направление пищевых потоков не было большим.

Из водных насекомых шире всего по разрезу распространены клопы-кориксиды, более того, в мелководных и прибрежных фациях они составляют заметно большую часть ориктокомплексов, чем в иных обстановках. Довольно широко распространены и находки имаго коптоклавид. Остатки водолюбообразных жуков *Prospercheus cristatus* Prokin, 2009 (фото 8 а), первого известного представителя Spercheidae, и *Helophorus inceptivus* Fikáček et al., 2012 (фото 8 б), первого известного представителя семейства Helophoridae, относящегося к рецентному роду, а также домики ручейников найдены в прибрежных и мелководных фациях. Однако, домики здесь заметно более редки, их присутствие вполне может объясняться транспортом их плавающими водорослевыми агрегатами.

Несколько озерных местонахождений известно для терминальной верхней юры. **Хоутийн-Хотгор** (рис. 9.3, табл. 9.1) — самое восточное из них. Озеро, по видимому, существовало в неглубокой котловине в условиях жаркого и засушливого климата. В донных осадках захоранивалось большое количество органического углерода при относительно малом поступлении тонкого пелитового материала. В результате образовывались так называемые „горючие” или „бумажные” сланцы, с тонкой, как книжные листы, слойчатостью. Дно водоема было асфиксным. В то же время вода озера не была сильно минерализована, поскольку озеро имело достаточно богатое население жабродышащих нимф поденок и веснянок. Вместе с ними появляются огромные нимфы изофлебиидных стрекоз, обломки шипастых панцирей которых сначала были приняты за остатки десятиногих раков. Доминируют клопы-кориксиды *Haenbaea badamgaravae*, встречающиеся часто в массовых количествах. Остатки плавающих макрофитов отсутствуют, органическое вещество поставлялось планктонными водорослями. Многочисленны и находки домиков ручейников. Довольно многочисленны и остатки комаров, особенно хаоборид. Экосистема озера Хоутийн-Хотгор демонстрирует сходство с экосистемой терминального озера местонахождения Бахар. Однако захоронение органики шло иным способом, здесь можно видеть толстые пласты водорослевых углей или клубки каких-то обугленных нитей.

Далее временную последовательность озер можно видеть от местности южнее сомона Сайхан-Обо до окрестностей Сайн-Шанда. В районе Сайхан-Обо известны крупные ранне-среднеюрские озера, но подробно они не описаны, указаны лишь находки моллюсков. Южнее, в районе урочища **Хутулийн-Хира** озера существовали в закладывавшейся котловине по периферии конусов выноса (рис. 9.3, табл. 9.1). Озера были небольшими, хорошо аэрированными, их осадки были грубыми, а от их обитателей сохранились только раковины двустворчатых моллюсков плохой сохранности. Затем началось формирование вулканического ландшафта, в котором существовало довольно большое и глубокое озеро с заморным гипоплимнионом и сохранившимися в тонкослойчатых осадках многочисленными остатками ракообразных и насекомых. Здесь встречаются конхостраки, нотострки *Prolepidurus*, характерные для вулканоогенно-осадочных отложений конца юры Восточной Азии, нимфы стрекоз-изофлебиид и поденок, домики

ручейников, в том числе и построенные с высоким конструктивным совершенством из аккуратно расположенного растительного материала. Такие домики появляются в вулканогенно-осадочных глушковских отложениях терминальной юры в Забайкалье, но затем исчезают и вновь появляются только в середине мела. Слоистая толща прерывается мощным массивным слоем пепловых отложений, возникшим, скорее всего, в результате однократного массового выброса. В пепловой толще хаотично захоронены крупные водные жуки *Coptoclava longipoda* Ping, 1928 (фото 9 б–г, 10, 11 а), характерные для нижнего мела Восточной Азии. Это самое древнее захоронение этого вида — наиболее типичного и массового консумента высшего звена нижнемеловых озер этого региона, которые характеризовались особенно высокой продуктивностью при низком разнообразии водных насекомых (Пономаренко, 2010). Для этого вида дитискоидных жуков наиболее правдоподобным представляется окукливание в колыбельках из растений, подобно вертячкам, на плавающих агрегатах в отсутствие гелофитов, так как нестабильность береговой линии и гребные конечности личинок делают практически непредставимым окукливание на берегу. Выше слоистость толщи восстанавливается, и появляются массовые захоронения водного мха *Bryochutulinia*, распространенного и в других вулканогенно-осадочных местонахождениях Восточной Азии. Встречаются здесь только домики ручейников, в дальнейшем существование озера заканчивается юрской „Помпеей”: температура воды повышалась перед полным засыпанием озера ингембритами, на дне откладывались домики ручейников, идущие от них цепочки следов заканчиваются у погибших личинок.

После спада вулканической активности можно видеть в геологической последовательности чередование озер с доминированием мелких поденок, что было распространено в юре, и озер с доминированием комаров, преимущественно хаоборид, что особенно характерно для раннего мела Восточной Азии, причем здесь озера с доминированием хаоборид появляются раньше. Скорее всего, эти типы экосистем достаточно долго сосуществовали, и их проявление в геологической летописи контролировалось климатическими и ландшафтными сдвигами, а частично было случайным. Последним местонахождением этого переходного периода было **Хутэл-Хара** (рис. 9.3, табл. 9.1). Здешнее озеро образовалось между двумя последовательными обширными лавовыми потоками, и тщательно переработанные пепловые осадки позволили сохраниться остаткам хирономид (Lukashevich, Przhiboro, 2012) и кладоцер (Kotov, Korovchinsky, 2006; Kotov, 2009), как показала электронная микроскопия, с мельчайшими деталями строения. Экосистема этого озера была отнесена Н.Д. Синиченковой и В.В. Жерихиным к типу А, к которому, по их мнению, также принадлежали забайкальские местонахождения Новоспасское, Унда, Дая и Шевья, характеризующиеся как отложения небольших олиго- или ультраолиготрофных высокогорных глубоких безрыбных озер (Sinichenkova, Zherikhin, 1996). Возможно, что сходство данного местонахождения с забайкальскими в действительности определяется не типом экосистемы водоема, а особенностями захоронения биоты в переработанных пепловых осадках.

Схожий облик имела экосистема водоема, примерно того же возраста и также сохранившего в своих осадках остатки исключительной сохранности (**Хотонт** (рис. 9.3, табл. 9.1)). По экосистемной организации это типичное „коретровое” озеро, здесь прекрасно сохранились личинки хаборид *Chachotosha probatus* Lukashovich, 1996 (фото 11), на которых видно каждую щетинку (Лукашевич, 1996), и представители предшествующего трофического уровня — многочисленные и разнообразные кладоцеры (Kotov, 2009; Kotov, Taylor, 2011). В обычных условиях сохраняются только хабориды, чаще имаго и куколки.

Переходный период захватил, по-видимому, и базальные горизонты мела. Следующие по возрасту водоемы имели уже типичную для раннего мела фауну, так называемую „Фауну Жехе” (англ. Jehol). Остатки этой фауны сохранились в сотнях озерных местонахождений Забайкалья, Китая, Кореи, Японии, Восточной и Средней Монголии. На крайнем западе Монголии в это время, как и в конце юры, существовала отличающаяся фауна, тяготеющая к европейско-среднеазиатской. При общем сходстве биоты, озера этого времени были весьма разнообразными. Это озера, морфология и осадки которых контролировались вулканизмом, небольшие озера аллювиального ряда на широких долинах крупных рек; обширные и глубокие озера на монгольской ветви Охотско-Байкальского шва; еще более обширные озера юго-запада Монголии, приближающиеся по размерам к таким озерам-морям, как Аральское.

Китайские исследователи выделяют в эволюции „фауны Жехе” три этапа (Zhang et al., 2010). Древнейший, названный фауной Дабейгоу, отличается от последующих сильнее и, скорее всего, приходится на конец переходного периода между фаунами юры и мела. Два других — ранний и поздний этапы фауны Исянь, названной по знаменитому лагерштетту Исянь (англ. Yixian), где найдены многочисленные остатки птиц, оперенных динозавров, млекопитающих и насекомых, вместе соответствуют первому этапу раннемеловых фаун Монголии и Забайкалья.

На западе Монголии представлены только озера первого этапа (местонахождения **Мянгад, Гурван-Эрэн, Хух-Морьт** (рис. 9.3, табл. 9.1)). Это довольно крупные озера, судя по большой мощности базальных хлидолитов, прогибание котловин которых было быстрым и значительным. Слоистые осадки центральной части котловин довольно грубые, уровень эрозии был высок, так как тонкослойчатые пелитовые осадки почти не встречаются, так что сохранность остатков насекомых плохая (Насекомые в раннемеловых экосистемах ..., 1986). Несмотря на высокую скорость осадконакопления, мощность сероцветных асфиксных осадков невелика, большая часть слойчатых осадков — это красноцветные отложения мелкого, хорошо аэрированного озера, где, тем не менее, изредка встречаются не только остатки рыб, моллюсков, но и насекомых. Все озера отличаются и деталями осадконакопления и ориктоценозами. В большинстве озер доминировали кориксиды, причем довольно часто это единственный компонент ориктоценоза. В одном озере доминируют хабориды *Astrocorethra*, в другом — своеобразные стрекозы *Sona*, представленные крайне многочисленными нектонными нимфами с плавательными волосками на лапках,

при достаточно высоком обилии имаго. Стрекозы настолько своеобразны, что было высказано сомнение в принадлежности наяд и имаго к одному виду, и для имаго был описан новый род в другом семействе (Fleck, Nel, 2003). По тафономическим соображениям это представляется совершенно невозможным. К тому же, на палеонтологическом материале часто прослеживается мозаичная эволюция таксонов, когда различные стадии жизненного цикла являются в разной степени продвинутыми морфологически. Особенно это характерно для насекомых, вследствие существования в их жизненном цикле стадий с различной скоростью изменений морфогенеза (Тихомирова, 1991). Кроме насекомых встречаются конхостраки, моллюски, редкие остракоды, черепахи и копролиты с отпечатком спирального клапана. Копролиты содержат остатки рыб-фолидофороидов. Предполагалось (Насекомые в раннемеловых экосистемах ..., 1986), что они принадлежат хористодерам — водным диапсидным рептилиям, поскольку до последнего времени в нижнем мелу Монголии крокодилы не были известны, а хористодеры многочисленны. Теперь крокодилы найдены в Шар-Тэге, в том же зоогеографическом выделе, так что копролиты могут принадлежать им.

Кроме копролитов тетрапод, во многих местонахождениях на плоскостях напластования были найдены пятна сохранившейся органики, содержащие остатки различных насекомых, реже рыб. Размеры пятен несколько сантиметров, так что это могут быть копролиты осетровых рыб. Изучение их состава позволило в определенной степени оценить представительность ориктоценозов. Оказалось, что практически всегда в копролитах доминируют или присутствуют только доминанты ориктоценозов. Если в ориктоценозе достаточно часто встречаются крупные поденки, то они чаще, чем кориксиды, встречаются в копролитах. Когда кориксиды сильно доминируют в ориктоценозе или даже являются единственным его компонентом, в копролитах встречаются только они. Трудно предполагать, что хищник специально выбирал редкие в биоценозе, но доминирующие по каким-то тафономическим причинам компоненты. Поэтому можно заключить, что структуры доминирования в исходном биоценозе и в ориктоценозе достаточно сходны, с поправкой на то, что рыбы предпочитают более крупную добычу: мелких рыб, крупных нимф поденок и т.д.

На юго-востоке Монголии, в районе аймака Сайн-Шанд (местонахождения **Тушлэг, Цаган-Субурга, Цаган-Цаб** (рис. 9.3, табл. 9.1)) в это время были распространены обширные плоские озера, осадки которых в основном представляют собой тонкослойчатые мелкозернистые алевропелиты со значительным содержанием переработанного туфового материала. Довольно обычны цеолиты. Ориктоценозы этих озер многочисленны, но малоразнообразны. Наиболее обильны крупные нимфы поденок *Ephemeropsis trisetalis* Eichwald, 1864 (фото 10 а, г) и крупные конхостраки, иногда совершенно покрывающие плоскости напластования; часто встречаются мелкие элопоидные костистые рыбы *Lycoperca*. Другие водные обитатели почти не встречаются, лишь иногда попадают плейстонские жуки *Coptoclava longipoda*, причем имаго чаще, чем личинки. В осадках нет существенного содержания неокисленного органического вещества, в ориктоценозах доминируют жабродышащие формы. По-видимому, асфикс-

ными были только осадки. Изредка удастся наблюдать небольшие озера аллювиального ряда (местонахождение **Ринчин-Бумба** (рис. 9.3, табл. 9.1). В них почти не встречаются водные насекомые, конхостраки и остракоды, зато многочисленны раковины двустворчатых моллюсков. Многочисленны и фрагментарные остатки наземных насекомых с прочными покровами — изолированные надкрылья жуков и тараканов.

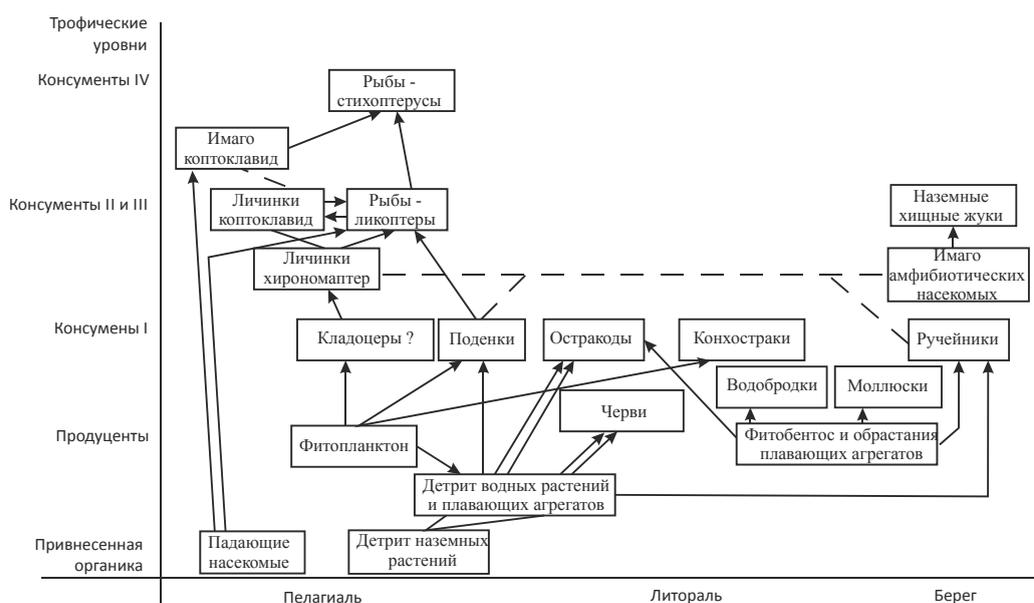


Рис. 9.4. Схема трофических связей обитателей озера Манлай (по Пономаренко, Калугиной, 1980 с изменениями). Трофические связи показаны сплошной линией, не пищевой перенос вещества — пунктиром.

Постепенно вулканогенно-осадочные отложения водоемов сменяются чисто пелитовыми. Меняется и морфометрия водоемов. Они становятся более глубокими и меньшими по площади. Одно из таких озер — **Манлай** (рис. 9.3, табл. 9.1) было изучено довольно подробно (Раннемеловое озеро Манлай, 1980). Были описаны осадки водоема и распределение остатков насекомых и рыб; предложена схема трофических связей обитателей озера (рис. 9.4). Показано, что жабродышащие наяды поденок *Ephemeropsis trisetalis* концентрировались в прибрежных его частях, тогда как в осадках пелагиали встречаются в основном остатки атмосферно-дышащих хаборид подсемейства Chironomartarinae (фото 11) и жуков *Coptoclava longipoda*, личинки которых были нектонными хищниками, которые, судя по размерам, вполне могли конкурировать с мелкими рыбами *Lycoptera*. Возможно, предпочтение *Ephemeropsis trisetalis* более мелководных участков связано с его галофобией, то есть свидетельствует о росте солености воды

с увеличением глубины озера. Кроме того, для глубинных частей озера можно предположить заражение воды сероводородом вследствие неполного перемешивания вод (меромиксис), что не благоприятствовало развитию здесь жабродышащих организмов. Также предполагалось, что данный вид мог кормиться перифитоном на водных растениях, произраставших на мелководьях (Пономаренко, Калугина, 1980). Экосистема этого озера была отнесена Н.Д. Синиченковой и В.В. Жерихиным к типу Е, который охарактеризован ими как свойственный „псевдоолиготрофным” озерам с нестабильным гидрологическим режимом, аноксным гиполимнионом, высокой мутностью и слабым развитием донной фауны; высокая первичная продукция обеспечивала доминирование пастбищных сетей, массовое развитие фильтраторов и планктофагов (Sinichenkova, Zherikhin, 1996). Здесь встречаются обладавшие аэренхимой листочки водного беннеттита *Otozamites lacustris* Braun, 1843 и странные остатки, похожие внешне на листья осок и плодоношения *Sparganium* (Красилов, 1980), анемохоры *Baisia*, которая, скорее всего, являлась представителем проангиоспермов — голосеменных имитаторов покрытосеменных.

В некоторых местонахождениях (**Улан-Тологой** (рис. 9.3, табл. 9.1)) почти не встречаются остатки водных насекомых, зато сотнями присутствуют отпечатки приводных клопов архегоцимид. Возможно, эти клопы как раз являлись обитателями плавающих агрегатов, в формировании которых участвовали *Otozamites* и *Baisia*.

Перед серединой раннего мела на юго-западе возникает огромное глубокое озеро (или озера) с большим заморным гиполимнионом (местонахождение **Бани-Шире** (рис. 9.3, табл. 9.1)). Осадки его, которые описывались как дзунбаинская свита, представляют собой толщи горючих „бумажных сланцев” огромной мощности с высоким содержанием органического вещества, образованного в том числе копролитами, возможно принадлежавших личинкам комаров-хириномаптерин. В слоях с меньшим содержанием органики встречаются остатки самих куколок и имаго хириномаптерин, редко личинок жуков *Coptoclava*. Наиболее обычные остатки других обитателей водоема — это построенные из крупных песчинок домики ручейников, скелеты рыб и раковины катушек. На тончайших донных осадках нет никаких следов обитания ручейников и моллюсков, так что они могли попадать в отложения только с плавающих растительных агрегатов.

На южном фесе Хангая известно несколько озерных местонахождений, преимущественно плоских небольших озер обширных речных долин. Самое известное из них **Анда-Худук** (рис. 9.3, табл. 9.1), открытое еще в начале прошлого века экспедицией Американского музея естественной истории (Berkey, Morris, 1927). Местонахождение состоит из двух толщ — вулканогенно-осадочной и осадочной, разделенных угловым несогласием, из которых первую сначала сочли юрской, вторую — нижнемеловой. Однако они содержат одну и ту же фауну и не могут сильно отличаться по возрасту (Синица, 1993). Основные обитатели — поденки *Ephemeropsis orientalis* Eichwald, 1868 (а не *Ephemeropsis trisetalis*, как в большинстве монгольских нижнемеловых местонахождений); стрекозы *Hemrosopus*, хаобориды *Chironomaptera* и жуки *Coptoclava*. Разница в видовой

принадлежности поденок скорее связана с более поздним временем существования озера, чем с иной экологией, так как тот же вид поденок известен из местонахождения Байса в Бурятии, где озеро имеет совершенно иное строение. Севернее и восточнее в подобных долинах существовали заболоченные леса, дававшие промышленное угленакпление (месторождения **Шарын-гол**, **Налайх**, **Нилигийская впадина** (рис. 9.3, табл. 9.1)). В разрезах можно видеть странные парагенезы, когда с кислыми осадками болот соседствуют карбонаты. По мере разработки долин ландшафт становится более плоским, и возникают обычные для мезозоя мелководные озера с оксифильной фауной *Ephemeropsis*. Промышленные угли Монголии традиционно считались юрскими, но энтомофауна озер верхней части многих разрезов типично раннемеловая. Одно такое озеро известно прямо на территории Улан-Батора, здесь найдены обильные остатки растений, насекомых и даже наиболее характерного для раннего мела маленького динозавра *Psittacosaurus*.

Если озера предыдущего этапа распространены практически по всей территории Монголии, то более поздние (конец баррема-апт) озера имеют крайне ограниченное распространение. Они приурочены к западной части Гобийского Алтая. Отложения этих озер часто надстраивают отложения предыдущего этапа, то есть они были расположены в тех же депрессиях. Самое известное и самое изученное из этих озер — озеро местонахождения **Бон-Цаган** (рис. 9.3, табл. 9.1). Оно располагалось немного южнее современного озера Бон-Цаган и имело сходные размеры. Бон-Цаган самое богатое в Монголии и одно из богатейших в мире местонахождений мезозойских насекомых. Из 86 точек наблюдений всего было собрано свыше 10000 остатков насекомых, принадлежащих к 15 отрядам и 108 семействам, из которых лишь около 20% вымершие. В коллекции ПИН РАН присутствует несколько тысяч видов. Больше всего собрано жуков (около 40%), цикадок, клопов, двукрылых и тараканов по 8–15%. Из водных насекомых наиболее обычны домики ручейников, следующие по частоте встречаемости — двукрылые, главным образом хаобориды, затем личинки и довольно многочисленные взрослые жуки *Coptoclava longipoda* и нимфы стрекоз *Hemeriscopus baissicus* Pritykina, 1977 (фото 12 б) и неопisanного вида из семейства Tarsophlebiidae; остальные встречаются реже, чем наиболее распространенные наземные насекомые. Всего представлено 17 семейств водных насекомых, из которых 10 (59%) вымершие. Кроме насекомых в местонахождении собраны остатки растений (Krassilov, 1982), моллюсков, остракод, конхострак, пауков, рыб, перья птиц и неполные остатки черепахи. Соотношение частот встречаемости разных групп можно оценить по полному подсчету находок в блоке слоистого мергеля размером около 20×20×20 см: растительные остатки — 3, конхостраки — 4, остракоды — 2, насекомые — 132. Из них: личинки стрекоз семейства Tarsophlebiidae — 10, *Hemeriscopus baissicus* — 2, личинки жука *Coptoclava longipoda* — 17, его имаго — 5, двукрылые-хаобориды — 52, другие двукрылые — 3, куколки двукрылых или ручейников — 25, цикадка — 1, клопы наземные — 3, перепончатокрылое — 1, тараканы — 3, Insecta inc. sed. — 10.

Остатки стрекоз составляют немного более одного процента ориктоценоза, это меньше, чем во многих других местонахождениях. В то же время они весьма разнообразны, представлены, по мнению Л.Н. Притыкиной (личное сообщение), 10–12 видами из 9 родов и 8 семейств. Три рода определены как новые, все виды, за исключением *H. baissicus*, также новые. Описан единственный вид *Turanophlebia mongolica* Fleck et al., 2004. Нимфы присутствуют у двух видов: *Hemeroscopus baissicus* и неопisanного вида лестоморфной стрекозы, по-видимому, из семейства Tarsophlebiidae. Остатки имаго *H. baissicus* составляют около 20% всех остатков стрекоз, ни один из остатков имаго лестоморфных стрекоз не встречен в количестве, сравнимом с количеством лестоморфных нимф, так что статистически связать имаго и нимфу лестоморфной стрекозы невозможно. Один из двух видов рода *Turanophlebia* найден в заметно большем количестве, чем любой другой вид лестоморфных стрекоз. Возможно, что именно он и является имаго найденной нимфы. Обе бонцаганские нимфы встречаются вместе и почти всегда в примерно равных отношениях или лестоморфных нимф несколько больше. Не известно ни одного нижнемелового захоронения стрекоз, где бы вместе встречалось более одного вида нимф. Все нимфы, судя по размерам и строению их крыловых зачатков, средних возрастов. Остатки нимф стрекоз встречены только в мергелях, образовавшихся в относительно оксифильных условиях.

Подробное описание местонахождения было опубликовано С.М. Синецей (1993). Общая площадь нижнемеловых отложений достигает почти ста квадратных километров. В отложениях были выделены две серии: дунд-аргалантская (улан-аргалантская и тэвшская толщи) и бонцаганская (хурилтская и холботская толщи). На основании корреляции по остракодам первая серия была отнесена к верхней юре, вторая — к нижнему мелу. Основанием для подобной корреляции было отнесение к верхней юре европейского пурбека, тогда как по современным представлениям весь или почти весь пурбек относится к нижнему мелу. Почти все виды насекомых, найденные в улан-аргалантских отложениях, присутствуют и в хурилтских, так что вряд ли есть основания полагать существенную разницу в возрасте этих отложений. Почти все бонцаганские виды насекомых (кроме большинства водных) найдены только в местонахождениях с бонцаганским комплексом, то есть имеют узкое стратиграфическое распространение и существенно разную экологию, так что нельзя считать, что особенности их распространения определяются палеоэкологическими или тафономическими причинами. В отличие от форм таксонов, установленных по домикам личинок, виды ручейников, установленные по имаго, имеют узкое стратиграфическое распространение. Очень низкий процент вымерших семейств насекомых, присутствие среди них многочисленных форм, преимущественно распространенных в позднем мелу, высокий процент первых находок семейств насекомых, доживающих доныне, большое число теплолюбивых насекомых позволяют отнести эти отложения ко второй половине нижнего мела, скорее всего, к апту.

Осадконакопление в Бонцаганской (Хулсын-Гольской) впадине началось в улан-аргалантское время с появлением значительной высотной разницы между впадиной и ее обрамлением, что привело к быстрому накоплению значительных

пролювиальных толщ. Осадки грубые, плохо сортированные, со слабо окатанными гальками, они транспортировались временными водотоками. После некоторого выполаживания рельефа, возникает озеро, занимавшее юго-восточную часть впадины. На начальных стадиях существования озера осадконакопление было активным, существовал значительный привнос псефитового и псаммитового материала, при снижении активности сноса шло осаждение алевролитов и глин. Желтые песчаники со знаками ряби, тянущиеся на многие километры, по-видимому, являются пляжными и характеризуют этапы замедления осадконакопления и равновесного стояния озера. Зеленовато-голубые и красные алевритистые песчаники с журавчиками и норками образовались в мелководных и частично субаэральных условиях на дельтоподобной озерно-аллювиальной равнине. Остатки обитателей озера в основном принадлежат моллюскам *Arguniella*, *Limnocyrena*, *Synotia*, остракодам *Cypridea* и рыбам *Lycoptera*, остатки конхострака и водных насекомых редки, последние представлены главным образом домиками ручейников. Массовых захоронений водных лycopсид нет, но довольно обильны отдельные перышки *Otozamites lacustris* и гирагониты харовых водорослей. Остатки наземных растений и насекомых фрагментарны. Не отмечены характерные диаспоры *Baissia*. Таким образом, большинство остатков принадлежат редким ксероморфным приводным растениям (*Brachyphyllion*), более поздние ценосерии представлены плохо. По-видимому, рельеф был быстро выровнен эрозией, *Brachyphyllion* занимал значительные территории вокруг озера, более мезофильные местообитания с чекановскиевыми и гинкговыми были удалены и в основном приурочены к речным долинам. Обилие изолированных надкрылий жуков, тараканов и цикадок свидетельствует о фрагментации остатков и их переносе, скорее всего, при поверхностном смыве. Набор остатков насекомых обнаруживает сходство с таковым английского вельда, так что обстановка может быть в известной степени сходной. Интересно, что здесь найден остаток термита *Valditermes*, весьма характерного для вельда. Озеро довольно быстро увеличивалось, занимая все большую площадь, глубина его была относительно невелика. Для этой стадии существования озера характерно развитие карбонатных платформ — водорослевых известняков с обильными остатками моллюсков и ракообразных, превращающих места известняки в ракушечники. Осадконакопление происходило в фотической зоне при изменчивом водородном показателе и высоком окислительном потенциале. Озеро оставалось неустойчивым, что можно видеть по присутствию двух уровней трещин высыхания и четырех уровней приноса псефитового и псаммитового материала. Однако эти колебания не были очень велики, насколько можно видеть по большой протяженности известняков-ракушечников и их значительной мощности. Несмотря на постоянные изменения условий, в общем, этот режим сохранялся достаточно долго. Животное население водорослевых платформ — главным образом крупные брюхоногие моллюски *Bythinia*, *Valvata*, *Probaicalia* и остракоды *Cypridea*, *Timiriasevia*, реже конхостраки *Bairdestheria* и двустворки *Arguniella*. Остатки насекомых практически отсутствуют, что понятно из-за оксифильных условий, но практически нет и домиков ручейников, обычно обильных на водорослевых платфор-

мах. Начало следующего этапа знаменуется усилением поступления в озеро псаммитового, и даже псефитового материала, а также растительного детрита, усиливается эрозия и энергия поступающих в озеро потоков. Озеро быстро углубляется, и в разрезе появляются отложения профундали — темные и черные тонкослойчатые алевропелиты с высоким содержанием органического вещества („бумажные сланцы”). Это увеличение захоронения углерода может быть не связано с увеличением трофности озера за счет увеличения поступления в озеро биогенов при усилении эрозии. Возможно, что к захоронению органики в условиях аноксии приводит просто углубление озера, если оно расположено в зоне теплого климата, исключая зимний переворот воды. Как обычно, пачки „бумажных сланцев” разделены тонкими прослоями мергелей, отмечающими краткие эпизоды распространения относительно оксифильных условий. К концу улан-аргалантского времени озеро вновь мелеет и заполняется песчаными осадками, трансгрессивный ряд циклитов сменяется регрессивным. Это происходит, несмотря на явное оживление тектонической активности. В осадках появляются в довольно большом числе нептунические дайки и следы подводных оползней и разрывов. Источником органики были наземные растения, планктон, но в большей степени, по-видимому, плавающие растительные острова. Их каркасом вместо беннеттита *Otozamites lacustris* становятся плавающие разноспоровые плауновидные *Limnothetis* и *Limnoniobe*, на них сцепляющиеся талломы печеночников и далее эпифитные синезеленые, желто-зеленые и зеленые водоросли. На плавающих островах, скорее всего, существовала и обильная животная жизнь, но в „бумажных сланцах” остатки сохраняются плохо, о присутствии насекомых можно судить только по домикам ручейников. Минерализованные бактериоморфные структуры здесь представлены только сферическими формами размером около 3 мкм. Они могут быть свободно распределены по поверхности слойков или погружены в осадок, изолированно или в едином, также минерализованном, первично слизистом веществе. Сферическая форма остатков показывает, что минерализация происходила очень быстро, до существенной усадки осадка.

После оживления тектонической активности начинается этап вулканической деятельности. Преобладают потоки и покровы лав, подушечные и шаровидные отдельности редки, так что лишь в меньшей части случаев излияние лав происходило в озеро. Единое озеро, скорее всего, распалось на множество небольших. Центральный лавовый купол располагался в северо-восточной части структуры. Извержение лав происходило из трещин, щитовых вулканов и центрального вулкана. Туфы перерабатывались и отлагались главным образом в водных условиях. Молодой вулканический рельеф интенсивно разрушался, и продукты размыва накапливались в озерах. Озера в межэруптивных фазах существовали достаточно долго, так что в них накапливалось до десятков метров осадков. Основными обитателями этих озер были остракоды и водные насекомые.

Вулканическая деятельность прекратилась к началу хурилтского времени. Следов поствулканической деятельности — гидротермальных, хемогенных

кремнистых отложений и прочих подобных образований не наблюдается. Восстанавливается единство озера, и оно занимает почти всю структуру, насколько можно судить по распространению желтых пляжных песчаников из продуктов переработки андезитов вулканогенного рельефа с юго-востока до крайнего северо-запада впадины. В южной части впадины сохранялись и отдельные небольшие изолированные озера. Наиболее глубокая часть озера располагалась на восток от его средней части, западнее ее было расположено подводное поднятие или остров в этой части впадины вообще нет отложений профундали. В профундальной части озера существовала примерно та же экосистема с планктоном и плавающими островами, что и в центральных частях улан-аргалантского озера. Основанная на продукции фитопланктона экосистема существовала в относительно оксифильных олиготрофизованных условиях, когда окислительный потенциал достаточен для водорослевого осаждения карбонатов и образования мергелей. Над планктонным уровнем здесь существовали хищники первого порядка — личинки хаборид и достаточно многочисленные хищники высших порядков — плавающие нимфы стрекоз и личинки жуков, рыбы. Можно подчеркнуть, нимфы стрекоз и рыбы — жабродышащие животные, следовательно, в воде содержалось достаточное количество кислорода. Разнообразие хищников может рассматриваться как показатель относительной стабильности экосистемы.

Экосистемы плавающих островов существовали в наиболее высокотрофных или слабо выедаемых условиях. Повышение трофности могло быть связано и с повышенным попаданием в озеро фосфатов в результате эрозии изверженных базальтов. Когда ландшафт пенеценизировался и поступление фосфатов сократилось, трофность экосистемы озера упала, во всяком случае, стало захраниваться заметно меньше органики. Свою роль могло сыграть и уменьшение глубины озера, связанное с замиранием тектонических движений и заполнением чаши осадками. Каркасом плавающих островов снова были плавающие разноспоровые плауновидные *Limnothetis* и *Limnoniobe*; беннеттит *Otozamites lacustris* отсутствует. Плавающие растения перекрывают свет, и водоросли плохо снабжают кислородом даже верхние слои толщи воды. Они же резко уменьшают ветровое перемешивание. В результате почти вся толща воды оказывается аноксной. Основными фитофагами на плавающих островах были домикостроющие ручейники. Хотя они и жабродышащие насекомые, их личинки могли успешно существовать на плавающих островах, где вода была насыщена образующимся при фотосинтезе кислородом. Домики личинок создавали влажную камеру, так что личинки могли дышать жабрами, даже выползая на субаэральную поверхность плавающих островов, например при избегании от водных хищников (Пономаренко, 2010). Вначале в толще воды преимущественно существовали аноксные условия, затем, судя по развитию мергелей, озеро довольно часто оксифилизовалось, затем вновь вернулись аноксные условия. В некоторых случаях параллельно идет некоторое огрубение осадков, увеличение обилия остатков наземных растений и очень сильное повышение обилия водных липоксид. В этих же слоях очень много обугленного растительного детрита. Возможно, что такие изменения указывают на усиление стока и сноса,

приводящего к усилению степени эвтрофикации. Вышележащие желтоватые и светло-серые тонкослойчатые глинистые отложения образовались уже при слабой аноксии, большая часть органики успевала окислиться, хотя, судя по остаткам, плавающие ликопсиды были все еще обильны. В этих отложениях остатки водных насекомых редки, хотя только здесь встречается своеобразный водолюбообразный жук *Cretohelophorus cupedoides* Ponomarenko, 1987 — вероятно, первый известный представитель семейства Hydrochidae, первый мезозойский представитель жуков-плавунчиков из рецентного рода — *Haliplus cretaceus* Prokin et Ponomarenko, 2013 и последний известный представитель вымершей базальной группы хелофороидной линии жуков-водолюбов *Laetopsia bontsaganica* Prokin, 2009 (фото 12 в). Чаще встречаются фрагментированные остатки наземных насекомых. К концу хурилтского времени озеро мелеет и постепенно заполняется песком. Судя по остаткам насекомых из глинистых прослоев, вплоть до конца хурилтского времени никакой смены состава насекомых, которую следовало бы интерпретировать как эволюционную, не было. Насекомые всех меловых отложений бонцаганской впадины образуют единый комплекс, лишь состав водных насекомых меняется в соответствии с характером водоема.

Смена мергелей и аноксных глубоководных отложений может интерпретироваться и как климатогенная. Мергели характеризуют более сухие и жаркие периоды, терригенные осадки — более прохладные и гумидные. Распределение некоторых наземных насекомых, например, сетчатокрылых и тараканов, как кажется, подтверждает подобную интерпретацию.

В холботское время озеро вновь заполняется осадками и мелеет. Донные осадки в это время были преимущественно песчаными, в озере возникали многочисленные пересыпи и дюны, разделявшие озеро на отдельные чаши. Зерна песчинок имеют следы ветровой переработки. Из-за оксифильных условий и грубозернистых осадков остатки насекомых не сохраняются. Не сохраняются даже домики ручейников из органических частиц, а домики из песчинок очень трудно идентифицировать.

Экосистемы озер бонцаганского типа представляют закат великой восточноазиатской фауны Жехе. Из пяти ее важнейших элементов — поденок *Ephemeroptera*, жуков *Coptoclava*, стрекоз *Hemerostoma*, домикостроющих ручейников и рыб *Lycoptera* уже в начале бонцаганского этапа исчезают поденки. Появившиеся позже всех стрекозы, как и другие компоненты, продолжали существовать. Ручейники даже увеличивают значение, в некоторых местонахождениях этого типа они становятся подавляющими доминантами, их разнообразные домики часто буквально покрывают поверхности напластования и оказываются пороодообразующим компонентом строматолитов.

В конце раннего мела, в альбском веке, происходит быстрое изменение состава насекомых, одновременное с распространением покрытосеменных растений. К сожалению, энтомофауны этого времени встречаются редко и изучены плохо. В Монголии известны отложения озер, существовавших на границе раннего и позднего мела, но все это мелководные озера с оксифильной водной массой и

красноцветными осадками. Остатки насекомых в них не сохраняются, не найдены и домики ручейников.

Палеогеография позднего мела Монголии резко отличается от палеогеографии всего предыдущего периода. Местонахождения верхнего мела известны только из гобийской части Монголии, в Заалтайской и Восточной Гоби. Местонахождения позднемеловых позвоночных многочисленны, а захоронения растений и особенно насекомых очень редки. Озера были очень большие, почти озера-моря, но не очень глубокие, их осадки были грубыми, не пригодными для сохранения остатков насекомых. Тем не менее, в известном местонахождении динозавров **Алтан-Ула** (рис. 9.3, табл. 9.1) найдены изолированные надкрылья жуков. Интересно, что среди них довольно много надкрылий листоедов-донациин, личинки которых живут на водных растениях. Почти одновременно появляются динозавры с зубами, приспособленными к пережевыванию пищи с примесью абразивного материала. Таковой представляются прибрежные гелофиты — кормовые растения радужниц, вместе с которыми в рот мог попадать высоко-абразивный грунт (Пономаренко, 2006, 2010). Еще в одном верхнемеловом местонахождении **Бамба-Худук** (рис. 9.3, табл. 9.1) найдены домики ручейников.

Распространение местонахождений палеогеновых озер, в общем, совпадает с таковым позднемеловых и сходно с ними по представленным фациям. Только в одном из местонахождений найден единственный остаток насекомого — надкрылье таракана. Неогеновые озера были шире распространены по территории и также многочисленны, но в их осадках остатки насекомых не найдены. Наверняка могут быть найдены субфоссильные остатки плейстоценовых насекомых, особенно в зоне вечной мерзлоты.

Рассмотрение экосистемной организации древних озер Монголии, в первую очередь на основании изучения комплексов водных насекомых, позволяет сформулировать некоторые общие соображения об эволюции экосистем континентальных водоемов.

Мезофитные растения, представленные споровыми и голосеменными, по видимому, в меньшей степени, чем современная растительность, были способны предупреждать эрозию поверхности земли; ландшафт был сходен с современным аридным вне зависимости от количества атмосферных осадков (Пономаренко, Калугина, 1980). Высокие концентрации взвешенного вещества служили причиной низкой прозрачности воды и создавали световые условия, уменьшающие объем фотической зоны. При отсутствии почвенного буфера в нестабильных условиях любые изменения на водосборе вели к резкому изменению гидрохимических показателей и приводили, в том числе, к заморам. Частые катастрофические паводки и смывы грунта делали свободно плавающие или закоренные агрегаты и их консортивные сообщества наиболее устойчивыми в таких условиях.

Сохранение мезозойских пресноводных реликтов из числа членистоногих во временных водоемах — щитней (Mantovani et al., 2004) и жуков-хелофорид, свидетельствует о значительной древности их экосистемной организации, кото-

рая во многом была свойственна и древним озерам. Так, например, современный род *Helophorus* (Coleoptera, Helophoridae) восходит к концу юры (Шар-Тэг) (Fikáček et al., 2012 a, 2012 б), а рецентный вид *Helophorus sibiricus* (Motschulsky, 1860) найден в раннем миоцене Карташево (Fikáček et al., 2011).

С появлением покрытосеменных гелофитов усилилось эвтрофирование водоемов за счет более легкого разложения их тканей по сравнению с голосеменными, четче стали оформлены границы водоемов.

При питании динозавров сначала плавающими агрегатами, а затем гелофитами, в воду должны были попадать продукты дефикации с вероятным стехиометрическим преобладанием азота над фосфором, как у птиц. Такие экскременты должны были обеспечивать преимущественное развитие хищных клоацер и копепод (как в морях) (Толмеев, 2006; Andersen, Hessen, 1991; Sterner, Schulz, 1998), а не мирных клоацер и коловраток, как при эвтрофировании продуктами жизнедеятельности млекопитающих с преобладанием фосфора. Господство млекопитающих обеспечило перевес в пользу фосфора в трофических сетях континентальных экосистем, что, вероятно, во многом определило облик Земли современного типа с резкой границей между сушей (включая внутренние водоемы) и морем.

Со второй половины эоцена начинается похолодание, которое имело для континентальных водоемов два благоприятных последствия. Похолодание улучшило обеспечение водной массы кислородом за счет ее сезонных переверотов, а более прохладный и сезонно-сухой климат привел к распространению злаковых биомов, успешно препятствующих эрозии (Пономаренко, 2010). Усиление почвообразовательного процесса с накоплением биогенов привело к образованию континентальных гидроэкосистем современного облика, стабилизировав их границы и упорядочив вещественно-энергетические потоки с водосбора через почвенный буфер. Формирование границ бассейнов привело к увеличению разнообразия пресноводных рыб, которые постепенно вытеснили пресноводные экосистемы с „беспозвоночным контролем” на периферию сукцессионных рядов (временные водоемы, болота) или во внебассейновые экосистемы (например, высокогорные озера), где в экстремальных условиях среды гетеротопы и амфибионты до сих пор имеют преимущества перед гомотопными гидробионтами. В водоемах, где хищниками высшего трофического звена стали рыбы, за счет их неселективного хищничества по механизму „контроля сверху” (Безина, 1997) увеличилось разнообразие и уменьшились средние размеры хищных беспозвоночных.

В заключение можно еще раз отметить, что на территории Монголии особенно хорошо представлены раннемеловые озера, и их подробное изучение могло бы значительно продвинуть развитие палеолимнологии.

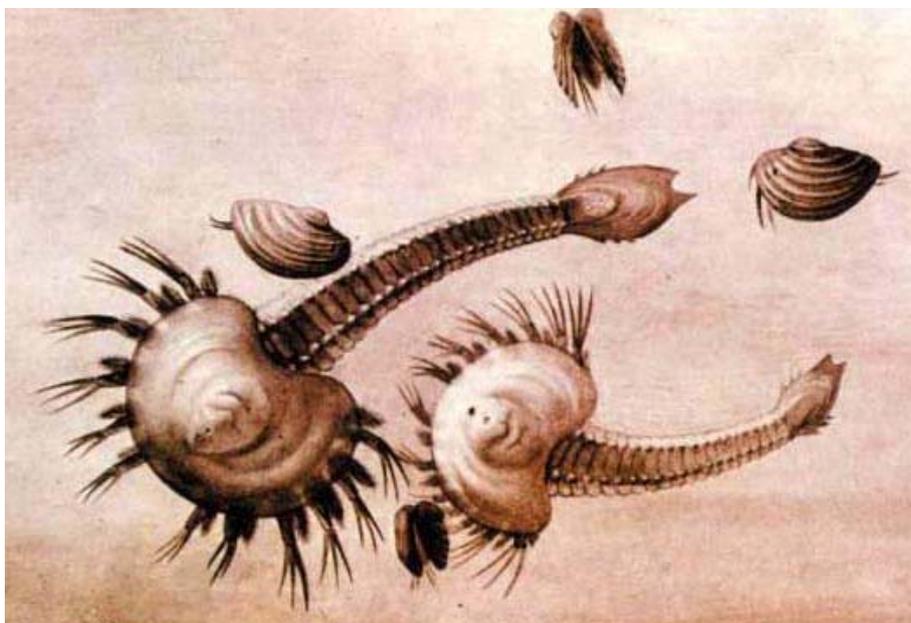


Фото 5. Триасовые казахартры и конхостраки. Реконструкция К. Улановой.

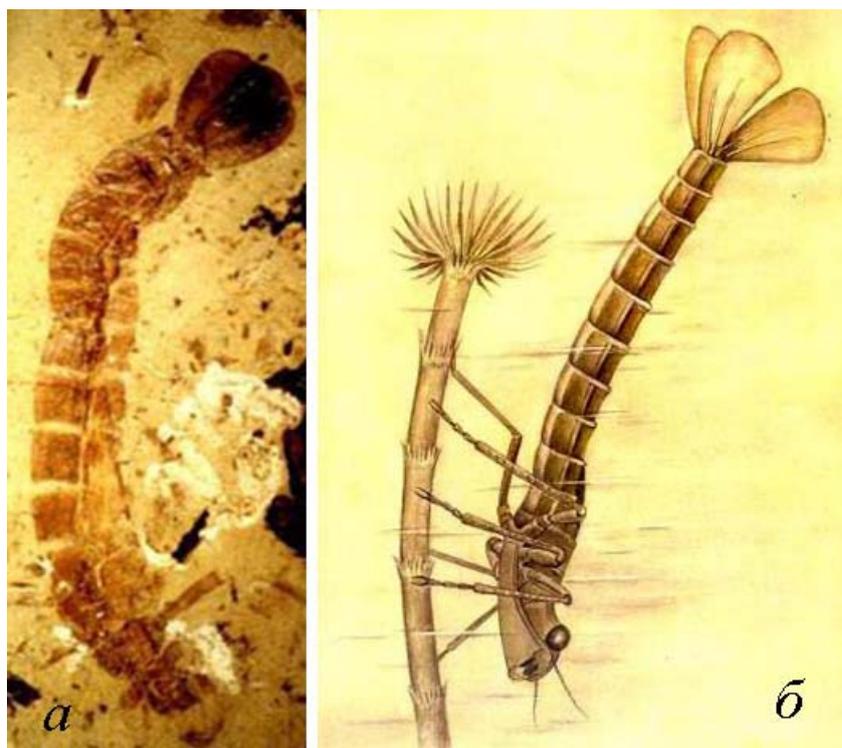


Фото 6. Наяда стрекозы рода *Samarura* с терминальными листовидными придатками на конце тела, игравшими роль «хвостового плавника»: *а* — отпечаток, *б* — реконструкция Т. Раковой.

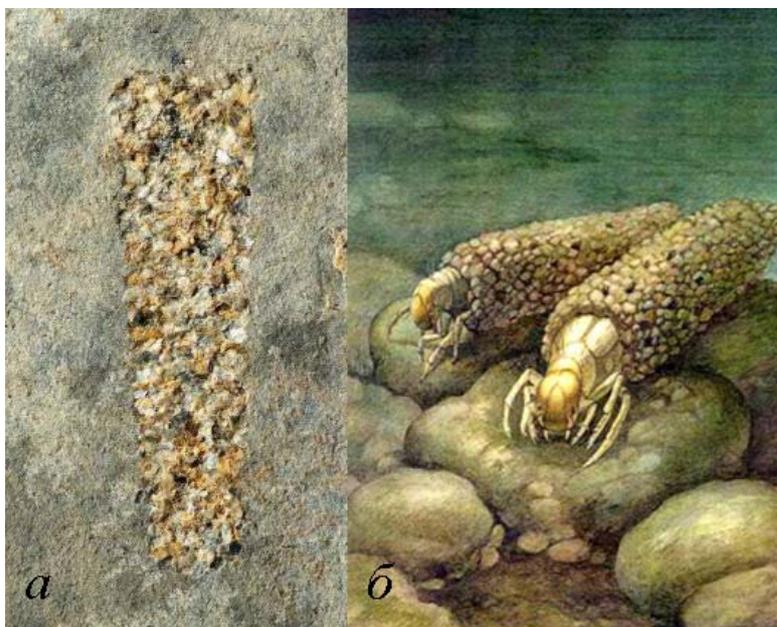


Фото 7. Ручейники в домиках *Terrindusia* из частиц грунта: *а* — домик, *б* — реконструкция К. Улановой.

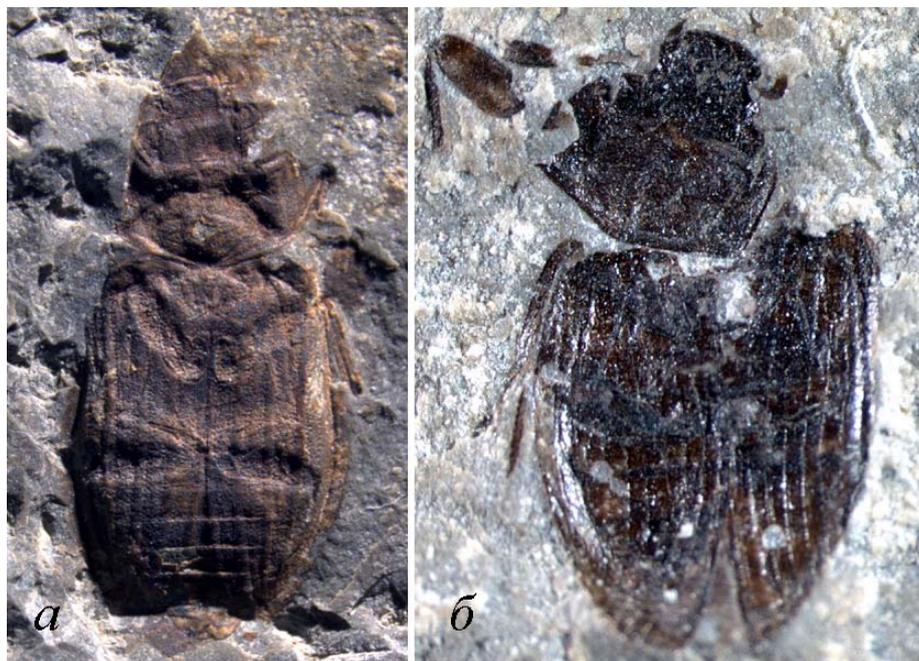


Фото 8. Водолюбообразные жуки из местонахождения Шар-Тэг: *а* — *Prospercheus cristatus* Prokin, 2009, голотип; *б* — *Helophorus inceptivus* Fikáček et al., 2012, голотип.

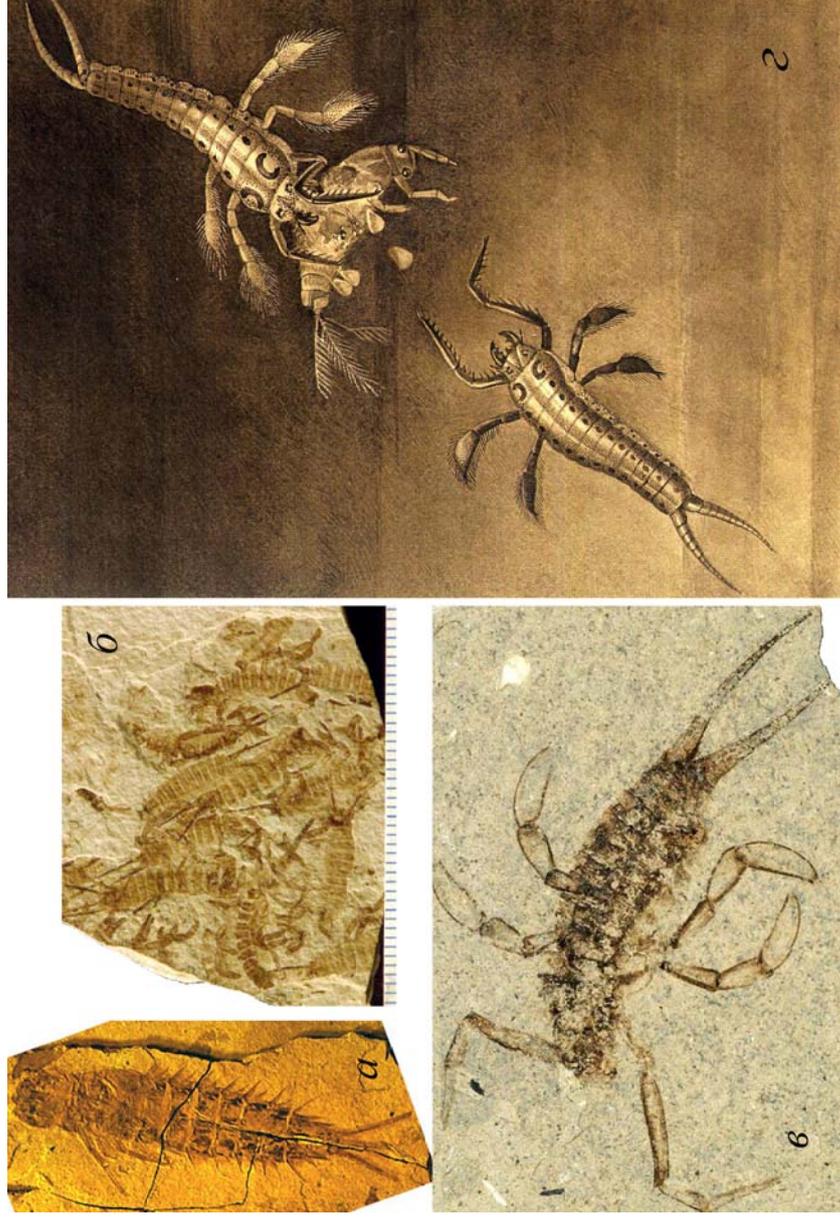


Фото 9. Личинки жуков *Sorotostava longiroda* Ring, 1928 и нимфы поденок *Ephemeroptera trisetalis* Eichwald, 1864: *а* — нимфа *E. trisetalis*; *б* — массовое захоронение личинок *S. longiroda*; *в* — личинка *S. longiroda*; *г* — личинки *S. longiroda* во время охоты на нимфу *E. trisetalis*, реконструкция А.Г. Пономаренко и В.И. Дорофеева.

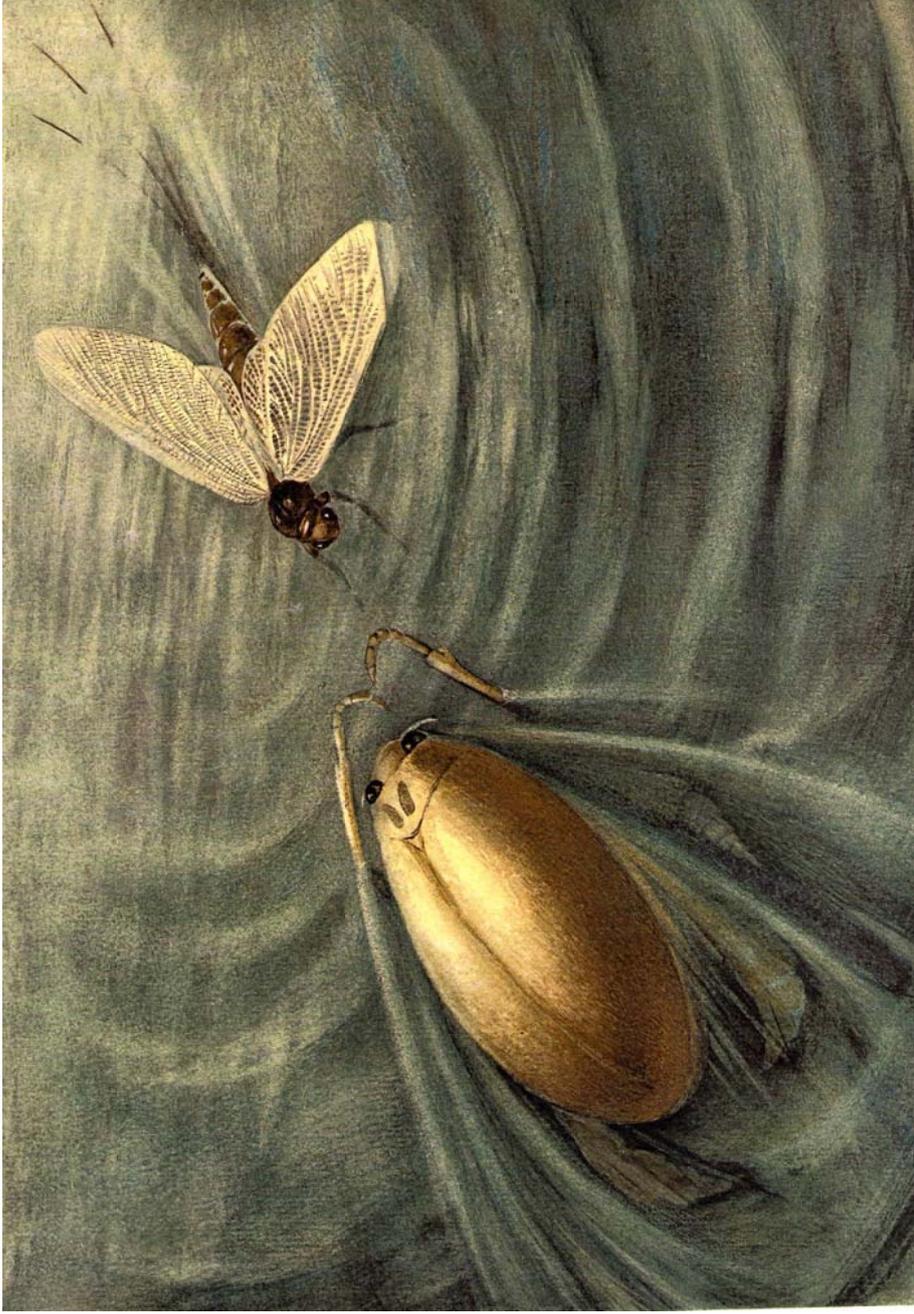


Фото 10. Имаго жука *Cortoclava longiroda* и имаго поденки *Ephemeroptera trisetalis*. Реконструкция К. Улановой.

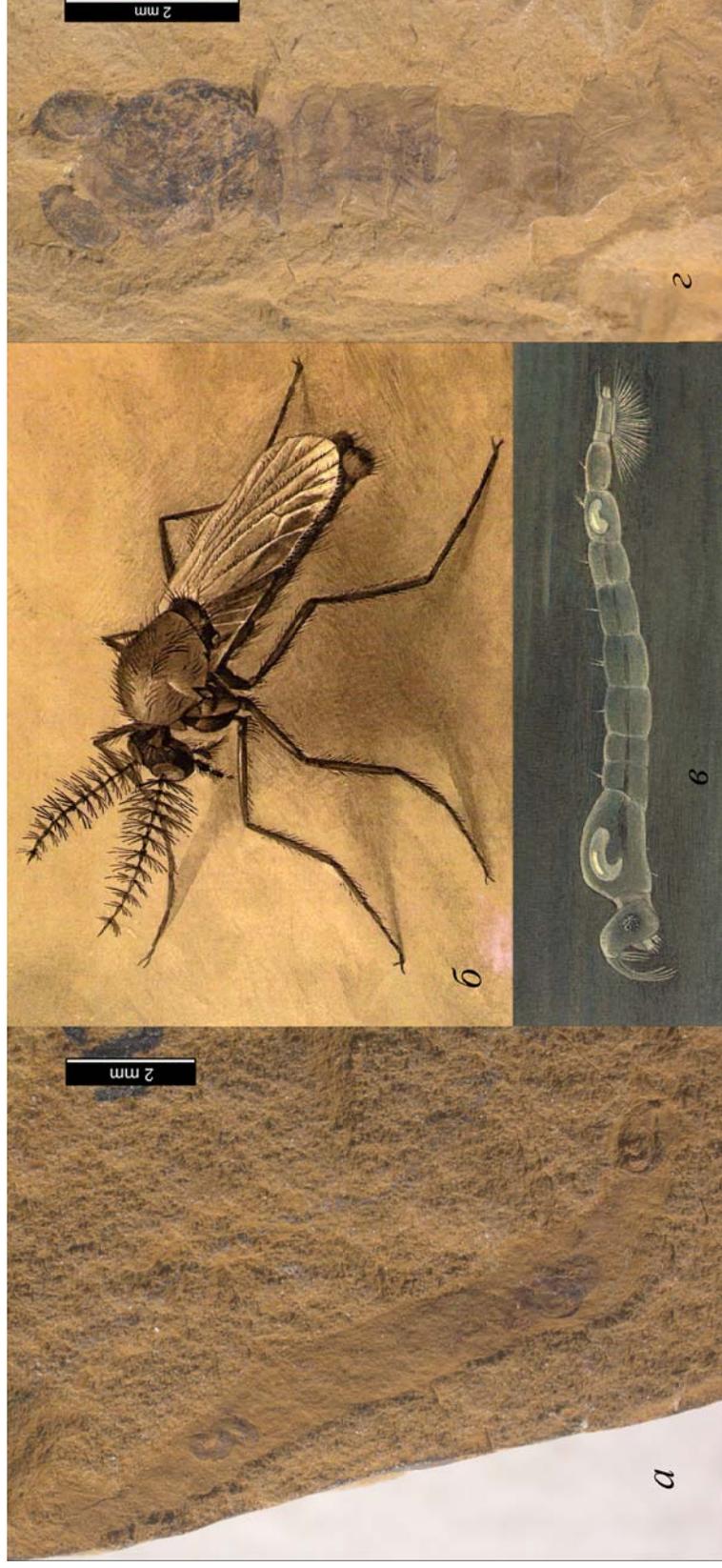


Фото 11. Хаобориды подсемейства Chigonomartetinae: *a* — отпечаток личинки *Chachotosha probatus* Lukashevich, 1996 (фото Д.Е. Щербакова); *б* — имаго *Chigonomarteta*, реконструкция В.Г. Ковалева; *в* — личинка *Chachotosha*, реконструкция К. Улановой; *г* — куколка *Chachotosha probatus* (фото Д.Е. Щербакова).

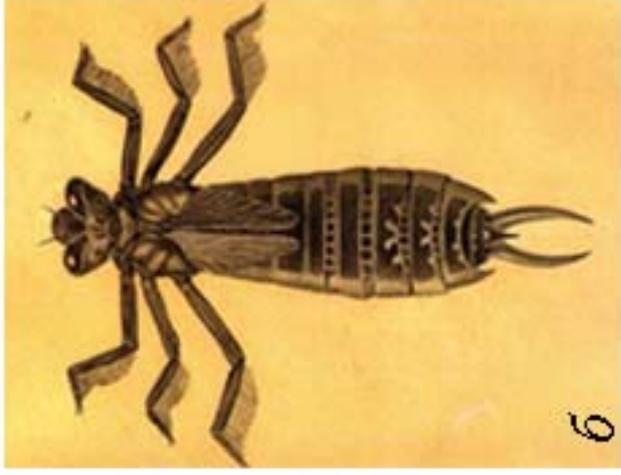


Фото 12. Водные насекомые из местонахождения Бон-Цаган: *а* — отпечаток имаго *Soptoclava longiroda*; *б* — наядя стрекозы *Hemeroscopus baissicus* Pritykina, 1977 с плавательными щетинками на лапках, реконструкция К. Улановой; *в* — имаго жука *Laetopsis bonisaganica* (Prokin, 2009), голотип.