

**ФЕДЕРАЛЬНАЯ ЦЕЛЕВАЯ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКАЯ ПРОГРАММА
«ГЛОБАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИРОДНОЙ СРЕДЫ И КЛИМАТА»**

**Палеонтологический институт
Российская Академия наук**

ЭКОСИСТЕМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

ВЫПУСК 4

**Отв. редакторы:
А.Г.Пономаренко
А.Ю.Розанов
М.А.Федонкин**



ТИИ

**ИЗДАНИЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
МОСКВА 2001**

НАСЕКОМЫЕ КОНЦА ТРИАСА - НАЧАЛА ЮРЫ

А.Г. Пономаренко и И.Д. Сукачева

Палеонтологический институт РАН

На границе триаса и юры, синхронно с великим морским вымиранием, происходит и падение разнообразия насекомых, хотя основные изменения их состава произошли ранее, еще в позднем триасе. В разных группах насекомых основные изменения существенно разного масштаба и происходят в разное время.

Изменения биоты вблизи границы триаса и юры не столь резки и значительны, как на границе перми и триаса или мела и палеогена, и, соответственно, привлекали внимание палеонтологов несравненно меньше. Положение изменилось после эпохальных работ Дж. Сепкоского (Sepkoski, 1978, 1979, 1981, 1984; Sepkoski et al, 1981) по эволюции морского таксономического разнообразия. Было показано, что на границе триаса и юры происходит значительное падение разнообразия морской биоты. Проведя типизацию массовых вымираний, А.С. Алексеев (1989) отнес это событие к великим массовым вымираниям. Исследования изменений разнообразия позвоночных близ границы триаса и юры показали, что во временных окрестностях этой границы имели место многократные падения разнообразия (Benton, 1989, 1994; Каландадзе, Раутиан, 1993).

Были изучены изменения таксономического разнообразия наиболее распространенной и многочисленной по числу таксонов в наземной биоте группы - насекомых. Изучение эволюции разнообразия насекомых показало, что из всех наземных организмов именно для насекомых ход кривой таксономического разнообразия наиболее сходен с таковым для морских. Присутствует и падение разнообразия на границе триаса и юры. Следовательно, насекомые с полным правом могут претендовать на роль инструмента изучения разнообразия и устойчивости наземных экосистем, которые по тафономическим причинам не могут быть изучены с той степенью полноты, что возможна для морских.

Рассмотрение динамики разнообразия насекомых вблизи границы триаса и юры представляет

еще и специальный интерес, поскольку есть основания полагать, что их поведение здесь существенно отличается от ранее рассмотренного нами поведения насекомых на границе между Пермью и триасом (Пономаренко, Сукачева, 1998). И систематические, и экологические перестройки были тогда приурочены к границе, теперь же основная экологическая перестройка произошла ранее, вблизи границы не было существенных изменений семейственного состава насекомых.

Весьма интересно было сравнить изменения разнообразия насекомых с таковыми для растений и наземных позвоночных. В триасовое время на северных и южных материках параллельно проходили гомотаксальные изменения флоры, причем, хотя таксоны были разными, основные этапы в развитии флор совпадали. Перед концом триаса распространилась единая флора *Lepidopteris*, которая более похожа на юрские раннемеловые, чем на триасовые. И.А. Добрускина (1976, 1980) относит эту флору к среднему, а не к раннему мезофиту, как другие триасовые флоры. Тем самым главное изменение происходит здесь внутри триаса. Для тетрапод также было показано существование кризиса внутри нория, т.е. ранее конца триаса (Benton, 1994). Подобным образом, среди насекомых, как будет показано ниже, распространение двух главных характерных для юры водных комплексов - с преимуществом полужесткокрылых и личинок поденок и веснянок - происходит еще до конца триаса, при этом несколько опережая изменения растений и тетрапод.

Находки ископаемых остатков насекомых обычно считают редкими и экзотическими, но эти представления - просто результат их недостаточной изученности. В таких хорошо изученных областях как пермь Кузнецкого бассейна, верхний триас восточной Европы и Средней Азии, юра и мел Забайкалья и Монголии находки насекомых не уступают по частоте ни одной другой группе животных и растений. Достаточно часто встреча-

ются и морские захоронения. При этом насекомые захораниваются и в весьма далеких от берега пелагических фациях, так что совместные находки остатков насекомых и аммонитов бывают намного чаще, чем аммонитов и растений, не говоря о наземных позвоночных и, тем более, пресноводных моллюсках. Это позволяет получить для ряда мезозойских энтомофаун весьма точные датировки и использовать их для определения стратиграфического положения внутри-материковых захоронений. Еще одна ценная особенность древних насекомых - это их способность к весьма быстрому расселению и широкому распространению за счет возможности полета. Во всех случаях, когда удаленные, часто расположенные на разных материках отложения удавалось достаточно точно коррелировать, оказывалось, что их энтомофауны весьма сходны, и даже такие крупные таксоны, как семейства, появляются на разных материках существенно одновременно. В отличие от наземных позвоночных и растений, морские пространства слабо изолируют разные энтомофауны. Это также увеличивает корреляционные возможности ископаемых остатков насекомых. Экзотичность насекомых связана не с их редкостью, а с их слабой изученностью, если бы затраты на палеоэнтомологию были сравнимы с затратами на палеоботанику, то и результаты были бы сходного уровня. Ныне же использование ископаемых насекомых требует некоторых специальных приемов.

Настоящая работа составлена главным образом на основании предварительного изучения обширных коллекций ископаемых насекомых, собранных в лаборатории членистоногих Палеонтологического института РАН, которые для позднего триаса и юры во много раз превышают собранные во всем остальном мире. К сожалению, но большей части они остаются необработанными. Были использованы разделы по соответствующим группам насекомых в коллективной монографии "Историческое развитие класса насекомых", ниже на них нет специальных ссылок в каждом разделе, и неопубликованные диссертации В.А. Благодерова и Д.В. Щербакова, а также обзор триасовых насекомых Азии, подготовленный под руководством А.П. Расницына. Авторы широко пользовались консультациями своих коллег. Статистические сведения по эволюции разнообразия насекомых, полученные из составленной сотрудниками лаборатории базы данных по геологическому распространению семейств, были обработаны В.Ю. Дмитриевым. Сбор данных о триасовых насекомых проводился при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 97-105-64997. Текст был просмотрен и исправлен сотрудниками лаборатории. Всем им авторы выражают свою искреннюю признательность.

Чтобы охарактеризовать привлеченный к рассмотрению материал, кратко охарактеризуем местонахождения ископаемых насекомых триаса

и юры. Нижнетриасовых местонахождений во всем мире нет и десятка. Пожалуй, ни один отдел не охарактеризован местонахождениями столь плохо. Все местонахождения небогатые, остатки насекомых везде малочисленны и мало разнообразны, известны они только в Евразии. Такая экстраординарная бедность не может быть случайной и должна объясняться какой-то тафономической причиной. Высокий уровень повторяемости находок одних и тех же насекомых лишней раз подтверждает неслучайный характер этой бедности.

Среднетриасовые местонахождения более многочисленны, хотя они почти все по-прежнему ограничены территорией Евразии. Они, начиная с насекомых из анизийских местонахождений Лотарингии (вольтциевый песчаник), заметно разнообразнее. Местонахождения ископаемых насекомых из нижнего анизия Лотарингии (Marchal-Papier, 1998) резко выделяются из всех остальных нижне- и среднетриасовых местонахождений не только многочисленностью собранных остатков, но и их составом. Здесь необычайно высоко разнообразие стрекоз, поденок, полужесткокрылых, жуков. Это единственное на нижний и средний триас местонахождение, где найдены остатки купедид - жуков, личинки которых несомненно обитали в древесине. Появляется один из последних гигантских отрядов насекомых - двукрылые.

Местонахождения насекомых верхнего триаса многочисленны (около двух десятков) и широко распространены. Они известны в Западной Европе, на Украине, Южном Урале, в Средней Азии, на Дальнем Востоке, в Монголии, Японии, Китае, Вьетнаме, Австралии, Южной Африке, Северной и Южной Америке. Насекомые здесь очень разнообразны и остатки в некоторых из них многочисленны (десятки тысяч). Появляется еще один большой отряд насекомых - перепончатокрылые. Опять многочисленными становятся остатки обитавших в древесине жуков. Насекомые карния значительно отличаются от более поздних. Стратификация местонахождений внутри верхнего триаса затруднена, в том числе и неясностью взаимоотношений нория и рэта, но среди верхнетриасовых местонахождений можно видеть значительную разницу комплексов остатков и животных, и растений. В самом конце триаса, вместе с флорой *Lepidopteris*, распространяются фауны насекомых типично мезозойского, юрского облика, заметно больше становится водных форм. Позднетриасовые фауны насекомых обнаруживают значительную палеосукцессию, хотя они довольно похожи друг на друга и в основном имеют тот же состав. Только в Восточной Азии есть несколько местонахождений, ориктоценозы которых состоят почти исключительно из остатков тараканов, чем они резко отличаются от всех других. В Европе и Азии имеется несколько морских захоронений, позволяющих весьма точно определить возраст этих фаун.

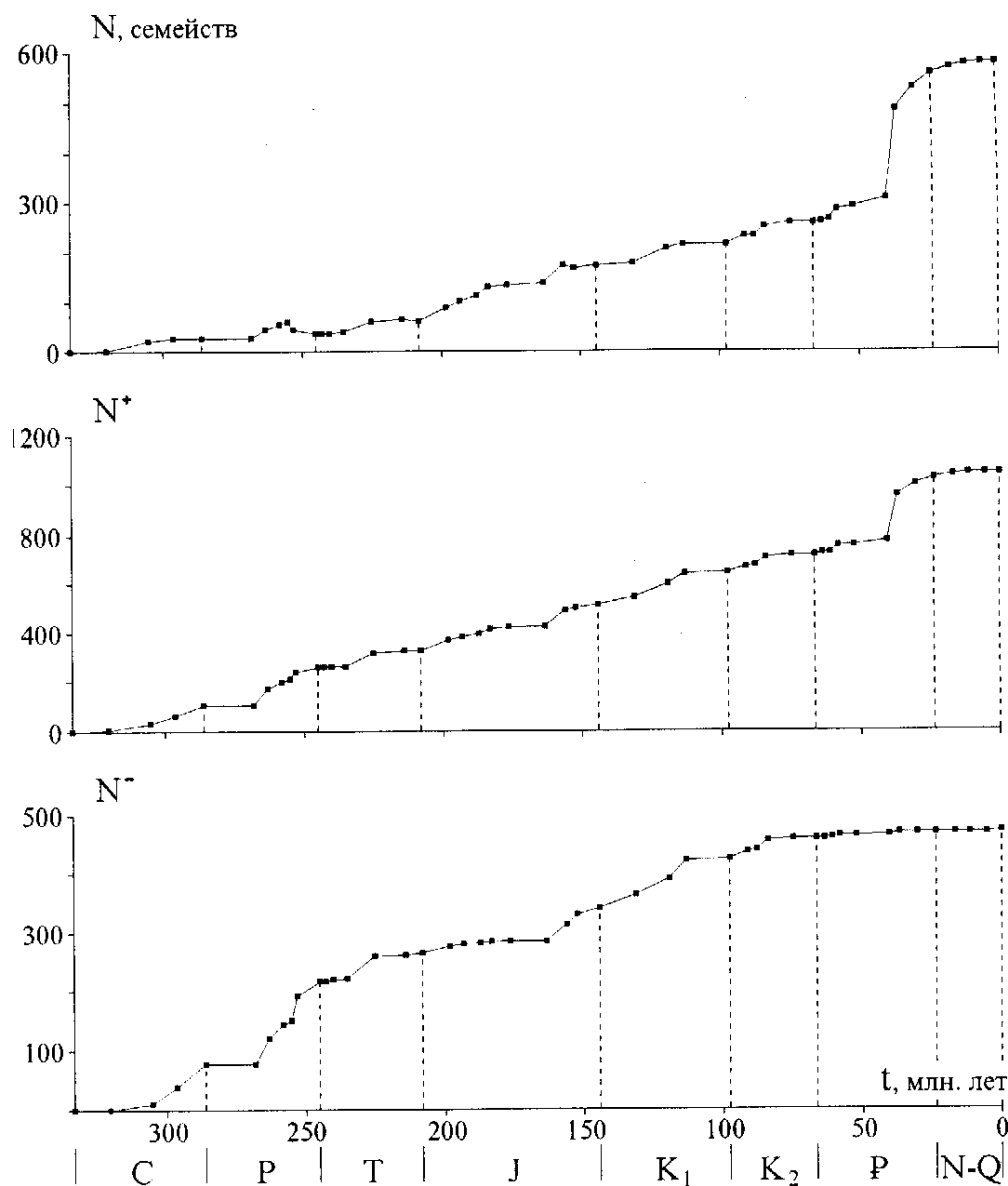


Рис. 1. Динамика разнообразия семейств насекомых: а - число семейств насекомых, пересекающих границы веков, б - накопленное число появлений, в - накопленное число вымираний.

Нижнеюрские местонахождения еще более многочисленны (более полусотни), но вновь ограничены почти исключительно Евразией. Важной особенностью нижней юры является морской генезис многих местонахождений, находки остатков насекомых в которых могут быть привязаны к аммонитовым зонам, захватывающим конец триаса и начало юры. Тем самым, изменения состава насекомых вблизи границы триаса и юры может быть изучено весьма детально.

Так, в Англии известны морские захоронения насекомых от рэта до верхнего синемюра (зона *obtusum*) (Whalley, 1982, 1983, 1985). Можно видеть, что в конце триаса и в начале юры встречаются иногда одни и те же виды насекомых. Здесь были найдены 53 экземпляра прямокрылых *Bintoniella brodei* Handlirsch, 1939. Среди них присутствуют и самцы, использующие звуковой

аппарат на передних крыльях для привлечения самок. Строение этого аппарата видоспецифично, поскольку служит важным изолирующим механизмом, и в принадлежности их к одному виду трудно сомневаться. К сожалению, в других случаях, например с *Omma liassicum* Crowson, 1962, столь однозначных доказательств получить не удастся. Другими районами, где можно было бы организовать подобные исследования, являются Южный Урал, Средняя Азия, Синцзянь и восток Северной Америки. Здесь мы имеем дело с захоронениями в континентальных водоемах и можем изучать не только летающих взрослых насекомых, но и их водных личинок. Правда, в этом случае трудно обеспечить независимый стратиграфический контроль. Таким образом, можно констатировать, что границу триаса и юры пересекает множество самых разных таксонов насекомых, в том числе и

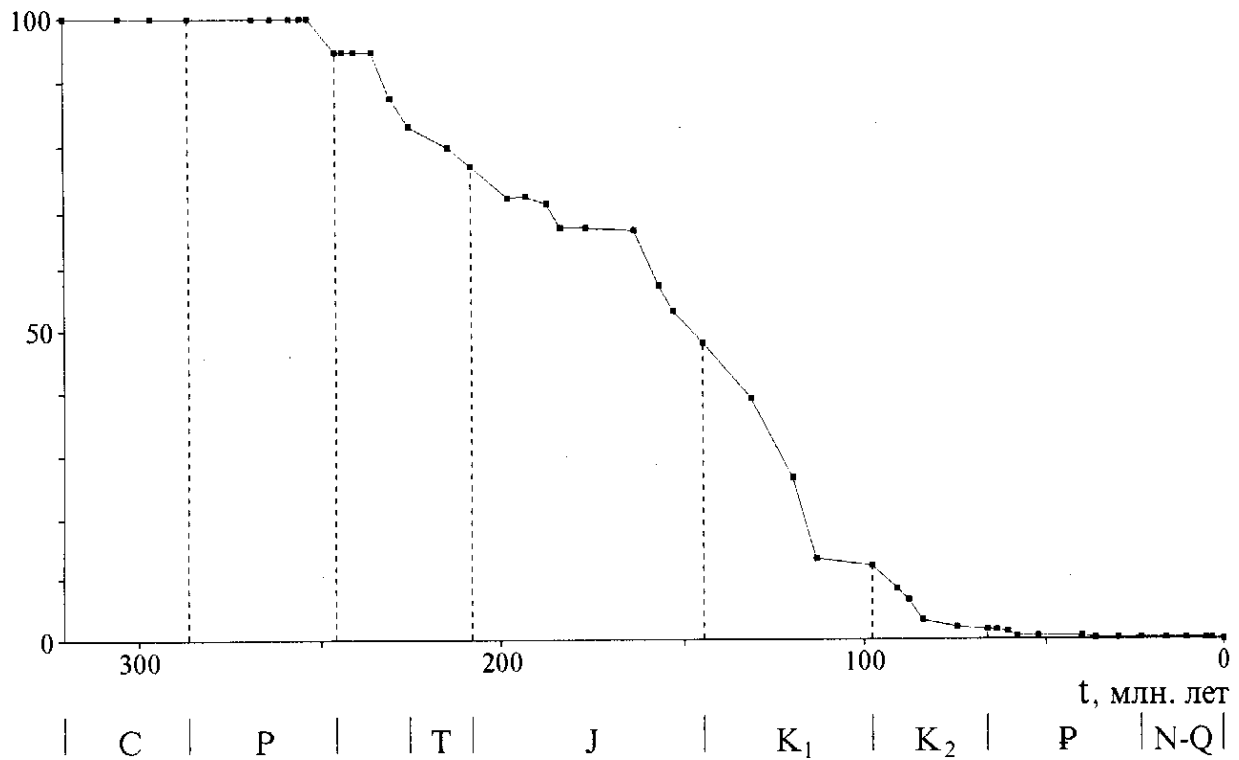


Рис. 2. Обратная лайеллевская кривая семейств насекомых для современного наблюдателя.

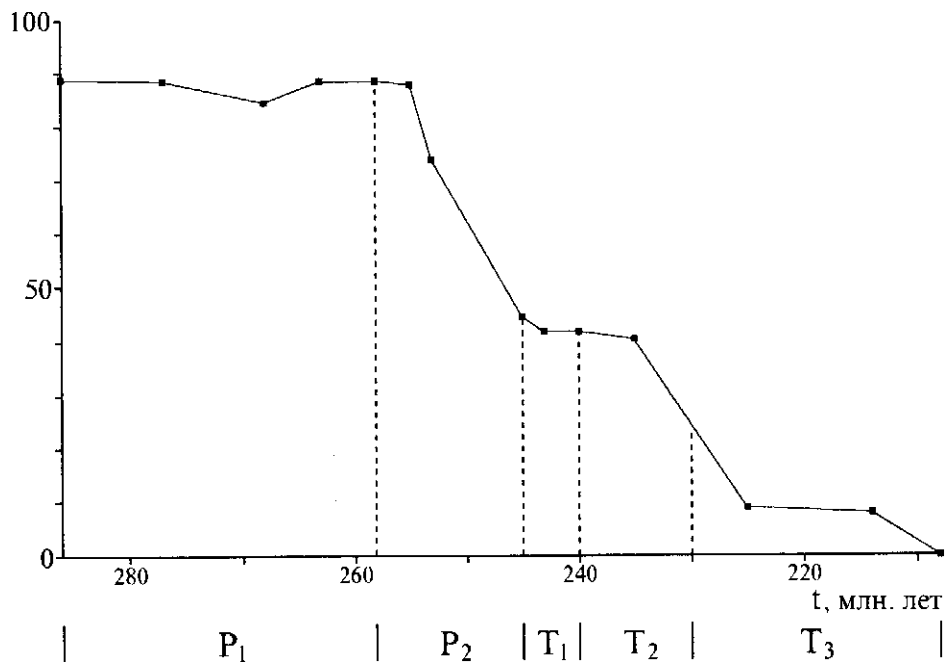


Рис. 3. Обратная лайеллевская кривая семейств насекомых для юрского наблюдателя ,

видов. Основные изменения происходят ранее границы триаса и юры, примерно совпадая во времени с границей раннего и среднего мезозоя по И.А. Добрускиной (1976).

Рассмотрим эволюцию таксономического разнообразия насекомых в триасе и юре (рис. 1). Для того, чтобы оценить масштаб изменений,

укажем, что общее число известных в ископаемом состоянии семейств насекомых возрастает к концу неогена более чем до 600, тогда как в триасе, после падения разнообразия насекомых в конце поздней перми, их было менее ста. Это число немного (примерно на 10%) возрастает за средний триас. затем слабо, но заметно, падает на границе триас

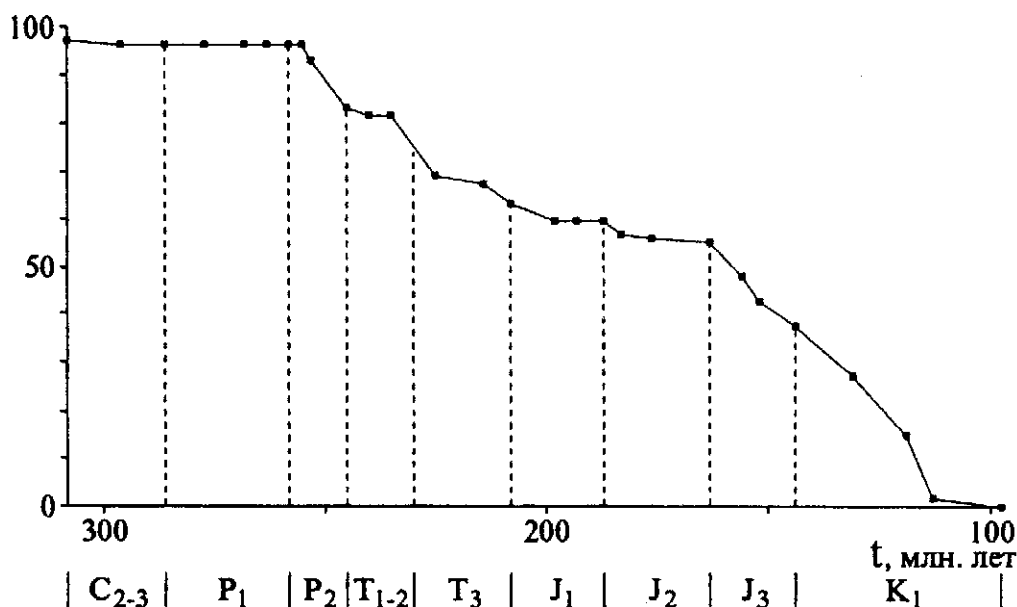


Рис. 4. Обратная лайеллевская кривая семейств насекомых для раннемелового наблюдателя.

и юры и возрастает почти вдвое за первую половину юры. В поздней юре имел место еще более значительный рост семейственного разнообразия насекомых. Таким образом, общий вид кривой эволюции семейственного разнообразия насекомых оказывается весьма сходным с эволюцией разнообразия морских фаун, как ее ход был продемонстрирован Дж. Сепкоски, и можно видеть падение разнообразия насекомых на границе триаса и юры, совпадающее во времени с великим вымиранием в морских фаунах. Следует только отметить, что, как и обычно для пресноводных и наземных животных, падение разнообразия насекомых начинается раньше, чем в морских фаунах, и имеет несравненно меньшую амплитуду.

Рассматриваемый отрезок эволюции насекомых находится между двумя наиболее резкими и быстрыми сменами их состава на границе перми и триаса и в середине мела. как это можно видеть на двух обратных лайелловых кривых, составленных с точки зрения раннеюрского и современного наблюдателей (рис. 2, 3). Аналогичная процедура, проведенная с точки зрения раннемелового наблюдателя, не показывает сходного изменения состава, исследуемый отрезок времени оказывается одним из самых стабильных (рис. 4). Если вернуться к кривой разнообразия (рис. 1), то можно видеть, что несмотря на принципиальную разницу в интенсивности обновления энтомофаун, уровень общего падения разнообразия во всех трех случаях (границы P/T, T/J, K 7KJ оказывается сходным.

Достаточно неожиданными являются изменения разнообразия листогрызуших и сосущих растительноядных насекомых (рис. 5). За конец триаса и первую половину юры разнообразие первых испытывает заметную депрессию, тогда как раз-

нообразии последних возрастает примерно в полтора раза. Этот результат, впрочем, согласуется с исключительной редкостью мезозойских находок листьев растений, поврежденных насекомыми, таких находок намного меньше, чем в верхнем палеозое и, тем более, в верхнем мелу и кайнозое. Водные насекомые не сильно, но равномерно увеличивают свое разнообразие примерно от середины триаса к середине юры с очень небольшим прогибом кривой на границе триаса и юры (Дмитриев и др., 1995).

Рассмотрим теперь изменения внутри крупнейших групп насекомых (рис. 6). В них картина изменений часто разительно отличается от интегративной и тем сильнее, чем более единой оказывается экология представителей группы.

Сильнее всего изменяются вблизи изучаемой границы стрекозы. Мы будем рассматривать их в качестве единого отряда, но в остальном будем почти полностью придерживаться версии Л.Н. Притыкиной (1989). Новая, кладистическая, версия (Nel, Henrotay, 1992) представляется разрушающей ее естественную систему, заменяя таксоны, понимаемые как гиперобъемы в пространстве признаков, последовательностью ветвлений, совершенно уничтожающей ранговую организацию таксонов. При этом кладограммы по имаго и личинкам будут существенно различными.

В Западной Европе почти весь триас, до карния, чаще встречаются Triadotypidae, реже возможные Triassolestidae (Heterophlebiina) (*Volzialestes triasicus* (Nel et al., 1996)). В карнии Средней Азии Triadotypidae редки, главным образом встречаются Triadophlebiina (эндемики триаса, до 5 семейств), реже Kennedyina, в том числе и очень архаичные *Terskeja* и более типичные для юры *Protomyrmeleontidae* (еще в нории Австралии),

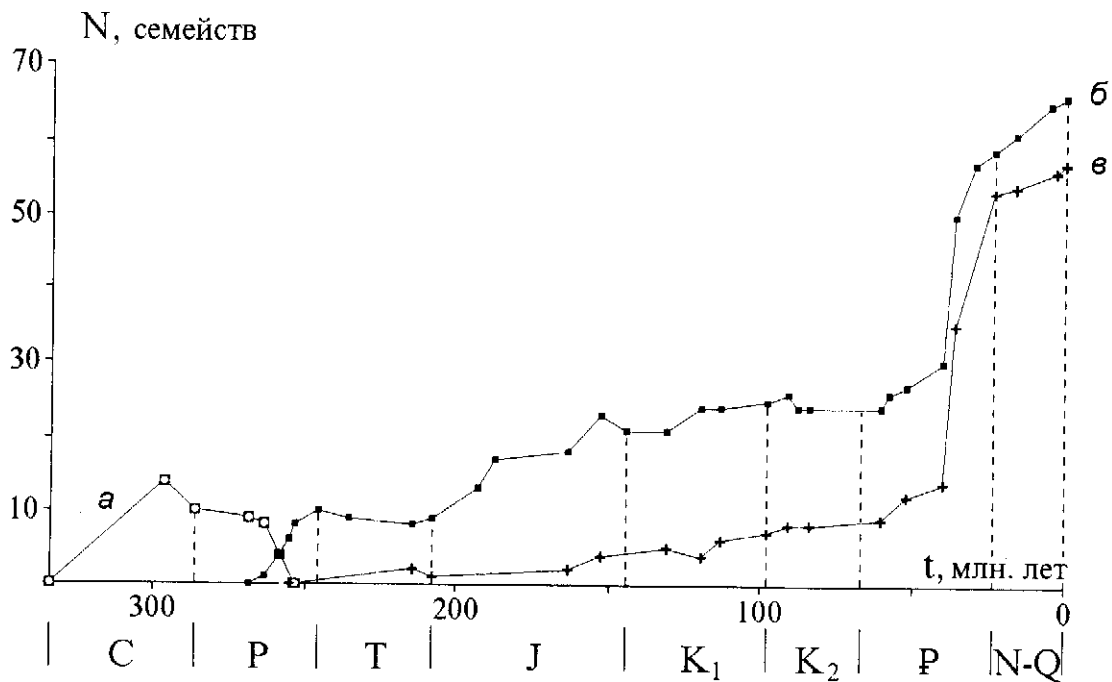


Рис. 5. Число семейств в экологических группах насекомых: а - палеодиктиоптерные потребители семзачатков, б - сосущие из сосудов полужесткокрылые, в - зеленоядные насекомые.

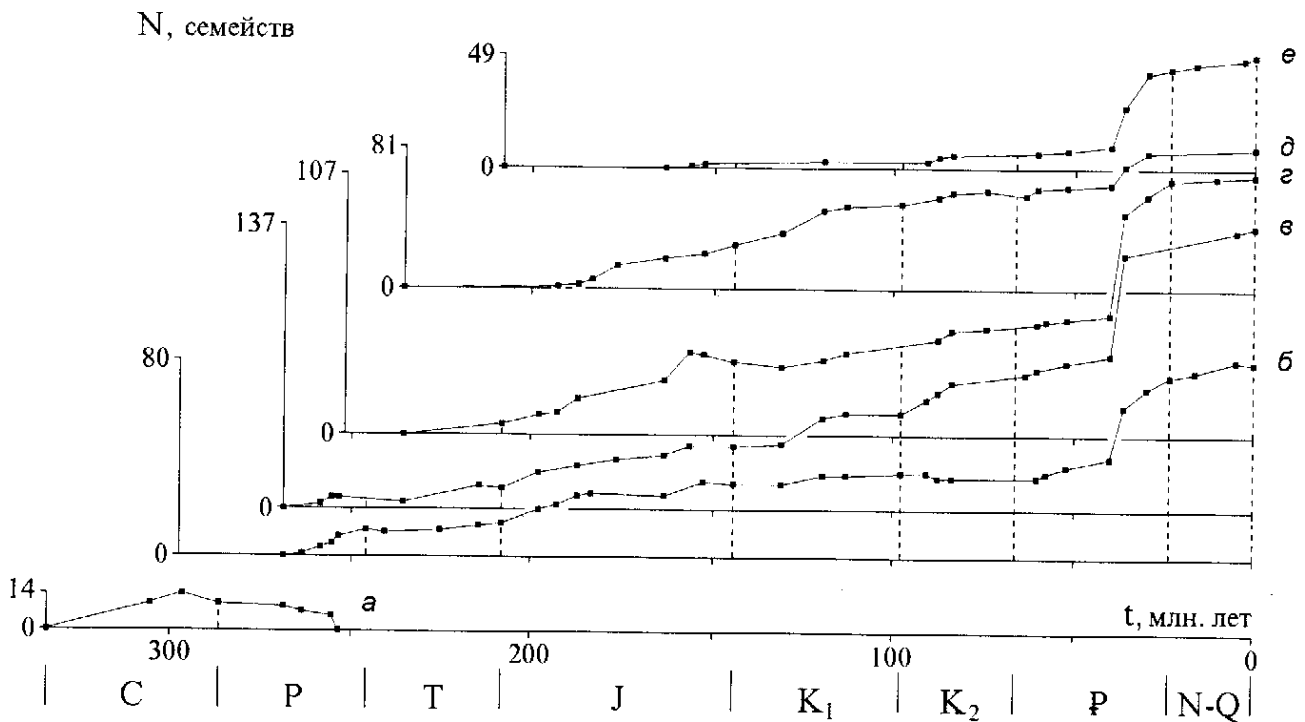


Рис. 6. Динамика разнообразия семейств: а - палеодиктеоптерных насекомых, б - полужесткокрылых, в - жуков, г - двукрылых, д - перепончатокрылых, е - двукрылых: число семейств, пересекающее границы веков.

еще реже Triassolestidae (Heterophlebiina). В конце триаса (нории) доминируют Triasslestidae и в Италии (Whalley, 1986), и на Украине (отсюда известны древнейшие находки личинок стрекоз,) и на Гондване - Южная Америка, Австралия и Южная Африка, кроме того, встречаются и другие

гетерофлебиоиды и Protomygmeleontidae в нории Австралии. В рэте Средней Азии появляются первые Liassophlebiidae. К концу триаса от меганевриновых стрекоз остаются только Protomygmeleontidae, и доминирование переходит к гетерофлебиоидам, т.е. ситуация не отличается от ран-

неюрской. Всего в триасе известно 8 семейств стрекоз, два из них переходят в юру, с начала юры вместе с ними известно 7 семейств стрекоз.

В начале ранней юры доминируют гетерофлебиюиды, но доминанты Западной Европы *Liassophlebiidae* (свыше 10 видов в роде *Liassophlebia*) не найдены в базальном лейасе Средней Азии, хотя многочисленны в позднем. *Triassolestidae* становятся немногочисленными, это основное отличие от терминального триаса.

Таким образом, стрекозы до карния принадлежат преимущественно пермским группам, с юрия-рэта доминирование переходит к преимущественно юрским группам. Смена происходит тогда же, что и у многих других наземных групп, несмотря на то, что стрекозы - единственная группа, долго сохранявшая в триасе пермский облик.

Тараканы - единственная в мезозое группа насекомых, могущая по древности сравниться со стрекозами и представленная в рассматриваемый отрезок времени в основном теми же группами, что и в перми. Однако здесь эти таксоны не вымирают и продолжают дальше в течение почти всего мезозоя. Главную роль играли тараканы из семейства *Mesoblattinidae* (Вишнякова, 1998;

Marchal-Papier, 1998). Существовало эндемичное триасовое семейство *Subioblattidae*, если только выделение этого семейства из *Mesoblattinidae* справедливо (Schneider, 1983). Позднетриасовые тараканы Северного и Южного полушарий более похожи, чем анизийские тараканы Европы и карнийские Средней Азии. С другой стороны, позднетриасовые и раннеюрские тараканы весьма сходны между собой. Всего в триасе существовало 6 семейств тараканов, лишь одно не переходит в юру, в ранней юре новых семейств не возникало.

Прямкрылые триаса представлены в основном поздними представителями преимущественно палеозойских оедисхиюидов. Из более чем пяти семейств триасовых оедисхиюидов одно семейство доживает до мела, но не известно из юры, второе, *Bintonellidae*, проходит из триаса в раннюю юру, причем а рэта и нижней юре вплоть до синемюра в Англии известен один и тот же вид бинтонеллид. Высокоразнообразные триасовые оедисхиюиды известны из карния, в более молодых отложениях найдены только бинтонеллиды. Среди гриллоидов и хаглоидов, наоборот, все немногочисленные семейства переходят в юру и становятся там основой фауны прямкрылых. Имеется особая группа прямкрылообразных, возможно, составляющая особый отряд *Titanoptera*, эндемичная для среднего-позднего триаса, причем она представлена и в Азии, и в Австралии. Никакими существенными изменениями в истории прямкрылых граница триаса и юры не выделяется. В триасе существовало 16 (вместе с титановыми) семейств прямкрылых, 5 из них перешли в юру. в ранней юре к ним добавились еще 3 семейства.

Двукрылые как отряд появляются в геологической летописи лишь в триасе (древнейшие на-

ходки в анизии Франции, причем сразу и длинноусые, и короткоусые двукрылые) и до его конца были представлены главным образом психодоморфами и бибиоморфами (12 семейств в триасе, из них лишь четыре не переходят в юру, 16 раннеюрских семейств).

Более или менее многочисленными двукрылые становятся с карния, массовые захоронения личинок и куколок водных двукрылых известны из серии Ньюарк Северной Америки, не для всех из них известно точное стратиграфическое положение, возможно, что часть этих захоронений нижнеюрская. Можно лишь констатировать присутствие ориктоценозов с доминированием личинок двукрылых в самом конце триаса - начале юры в тропическо-экваториальной зоне.

Таким образом, изменение экологической роли началось с позднего триаса, на самой границе не произошло ничего замечательного. Разнообразие двукрылых быстрее всего нарастало в средней и поздней юре. Массовые захоронения водных личинок двукрылых, одного из величайших по числу современных видов отрядов животных, появляются только во второй половине юры.

Еще один гигантский отряд насекомых, перепончатокрылые, как и двукрылые, появляется в триасе, но в отличие от них не испытывает существенной дивергенции. Все триасовые и раннеюрские находки относятся к одному семейству *Xyelidae*, существует лишь единственная находка пилильщика, возможно, не относящегося к этому семейству, но уже с конца ранней или начала средней юры известны фауны, где среди перепончатокрылых нет ксиелид. Таким образом, наиболее существенные изменения в этом отряде начинаются существенно позже границы триаса и юры, значительное увеличение семейственного разнообразия начинается в средней юре.

Скорпионницы появляются с перми и существуют до настоящего времени в качестве мало разнообразной, хотя и довольно многочисленной и широко распространенной группы. Наиболее разнообразным отряд стал в поздней перми, он включал 11 семейств, одно из которых, *Permochoristidae*, представлено почти в каждом местонахождении и составляет в больших коллекциях 80-100% всех скорпионниц (Новокшенов, 1997а). Пик разнообразия семейства был в казанское время. В триас переходят четыре семейства скорпионниц, в том числе и *Permochoristidae*, среди которых присутствуют 6 родов, роды *Mesochorista* и *Agetopanogra* известны с поздней перми до карния, есть и эндемичные для триаса роды. В первой половине триаса находки скорпионниц почти неизвестны. В триасе известно 8 семейств скорпионниц, из них в юру переходит только пять, с начала юры появляются еще два. В позднем триасе наиболее распространенными становятся мезозойские *Panorpidae-Orthophlebiinae*. Наряду с ними еще довольно многочисленны *Permochoristidae* (Новокшенов, 1997б, в печати). Следующим

по разнообразию становятся Parachoristidae, появившиеся в самом конце перми в Австралии и во второй половине триаса переживающие расцвет. Присутствует своеобразная группа скорпионниц Thaumatomeropidae, крылья которых с полимеризованным жилкованием напоминают крылья тараканов. Для триаса весьма характерны паратрихоптеры, не известные в перми и менее многочисленные в юре. Семейства Mesopsychidae и Pseudopolycentropodidae - известны с карния. Наиболее распространенные юрские скорпионницы Rapopidae-Orthophlebiinae появляются в среднем триасе Австралии, но вплоть до карния представлены специфическими родами. В самом конце триаса (тологойская свита Восточного Казахстана) появляются типичные для юры Protorthophlebia, Mesorapoptera и Orthophlebia. Их распространение вблизи границы триаса и юры изучено недавно в Синцзяне (Zhang, 1996). Здесь в терминальном триасе представлены преимущественно Protorthophlebia, в юре, наоборот, почти исключительно Orthophlebia, затем появляется Mesorapoptera.

Таким образом, для скорпионниц главные изменения происходят еще в позднем триасе, на границе триаса и юры они менее выражены.

Ручейники возникают почти одновременно со скорпионницами, но их разнообразие в перми было несравненно меньше. В триасе переходит единственное семейство, которое существует до карния. С этого же времени появляется несколько новых семейств, но вплоть до середины юры они встречаются очень редко, достаточно равномерны лишь находки Necrotauliidae. Ручейники - единственная группа водных насекомых, не испытывавшая увеличения разнообразия в конце триаса и начале юры. Всего в триасе известно 3 семейства ручейников, лишь одно переходит в юру, с начала юры вместе с ним известно 3 семейства.

История ручейников оказалась совершенно отличной от истории их родственников скорпионниц.

Подобно скорпионницам, представители небольшого отряда сетчатокрылых насекомых, глоссэлитродеи, были весьма многочисленными и разнообразными в перми, в мезозое, начиная с триаса сильно сократились и в середине юры вымерли. Все мезозойские глоссэлитродеи относятся к семейству Polycytellidae и к немногим родам, часть из которых присутствует и в карнии, и в начале юры. Интересно, что несмотря на реликтовый характер, триасовые глоссэлитродеи обитали и в Азии, и в Австралии. Граница триаса и юры никак не выделяется на фоне постепенного сокращения глоссэлитродеи.

Сетчатокрылые были довольно обычными, хотя и малоразнообразными пермскими насекомыми, к концу триаса их доля среди всех насекомых не увеличилась, но разнообразие заметно возросло. В карнии Мадыгена известны почти все морфотипы мезозойских сетчатокрылых, и по

этому показателю конец триаса мало отличается от начала юры. Нет и существенных отличий между карнийскими и более поздними триасовыми сетчатокрылообразными. В триасе известно 2-3 семейства стрекоз, все они переходят в юру. Новые группы, как и новые морфотипы, появляются только начиная с тоара.

Параплекоптеры или гриллоблаттидовые (Стороженко, 1990, 1998) существуют с позднего карбона доныне, но это преимущественно пермская группа. В карбоне известны всего три семейства, в ранней перми - 19, в поздней перми известны 11 семейств, они представлены на всех тогдашних материках, найдены в Южной Африке, Европе, Сибири, Средней Азии и Монголии. Среди позднетриасовых гриллоблаттидовых из акколканской свиты Восточного Казахстана, где они представлены 5 семействами, появляется семейство Blattogryllidae, распространенное в позднем триасе и юре, но не найденное в раннем триасе. Границу палеозоя и мезозоя пересекают 3 семейства параплекоптер.

В триасе гриллоблаттидовые были многочисленны и разнообразны, хотя их распространение достаточно необычно. Семейства, переходящие из перми в мезозой, найдены только во второй половине триаса, а все раннетриасовые гриллоблаттидовые принадлежат к эндемичному семейству Tomiidae. В среднем и позднем триасе гриллоблаттидовые были широко распространены в Европе, Средней Азии, Китае, Южной Африке, Австралии и Южной Америке. Наиболее богато представлены средне- или верхнетриасовые (мадыгенская свита, наиболее вероятно карнии) гриллоблаттидовые Ферганы, откуда к настоящему времени известно 27 родов и 49 видов, относящихся к 10 семействам. По разнообразию параплекоптер это местонахождение не уступает наиболее богатому пермским. Верхнетриасовые формы Южного полушария чрезвычайно сходны между собой и относятся к тем же семействам, что и из Северного, за единственным исключением находки в Аргентине, в отложениях, считающихся верхнетриасовыми, представителя пермского семейства Atactophlebiidae, не найденного более ни в одном триасовом местонахождении. Таким образом, и в перми и во второй половине триаса мировая фауна параплекоптер оказывается достаточно однообразной и единой, причем на всех материках основные изменения фауны происходят синхронно.

Для самого конца триаса наиболее характерны Mesorthoptera и Geinitziidae, особенно распространено последнее семейство, границу триаса и юры пересекают Geinitziidae и Blattogryllidae, не известные, однако, в триасе после карния. В нижней юре доминируют Geinitziidae, известны еще два семейства.

Таким образом, и среди параплекоптер основные изменения происходят в позднем триасе, после чего этот отряд становится реликтовым.

Все пять семейств вымершего отряда миомоптер или палеомантеидовых появились в палеозое, одно из них дожило до позднего триаса, еще одно до ранней юры.

Жесткокрылые или жуки занимают среди насекомых особое положение. Высокое разнообразие и таксонов и способов существования делает их весьма типичным представителем насекомых в целом, и динамика их разнообразия наиболее похожа на динамику разнообразия всех насекомых и на динамику разнообразия морских фаун. К сожалению, жуки, несмотря на многочисленность и распространенность их ископаемых остатков, остаются одной из наименее изученных групп насекомых. Даже при более или менее полном изучении древних энтомофаун остатки жуков, как правило, оставляются неопианными из-за большей трудоемкости их изучения по сравнению с другими группами насекомых. Пермские жуки все или почти все принадлежат к подотряду архостемат, в начале юры они составляют в разных фаунах 10-30%. Это изменение, однако, вовсе не происходит постепенно. Еще в карнийском местонахождении Мадыген среди жуков с установленной систематической принадлежностью архостематы составляли более 90% и треть из них относилась к наиболее легко диагностируемому семейству Cupedidae. представленному здесь всеми тремя известными подсемействами (Пономаренко, 1969). Так что все главные изменения занимают только часть позднего триаса, несмотря на то, что в Мадыгене в качестве весьма редких элементов присутствуют все основные группы высших жуков, в том числе и долгоносики. Уже в местонахождениях тологойской и других свит самого конца триаса представленность высших групп заметно увеличивается, хотя в рэте Швеции купедидамы еще остаются абсолютными доминантами, и, тем не менее, контраст с ранней юрой весьма значителен. Необходимо еще раз подчеркнуть, что эти изменения вряд ли происходят на самой границе. В тех случаях, когда мы имеем ориктоценозы, происходящие из действительно переходных отложений, как, например, в рэт-лейасе Англии, где стратиграфическое положение местонахождений контролируется совместно захороненными аммонитами, никаких существенных отличий между терминальным триасом и базальной юрой нет, и проходящие виды, такие как *Omma liassica* Crowson, 1964, принадлежат к формам, типичным для юры, но не для триаса. Контраст между карнийским и более ранними триасовыми местонахождениями ничуть не меньше, скорее, еще более значителен. Купедидамы почти наверняка представляют собой непосредственных потомков пермских *Permo-cupedidae*, иногда их рассматривают как представителей единого семейства. Остатки пермокупедидамы встречаются в местонахождениях верхней перми вплоть до верхнетатарских, но не

найжены в наиболее молодых верхнетатарских с типично пермской фауной и в переходных от перми к триасу отложениях Тунгусского бассейна (Пономаренко, Сукачева, 1998). В нижне- и среднетриасовых местонахождениях (если считать Мадыген верхнетриасовым) ни пермокупедидамы, ни купедидамы обычно не встречаются, они найдены только в местонахождениях вольтциевого песчаника в Вогезах (Франция). В этом местонахождении собрано более пяти тысяч остатков насекомых, из которых 12% составляют жуки. Это число сравнимо с общим числом остатков жуков, собранных во всех остальных нижне- и среднетриасовых местонахождениях, взятых вместе (Marchal-Papier, 1998). К сожалению, из работы невозможно узнать, какую часть остатков жуков составляют остатки купедидамы, и, следовательно, как часты находки купедидамы в этом местонахождении. В среднетриасовых местонахождениях весьма обычны находки *Triadocoleidae*, частота которых в местонахождениях мадыгенской и кольджатской свит примерно на порядок меньше, чем частота купедидамы. Эту особенность можно видеть в среднем триасе и Европы и Азии (кроме Дальнего Востока) и Австралии, и во всех этих регионах в позднем триасе купедидамы составляли до трети всех жуков. В среднем триасе Австралии купедидамы не найдены тоже. Конечно, купедидамы должны были быть связаны какими-то переходными формами с пермокупедидамами, и где-то существовать все это время, но то, что их остатки, как правило, не удается найти в нижнем и среднем триасе всех этих континентов, должно иметь какое-то объяснение в организации триасовых ландшафтов и/или экосистем. Интересно отметить, что для раннего триаса совершенно неизвестно угленакпление, в среднем оно ослаблено, и это связывают с отсутствием торфообразующих растений (Retallack, 1998).

Интересна экологическая история триасовых жуков. Более трети позднепермских жуков составляли ксилофилы, лишь немногие формы можно подозревать в принадлежности к водным жукам. Среди раннетриасовых жуков нет ни одного, которого можно было бы вполне определенно считать наземным жуком. Предположительно водные формы составляют большинство среднетриасовых жуков и среди них почти нет определенных ксилофилов. Среди мадыгенских жуков число водных форм ничтожно, а ксилофилы вновь составляют треть всех жуков. В самом конце триаса появляются настоящие водные жуки с обитавшими в воде личинками (*Colymbothetidae*, "Mormolucoides"). Принципиальных отличий между экологической ролью жуков в самом конце триаса и в ранней юре нет. Различие состава в разных климатических областях намного больше, чем между поздне- и раннеюрскими жуками сходной климатической зоны. Всего в триасе известно около десятка семейств жуков,

два из них эндемики триаса, 6 семейств переходят в юру, с начала юры вместе с ними известно 11 семейств жуков.

Таким образом, жуки и в таксономическом и в экологическом отношении претерпели самые большие изменения внутри позднего триаса.

Полужесткокрылые представляют собой группу, пережившую кризисные ситуации на нижней и верхней границах триаса без заметного снижения семейственного разнообразия. Несколько семейств проходят из перми в триас, доходят до самого верха, некоторые триасовые и два пермских семейства переходят в юру и мел. Новые группы и в цикадах и в клопах появляются постепенно и постепенно же в конце триаса и начале юры доминирование смещается в пользу более продвинутых групп, а более древние исчезают. Среди цикадок в триасе чаще всего доминируют Hylcellidae. в начале юры Proscopidae и Fulgoridiidae. Такие важные группы как тли и водные клопы появляются в позднем триасе, но они довольно редки. Карнийские и более молодые фауны полужесткокрылых мало отличаются. Среди полужесткокрылых и сосущие соки растений цикадки. и хищные водные клопы обнаруживают постепенное нарастание разнообразия без четко выраженных резких изменений состава. Всего в триасе известно 22 семейства полужесткокрылых, из которых 7 не доживают до юры 12 переходят в юру, с начала юры вместе с ними известно 17 семейств.

История веснянок значительно отличается от всех других групп, и в геологическом прошлом и ныне большинство семейств веснянок распространено или только в Северном, или только в Южном полушарии (Синиченкова, 1987). В Южном полушарии триасовые веснянки мало отличаются от пермских, тогда как в Северном пермские и триасовые веснянки весьма различны, ни одно пермское семейство не известно из мезозоя. правда, в триасе веснянки не найдены ранее карния. В местонахождении Мадыген. имеющем, скорее всего, карнийский возраст, веснянки представлены только находками имаго (около 70 экземпляров), тогда как в послекарнийских местонахождениях. и в Европе, и в Азии. в том числе и в наиболее молодых отложениях в Мадыгене. не относящихся, по-видимому, к мадыгенской свите, на более чем 30 находок нимф приходится лишь одна находка крыла взрослой веснянки. В юре, особенно в нижней и средней, находки нимф обычно намного превосходят по числу находки взрослых насекомых. Веснянки терминального триаса относятся к тем же семействам, а по большей части и к тем же родам, что и веснянки начала юры. Таким образом, у веснянок близ границы триаса и юры не происходит существенных изменений систематического состава, но в позднем триасе резко ме-

няется экологическая ситуация.

Лишь два отряда появляются в ранней юре, бабочки и верблюдки известны начиная с синемюра, однако, учитывая крайнюю редкость верблюдов вплоть до поздней юры, а бабочек вообще в мезозое, нельзя исключить возможность их более раннего существования.

Из сказанного следует, что характер динамики разнообразия насекомых близ границы триаса и юры существенно отличается от такового близ границы перми и триаса. В том и в другом случае общее падение таксономического разнообразия насекомых происходит синхронно с великим вымиранием морской биоты, хотя масштаб падения разнообразия насекомых намного меньше, чем в морской биоте. Однако вблизи границы перми и триаса происходит не только падение общего разнообразия, но и крупнейшая смена состава насекомых и существенные изменения в их экологической роли. Близ границы триаса и юры ничего подобного не наблюдается. Смена состава в разных группах происходит в разное время и по большей части ранее конца триаса. Это можно видеть и в группах, триасовые представители которых ближе к палеозойским, и в группах, где триасовые представители имеют типично мезозойский характер, и в группах. только возникающих в триасе, и, наоборот, испытывавших в триасе сильное падение разнообразия и двигавшихся к вымиранию. Основные экологические смены и среди наземных и среди водных насекомых происходят, по большей части, еще в позднем триасе. Несмотря на это, синхронное с морским вымиранием падение разнообразия насекомых все же наблюдается. Можно, конечно, считать это падение артефактом, связанным с тем, что границы стратонов вводились по падениям разнообразия. Для насекомых это маловероятно. поскольку динамика разнообразия насекомых не оказала никакого влияния на стратиграфию, так что наиболее вероятным представляется предположение о существовании биосферного механизма синхронизации падения разнообразия. Общее падение разнообразия насекомых будет в этом случае результатом совпадения во времени незначительных падений разнообразия в разных группах. В каждой группе эти падения разнообразия представляются совершенно тривиальными и существенно отличаются от других перестроек разнообразия, но их суперпозиция в определенный момент времени приводит к появлению эффекта массового вымирания. Подобные коммулятивные эффекты должны наблюдаться как в больших таксонах с достаточно разнообразной экологией (насекомые, позвоночные), так и в больших экологических объединениях с разнообразным таксономическим составом (морские, пресноводные и наземные организмы).

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А.С. Массовые вымирания и их место в развитии биосферы // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. Докл. сов. геологов на 28-й сессии Международного геол. конгр. М.: Наука. 1989. С.27-34.
- Вишнякова В.Н. Тараканы (Insecta. Blattodea) из триасового местонахождения Мадыген, Средняя Азия // Палеонтол. журн. 1998. № 5. С.69-76.
- Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Динамика таксономического разнообразия пресноводных организмов // Палеонтол. журн. 1995. № 4. С.3-9.
- Добрускина И.А. Граница перми и триаса // Границы геологических систем. М.: Наука. 1976. С. 145-166.
- Добрускина И.А. Стратиграфическое положение флороносных толщ триаса Евразии. М.: Наука. 1980. 164 с. (Тр. ГИН АН СССР, вып.346).
- Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука. 1980. 269 с. (Тр. ПИН АН СССР, т. 175).
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Юрский экологический кризис сообщества наземных тетрапод и эвристическая модель сопряженной эволюции сообщества и биоты // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. 1993. С.60-95.
- Новокшенов В.Г. Ранняя эволюция скорпионниц. М.: Наука. 1997а. 140с.
- Новокшенов В.Г. Новые триасовые скорпионницы (Insecta. Mecoptera)//Палеонтол. журн. 1997б. №6. С.63-70.
- Новокшенов В.Г. Новые триасовые скорпионницы (Insecta. Mecoptera) из Киргизии // Палеонтол. журн. (в печати).
- Пономаренко А.Г. Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. М.: Наука. 1969. 240 с. (Тр. ПИН АН СССР.т.125).
- Пономаренко А.Г., Сукачева И.Д. Насекомые// Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы. М.: ГЕОС. 1998. С.96-106.
- Притыкина Л.Н. Смена фаунистических комплексов в мезозое Евразии // Проблемы экологии горных регионов. Всесоюз. научн.-практич. конференция. 9-13 октября 1989 г. Тезисы докладов. Душанбе: 1989. С.17-25.
- Синиченкова Н.Д. Историческое развитие веснянок. М.: Наука. 1987. 142 с. (Тр. ПИН АН СССР, т.221).
- Стороженко С.Ю. Новые ископаемые гриллоблаттидовые насекомые (Insecta, Grylloblattida: Blattogryllidae, Geinitziidae) из перми и мезозоя Азии // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С.57-65.
- Стороженко С.Ю. Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука. 1998, 207с.
- Щербаков Д.Е. Ранняя эволюция цикадовых. Диссертация на соискание уч. степ. канд. биол. наук. М.: ПИН РАН. 1983. С.1-182.
- Щербаков Д.Е. Система и филогения пермских Cicadomorpha (Cimicida, Cicadina) // Палеонтол. журн. 1984. № 2. С. 89-101.
- Benton M.J. Patterns of evolution and extinction in vertebrates // Evolution and the fossil record. London. Belhaven Press. 1989. P.218-241.
- Benton M.J. Late Triassic to Middle Jurassic extinctions among continental tetrapods: testing the pattern // N.C. Eraser, H.-D. Sues. In the shadow of the dinosaurs. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1994. P.366-397.
- Marchal-Papier F. Les insectes du Buntsandstein des Vosges (NE de la France). Biodiversite et contribution aux modalités de la crise biologique du Permo-Trias. These. Universite Strasbourg 1 - Lois Pasteur. 1998. 237 pp.
- Nel A., Henrotay M. Les Protomyrmeleontidae (Odonoptera, Odonata. Archizygoptera stat. rest): Etat actuel des connaissances//Ann.Paleontol.1992.V.78.JM^o.P.1-47.
- Nel A., Papier F., Grauvogel-Stamm L., Gall J.C. Voltziales triasicus gen. nov., sp. nov. le premier Odonata Protozygoptera des Trias inferieur des Vosges (France) // Paleontol. Lombarde (N.S.). 1996. V.5. P.25-36.
- Retallack G.J., Veevers J.J., Morante R. Global coal gap between Permian-Triassic extinction and Middle Triassic recovery of peat-forming plants // Bull. Geol. Soc. Amer. 1996. V. 108. № 2. P.195-207.
- Schneider J. Die Blattodea (Insecta) des Paläozoicums. Teil 1: Systematic, Ookoogie und Biostratigraphie // Freiberg Forsch. Heft. C.382. S.I 06-143.
- Sepkoski J.J., Jr. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. I. Analysis of marine orders // Paleobiology. 1978. V.4. №3. P.223-251.
- Sepkoski J.J., Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. II. Early Phanerozoic families and multiple equilibria // Paleobiology. 1979. V.5. №3. P.222-251.
- Sepkoski J.J., Jr. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record // Paleobiology. 1981. V.7. P.36-53.
- Sepkoski J.J., Jr. A kinetic model of Phanerozoic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinction // Paleobiology. 1984. V. 10. № 2. P.246-267.
- Sepkoski J.J., Jr., Bambach R.K., Raup D.M., Valentine J.W. Phanerozoic marine diversity and the fossil record // Nature. 1981. V.293. P.435-437.
- Sepkoski J.J., Jr., Kendrick D.C. Numerical experiments with model monophyletic and paraphyletic taxa // Paleobiology. 1993. V. 19. № 2. P.168-184.
- Sepkoski J.J., Jr., Raup D.M. Periodicity in marine extinction events // D.K.Elliott (ed.). Dynamics of extinction. New York, Wiley and Sons. 1986. P.3-36.
- Whalley P.E.S. Bintoniella brodiei Handlirsch (Orthoptera) from the Lower Lias of the English Channel, with a review of British bintonellid fossils // Bull. Br. Mus.nat. Hist. (Geol). 1982. V.36.№2. P.143-149.
- Whalley P.E.S. A survey of recent and fossil cicadas (Insecta. Hemiptera-Homoptera) in Britain // Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol). 1983. V.37. № 3. P.139-147.
- Whalley P.E.S. The systematics and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England//Bull. Br. Mus, nat. Hist. (Geol). 1985. V.39. № 3. P.107-189.
- Whalley P.E.S. Insects from the Italian Upper Trias // Riv. Mus. civ. S. nat "E. Caffi" Bergamo. 1986. V.10. P.51-60.
- Zhang Hai-chun. Mesozoic insects of Orthophlebiidae (Insecta. Mecoptera) from Junggar Basin. Xinjiang, China // Acta Palaeontol. Sinica. 1996. V.35. № 4. P.442-454. 523-524.