

5. ПРОБЛЕМА ГЛОБАЛЬНОГО КРИЗИСА НАЗЕМНЫХ БИОЦЕНОЗОВ В СЕРЕДИНЕ МЕЛОВОГО ПЕРИОДА

А. П. Расницын

5.1. ВВЕДЕНИЕ

Проблема катастроф, кризисов и подобных явлений в истории Земли волновала ученых задолго до создания Жоржем Кювье знаменитой теории катастроф, с помощью которой он, предположив периодические вымирания и повторные творения живых организмов, сумел согласовать палеонтологические свидетельства смены населения планеты с неимоверно длительным, по тогдашним представлениям постоянством видов. Не потеряла своей актуальности эта тема и сейчас, напротив, можно даже говорить о новом расцвете катастрофизма (Татаринов, 1985). Однако в большинстве работ этого плана речь идет о выявлении эпох массового вымирания индивидуальных таксонов и о поисках причин (по возможности простых и чаще всего внешних) этих вымираний. Интересующий же нас биоценотический аспект кризисов, особенно наиболее мощных и популярных из них, обсуждается сравнительно редко. Краткий, но весьма содержательный обзор попыток такого анализа содержит работа В.А. Красиловой (1987), но и там нет почти ничего по поводу событий в середине мела, представляющихся нам наиболее актуальными. Проведенный ранее (Жерихин, 1978, 1979, 1980а) анализ этих событий показал, что это был именно кризис наземных и пресноводных биоценозов, оказавший решающее влияние на последующее развитие жизни на континентах, и что изучение этих процессов весьма назидательно для анализа современного состояния биосферы. Дальнейшая разработка поставленных Жерихиным вопросов и проверка сделанных им выводов и явились целью данного исследования.

Настоящее исследование выполнено сотрудниками Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР, подготовившими фактические данные для расчетов по изучаемым каждым из них группам насекомых (см. раздел "Материал") и участвовавших в обработке этих данных. Модификация методики расчетов по сравнению с предложенными В.В. Жерихиным (1978), и сами расчеты выполнены А.П. Расницыным; на нем же лежит и вся ответственность за интерпретацию результатов и сделанные выводы.

5.2. КОНЦЕПЦИЯ БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО КРИЗИСА В СЕРЕДИНЕ МЕЛОВОГО ПЕРИОДА

Концепция биоценотического кризиса (Жерихин, 1978, 1979, 1980а; Жерихин, Расницын, 1980) основана на том, что эволюционный процесс в норме существенно заторможен, причем основным тормозящим фактором признается недостаток свободных экологических ниш в заполненном биоценозе. Из-за этого возможны оказываются лишь медленные изме-

нения путем конкурентного вытеснения видов и дробления существующих ниш с сохранением основной структуры биоценоза. Соответствующая форма эволюции отвечает понятию когерентной эволюции, сформулированному В.А. Красиловым (1969). Лишь после разрушения структуры биоценоза, снимающего основные причины торможения эволюции и превращающего последнюю из когерентной в некогерентную, возможна быстрая эволюция членов биоценоза и перестройка его организации, что и интерпретируется как биоценотический кризис. Таким образом, предполагается, что в нормальных условиях когерентной эволюции органическое многообразие сохраняется или медленно растет (возникновение новых групп полностью компенсирует вымирание), тогда как в ходе кризиса темпы вымирания далеко превосходят темпы диверсификации, и лишь последующая некогерентная эволюция компенсирует потери, нанесенные предшествующим вымиранием.

В качестве ближайшего к нам по времени глобального кризиса континентальных биоценозов В.В. Жерихин называет изменения, имевшие место в середине мела и хорошо известные палеоботаникам, предложившим даже деление позднего этапа истории Земли на мезофит и кайнофит вместо мезозоя и кайнозоя. Граница между мезофитом и кайнофитом проходит приблизительно в середине мела — в начале альба, последнего века раннемеловой эпохи (Вахрамеев, 1973). В.В. Жерихин, проанализировав ряд групп позвоночных, включая рептилий, и некоторые более доступные для анализа группы беспозвоночных (насекомые, моллюски, двусторчатые и ракушково-вые раки), показал, что животные суши и пресных вод испытали более глубокую смену состава, в частности более интенсивное вымирание в середине мела, а не в его конце, у границы мезозоя и кайнозоя.

Руководствуясь впечатлением, что в отличие от животных вымирание наземных растений в середине мела постоянно компенсировалась их диверсификацией (с чем, видимо, согласуются данные Niklas, Tiffney, Knoll, 1983), В.В. Жерихин высказывает предположение, что кризис лишь для животных оказывается результатом внешнего воздействия, а для биоценозов в целом он был эндогенной сменой. Поскольку граница мезофита и кайнофита проводится по резкому росту разнообразия и обилия покрытосеменных растений, в качестве конкретной причины кризиса называется конкурентное вытеснение характерных для мезофита голосеменных растений покрытосеменными, к которым присоединяются также молодые группы хвойных. Учитывая жесткость сукцессионных систем в наземных биоценозах (Разумовский, 1981), реконструируется и непосредственный механизм разрушения мезофитных ценозов путем перехвата покрытосеменными тех местообитаний, которые прежде заселяли сообщества начальных (пионерных) стадий мезофитной сукцессии. Дополнительным аргументом в пользу этой гипотезы служат независимые свидетельства того, что ранние покрытосеменные были первопоселенцами нарушенных биотопов (Doyle, Hickey, 1976) и что их обилие возрастает вначале в приводных сообществах и лишь значительно позднее на плакоре. Совершенная энтомофилия покрытосеменных растений сделала их, по мнению В.В. Жерихина, особенно хорошо приспособленными к подобному образу жизни, что и позволило им быстро захватывать незанятые участки. Это блокировало возобновление мезофитных сообществ и обрекало их на вымирание.

Лишь неоднородность условий на поверхности континентов препятствовала быстрому повсеместному разрушению мезофитных ценозов и вела к длительному их сосуществованию с нарождающимися ценозами кайнофитного типа, чему Жерихин также приводит независимые свидетельства.

Поскольку смена животных в середине мела согласно излагаемой концепции была вызвана внешним для них фактором — изменением состава продуцентов, нижнего трофического уровня в биоценозе, эта смена должна была сопровождаться сильным нескомпенсированным вымиранием животных. Демонстрация В.В. Жерихиным этого нескомпенсированного вымирания и является наиболее важным доказательством того, что биоценотический кризис в его понимании действительно имел место на континентах в середине мелового периода.

В качестве основного доказательства реальности кризиса В.В. Жерихин использует результаты анализа обширных материалов по насекомым поздней юры, мела и первых веков палеогена (палеоцен и эоцен), собранных в Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР и суммированных в монографии Жерихина (1978). Конкретно нескомпенсированность вымирания демонстрируется резкой интенсификацией после середины мела процесса исчезновения из палеонтологической летописи семейств насекомых, не доживающих донныне, и отрицательными значениями специально разработанного для этой цели индекса когерентности, отражающего баланс вымирания и возникновения; такие значения отмечаются только в самом конце раннего мела.

Среди дополнительных свидетельств реальности и природы кризиса, помимо упоминавшихся выше, указывается также факт обогащения нестабильных сообществ кризисного периода животными — реликтами более или менее далекого прошлого, что отражает незаполненность этих ценозов, наличие ценотического вакуума, эксплуатируемого этими реликтами.

Поскольку сама концепция биоценотического кризиса возникла отчасти из замеченной аналогии между событиями в середине мела и современной ситуацией (Родендорф, Жерихин, 1974), В.В. Жерихин пытается также анализировать современную ситуацию с точки зрения ее соответствия своему представлению о биоценотическом кризисе. Он действительно обнаруживает некоторые общие тенденции, в том числе расширение на наших глазах роли некоторых древних реликтовых групп животных, аналогичное таковому в конце раннемеловой эпохи. Из всего этого делается вывод, что воздействие человека на природу реально приближает планету к новому биоценотическому кризису, причем опасность такого кризиса для человека состоит не в гибели окружающего нас зеленого мира, а в непредсказуемости некогерентной эволюции, которая должна последовать за нескомпенсированным вымиранием множества видов по вине человека. В результате этой эволюции могут возникать все новые и новые формы, которые непредсказуемостью своих свойств будут постоянно дестабилизировать наше хозяйство и отвлекать столь же непредсказуемую массу сил и средств на удержание этих вредных тенденций в допустимых границах.

Изложенная гипотеза биоценотического кризиса представляется важной и достаточно правдоподобной. Необходимость нового анализа связана с

актуальностью ее следствий и прогнозов, и в то же время недостаточной аргументированностью ряда положений, а также с возникшими у некоторых исследователей сомнениями в деталях стратиграфической последовательности палеонтологических материалов, на которые опирается обсуждаемая гипотеза (подробнее см. ниже).

В соответствии с изложенным целью настоящей работы было: 1) свести и обработать накопленные новые материалы по юрскому и раннемеловому отрезкам истории насекомых, для которых данные, собранные В.В. Жерихиным, были не вполне достаточны для их однозначной интерпретации (данные по последующим интервалам не пересматривались, поскольку прогресс в изучении их энтомофауны за прошедшие годы не был значительным); 2) расширить арсенал количественных показателей, чтобы более полно отразить особенности наблюдаемых процессов; 3) попытаться выяснить, могли ли полученные В.В. Жерихиным результаты быть следствием стратиграфической ошибки.

Конечно, было бы крайне желательно обработать теми же методами другие группы организмов, входившие в те же биоценозы, и прежде всего растения, однако подходящие для этой цели сводки первичных палеонтологических данных обнаружить не удалось, а самостоятельный сбор такого материала выходит за рамки наших возможностей.

5.3. МАТЕРИАЛ

Материалом этого исследования послужили данные по изменениям состава семейств насекомых в течение юрского, мелового и начала палеогенового периодов. Выбор материала отчасти обусловлен тем, что насекомые представляют основной объект наших исследований, отчего этот материал было легче свести, оценить его достоинства и недостатки и затем интерпретировать полученные результаты. Однако главное состоит в том, что насекомые с их колоссальным, хотя еще далеко не полно известным разнообразием наиболее пригодны для количественного анализа изменений таксономического состава континентальных организмов в позднем мезозое—раннем кайнозое. Остальные животные суши и пресных водоемов, как правило, дают слишком мало таксонов подходящего ранга (в меру широко распространенных стратиграфически и географически) или такие данные оказались либо недоступны без проведения специальных исследований, либо сведены неподходящим для наших целей образом. Известные подсчеты Сепкоского (Sepkoski, 1982) и Алексеева (1984) проведены практически целиком на морских животных, в известной серии монографий (Развитие флор..., 1977; Развитие и смена..., 1978–1981) данные по континентальной биоте почти не характеризуют важные для нас процессы в середине мела, а материалы "Основ палеонтологии", уже суммированные В.В. Жерихиным (1979), не всегда положены на достаточно дробную стратиграфическую основу, чтобы дать возможность анализа событий более чем по двум последовательным отрезкам мелового периода. В результате не столько специализация авторского коллектива определила выбор материала, сколько, наоборот, специфика материала предопределила специализацию исследователей, готовых взяться за решение поставленной задачи.

Конкретным материалом для расчетов послужили данные по составу семейств насекомых в фаунистических комплексах возрастом от конца ранней юры до плиоцена. Исходные данные для второй половины позднего мела и всего кайнозоя заимствованы у В.В. Жерихина (1978, табл. 3), для ранней, средней и отчасти поздней юры — из другой его работы (Жерихин, 1985). Данные по концу юры, раннему и началу позднего мела подготовлены в ходе этого исследования сотрудниками Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР: В.Н. Вишняковой — по отряду Blattida (тараканы), В.В. Жерихиным — по отрядам Termitida (термиты), Mantida (богомолы), Gryllida (прямокрылые) и Phasmatida (палочники), Н.С. Калугиной — по двукрылым (Muscida) инфраотрядов Psychodomorpha, Tipulomorpha и Culicomorpha, В.Г. Ковалевым — по остальным двукрылым, А.Г. Пономаренко — по жукам (Scarabaeida) и сетчатокрылым (отряды Myrmeleontida, Corydalida и Raphidiida), Ю.А. Поповым — по полужесткокрылым (Cimicida) подотрядам Cimicina (клопы) и Peloridiina, Л.Н. Притыкиной — по отряду Libellulida (стрекозы), А.П. Расницыным — по перепончатокрылым (Vespida), Н.Д. Синиченковой — по поденкам (Ephemera) и веснянкам (Perlida), И.Д. Сукачевой — по отрядам скорпионниц (Panorpida) и ручейников (Phryganeida) и Д.Е. Шербаковым — по равнокрылым (отряд Cimicida, подотряды Cicadina и Aphidina). Эти данные (по состоянию на октябрь 1985 г.) были сведены А.П. Расницыным и частично В.В. Жерихиным. Для комплексов Агапа и Кзыл-Джар, относящихся к началу позднего мела, использованы данные В.В. Жерихина (1978), откорректированные им же по состоянию на ту же дату.

Юрский и меловой отрезки анализируемого интервала охарактеризованы в основном конкретными локальными или узко региональными фаунистическими комплексами, в некоторых случаях дублированными суммарными комплексами для отдельных интервалов геохронологической шкалы (поздняя юра). Упор на локальные и узко региональные комплексы сделан отчасти из-за географически недостаточно равномерной изученности насекомых соответствующих возрастов, но в основном из-за серьезных разногласий по поводу стратиграфического положения ряда комплексов. Эти разногласия связаны с неблагоприятным положением в стратиграфии мезозойских континентальных отложений, особенно в Забайкалье и Монголии, откуда происходит большинство раннемеловых и часть юрских материалов этой работы.

Стратиграфические проблемы не только затрудняют интерпретацию результатов, но и существенно осложняют их получение, поскольку большинство использованных показателей (все, учитывающие долю семейств, в первый и в последний раз появляющихся в палеонтологической летописи в данном комплексе) сильно зависят от выбора стратиграфической последовательности. Чтобы учесть влияние этих расхождений, были выбраны две наиболее полярные стратиграфические схемы, принадлежащие В.В. Жерихину и С.М. Синице (Политехнический ин-т, г. Чита), и для каждой из них был сделан полный объем вычислений.

Соответствующие двум схемам последовательности комплексов даны на рис. 309–312 и в примечаниях к табл. 5; более подробные сведения о большинстве использованных в расчетах комплексах можно найти у Жерихина (1978, 1980а, 1985), в книге "Насекомые..." (1986).

5.4. МЕТОДЫ РАСЧЕТА

Для расчетов выбран единый таксономический уровень семейства, хорошо зарекомендовавший себя в других исследованиях как на насекомых (Жерихин, 1978, 1980б), так и на других группах организмов (Алексеев, 1984; Raup, Sepkoski, 1984). В случае насекомых этот уровень особенно удобен из-за того, что здесь семейства чаще многих других таксонов имеют более устойчивые, общепризнанные границы, палеонтологическая их история известна относительно неплохо, и в отличие от родов и видов они часто фиксируются на сравнительно больших территориях и временных интервалах, но не слишком больших, как отряды. При этом семейства насекомых во многих комплексах достаточно многочисленны, чтобы применение к ним математических методов было осмысленным.

Набор показателей, используемых для оценки изменений в составе комплексов, нами расширен и частично изменен по сравнению с предложенным В.В. Жерихиным (1978). В частности, модифицирован индекс когерентности $K = \frac{n^+ - n^-}{n^+ + n^-} \cdot 100$ (обозначения изменены: n^+ — число се-

мейств, в первый раз, n^- — в последний раз в их палеонтологической истории фиксирующихся в данном комплексе, т.е. соответственно ранее и позднее неизвестных). Дело в том, что первое появление таксона в палеонтологической летописи важно для нас как отражение события, имевшего место ранее этого появления и состоявшего если не в возникновении семейства, то в увеличении его численности [или (и) размера ареала] до уровня, обеспечивающего достаточную вероятность попадания в палеонтологическую летопись. Точно так же последняя находка таксона нужна нам как свидетельство того, что вскоре после этой находки наступит угасание группы, сокращение ее численности и ареала, определяющее ее исчезновение из палеонтологической летописи (точное время появления и вымирания группы нам почти никогда не известно, что хорошо демонстрируется сохранением доныне многих давно исчезнувших из летописи групп — "практически вымерших" по терминологии Жерихина, 1978). Эти соображения показывают, что индекс когерентности сравнивает число семейств, испытавших подъем до анализируемого момента, с числом семейств, пришедших в упадок после этого момента. Возникающие здесь искажения не слишком велики, когда сравнивается фауна последовательных соприкасающихся отрезков геологического времени, так что появление и исчезновение семейств приходится фактически на разные моменты одного и того же отрезка. Поэтому использование столь несовершенного показателя все же позволило В.В. Жерихину получить правдоподобные результаты. В других случаях, особенно при анализе локальных фаун, искажения могут становиться уже недопустимо большими. Это заставляет отказаться от индекса когерентности в его первоначальном виде и предложить следующую его модификацию:

$$I_k = \frac{n_t^+ / N_t - n_{t-1}^- / N_{t-1}}{n_t^+ / N_t + n_{t-1}^- / N_{t-1}} \cdot 100, \quad (1)$$

где N_{t-1} и N_t — полное число семейств в сравниваемых, последователь-

ных во времени комплексах, n_t^+ и n_{t-1}^- — соответственно число семейств, в первый раз найденных в более молодом и в последний раз найденных в более древнем из этих же комплексов.

В результате, сопоставляя долю последних находок в первом из двух смежных комплексов с долей первых находок во втором, мы определяем направленность событий, происходивших в одном и том же интервале времени, разделяющем сравниваемые комплексы (на графиках этот показатель мы условно относим к середине интервала).

Модифицированный индекс когерентности теоретически более корректен, чем исходный, но практически более уязвим. Он отражает различия в составе комплексов, но эти различия обусловлены отличием не только самих исходных фаун, но и отличием степени их изученности и их тафономии. Поэтому в расчетах пришлось опираться на наиболее крупные и по возможности тафономически однородные комплексы (см. примечание к табл. 6).

Другая неблагоприятная черта индекса когерентности, присущая обоим его вариантам, состоит в том, что он отражает векторизованность изменений независимо от их масштаба. В результате, если при переходе от одного комплекса к другому все изменение состояло в появлении или исчезновении единственного семейства, индекс примет такое же крайнее значение (соответственно +100 или -100), как и в случае массового вымирания или столь же массового появления семейств. Чтобы учесть это обстоятельство, был рассчитан еще один показатель — индекс оборота фауны

$$I_t = \frac{n_t^+ / N_t + n_{t-1}^- / N_{t-1}}{2 \cdot \Delta t} \cdot 100 \quad (2)$$

(Δt — интервал между t и $t-1$ в десятках миллионов лет, в остальном обозначения те же), интерпретируемый как оценка масштаба изменений на данном интервале в единицу времени независимо от их направленности. Учитывая значения обоих показателей, мы можем более полно судить о характере наблюдаемых процессов.

Еще один показатель — вариант Лайелевой кривой (Stanley, Addicott, Chinzei, 1980), именно доля вымерших семейств в комплексе:

$$I_e = \frac{n_e}{N} \cdot 100, \quad (3)$$

где n_e — число вымерших семейств в комплексе, включающем N семейств, взят из работы В.В. Жерихина (1978) без изменений. В частности, в n_e включены и так называемые практически вымершие семейства — семейства, сохранившиеся в современной фауне, но из палеонтологической летописи исчезнувшие до начала кайнозоя (или известные в кайнозое только в комплексе насекомых балтийского янтара). Как уже упоминалось выше и как следует из самого факта существования "практически вымерших" групп, исчезновение из летописи нельзя приравнять к вымиранию, а поскольку в палеонтологии мы имеем дело именно с исчезновением из летописи, приравнять группы, сохранившиеся в современной фауне в качестве реликтов, к группам, дожившим доньше без серьезных при-

знаков угасания и не исчезающим из кайнозойских комплексов, неразумно. Поскольку исчезновение из летописи происходило и после начала кайнозоя, разумнее всего было бы, конечно, считать практически вымершими все семейства, которые не представлены на более коротком последнем отрезке истории Земли, например в неогене или только в плиоцене. Однако этому препятствует недостаточная изученность неогеновых насекомых (огромный миоценовый материал изучался давно и требует ревизии, а по плиоцену данных просто очень мало). Что же касается отказа учитывать в данном контексте находки в балтийском янтаре, то это решение связано с изученностью насекомых балтийского янтара, далеко превышающей таковую других палеонтологических комплексов и на уровне семейства приближающейся к изученности современной фауны.

5.5. РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕМЕЙСТВ НАСЕКОМЫХ В ЮРСКОЕ И РАННЕМЕЛОВОЕ ВРЕМЯ

В соответствии со сказанным в разделе 5.3 ниже приводятся данные по распространению семейств насекомых в местонахождениях конца ранней, средней и поздней юры, раннего и самого начала позднего мела. Семейства перечислены по системе. Цифры соответствуют номерам местонахождений и их комплексов в табл. 5. В скобках дано полное распространение семейства с помощью общепринятых символов: P_{1,2} — ранняя и поздняя пермь, T_{1,2,3} — ранний, средний и поздний триас, J_{1,2,3} — ранняя, средняя и поздняя юра, K_{1,2} — ранний и поздний мел, P — палеоген (P* — находки только в позднеэоценовом балтийском янтаре), N — неоген, R — современная фауна.

Отряд EPHEMERIDA: Aenigmephemeridae — 6 (J₃); Hexagenitidae — 1,2,7–10,12 (J₁–K₁); Siphonuridae — 1,2,?3,4,13 (J₁–P,R); Epeoromimidae — 1,2,13 (J₁–K₁); Behningiidae — 4 (J₃, R); Palingeniidae — 4 (J₃–K, R); Leptophlebiidae — 1,2? 3,4,5,13,16 (J₁–P,R).

Отряд PSOCIDA: Archipsyllidae — 6,10 (P₂, K₁); Trogiidae — 16 (K₂, R); Amphientomidae — 16 (K₂–P,R); Sphaeropsocidae — 16 (K₂, R).

Отряд CIMICIDA (= Hemiptera): Progonocimicidae — 1–7, 9–11, 14, 15 (P₂–K₂); Karabasiidae — 3, 6, ?9, 10–13, 15 (T₃–K₂); Nepidae — 6, 10 (J₃–N, R); Belostomatidae — 3, 6, 10, 11 (J₁–N, R); Shurabellidae — 1 (J₁–J₂); Corixidae — 1–10, 14 (J₁–N, R); Naucoridae — 1, 3, 6–8, 10–12, 14 (T₃–N, R); Scaphocoridae — 6 (J₃); Mesotrephidae — 17 (K₂); Notonectidae — 1, 6, 10, 11 (J₃–N, R); Archegocimicidae — 2–4, 10, 11, 13 (J₁–K₁); Enicocoridae — 5, 8, 11, 12 (J₃–K₁); Cimicomorpha fam. nov. — 6 (J₃); Tingidae — 10, 11, 17 (K₁–N, R); Miridae — 6, 9, 10, 15, 16 (J₃–N, R); Reduviidae — 10, 11 (K₁–N, R); Aradidae — 11, ?14, 15 (K₁–N, R); Kobdocoridae — 8 (K₁); Lygaeidae — 5–10, 12–14, 17, 19 (J₃–N, R); Pachymeridiidae — 8 (J₁–K₁); Coreidae — 4, 6, 8–10, 12–14 (J₃–N, R); Alydidae — 6, 9, 10, 14–15 (J₃–N, R); Coreoidea fam. nov. — 2, 3 (J₁–J₂); Cydnidae — 6–8, 10–12, 14, 15 (J₃–N, R); Mesopentacoridae — 6 (J₃); Pentatomidae — 10, 12, 14, 17 (K₁–N, R); Margarodidae s.l. — 10, 16 (K₁–P, R); Protopsyllidiidae — 1–6, 11 (P₂–K₁); Liadopsyllidae — 6, 10, 11 (J₁–K₂); Malmopsyllidae (+ Neopsyllioidae) — 6 (J₃); Psyllomorpha fam. nov. — 6, 13 (J₃–K₁); Aleyrodoidea fam.

nov. — 6, 7 (J_3-K_1); Dysmorphoptilidae — 6 (P_2-J_3); Ipsviciidae — 11 (T_3-K_1); Dunstaniidae — 1, 3, 5 (P_2-J_3); Palaeontinidae — 1-3, 5, 6, 10-13 (J_1-K_1); Hylcellidae — 1, 3, 5-7, 10, 11, 14, 15 (T_3-K_2); Cicadelloidea fam. nov. — 3, ?4, ?5, 6, 8, 10, 11 (J_2-K_1); Cicadellidae — 7, ?8, 9, 10-12, 14, 15 (K_1-N, R); Tettigarctidae — 1, 3, ?5, 6-8, 10-12, 17 ($T_3?, J_1-K_2, R$); Proceropidae — 2-8, 10-15, 17 (J_1-K_2); Aphrophoridae — 14, 15, 17 (K_1-N, R); Fulgoridiidae — 1, 5, 6, (J_1-J_3); Cixiidae — 6, 10, 11, ?15, ?17 (J_3-N, R); Achilidae — 10, 11, ?15, 17 (K_1-P^*, R); Fulgoroidea fam. nov. 1 — 6, 9-12, 14, 15, 17 (J_3-K_2); Fulgoroidea fam. nov. 2 — ?6, 11 ($?J_3-K_2$).

Отряд THRIPIDA (= Thysanoptera): Karataothripidae — 6 (J_3); Heterothripidae — ?7, ?9, ?10, ?11, 17 (K_1-N, R); Lophioneuridae — 2-4, 6, 10, 11, 13 (P_1-K_2).

Отряд SCARABAEIDA (= Coleoptera): Cupedidae — 2, 3, 5-8, 10-14, 17 (T_3-N, R); Ademosynidae — 6, 10 (T_3-K_1); Catiniidae — 6, 10 (T_3-K_1); Schizophoridae — 5, 6, 8 (T_3-K_1); Gyrinidae — 1, 3, 6-11, 13, 17 (J_3-N, R); Parahydrobiidae — 4 (J_3); Dytiscidae — 10, 13, 17 (K_1-N, R); Liadytidae — 1, 13 (J_1-K_1); Coptoclavidae — 1-13 (J_1-K_1); Jurodidae — 2, ?7, 13 (J_1-K_1); Trachypacheidae — ?1, 2, ?3, ?4, 5-8, 10, 11, 13, 14 (T_3-N, R); Carabidae — 6-11, 17 (J_1-N, R); Heteroceridae — 8 (K_1-P^*, R); Scirtidae — 10 (K_1-N, R); Eucinetidae — 6-8, 10 (J_1-P^*, R); Byrrhidae — ?3, 6, 7, 10, 13, 14 (J_1-N, R); Elateridae — 6-11, 14, 17 (J_1-N, R); Cerophytidae — 10, 16 (K_1, R); Throscidae — ?7, 10, 16, ?17 (K_1-P, R); Buprestidae — 6, 8-12, 14, 15, 17 (J_2-N, R); Passalidae — 17 (K_2-P, R); Scarabacidae — 6-12, 14, 15, 17 (J_2-N, R); Anobiidae — 10 (K_1-N, R); Silphidae — 2, 9, 10 (J_1-N, R); Staphylinidae — 2, 3, 6-14 (J_1-N, R); Scydmaenidae — 10 (K_1-N, R); Hydraenidae — 2, 6 (J_1-P^*, R); Hydrophilidae — 1-3, 6, 8-11, 13, 14, 17 (J_1-N, R); ?Lophocateridae — 6, 8, 9, 13 ($J_3-K_1, ?P^*, ?R$); Peltidae — 6, 17 (J_3-P, R); Melyridae — 17 (K_2-N, R); Trogossitidae — 6, 10 (J_3-N, R); Protocucujidae — 6 (J_3, R); Cucujidae — 17 (K_2-N, R); Coccinellidae — 10 (K_1-N, R); Colydiidae — 10, 16 (K_1-P, R); Scaptiidae — 6, 9, 10 (J_3-N, R); Mordellidae — 6 (J_3-N, R); Alleculidae — 6 (J_3-N, R); Chrysomelidae — 6, 10, 15 (J_3-N, R); Cerambycidae — 10 (K_1-N, R); Nemonychidae — 6, 8, 10, 11, 14 (J_3-K_1, R); Anthribidae — 14 (K_1-N, R); Attelabidae — 10, 11, 17 (K_1-P, R); Curculionidae — 10, 11, 17 (K_1-N, R).

Отряд RAPHIDIIDA: Mesoraphidiidae — 5, 6 (J_1-K_1); Inocelliidae — 17 (K_2-P, R); Baissoraphidiidae — 6, 10, 11 (J_1-K_1); Alloraphidiidae — 6, 10, 11 (J_3-K_1).

Отряд CORYDALIDA: Corydalidae — 10, 15 (K_1-P, R).

Отряд MYRMELEONTIDA (= Neuroptera): Mesithonidae — 2, 3, 6, ?9, 10 (J_1-K_1); Prohemerobiidae — 1, 3, 5-7, 10, 11, ?13 (J_1-K_1); Osmolyptychopsidae — 5, 6, 8-11 (J_3-P); Kalligrammatidae — ?4, 5, 6, 10, 11 (J_3-K_2); Psychopsidae — 17 (K_2-P, R); Hemerobiidae — 15, 17 (K_2-N, R); Osmylidae — 1, 3, 6, 10, 11, ?14 (J_1-P, R); Mesochrysopidae — 4, 6, 10 (J_3-K_1); Nymphitidae — 6, 10, 17 (J_3-K_2); Ascalaphidae — 17 (K_2-P, R); Coniopterygidae — 6, 16 (J_3-P^*, R).

Отряд PANORPIDA (= Mecoptera): Mesopanorpididae — 3, 13 (P_2-K_1); Panorpidae — 1-6, 10, 11, 13 (T_2-N, R); Bittacidae — 1, 3, 5-7, 10, 11, 13 (T_3-N, R); Boreidae — 5 (J_3, R); Nannochoristidae — 2 (P_2-K_1, R); Mesopsychidae — 3 (T_3-J_2); Mesopsychina fam. nov. 1 — 10 (K_1); Mesopsychina fam.

nov. 2 – 10 (K_1); Mesopsychina fam. nov. 3 – 13 (K_1); Liassophilidae – 1 (T_1-J_1); Pseudopolycentropodidae – 5, 6 (J_3); ?Panorpida fam. nov. – 6, 7 (J_3-K_1); Saurophthiriidae – 8, 10 (K_1).

Отряд PHRYGANEIDA (= Trichoptera): Necrotauliidae – 3, ?4, 6, 13 (T_3-K_1); Philopotamidae – 3, 11, 17 (T_3-N_1 , R); Rhyacophilidae – 4 (J_3-P^* , R); Polycentropodidae – 7 (K_1-P , R); Dysoneuridae – 6 (J_3-K_1 , R); Baissoceridae – 4, 10–12 (J_3-K_1); Vitimotauliidae – 5, 10–13 (J_3-K_1); Phryganeidae – 10–12 (K_1-N , R).

Отряд PAPILIONIDA (= Lepidoptera): Eolepidopterygidae – 4, 6, 13 (J_3-K_1); Micropterygidae – 10 (K_1-P , R); Undopterygidae – 13 (K_1); Neptulidae – 17 (K_1-N , R).

Отряд MUSCIDA (= Diptera): Tanyderidae – 2, 6, 7 (? T_3-P^* , R); Eoptychopteridae – 2–6, 10, 13 (? T_3-K_1); Psychodidae – 4, 16 (J_3-N , R); Trichoceridae – 2–4, ?5, 6, 8, 10, 13 (J_1-P^* , R); Limoniidae – 1–8, 10–13, 15, 16 (J_1-N , R); Chaoboridae – 2–13, ?14, 15, 16 (J_1-N , R); Chironomidae – 2–10, 12, 13, ?14, 15, 16 (J_1-N , R); Ceratopogonidae – 16 (K_2-P^* , R); Simuliidae – 6, 8, 10, 13 (K_1-P , R); Perissommatidae – 3, 8, 9, 11, 13 (J_2-K_1 , R); Pachyneuridae – 6, 7 (J_3-K_1 , R); Thaumalacidae – 13 (K_1 , R); Protorhyphidae – 3, ?5, 6, 13 (J_1-K_1); Procramptonomyiidae – 2, 4, 6 (J_1-J_3); Cramptonomyiidae – 10 (K_1 , R); Anisopodidae – 3, 5, 6, 8, 13, 15 (J_1-N , R); Siberhyphidae – 3 (J_2); Eoplectiidae – 6, 13 (J_1-K_1); Paraxymyiidae – 6 (J_1-J_3); Crosaphidiidae – 3, 6 (T_3-J_3); Tipuloplectiidae – 6 (J_3); Bibionoidea fam. nov. – 15 (K_1); Protopleciidae – 2, 3, 6, 13 (J_1-K_1); Pleciofungivoridae – 2–7, 10, 11, 13 (J_1-K_1); Pleciomimidae – 2–6, 9–11, 13 (J_1-K_1 , ?R); Bolitophilidae – 8, 10, 11 (K_1-P^* , R); Arachnocampidae – 15 (K_2 , R); Mesosciophilidae – 3, 5–8, ?9 (J_2-K_1); Mycetophilidae – 10–12, 15, 16 (K_1-N , R); Archizelmiridae – 6 (J_3); Keroplatidae – 10, 11, 15 (K_1-N , R); Sciariidae – 7, 11, ?13, 16 (K_1-N , R); Canthyloscelidae – 3, 6, 10 (J_2-K_1 , R); Protoscatopsidae – 2, 6, 8 (J_2-K_1); Scatopsioidea fam. nov. – 16 (K_2); Scatopsidae – 16 (K_2-N , R); Cecidomyiidae – 10, 13, 16 (K_1-N , R); Pleciidae – 10, 11, 15 (K_1-N , R); Bohlodoyidae – 2, 6, 9 (J_1-K_1); Blephariceridae – 15 (K_2 , R); Rhagionidae – 1–8, 10, 11, 13, 15, 16 (J_1-N , R); Eomyiidae – 5, 6 (J_3); Xylophagidae – 16 (K_2-P^* , R); Asilomorpha fam. nov. – 16 (K_2); Archisargidae – 6 (J_3); Vermileonidae – 3, 6 (J_1-P^* , R); Eremochaetidae – 6, 8, 9 (J_3-K_1); Asilidae – 10, 11 (K_1-N , R); Nemestrinidae – 6, 10, 11 (J_3-P , R); Acroceridae – 6 (J_3-P , R); Bombyliidae – 3, 8 (J_2-N , R); Protempididae – 6 (J_3); Empididae – 6, 7, 9, 10, 11, 13, 15, 16 (J_3-N , R); Hybotidae – 8, ?13, 15, 16 (K_1-P , R); Platypezidae – 9, 10, 15, 16 (K_1-P , R); Opetiidae – 9, 10 (K_1-P , R); Sciadoceridae – 16 (K_2-P , R); Ironomyiidae – 9–11, 15, 16 (K_1-K_2 , R); Phoridae – 16 (K_2-N , R).

Отряд (VESPIDA) (= Hymenoptera): Xyelidae – 1, 2, ?3, 4, 6, 9–15 (T_3-N , R); Xyelotomidae – 5–7, 9, 11, 13 (J_2-K_1); Tenthredinidae – 10, 11, 15 (K_1-N , R); Xyelidae – 4, 6, 12 (J_1-K_1); Praesiricidae – ?5, 6, 9–11 (J_3-K_1); Pamphiliidae – 4 (J_3-N , R); Gigasiricidae – 6, ?13 (J_1-J_3 , ? K_1); Anaxyelidae – 5, 6, 9 – 11, 15 (J_3-K_2 , R); Siricidae – 6, 10, 14 (J_1-N , R); Sepulcidae – 5, 6, 10–12, 14, 15 (J_1-K_2); Cephidae – 8, 10, 11, 15 (K_1-P , R); Pararchexyelidae – 6 (J_3); Paroryssidae – 6, 11 (J_3-K_1); Orussidae – 16 (K_2 , R); Karatavidae – 5, 6 (J_1-J_3); Ephialtitidae – 3, 6, 9, 11 (J_2-K_1); Preaulacidae – 5, 6 (J_3); Aulacidae – 7–12, 15, 16 (K_1-P , R); Cretevaniidae – 11, 16 (K_1-K_2); Trigonalidae – ?8–11, 15, 16 (K_1-N , R); Megalynidae – 2, 5, 6, 8

11, 13 (J_1 -P*, R); Megaspilidae - 10, 11 (K_1 -P, R); Stigmaphronidae - 10, 11, 16 (K_1 - K_2); Praeichneumonidae - 7, 9 (K_1); Ichneumonidae - 10, 11, 14-16 (K_1 -N, R); Braconidae - 7, 10, 15, 16 (K_1 -N, R); Mesoserphidae - 4-6, 8-10 (J_1 - K_1); Roproniidae - 9-11, 15 (J_2 - K_2 R); Proctotrupidae - 7-11, 15 (K_1 -P, R); Pelecinidae - 7, 10, 11 (K_1 -P, R); Austroniidae - 7, 10, 15, 16 (K_1 - K_2 , R); Diapriidae - 15, 16 (K_2 - N_1 , R); Jurapriidae - 4 (J_3); Scelionidae - 16 (K_2 -N, R); Serphitidae - 10, 11, 16 (K_1 - K_2); Archaeocynipidae - 9, 10 (K_1); Cynipidae - 15 (K_1 -N, R); Mymarommatidae - 10, 11, 16 (K_1 -P, R); Tetracampidae - 16 (K_2 , R); Bethylonymidae - 4, 6 (J_3); Chrysididae - 9-11, 15, 16 (K_1 -N, R); Bethylidae - 10, 11, 15, 16 (K_1 -N, R); Drynidae - 10, 11, 15, 16 (K_1 -N, R); Pompilidae - 10, 11 (K_1 -N, R); Baisodidae - 28, 10 (K_1); Sphecidae - 7-12, 15, 16 (K_1 -N, R); Falsiformicidae - 16 (K_2); Scolidae - 11, 15 (K_1 -N, R); Masaridae - 10-12, 17 (K_1 - K_2 , R); Armaniidae - 14, 15, 17 (K_1 - K_2).

Отряд LIBELLULIDA (= Odonata): Protomyrmeleontidae - 6, 10 (T_3 - K_1); Aeshinidae - 6, 7, 10, 11, 15 (J_3 -N, R); Petaluridae - 26, 12 (J_3 -P, R); Gomphidae - 6, 10 (J_3 -N, R); Sonidae - 8 (K_1); Aktassiidae - 6 (J_3 - K_1); Aeschniidae - 6, 7, 9-12, 14 (J_3 - K_2); Hemeroscopidae - 10, 11 (K_1); Corduliidae - 8 (K_1 -N, R); Libellulidae - 17 (K_1 -N, R); Heterophlebiidae - 6 (J_1 - K_1); Camptophlebiidae - 1, 3 (J_1 - J_3); Isophlebiidae - 2, 4-6, 10, 13 (J_1 - K_1); Karatawiidae - 1, 3, 6 (J_1 - J_3); Tarsophlebiidae - 1, 6, 10, 11 (J_1 - K_1); Archithemistidae - 1, 6, (J_1 - J_3); Oreopteridae - 3, 6, 10 (J_1 - K_1); Stenophlebiidae - 6, 11 (J_3 - K_1); Coenagrionidae - 6, 17 (J_3 -N, R); Steleopteridae - 6 (J_3).

Отряд BLATTIDA: Mesoblattinidae - 1-3, 5, 6, 8, 10, 11, 12, 13, 14 (C_3 - K_2); Latiblattidae - 6 (J_3); Raphidiomimidae - 6 (J_3); Blattulidae - 1-6, 10, 11, 17 (J_1 - K_2); Blattidae - 10, 11, 15, 17 (K_1 -N, R); Blattellidae - 17 (K_2 , R).

Отряд MANTIDA: Chaeteessidae - 10, 17 (K_1 -P, R).

Отряд GRYLLOBLATTIDA: Geinitziidae - 1, 6 (T_3 - J_3); Blattogryllidae - 6 (T_3 - J_3).

Отряд PERLIDA (= Plecoptera): Mesoleuctridae - 1, 2 (T_3 - J_1); Perlariopseidae - 1-6, 10, 11 (T_3 - K_1); Siberioperlidae - 2, 4, 7, 8, 13 (T_3 - K_1); Platyperlidae - 1, 3 (J_1 - K_1); Baleyopterygidae - 1, 3, 4, 10 (J_1 - K_1); Taeniopterygidae - 8, 13 (K_1 -N, R); Nemouridae - 13 (K_1 -P, R); Leuctridae - 13 (K_1 -N, R); Chloroperlidae - 13 (K_1 , R).

Отряд TERMITIDAE (= Isoptera): Hodotermitidae - 10, 11, 15 (K_1 -N, R);

Отряд FORFICULIDA (= Dermaptera): Protodiplatyidae - 3, 6 (J_2 - J_3); Pygidicranidae - 6 (J_3 , R);

Отряд GRYLLIDA (= Orthoptera): Elcanidae - 1, 5-8, 10, 11, 13 (J_1 - K_1); Vitimiidae - 10 (T_3 - K_1); Haglidae - 1, 3-6, 9-13 (T_3 -P, R); Phasmodimidae - 1, 6, 10-12, 14, 15 (J_1 -P); Protogryllidae - 1, 3, 6 (J_1 - J_3); Baisogryllidae - 10, 11 (K_1); Gryllidae - 11, 17 (K_1 -N, R); Locustopseidae - 1, 3, 6, 17 (T_3 - K_2); Eumastacidae - 6, 10 (J_3 -N, R); Tetrigidae - 10 (K_1 -P, R); Tridactylidae - 10 (K_1 -?P, R).

Отряд PHASMATIDAE: Prochresmodidae - 10 (T_3 - K_1); Cretophasmatidae - 17 (K_2); Aerophasmatidae - 6 (J_3); Necrophasmatidae - 6 (J_3).

5.6. РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные результаты сведены в таблицы 5, 6 и показаны на рисунках 309–311. Кривые доли вымерших семейств (рис. 309) показывают отсутствие заметных изменений на изученном отрезке юры, в целом сильное падение этой доли (до 5%) к кайнозой и более медленное, но уже до нуля — к началу неогена. Это подтверждает, что меловый период является ключевым в формировании современной фауны насекомых на уровне семейств и что вымирание семейств в основном завершилось к началу кайнозоя. Нас, однако, интересуют более тонкие детали этого процесса, в частности повышение доли вымерших семейств в течение второй половины раннемеловой эпохи, выраженное на графиках для обоих вариантов стратиграфической последовательности, но особенно в варианте В.В. Жерихина. Дополнительный пересчет кривой после исключения семейств, эндемичных для мелового периода, дал по существу ту же картину для обоих вариантов, что не позволяет интерпретировать этот подъем кривой как результат возникновения многочисленных короткоживущих семейств. Вероятно, здесь действительно обнаружилось еще одно наряду с описанным Жерихиным "всплыванием" реликтов проявление роста роли древних групп в биоценозах кризисного периода. Правда, это свидетельство начала биоценотического кризиса датируется существенно более ранним временем (приблизительно серединой раннего мела), чем по крайней мере некоторые другие (богатый древними реликтами комплекс из Лабрадора, датируемый концом раннего или началом позднего мела) и, таким образом, указывает на значительную длительность кризисной ситуации.

Следующий показатель, модифицированный индекс когерентности (рис. 310), рисует существенно иную картину — в целом высоко положительный баланс в юре и первой половине раннего мела, отрицательный во второй половине раннего мела, снова положительный в позднем мелу, с подъемом до максимальных значений в течение палеогена. На эту общую картину, опять таки прослеживающуюся в обоих вариантах стратиграфической последовательности, накладываются менее глубокие и менее продолжительные провалы кривой, приходящиеся на окрестности юрско-меловой границы и на середину позднего мела, но в их реальности нет полной уверенности. Дело в том, что в обоих случаях низкие значения индекса когерентности возникают при расчете его для интервала, разделяющего богатый древний и относительно бедный молодой комплекс. Но семейства, находящиеся на границе исчезновения из летописи, равно как и впервые попадающие в летопись, обычно относительно редки и имеют шансы быть обнаруженными лишь в лучше изученных фаунах. Поэтому доля первых и последних находок в крупных комплексах будет в среднем выше, а это должно вести к завышению значений индекса когерентности, если в выражение (1) подставляется доля первых появлений в более крупном, а доля последних появлений в менее крупном комплексе (т.е. если анализируется переход от хуже изученной фауны к лучше изученной) и к их занижению в обратном случае (когда лучше изученный комплекс более древний). Действительно, если для расчета изменений в окрестностях юрско-меловой границы большой комплекс 6 заменить на сопоставимые с ним по возрасту и объему комплексы 4–5 (пунктир на рис. 310), то

Таблица 6. Динамика состава насекомых в интервалах между последовательными комплексами

интервал между комплексами показатель	версия В.В. Жерихина								версия С.М. Синицы					
	1,2	3	6	7-9	10	11	13	15	6	13	8	10	11	15
Δt (10^7 лет)	0,7	3	2,4	0,9	0,7	0,9	1,2		2,0	0,4	0,9	0,7	2,1	
I_k	45	79	-2	53	-50	-23	-62		-30	2	51	-56	-39	
I_t	12	8	10	19	11	14	22		9	50	22	13	8	

интервал показатель	15	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Δt (10^7 лет)	0,3	0,4	0,9	2,0	1,6	1,1	0,5	1,3	0,9	
I_k	24	26	-3	40	87	89	96	100	100	
I_t	54	65	17	8	14	17	24	8	4	

Примечания. 1. Номера комплексов расшифрованы в примечании к табл. 5, показатели расшифрованы в тексте.
 2. Из одновозрастных комплексов (4-6) в расчет включен только последний как более крупный; не включены в расчет также комплексы 12 и 14, включающие менее 40 семейств, и комплекс 16 (Н. Агапа) - первый богатый комплекс из ископаемых смол, в котором доля впервые появляющихся семейств завышена по тафономическим причинам; в случае нескольких одновозрастных комплексов близкого объема (1-2 и 7-9) для расчета использовались средние значения соответствующих величин.

провал на кривой в зависимости от принятой стратиграфии почти исчезнет или по крайней мере не уйдет глубоко в область отрицательных значений. Поэтому реальность этого провала вызывает сомнения и в дальнейшем мы его обсуждать не будем. То же самое, вероятно, справедливо и по отношению к провалу кривой на уровне середины позднего мела, но продемонстрировать это значительно труднее, поскольку чередование лучше

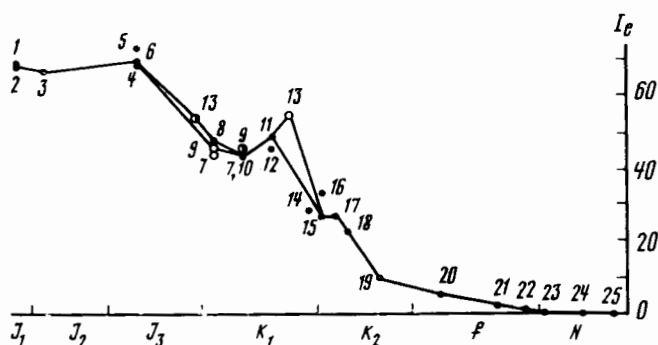


Рис. 309. Доля вымерших семейств насекомых (I_e) в последовательных мезокайнозойских комплексах. По оси абсцисс геологическое время (J_1, J_2, J_3 - ранняя, средняя и поздняя юра, K_1, K_2 - ранний и поздний мел, P - палеоген, N - неоген); цифры на кривой - номера комплексов (расшифрованы в табл. 5); белыми кружками обозначено положение комплексов по В.В. Жерихину, наполовину заштрихованными - по С.М. Синице; остальные пояснения см. в тексте

Таблица 5. Показатели таксономического состава комплексов насекомых

Показатель Комплекс	N	n _e	(n _z ⁺)	n ⁺	(n _s ⁺)	(n _z ⁻)	n ⁻	(n _s ⁻)
1	43,5	29/67		18/44			3/7	
2	44	30/68		18/41			1/2	
3	62,5	41/66		7,5/12			3/5	
4	42	28,5/68		12,5/30			7/17	
5	51,5	37,5/73		9,5/18			7/4	
6	154,5	107/69		64,5/42			37/24	
7	48,5	21,5/44	11/23		7,5/16	5/10		4,5/9
8	57,5	27/48	13,5/23		12/21	6/10		6/10
9	53	24/45	11,5/22		8/1,5	2,5/5		5/9
10	158,5	70/44	41,5/26		48,5/31	19/12		22/14
11	108,5	52,5/48	4,5/4		4,5/4	17,5/16		25/23
12	36,5	16,5/45	0/0		0/0	4/11		8/22
13	61,5	33/54	6/10		8/13	26/42		12/20
14	34,5	9,5/28		2/6			1/3	
15	58,5	15,5/26		6/10			8/14	
16	47,5	15,5/33		12/25			3/6	
17	44	12/27		10/23			9/21	
18	96	21/22		35/36			16/16	
19	34	3/9		5/15			3/9	
20	87	4/5		18/21			3/3	
21	105	2/2		47/44			2/2	
22	225	1/0,5		81/36			1/0,5	
23	159	0/0		37/23			0/0	
24	116	0/0		14/22			0/0	
25	84	0/0		8/9			0/0	

Примечания:

I. Комплексы: 1 — Mesoleuctra—Mesoneta, 2 — Mesoleuctroides—Dinosamamura, 3 — Memptus—Dzeregia, 4 — Stackelbergia—Siberioperla, 5 — Хоутин—Хотгор, 6 — Каратау, 7 — Хутэл—Хара, 8 — гурванэрэнская свита, 9 — Тугра, 10 — Байса, 11 — Folindusia ronomarenkoi—Ostacindusia porovi, 12 — Семен, 13 — Proameletus—Sinitzia, 14 — Хетана, 15 — Обещающий, 16. Н. Агапа, 17 — Кзыл-Джар, 18 — Янтардах, 19 — Чемавинит, 20 — палеоцен (суммарно), 21 — балтийский янтарь, 22—25 — суммарные комплексы: 22 — олигоцен, 23 — аквитан (начало миоцена), 24 — прочий миоцен, 25 — плиоцен; подробнее об этих комплексах см. Жерихин (1978, 1980а, 1985), Насекомые... (1986), Пономаренко (1986), при этом следует учитывать, что комплекс № 11, названный здесь впервые, объединяет насекомых из монгольских местонахождений Бон-Цаган, Холботу, Хурилт, Шар-Тологой, и что комплекс № 13 ранее именовался Proameletus—Dinosamamura.

2. Семейства, идентифицированные предположительно или условно, при суммировании оценивались как 0,5 семейства.

3. N — общее число семейств в комплексе, n_e — число и процент вымерших семейств (включая "практически вымершие" по В.В. Жерихину, 1978, т.е. семейства, исчезающие из палеонтологической летописи в кайнозое, не считая находок в балтийском янтаре), n⁺ — семейства, найденные в первый раз, n⁻ — в последний раз в их палеонтологической истории (не считая балтийского янтара), в том числе (только для комплексов 7—13) n_z⁺, n_z⁻ — первые и последние находки для стратиграфической последовательности комплексов по В.В. Жерихину (7, 8, 9 → 10 → 11, 12 → 13), n_s⁺, n_s⁻ — то же самое по С.М. Синице (13 → 8 → 7, 9, 10 → 11, 12).

4. Во всех случаях косая черта разделяет абсолютное число (слева) и процент (справа) семейств соответствующей категории; все проценты округлены до целых чисел.

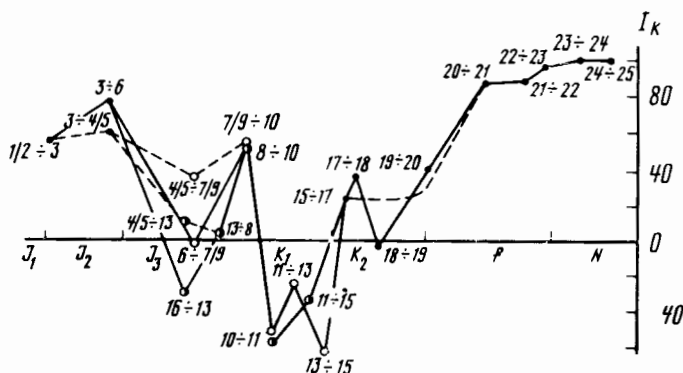


Рис. 310. Изменение модифицированного индекса когерентности (I_k) в позднем мезозое—кайнозое. Цифры на кривых обозначают интервалы между соответствующими комплексами, остальные обозначения как на рис. 309

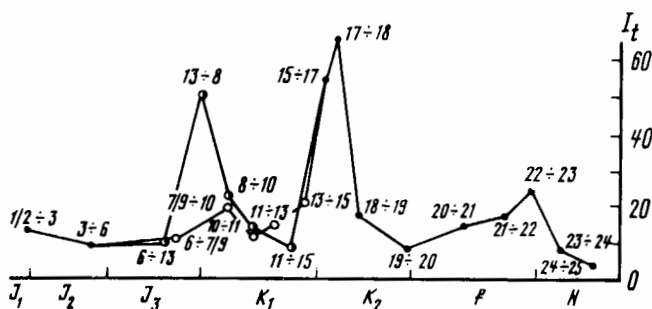


Рис. 311. Изменение индекса оборота фауны насекомых (I_t) в позднем мезозое—кайнозое. Обозначения как на рис. 310

и хуже изученных комплексов охватывает здесь бóльший интервал (комплексы 17–20), а дублирующих комплексов сравнимого объема здесь нет. Поэтому мы можем только предполагать, что действительный ход кривой на этом участке более плавный (рис. 310, пунктир). Что же касается периода негативного баланса во второй половине раннего мела, то в его реальности усомниться значительно труднее.

Форма кривой оборота фауны (рис. 311) существенно проще. На ней ясно выделяется мощный пик около середины мела и два более слабых в конце юры—начале мела и в окрестностях палеоген-неогеновой границы, причем первый из них отчетливо выражен лишь в рамках схемы С.М. Синицы, а в альтернативной едва намечен.

5.7. ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, все три кривые единодушно свидетельствуют, что юрский и кайнозойский этапы истории насекомых были относительно спокойными, а основные преобразования пришлись на меловой этап. Здесь можно выделить четыре последовательные фазы, характеризующиеся разной направленностью изученных процессов. К сожалению, состояние континентальной

стратиграфии мезозоя в районах исследования не позволяет точно датировать эти фазы, но важно, что даже значительные различия конкурирующих стратиграфических схем не влияют на выводы о характере и периодизации динамики таксономического состава энтомофаун.

Первая, подготовительная фаза, охватывающая приблизительно конец юры—начало раннего мела (интервал, ограниченный комплексами $4/6 \div 10$), характеризуется сравнительно интенсивным вымиранием (рис. 309), но при опережающих темпах появления новых семейств (рис. 310) и, возможно, некоторым повышением общей скорости изменений (рис. 311); в начале фазы (интервал $4/6 \div 8$) не исключен приблизительный баланс позитивных и негативных процессов (рис. 310, версия С.М. Синицы). Следующая, парадоксальная фаза приходится приблизительно на середину—вторую половину раннемеловой эпохи (интервал $10 \div 15$), когда вымирание замедляется (доля вымерших семейств не уменьшается, а даже растет; рис. 309), и в то же время общий баланс смен резко негативный (рис. 310), т.е. темпы возникновения семейств замедляются еще значительно сильнее, чем темпы вымирания. Затем следует драматическая фаза, захватывающая, видимо, конец раннего и начало позднего мела (интервал $15 \div 18$). Это время бурных смен (рис. 311), период интенсификации как вымирания, так и появления новых семейств, но с определенным, хотя и умеренным преобладанием второго процесса (рис. 310, пунктир). Наконец, наступает фаза успокоения, проходящая на конец позднего мела и первую половину палеогена (интервал $18 \div 21$). Здесь темпы изменений резко падают (рис. 311) за счет снижения как положительной, так и в особенности отрицательной их составляющей, что ведет к новому подъему соответствующей кривой (рис. 310); с середины фазы (начало палеогена; рис. 309, точка 20) вымирание семейств практически прекращается. Далее наблюдается только одно заметное событие — усиление динамики состава комплексов за счет возникновения новых семейств во второй половине палеогена (рис. 310, 311, интервал $21 \div 23$).

Полученная картина в общих чертах неплохо согласуется с гипотезой биоценотического кризиса (см. 5.2), поскольку этап особенно резких перестроек состава комплексов (интервал $15 \div 18$) действительно был относительно кратковременным (порядка 7 млн лет, табл. 5) и датируется приблизительно серединой мела. Кроме того, в динамике таксономического состава насекомых действительно был период определенно негативных смен (преобладания вымирания над возникновением новых групп), приходившийся, как и писал В.В. Жерихин, на конец раннего мела, и при этом единственный уверенно фиксируемый в течение всего позднего мезозоя и кайнозоя. Однако обнаруживаются и некоторые неожиданные моменты. Прежде всего негативный баланс смен приходится на парадоксальную фазу процесса, характеризующуюся спадом общей динамики, и обусловлен не усилением вымирания, а замедлением процесса возникновения новых семейств. Существенно также, что пыльца и в гораздо меньшем числе макроостатки предполагаемых виновников кризиса — покрытосеменных растений, довольно регулярно присутствуя в отложениях конца подготовительной фазы (уровень нашего комплекса 10; Братцева, Новодворская, 1975, 1979; Вахрамеев, Котова, 1977; Krassilov, 1982; А.А. Сиротенко, личное сообщение, 1984 г.), полностью исчезают на парадоксальной фазе (уровень

комплексов 11 и 13), чтобы вновь появиться, но уже в значительно большем обилии, в драматическую фазу анализируемого процесса. По-видимому, парадоксальная фаза — это еще не сам кризис, а лишь его преддверие, когда возникновение новых групп уже почти прекратилось, а вымирание по непонятной пока причине еще продолжается, освобождая экологическое пространство — первоначально для реликтов прежних биот, а затем, с наступлением драматической фазы процесса, — для бурного процесса смены, описанного Жерихиным. Что же касается предсказанного этим автором доминирования негативных процессов в ходе собственно кризиса, то отсутствие его явных следов на наших графиках может свидетельствовать не о его отсутствии, а о его кратковременности, о том, что первоначальный негативный баланс процесса сменяется нейтральным и далее положительным настолько быстро, что разрешающая способность наших методов оказывается недостаточной для обнаружения таких явлений.