РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

В.В. ЖЕРИХИН, А.Г. ПОНОМАРЕНКО, А.П. РАСНИЦЫН

ВВЕДЕНИЕ В ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИЮ

ТОВАРИЩЕСТВО НАУЧНЫХ ИЗДАНИЙ КМК
МОСКВА ❖ 2008

В.В. Жерихин, А.Г. Пономаренко, А.П. Расницын. Введение в палеоэнтомологию. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 371 с.

Первая часть из предполагаемой серии книг о современном состоянии знаний по геологической истории и эволюции насекомых. «Введение» содержит краткое изложение теоретических предпосылок настоящей работы (включая сопоставление основных эволюционных теорий и подходов к методологии филогенетики, систематики и таксономической номенклатуры), обсуждение основных палеоэнтомологических методов и подходов (специфика палеоэнтомологических исследований, краткая история палеоэнтомологии и подробно — закономерности захоронения насекомых) и анализ данных по предыстории насекомых. Имеется словарь терминов и указатель; библиография 1179 названий. Для энтомологов, палеонтологов и всех, кого интересуют проблемы эволюционной биологии.

Отв. ред.: **А.П. Расницын**

Публикуется при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-07003)

РФФИ

© В.В. Жерихин, А.Г. Пономаренко,
А.П. Расницын, текст, иллюстрации, 2008
© Товарищество научных изданий КМК,
издание, 2008

ISBN 978-5-87317-454-6

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 4

1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ *А.П. Расницын* 6
1.1. Процесс эволюции 6
1.1.1. Синтетическая теория эволюции 8
1.1.2. Эпигенетическая теория эволюции 13
1.2. Методология филогенетики, таксономии и номенклатуры 31
1.2.1. Филогенетика 37
1.2.2. Таксономия 50
1.2.3. Таксономическая номенклатура 63
1.3. Заключение 77

2. ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИЯ: МЕТОДЫ И ПОДХОДЫ 80
2.1. Специфика исследований ископаемых насекомых *А.П. Расницын* 80
2.1.1. Работа с ископаемыми 86
2.1.2. Коллектирование ископаемых насекомых 90
2.1.3. Интерпретация полученных данных 95
2.2. Краткая история палеоэнтомологии *А.П. Расницын* 100
2.3. Тафономия: закономерности захоронения насекомых и их сохранности *В.В. Жерихин* 119
2.3.1. Общие замечания 119
2.3.2. Тафономия насекомых 124
2.3.3. Результаты тафономического процесса: ископаемые насекомые и ископаемые следы в различных условиях прошлого и типы их сохранности 226
2.3.4. Насекомые как загрязнители ископаемых комплексов 248
2.3.5. Деятельность насекомых как тафономический фактор 250

3. ПРЕДЫСТОРИЯ НАСЕКОМЫХ 254
3.1. Ранние этапы эволюции членистоногих. *А.Г. Пономаренко* 254
3.1.1. «Кембрийский взрыв» и происхождение членистоногих 255
3.1.2. Членистоногие в формировании наземных ландшафтов 270
3.2. Происхождение насекомых. *А.П. Расницын* 279
3.2.1. Традиционные гипотезы (гипотезы о генезисе) 279
3.2.2. Филометрические гипотезы 287
3.2.3. Заключение 289

ЛИТЕРАТУРА 291

СЛОВАРЬ 346

УКАЗАТЕЛЬ 357

ПРЕДИСЛОВИЕ

Насекомые составляют очень значительную часть не только современной, но и былых биосфер, именно континентальной их части, по крайней мере с начала пермского периода, т. е. в течение не менее 300 миллионов лет. Это касается и биомассы насекомых, и особенно их функциональной роли — как непосредственно в переработке живого и мертвого вещества на разных уровнях пищевой сети, так и особенно в регуляции и тонкой настройке функционирования биосферы материков.

Внимание к истории и, в частности, к палеонтологии насекомых, казалось бы, должно было соответствовать их роли в истории Земли и биосферы. На самом деле палеонтология насекомых, хотя и возникла еще почти в Линнеевы времена, развивалась медленно и в значительной мере усилиями одиночек (подробнее см. ниже): сложилось устойчивое мнение, что, за исключением инклюзов в балтийском янтаре, ископаемые остатки насекомых — редкие экзотические находки. Со временем оказалось, что мнение это неверное, нужно просто знать, где искать эти остатки, и уметь их видеть. А познавательный потенциал ископаемых насекомых очень высок. Это справедливо и для истории самих насекомых, и для истории климата, ландшафтов и биосферы в целом, поскольку насекомые тонко реагируют на изменения условий. Насекомые много дают и для стратиграфии (сопоставления и датировки отложений), поскольку насекомые быстро эволюционируют и меняют свой состав.Чтобы насекомые хорошо работали на стратиграфию, нужен большой изученный материал, но определять насекомых и легко — из-за богатства их морфологии, и трудно, так как колоссальное разнообразие насекомых требует очень большого объема базовых знаний.

Нынешний расцвет палеоэнтомологии в мире предполагает существование разного рода сводок и обобщений как базы для дальнейшего продвижения. На английском языке такие сводки имеются — предельно краткий (несмотря на более чем 650-страничный объем) обзор родов ископаемых насекомых (кроме тараканов), описанных до 1984 года (Carpenter, 1992), и более свежие обзоры истории насекомых в самых разных аспектах, но в основном от уровня семейства и надсемейства и выше (History of insects, 2002; Grimaldi, Engel, 2005). К сожалению, в нашей стране они практически недоступны. Хочу надеяться, что открываемая здесь серия публикаций в какой-то мере заполнит этот пробел.

Данная книга основана на расширенных и дополненных вводных разделах преемственных монографий Б.Б. Родендорфа и А.П. Расницына (Историческое развитие…, 1980) и Расницына и Д. Квика (History of insects, 2002). Предполагается, что и остальное содержание этих двух книг будет переработано и включено в последующие выпуски настоящей серии.

Изучение ископаемых насекомых в течение значительной части минувшего столетия составляло характерную черту отечественной науки, несмотря на то, что число исследователей и в лучшие годы не превосходило двух десятков: в других странах работали единицы. Теперь ситуация меняется, число палеоэнтомологов растет (особенно за рубежом), значительно выросли объем накопленных знаний и

возможности дальнейшего роста. Поэтому публикация настоящего издания, в сущности методического, представляется актуальной.

После скоропостижной смерти Владимира Васильевича Жерихина 21 декабря 2002 г. мне пришлось взять на себя основную работу по подготовке рукописи. Обратный перевод английского текста по тафономии насекомых у Расницына и Квика (2002), использованного при подготовке соответствующей части этой книги, сделала Н.Д. Синиченкова. Общими усилиями в рукопись было добавлено некоторое количество ссылок на более свежие публикации, внесены необходимые уточнения и значительно обновлены иллюстрации. Большую помощь в редактировании оказали Е.Д. Лукашевич, И.Д. Сукачева, Д.В. Василенко и, особенно в корректировке и дополнении текстов, касающихся четвертичной палеоэнтомологии, С.А. Кузьмина.

А. Расницын, 1 ноября 2007 г.

1. ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ БИОЛОГИИ

Эволюция и систематика насекомых в этой книге (и в последующих выпусках этой серии) реконструируется, исходя из предположений, иногда не слишком привычных для отечественных биологов, воспитанных на синтетической теории эволюции. Поэтому кажется полезным дать здесь краткое обоснование моих взглядов на эволюционный процесс и на способы изучения его результатов. Подробнее эта точка зрения изложена в других работах (Расницын, 1987, 2002, 2005; Rasnitsyn, 1996, 2006).

1.1. ПРОЦЕСС ЭВОЛЮЦИИ

Представления о полной и окончательной победе дарвинизма в современной биологии не вполне соответствуют действительности: альтернативные взгляды сохраняются и продолжают развиваться. Среди прочих свидетельств на это указывает, например, появление объемистой книги Ю.В. Чайковского (2003) с многообещающим названием «Эволюция». Поэтому прежде, чем разбирать конкурирующие парадигмы селектогенеза (того направления мысли, которое чаще обозначают неудачным термином дарвинизм, см. ниже), мне придется как-то обосновать выбор именно этого направления.

В качестве альтернативы селектогенезу предлагаются различные концепции. Чайковский (2003) называет четыре системы взглядов на эволюционный процесс: дарвинизм, номогенез, ламаркизм и жоффруизм (по имени одного из знаменитых ранних эволюционистов Э. Жоффруа Сент-Илера). Эта классификация неудачна и терминологически, и по существу. Именем основателя логично называть учения, суть которых состоит в толковании канонических текстов (христианство, буддизм, марксизм), но не системы научных взглядов, поскольку логика научного поиска почти неминуемо ведет к пересмотру большей или меньшей части утверждений прежних авторов. В результате порой возникают анекдотические ситуации. Тот же Ю.В. Чайковский при всем своем яростном антидарвинизме признает не только отбор (в сильно урезанном виде) и наследование приобретенных свойств (в сильно расширенном виде), но и пангенезис, и оказывается бóльшим дарвинистом, чем те, кто считаются и считают себя последователями Дарвина. Поэтому вне этого раздела я буду по возможности избегать использования таких названий.

По существу предложенная классификация неудачна в том смысле, что ее подразделения перекрываются широко до неразличимости. Для номогенеза знаковым указано особое внимание к закономерному характеру эволюционного процесса, но как известно, эволюционные исследования всех направлений заняты поиском (небезуспешным!) таких закономерностей (см., например, Раутиан, 1988). Даже если сузить номогенез до признания широкой повторяемости эволюционных путей (параллелизмы, рефрены Мейена, и т.п.), то, как будет видно из дальнейшего, этот подход прекрасно совместим с селектогенезом, признающим важную роль отбора.

Жоффруизм определен как направление, придающее особое значение онтогенетическим преобразованиям как механизму эволюции: в равной мере это справедливо для эпигенетической версии селектогенеза (Уоддингтон – Шмальгаузен – Шишкин – Расницын – Тихомирова, см. ниже). Ограниченная эффективность отбора, признание которой Чайковский указывает как важную черту номогенеза, жоффруизма и ламаркизма, также относится к важнейшим положениям эпигенетического селектогенеза (см. ниже).

С самим ламаркизмом положение несколько более сложное. С этим термином связывают два существенно независимых утверждения — о прогрессивном характере эволюционного процесса (усложнение и совершенствование организмов, их строения и функционирования) и о наследовании приобретаемых свойств. Проблема прогресса естественно входит в проблематику селектогенеза (опять сошлюсь на свою работу: Расницын, 1971). Наследование приобретаемых свойств долгое время считалось несовместимым с дарвинизмом (хотя сам Дарвин считал иначе), но когда с открытием ретровирусов была доказана обратная связь от фенотипа к генотипу минуя отбор, оказалось, что ничего серьезного для селектогенеза не произошло. Действительно, если организму выгодно, скажем, закрепить в ДНК определенную модификацию и если возможно выработать механизм такой фиксации (например, с участием ретровирусов), почему отбор не может реализовать такой механизм? Другое дело, что ДНК на то и существует, чтобы надежно хранить информацию и, соответственно, по возможности исключать внешние воздействия на ее структуру, поэтому всякий механизм, направленно осуществляющий такое воздействие, опасен для осуществления основной функции ДНК. Именно с этим, на мой взгляд, связан тот факт, что наследование приобретаемых свойств не относится к числу рутинных механизмов эволюционного процесса.

Таким образом, ламаркизм, жоффруизм и номогенез в приведенной выше трактовке не составляют принципиальной альтернативы селектогенезу. В то же время всем понятно, что по крайней мере ламаркизм и номогенез — это нечто совершенно иное, чем современный дарвинизм (т.е. селектогенез), просто их основополагающее (сущностное) отличие пока не сформулировано. Что касается жоффруизма, он описан недостаточно для того, чтобы поместить его по какую-то сторону водораздела, о котором пойдет речь.

По моему убеждению, сущностное различие между селектогенезом с одной стороны, ламаркизмом и номогенезом с другой, состоит в отношении к источнику целесообразности. Целесообразной (приспособительной, адаптивной) называют структуру (в том числе систему действий), которая выглядит, по крайней мере внешне, как созданная специально для выполнения определенной, в некотором контексте полезной функции. Поэтому объяснение происхождения целесообразности предполагает учет этой будущей функции возникающей структуры (системы): в определенном смысле будущая функция формирует структуру.

Возникновение существенно новой целесообразной структуры (системы) мыслимо лишь путем прямого целеполагания, т.е. с участием разума (грубо говоря, человека или бога), либо путем запоминания и воспроизведения удачного выбора,

т.е. путем отбора. Эффективность отбора как метода поиска целесообразного решения продемонстрировано У. Эшби (1964) на модели гомеостата. Для приложения к эволюционному процессу эта модель была модифицирована как параллельный гомеостат, отличающийся тем, что ступенчатые переменные используются не последовательно, как у Эшби, а одновременно: в их качестве выступают фенетически и генетически различающиеся особи (Расницын, 1971). Другим ярким примером параллельного гомеостата является, по современным представлениям, система иммунитета теплокровных, как она описана Чайковским (2003) на с. 189–190.

Бесспорным механизмом принятия целесообразных решений является разум. Также бесспорно, что разум человеческого типа возникает поздно и источником эволюционной целесообразности быть не может. Поскольку существенная целесообразность эволюции никем, по-видимому, не отрицается, речь может идти о разуме, либо имманентном жизни, либо предсуществующем ей, т.е. о внеестественной (грубо говоря, божественной) природе эволюционной целесообразности. Именно здесь, на мой взгляд, лежит водораздел между селекционизмом, отказывающимся рассматривать эволюцию как продукт разумной деятельности, и номогенезом и ламаркизмом, предполагающими внеестественный (альтернативный отбору) источник прогресса (ламаркизм) или целесообразности (номогенез). Поскольку привлечение внеестественных факторов эволюции, на мой взгляд, законно лишь в рамках веры, а с наукой несовместимо, выбор селектогенеза для меня неизбежен.

В современной теории селектогенеза конкурируют два главных подхода — синтетический и эпигенетический. Синтетическую теорию эволюции, лучше знакомую нашим биологам, можно охарактеризовать как редукционистскую, сводящую эффекты на уровне целого к явлениям на уровне его элементов — прежде всего элементарных генетических факторов и их частот в популяциях. Противостоящую ей эпигенетическую теорию можно лишь очень условно обозначить как антиредукционистскую: ее приверженцы пытаются понять свойства эволюционного процесса, исходя из некоторых свойств целого организма, прежде всего — его онтогенеза. По существу это дальнейшее развитие холистического подхода к эволюции (Smuts, 1926, цит. по Smuts, 1987). Взаимоотношения синтетической и эпигенетической гипотез специально рассмотрены М.А. Шишкиным (1987, 1988а, 2006) и Д.Л. Гродницким (2000, 2002). Опираясь на их результаты, попытаюсь изложить свое видение этой проблемы.

1.1.1. СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Синтетическая, а более точно — популяционно-генетическая теория эволюции (ибо синтез там скорее провозглашен, чем достигнут) рассматривает наследственность, т.е. способность к устойчивому воспроизведению фенотипа и его признаков в последовательных поколениях, как свойство особых элементарных носителей-генов, ныне отождествляемых с участками (локусами) хромосом и далее с участками ДНК (цистроны и т.п.). Соответственно эволюционный процесс представляется как динамика частот аллелей в популяциях, контролируемая отбором (дифферен-

циальным воспроизводством фенотипов). Признаки фенотипа возникают и изменяются в результате мутаций и рекомбинаций генов. Поскольку все эти изменения не обладают свойством изначальной целесообразности, именно отбор формирует состав популяций и свойства организмов, и делает он это с точностью, ограниченной лишь стохастическими (вероятностными) факторами. Кроме фактора случайности, единственным препятствием полному соответствию организации живых существ требованиям отбора является обмен генами, который унифицирует структуру популяций на уровне, отвечающем не локальным, а усредненным характеристикам отбора.

В соответствии с этими взглядами организация живых существ представляется мягкой глиной в руках отбора, набором признаков, свободно тасуемых отбором. Соответственно, эволюционный процесс с данной точки зрения оказывается равномерным — по крайней мере настолько, насколько равномерны вариации среды и отбора. Равномерность эволюции устойчиво нарушается лишь дивергенциями и вымираниями, каковые в рассмотренной системе взглядов и представляют единственную естественную основу для построения системы организмов.

Синтетическая теория, конечно, признает и плейотропность генов (влияние одного гена на несколько признаков), и полигенность признаков (множественную генетическую обусловленность отдельного признака), так что каждый признак в действительности зависит от всего генома. Однако эти признания в действительности декларативны, так как тотальная взаимозависимость элементов структуры и функций организма и, соответственно, отсутствие сколько-нибудь постоянного вклада гена в приспособленность делают невозможной сведение эволюционного процесса к элементарным генетическим, а тем более молекулярно-генетическим событиям.

Эти упрощения не безобидны: они ведут к несоответствию между предсказаниями теории и результатами наблюдений. Приведем некоторые из таких несоответствий. Прежде всего обратимся к темпам эволюционного процесса, оцениваемым по скорости возникновения и вымирания таксонов того или иного ранга. Таксон — единственное понятие, самым смыслом существования которого является попытка интегрированной оценки сходств и различий организмов. Однако на деле сопоставимость таксонов одного ранга в разных группах не обеспечена ничем, кроме интуиции систематиков (о чем речь ниже), поэтому такой метод оценки скорости эволюции несовершенен. Но других способов сравнения темпов эволюции организмов у нас просто нет. Сколь ни несовершенна (субъективна) оценка различий в таксономических рангах, она более информативна, чем более объективная оценка различий с помощью признаков. Хорошо известно, что внешне одинаковые различия могут достигаться настолько разными способами и оказываются проявлениями настолько разномасштабных преобразований организации, что оценка темпов эволюции с их помощью будет только вводить в заблуждение. Особенно ярко подтверждают этот вывод материалы по эволюции в островных условиях и на ранних этапах эволюции таксонов (феномен архаического многообразия). Здесь быстро и легко возникают гротескные формы с несбалансированной организацией. Они часто отличаются по таким признакам, которые в норме (в стабилизированных груп-

пах) характеризуют таксоны гораздо более высокого ранга (подробнее см. ниже). В то же время палеонтологическая оценка темпов таксономической эволюции дает результаты и обнаруживает тенденции, которые вряд ли можно списать на несопоставимость таксонов одного ранга в разных группах (Расницын, 1987).

Согласно синтетической теории эволюционный процесс управляется в основном теми же факторами и механизмами, которыми оперирует генетика популяций. Но тогда и скорость макроэволюции должна подчиняться тем же закономерностям, что скорость изменения частот генов в генетике популяций. Эта скорость в свою очередь определяется мощностью потока адаптивно компетентных генетических вариаций (изменений, значимых для отбора), которые протекают через эволюционирующую совокупность. Следовательно, скорость должна быть тем выше, чем выше частота мутаций и скорость смены поколений, чем больше размер популяций и мобилизационный резерв изменчивости.

Палеонтологический материал не позволяет прямо оценить большинство перечисленных параметров, используемых в генетике популяций. Некоторые из них все же могут быть косвенно оценены у ископаемых — в той мере, в какой они коррелируют с другими признаками, такими как размеры, таксономическая принадлежность и т.п. В частности, если генетический подход к эволюции справедлив, то ее скорость должна быть минимальной у млекопитающих, обладающих сравнительно медленной сменой поколений и небольшими популяциями (в связи с относительно крупными размерами особи), максимальной у одноклеточных и промежуточной у беспозвоночных. В действительности же, как показывают многочисленные палеонтологические данные, эти соотношения имеют обратный характер (Расницын, 1987). При этом различия весьма велики даже на уровне вида, а ведь эта таксономическая категория считается сравнимой в разных группах. Так, возраст полусовременной фауны (фауны, в которой половина видов современные, половина — вымершие) у крупных млекопитающих (хоботные и копытные) 0,2 миллиона лет , у мелких 0,5, у птиц и рыб 0,7, у насекомых 3–7, у моллюсков 3,5–5, у диатомовых водорослей — 15 миллионов лет. Время полувымирания (по аналогии с полураспадом, время вымирания половины исходного числа видов) наименьшее у слонов (0,18 млн. лет), в среднем у млекопитающих 0,54, у костистых рыб 3,5, у граптолитов 1,3, иглокожих 4,2, двустворчатых моллюсков 7, у планктонных фораминифер 5, бентосных 18–24, у диатомовых водорослей 5,5, у динофлагеллат 9 млн. лет. На старших таксономических уровнях различия подобные, но часто более резкие. Например, возраст полусовременной фауны для родов млекопитающих 4 млн. лет, птиц 10, рептилий 20, рыб 30–50, насекомых 40, моллюсков 60, фораминифер 230 млн. лет.

Приведенные цифры не ставят под сомнение генетические предсказания. Отбор абсолютно автоматичен: если в популяции появляются особи, различающиеся по степени приспособленности, они будут неуклонно отбираться в полном соответствии с положениями генетики популяций. В той мере, в какой эти различия наследуемы, разное участие особей в воспроизводстве популяции столь же автоматически приведет к изменению ее наследственной структуры. Значит, предсказываемое

генетическими теориями распределение скоростей эволюции обязательно должно иметь место в природе — в той мере, в которой мощность *общего* потока генетических вариаций в долговременном аспекте коррелирована с мощностью потока *отбираемых* (повышенно адаптивных) наследуемых изменений. Подтверждением служат хорошо известные различия по типичным скоростям селекции между породами домашних животных, сортами растений и штаммами микроорганизмов. Не менее показательны и изредка наблюдающиеся максимальные темпы эволюции насекомых, когда на острове Гавайи возрастом 0,5 млн. лет. (Rotondo et al., 1981) в результате 17 вселений возникло 46 видов жука усача рода *Plagithmysus* (Gressit, 1978), т.е. не менее одного акта видообразования происходило *в среднем* за 150–200 тыс. лет. Г.Х. Шапошников *почти* вывел новый вид тли всего за один сезон (см. ниже).

В то же время очевидно, что в целом распределение скоростей эволюции на уровне вида и выше в первом приближении противоположно предсказанному популяционной генетикой. Это означает, что популяционно-генетические ограничения не являются таковыми для эволюционного процесса. Грубо говоря, поток общей генетической изменчивости эволюционно избыточен даже в популяциях крупных млекопитающих, не говоря уже о других, более многочисленных и быстрее плодящихся организмах. Скорость изменений на надпопуляционном уровне (скорость эволюции) должна регулироваться какими-то другими факторами. Вопрос о том, какие это могут быть факторы, рассмотрим позже. Здесь можно только заключить, что тот уровень, к которому синтетическая теория эволюции пытается свести эволюционный процесс и тем самым его объяснить, не отвечает возлагаемым на него надеждам и не дает ожидаемых объяснений — по крайней мере в отношении парадокса эволюционных скоростей.

Существуют и другие группы данных, не укладывающиеся в рамки синтетической теории эволюции. Если организация живых существ — мягкая глина в руках отбора или набор признаков, свободно тасуемых отбором, то ее результаты должны быть предсказуемыми в той мере, в какой известны условия, в которых протекала эволюция. Антиселекционисты показали на многочисленных примерах, что это не так (см., например, Любищев, 1982). Даже близкородственные формы в сходных, казалось бы, условиях, могут вести себя совершенно по-разному. Самый парадоксальный пример этого — крайне экстравагантная в репродуктивной сфере пятнистая гиена и вполне ординарная в этом отношении близкая к ней полосатая гиена.

Еще менее объяснима с синтетической точки зрения широко распространенная, если не универсальная дискретность биологического разнообразия. В этой системе взглядов естественна лишь одна форма дискретности — дискретность амфимиктического вида в условиях, когда обмен генами достаточно интенсивен для унификации состава популяций вопреки локальным вариациям отбора. Но тогда между степенью (полнотой и древностью) изоляции и степенью дивергенции должна существовать хорошая корреляция. Этого в действительности не наблюдается: тормозящее (нивелирующее различия) влияние обмена генами на скорость дивергенции

подтвердить не удается. К такому выводу пришел, в частности, С.С. Шварц (1980), сравнивавший виды млекопитающих с разной склонностью образовывать изоляты. Напрашивающийся контрпример островного видообразования в действительности относится к иному контексту (см. ниже).

Совершенно необъяснима с точки зрения синтетической теории эволюции дискретность видов у партеногенетических и бесполых организмов, лишенных обмена генами. Сравнение близких обоеполых и партеногенетических видов у коловраток (Майр, 1974) и жуков-долгоносиков (Иванова, 1978; В.В. Жерихин, личное сообщение), обоеполых и бесполых видов у протистов (Ю. Полянский, 1957; Poljansky, 1977), низших водорослей (В. Полянский, 1956) и папоротников (Farrer, 1990) показало, что однополые и бесполые виды столь же дискретны, как и обоеполые.

Не менее показателен длительный (миллионы, десятки и возможно даже сотни миллионов лет) эволюционный стазис на видовом и родовом уровне, когда об *обмене* наследственной информацией не может быть и речи. Так, популяции четырех или пяти из тридцати австралийских видов бессяжковых насекомых (Protura) на видовом уровне неотличимы от популяций с далеких материков и островов — Калимантан, Япония, Южная Африка, Европа (Tuxen, 1967). Бессяжковые не стойки к высыханию и не покидают почву, поэтому трансконтинентальные миграции для них практически исключены. Объясняя их распространение, трудно избежать ссылок на дрейф континентов, тем более что для бессяжковых известен и классический «дрейфовый» ареал (*Delamarentulus tristani* Silv. распространен на обоих побережьях Атлантического океана, на Коста-Рике и в Западной Африке; Tuxen, 1963). Но из этого автоматически следует возраст вида, оцениваемый десятками миллионов лет.

Известны и более прямые указания на большую древность некоторых видов. Так, в фауне эоценового балтийского янтаря (возраст не менее 40 млн. лет) сейчас известно несколько видов насекомых и около десятка видов клещей, на видовом уровне неотличимых от современных; еще более обычно персистирование в течение 10–20 млн. лет (Zherikhin, 1999). Находки разнообразных плиоценовых галлов, неотличимых от галлов, вызываемых современными видами насекомых на тех же растениях, гораздо моложе (3–5 млн. лет), но они не менее важны (Zherikhin, 2002a). Морфологическая специфика галла обусловлена биохимическим воздействием насекомого-галлообразователя на ткани растения-хозяина. Поэтому морфологическая стабильность галлов доказывает биохимический стазис насекомых в течение миллионов лет. Многие из этих находок происходят из Северной Европы, так что речь идет о видах, переживших ледниковый период (правда, в основном за счет миграций), но не изменившихся даже биохимически. Таким образом, стазис длиной в миллионы лет осуществляется не только в отсутствие обмена генами, но и вопреки несомненным глубоким, возможно даже катастрофическим, изменениям условий.

Рекордсменом, однако, является щитень *Triops cancriformis* (Schaffer), который практически не изменился с раннего триаса (около 230 млн. лет), и даже вопрос о видовой самостоятельности пермских популяций остается нерешенным (Tasch, 1969). Этот вывод подтверждают данные молекулярных часов для двух морфоло-

гически едва различимых японских популяций другого вида, *T. longicaudatus* (LeConte): они свидетельствуют о расхождении видов около 15 млн. лет назад. Для других видов этого рода, включая *T. cancriformis*, дивергенции датируются 25–45 млн. лет (Suno-Uchi et al., 1997).

Не более понятен в этой системе взглядов обычный феномен, когда старшие таксоны оказываются более дискретными и демонстрируют более ясные родственные отношения, чем виды. Действительно, виды расходились относительно недавно, имели меньше времени на дивергенцию, чем старшие таксоны и, следовательно, должны были сохранить больше следов того, как именно протекала дивергенция (подробнее см. ниже).

Все сказанное, на мой взгляд, достаточно убедительно показывает серьезное несоответствие между популяционно-генетическим подходом с его производными (синтетической теорией эволюции и биологической концепцией вида) и результатами наблюдений. Поэтому пора уже перейти к другой системе взглядов на эволюционный процесс.

1.1.2. ЭПИГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

1.1.2.1. Основные положения

В отличие от синтетической, эпигенетическая теория видит эволюционный процесс прежде всего как процесс эволюционного преобразования онтогенеза (Шишкин, 1987, 1988а, б, 2006; Раутиан, 1993). При этом особое внимание обращается на целостность онтогенеза в том смысле, что и сам процесс, и его результат (строение организма на последовательных этапах его развития) гораздо устойчивее, чем любые отдельные факторы и процессы развития. Нормальное развитие эквифинально и способно релаксировать (подавлять, поглощать, нивелировать) очень широкий круг воздействий и возмущений, как внешних, так и внутренних, включая результаты различных ошибок и нарушений нормального развития.

Таким образом, наследуется (устойчиво воспроизводится в последующих поколениях) нормальный онтогенез (норма реакции) в целом, а не отдельные признаки. Помимо нормы, существует масса разнообразных уклонений (аберраций) развития с неустойчивым воспроизведением, которые в нормальных условиях реализуются редко. В неблагоприятных условиях, когда механизмы защиты нормы удается нарушить или преодолеть — в результате ли сильного внешнего воздействия или по внутренним причинам (ошибки развития), — развитие идет по аберрантному (уклоняющемуся и неустойчивому) пути. Поскольку эндогенные аберрации развития легко возникают не только при половом, но и при партеногенетическом и бесполом размножении, их возникновение есть реализация скрытой гетерогенности популяции, а не возникновение de novo каких-то генетических изменений.

Эпигенетическая теория рассматривает аберрации как материал отбора, который способен создать на ее основе новую адаптивную норму. Такой процесс легче описать в рамках метафоры эпигенетического ландшафта. Нормальный онтогенез

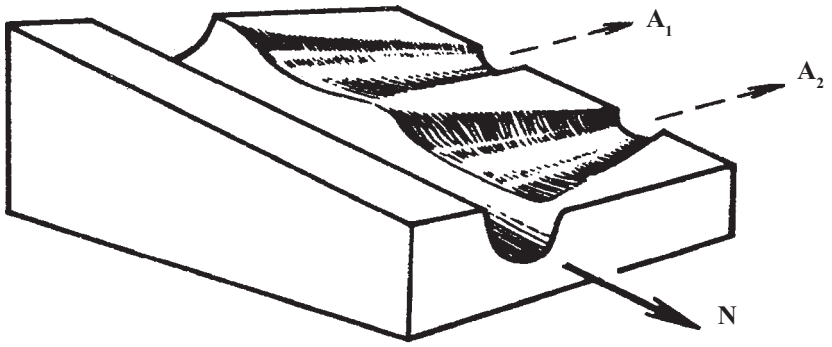


Рис. 1. Участок эпигенетического ландшафта, показывающий перепады высоты стенок (порогов устойчивости) креода в местах ответвления аберративных долин. A_1, A_2 — аберративные долины, N — главная долина (креод) (по Шишкину, 1987).

представляет собой устойчивую (стабилизированную) последовательность тесно связанных отдельных эпигенетических процессов. Более или менее обособленные отрезки этой последовательности именуют креодами. Если представить себе креод в виде сильно заглубленной долины в некотором ландшафте, по уклону которой течет онтогенетический процесс (рис. 1), то аберрациями будут пологие боковые долинки, приподнятые в бортах главной. Чтобы аберрация реализовалась, т.е. чтобы онтогенез мог выйти в боковую долину, нужно либо сильное внешнее воздействие на развивающийся организм, выталкивающее его на боковую долину (рис. 2а), либо изменение самого ландшафта, выполаживающее дно долины (дополнительное аберративное изменение, рис. 2б), либо то и другое вместе (рис. 2в).

Аберрации мало устойчивы («не наследственны»; более устойчивые из них часто именуются модификациями), но они постоянно, хотя и непредсказуемо в деталях, воспроизводятся в популяции, поскольку эпигенетический ландшафт с соответствующими боковыми долинками — это адаптивная норма вида. Поэтому, несмотря на свою слабую наследуемость, именно аберрации служат материалом отбора. Если аберрация оказалась полезной, отбор будет избирательно сохранять те эпигенотипы, которые более устойчиво ее воспроизводят. Другими словами, преимущество получат те эпигенотипы, где соответствующая долинка углублена, и уровень ее дна на стыке с главной долиной более приближен ко дну последней. Если при этом еще и главная долина будет выполаживаться ниже развилка (т.е. если понизится устойчивость прежней нормы), прежняя аберрация будет иметь шанс стать новой нормой. Если же прежняя норма сохранит свое значение, то стабилизируются обе нормы и будет выработан механизм онтогенетического переключения между ними. В случае когда этот механизм использует для переключения средовой сигнал, мы получаем типичную модификационную изменчивость. Там, где используется генетический сигнал (например, рекомбинация), мы получим одну из форм менделирования. Таким путем менделирующие признаки возникают и в при-

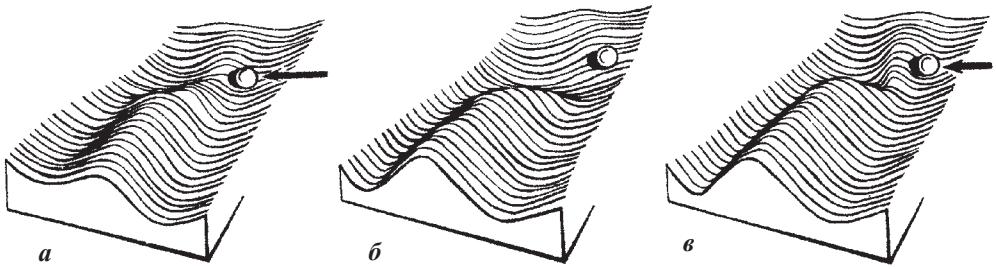


Рис. 2. Соотношения между строением эпигенетического ландшафта и характером повреждающего воздействия: *а* — уклонение развития на боковую долину за счет сильного внешнего воздействия (длинная стрелка); *б* — такое же уклонение под действием сильной мутации, вызывающей нарушение креода; *в* — промежуточное состояние (по Шишкину, 1987).

роде (например, обычные механизмы определения пола), и в лаборатории (например, в процессе стабилизации чистых линий).

В целом для эпигенетической теории эволюции зафиксированный («запомненный») в адаптивной норме спектр возможных путей развития (креодов и их аберраций), т.е. эпигенетический ландшафт — это сущность живого организма, его онтогенетический потенциал, то, что определяет существование организма и с чем работает отбор. Чисто генетический уровень (гены и их аллели, динамика их частот в популяции, мутации, рекомбинация и т.п.) лежит гораздо глубже и не определяет специфики эволюционных процессов. Точно так же из процессов и закономерностей квантово-механического уровня нельзя вывести специфики того, что происходит на макроуровне. «Гены приходят и уходят, а креоды остаются»: хорошо известно, что признаки более устойчивы, чем гены и аллели, будто бы их определяющие.

Более подробно онтогенетические процессы в аспекте наследования рассмотрены М.А. Шишкиным (1987, 1988а, 2006). Для нас же более важна другая сторона проблемы эволюции онтогенеза.

1.1.2.2. Адаптивный компромисс

1.1.2.2.1. Формулировка и обоснование

Целостность организации живых существ оказывает существеннейшее влияние на характер их эволюции. На морфогенетическом уровне это влияние проявляется в том, что из-за глубокой взаимозависимости между изменениями разных креодов и, как следствие, между изменениями разных свойств и признаков организма креоды оказываются высоко стабилизированными. Они с большим трудом поддаются изменению за пределы нормальной внутривидовой изменчивости, которая сама уже стабилизирована отбором предыдущих поколений. Поэтому ***эволюция***, т.е. *успешный*

выход за пределы нормального, стабилизированного эпигенотипа, происходит с трудом, нечасто и с мало предсказуемым результатом.

Другими словами, в руках отбора организация живых существ оказывается хрупким, капризным материалом, эволюционные преобразования — более или менее скачкообразными, а возникающее в результате биоразнообразие — более или менее дискретным. Эта дискретность не абсолютна, и даже там, где она существует, нам не всегда удается ее легко нащупать (из-за перекрывания пределов стабилизированной изменчивости, см. ниже). Но она существует и очень широко распространена, что биологи и особенно систематики не слишком склонны подчеркивать, сосредоточившись на исключениях и трудных случаях. Существование же исключений вполне естественно. Стабилизированный эпигенотип (адаптивная норма) включает в себя определенный, более или менее широкий спектр изменчивости, точно так же возникшей в результате отбора предшествующих поколений, как и модальные характеристики фенотипа. Спектры нормальной изменчивости близких видов вполне могут перекрываться, создавая проблемы для систематиков, даже если сами эпигенотипы при этом различаются дискретно.

Проблема в том, что мы пока не знаем, как увидеть, очертить и измерить сам по себе эпигенотип, а не только его внешние проявления. Эпигенотип недоступен прямому наблюдению, но он почти так же надежно выводится из имеющихся данных, как атом или нейтрино. А недоступен прямому наблюдению он из-за того, что эпигенотип — это очень сложная система взаимосвязей и взаимодействий. Но подобно атомному заряду, эпигенотип существенно определяет свойства и поведение его воплощений — особей, видов или иных таксонов. Поэтому его можно даже определить как материализованную сущность всех этих воплощений, что является в некотором смысле возвратом к эссенциализму — но к эссенциализму существенно иного толка, чем у Платона, поскольку сущность здесь признается материальной и познаваемой.

Однако вернемся к эволюции эпигенотипа. Высокая связность эпигенотипа и забуференность его эволюционных изменений удобно анализировать в рамках еще одной метафоры — метафоры адаптивного компромисса (Расницын, 1987). Действительно, устойчивость сбалансированного эпигенотипа можно рассматривать как одно из следствий теории систем, в частности, того ее утверждения, что ни одна система не может быть оптимизирована одновременно более чем по одному параметру. Не случайно, что стриж не умеет бегать и плавать, пингвин — бегать и летать, а страус не летает и едва ли умеет хорошо плавать.

Оптимизация реальных систем возможна лишь как нахождение компромисса между противоречивыми требованиями оптимизации различных параметров. Для живых существ, организацию которых пронизывают разнообразные корреляции и взаимозависимости, компромисс между различными адаптивными функциями должен быть особенно напряженным. Поэтому устойчивый эпигенотип должен быть организован по принципу глубоко проработанного компромисса между противоречивыми потребностями максимальной оптимизации всех адаптивных функций.

Отношение к живому существу как к адаптивному компромиссу не является чем-то новым. Э. Майр имел в виду, по-видимому, именно его, когда писал, что

«эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменениям» (1974, с. 353). Значительно раньше близкие идеи борьбы (конкуренции) частей в организме высказывали В. Ру и А. Вейсман (Вейсман, 1905), до них в виде принципа компенсации или уравновешивания — И.В. Гете и Ж. Сент Илер (см.: Дарвин, 1991, с. 128), а еще раньше как принцип экономии — Аристотель (1937).

Метафора адаптивного компромисса важна тем, что из нее можно вывести широкий круг сравнительно легко проверяемых следствий. Наиболее общее из них — трудность изменения хорошо сбалансированной организации. Конечно, эта трудность не абсолютна, и в той мере, в какой изменения осуществимы, утрата адаптивного значения какой-либо функции будет вести к редукции обеспечивающих ее систем. Утрату приспособления, потерявшего свое значение, естественно объяснить тем, что редукция или дезинтеграция ставших ненужными систем позволяет дополнительно оптимизировать другие системы, сохранившие адаптивность.

Для нас все же более существенна сама трудность перестройки однажды сформированного компромисса, существование барьеров на пути изменения сложившейся организации. По-видимому, эволюционный ландшафт не следует представлять так, как его обычно изображают: в виде адаптивных пиков, разделенных долинами пониженной приспособленности и соединенных хребтами, по которой эволюционирующая группа может постепенно двигаться по направлению от исчезнувшего пика к сохранившемуся. Более правдоподобной выглядит модель Ф.Р. Шрама (Schram, 1983) — система лунок, разделенных барьерами адаптивной неустойчивости.

Трудность преодоления устойчивости однажды достигнутого удачного компромисса предопределяет многие важные свойства эволюционного процесса: уже упоминавшиеся неравномерность и заторможенность (забуференность) эволюции, дискретность живых существ, малую эволюционную эффективность элиминации. Многие из вопросов, на которые синтетическая теория не может дать вразумительного ответа, такие как неравномерность эволюции, широкое распространение эволюционного стазиса, отсутствие видимого влияния популяционно-генетических факторов на скорость эволюционного процесса — все эти эффекты оказываются естественными и ожидаемыми при рассмотрении процесса с позиции адаптивного компромисса. Однако, как и следовало ожидать, их место занимают другие проблемы, не менее трудные для разрешения.

Эволюция идет, несмотря на все барьеры, но ценой вымирания множества групп, не сумевших эти барьеры успешно преодолеть. Попытаемся понять, в каких условиях и каким образом это происходит, как сбалансированный эпигенотип может быть преобразован в другой, также сбалансированный. Традиционно постулируемые механизмы эволюционного процесса, основанные на взаимодействии внутри- и межпопуляционного полиморфизма с изоляцией, не дают ответа на поставленный вопрос. Убедительно показано, что репродуктивная изоляция не только не необходима для эволюции, но даже не стимулирует ее (Гриценко и др., 1983, гл. 7). По всем законам генетики популяций, универсальность внутри- и межпопуляционного полиморфизма в сочетании с чудовищным прессом нормальной элиминации

(см. ниже) должна вести к постоянной и быстрой эволюции с характерным распределением скоростей (высоких у низших организмов и низких у высших, см. выше). Этого также не наблюдается.

Из рассмотренного противоречия я могу сделать единственный вывод: в нормальных условиях внутривидовой полиморфизм не содержит эволюционно компетентных признаков. Проще говоря, ни один из вариантов фено- и генотипической организации, регулярно реализующихся в популяциях вида, в нормальных условиях не имеет эволюционно значимого преимущества перед другими вариантами. Все звери равны, и нет среди них более равных. Как же это может быть, если полиморфизм порой затрагивает, казалось бы, жизненно важные органы и структуры? Ответ, видимо, все тот же: все имеющиеся варианты потому и имеются, что согласуются с наличной эпигенетической системой, т.е. не разрушают ее стабильности, но они же и не способны создать новую стабильность (какую-то другую, не обязательно лучшую, но иную стабилизированную систему). Другими словами, внутривидовой полиморфизм вместе с модификационной изменчивостью на своем, надорганизменном уровне выполняет ту же функцию стабилизации системы в непредсказуемо изменчивой среде, что онтогенетическая регуляция, физиологические реакции и поведение выполняют на уровне организма.

Поскольку анализ отдельных факторов не дает ответа на вопрос о конкретном механизме, обеспечивающем эволюционный процесс, попытаемся подойти с другой стороны. Проанализируем те условия, в которых эволюция реально идет, причем идет относительно быстро.

Хотя репродуктивная изоляция, как уже говорилось, в нормальных условиях не является важным эволюционным фактором, хорошо известно, что в условиях изолированных островов, водоемов и т.д. эволюция идет особенно быстро и часто приводит к образованию сильно измененных, даже гротескных форм. С.С. Шварц (1980), специально анализировавший этот парадокс, пришел к выводу, что причина состоит в пониженной напряженности конкурентных отношений в бедных, незаполненных (в эволюционном масштабе времени) островных биоценозах. Конкретно эволюционная роль незаполненности ценозов состоит, по Шварцу, в том, что ослабленная конкуренция делает возможной быструю одностороннюю специализацию. Это привлекательная интерпретация для концепции адаптивного компромисса: предковый вид, попадая с материка в обедненный островной биоценоз, оказывается в условиях, смягченных по многим параметрам и допускающих дополнительную оптимизацию функций, оставшихся под жестким контролем среды, за счет других, не контролируемых отбором столь же строго. На самом деле, как мы увидим, дело сложнее и не сводится к ослаблению отбора, но пока воспользуемся этим нестрогим термином.

Изложенная модель эволюции на островах интересна еще и тем, что она соответствует концепции инадаптивной эволюции по В.О. Ковалевскому (Расницын, 1986). Более важно, однако, что она демонстрирует достаточно реальный механизм, способный преодолеть, сломать устойчивость хорошо сбалансированного адаптивного компромисса, тормозящую эволюцию. Естественно возникает вопрос, не мо-

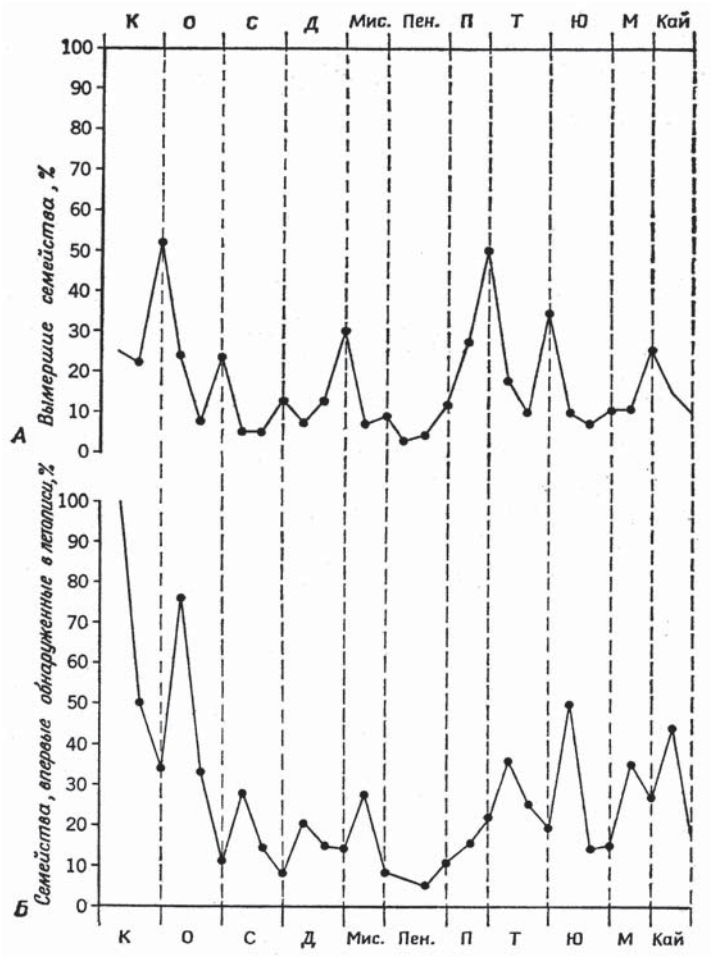


Рис. 3. Корреляция между вымиранием и возникновением у животных: доля семейств, найденных в палеонтологической летописи: *А* — в последний раз, *Б* — в первый раз (по Newell, 1967, из Гранта, 1980).

жет ли подобный механизм действовать не только при заселении островов, но и в каких-то других ситуациях.

Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим некоторые другие случаи перехода группы в похожие условия — не будут ли и там наблюдаться ускорение эволюции и ее сходство с инадаптацией, т.е. увеличение размаха изменений в сочетании с их односторонностью, несбалансированностью. Переход в относительно свободное, незаполненное экологическое пространство характерен, например, для ранних этапов эволюции многих таксонов, и палеонтологическая летопись действительно подтверждает, что на ранних этапах эволюции таксона увеличивается как частота и масштаб эволю-

ционных изменений, так и интенсивность отмирания вновь образующихся инадаптивных групп по мере заполнения ниши. Известно, что массовые вымирания и диверсификации часто происходят почти одновременно. Более того, периоды диверсификации следуют за периодами вымирании (рис. 3), что подтверждает тот факт, что освобождение экологического пространства вымершими группами стимулирует эволюцию сохранившихся. Ускорение эволюции на ранних этапах истории таксона более конкретно демонстрирует факт приблизительного совпадения возраста рода и многих его видов (Шварц, 1980); это показывает, что значительная часть дивергенции происходит на самых ранних этапах эволюции возникшего таксона.

Закон архаического многообразия (Мамкаев, 1968) описывает резко повышенную изменчивость организации на ранних этапах эволюции таксона, отчего виды и роды в это время могут различаться по признакам, позже характеризующим семейства и отряды. Не менее характерна для этапа архаического многообразия и малая эволюционная устойчивость ранних членов таксона, отражающаяся в обилии коротких базальных ветвей едва ли не на любой филогенетической схеме, построенной с использованием богатого палеонтологического материала (рис. 4).

Все перечисленное позволяет сделать вывод, что переход группы в условия обедненного биоценоза и незаполненной экологической ниши действительно провоцирует эволюцию, причем эволюцию существенно инадаптивную. В таком случае становление эвадаптивных групп, т.е. гармоничных, приспособленных к заполненным биоценозам и напряженным конкурентным отношениям, можно связать с последующим ужесточением условий и интенсивным вымиранием большинства вновь возникших групп (тех, что оказались неспособными достаточно быстро превратиться из инадаптивных в эвадаптивные).

Проанализируем знаменитые опыты Г.Х. Шапошникова (1961, 1965, 1966, 1978). В этих опытах тли *Dysaphis anthrisci maicopica* Shap. пересаживались с пригодного кормового растения *Anthriscus nemorosa* MB. сначала на малопригодное (*Chaerophyllum bulbosum* L.), а затем на ранее совсем непригодное (*Ch. maculatum* Wild.). В результате тли за считанное число поколений не только изменились морфологически, но и приобрели репродуктивную несовместимость со своим видом и неполную совместимость с *D. chaerophyllina* Shap., исконным потребителем *Ch. maculatum*. В опытах Шапошникова отбор явно был односторонним и несбалансированным (инадаптирующим). Действительно, в опыте способность питаться на новом растении-хозяине на какое-то время оказалась единственным жизненно важным комплексом адаптации, а все остальные отошли на задний план. Конечно, опыт не был завершен, но если бы он был продолжен и перенесен в природу, то мы, вероятно, смогли бы наблюдать и следующий этап эволюции. А именно испытание зарождающейся группы всесторонним, эвадаптирующим отбором, для которого важны все аспекты адаптации — питание, размножение, индивидуальная устойчивость разных стадий онтогенеза в условиях различной плотности популяции, конкурентоспособность и т.д. Немного шансов, что конкретная популяция выдержит это испытание, но они есть.

Вернемся к проблеме мягких условий и ослабленного отбора. Можно ли считать условия опытов Шапошникова жесткими? На разных этапах эксперимента смер-

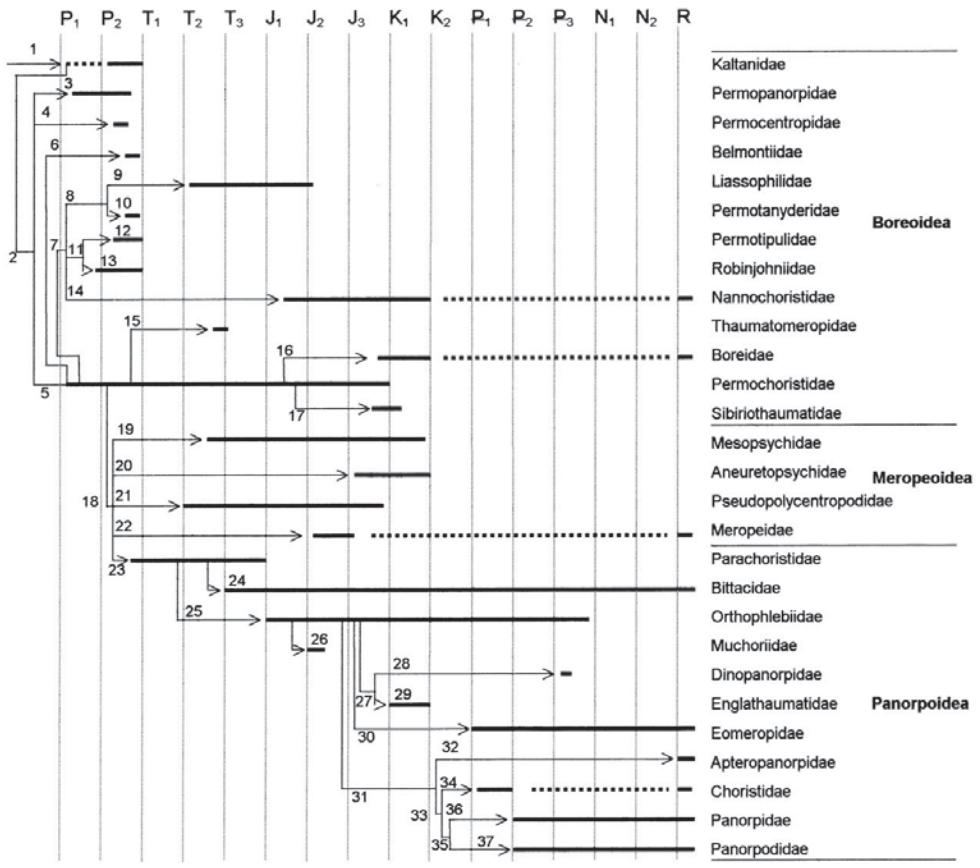


Рис. 4. Филогенетическое древо скорпионниц (отряд Panorpida). По Новокшонову (Novokshonov, 2002), с изменениями.

тность личинок колебалась от 15–22 до 53–75%. Казалось бы, высокая смертность, но при указанном значении плодовитости (36,6 личинок от одной партеногенетической самки; данные только для конечного этапа опыта) она означает выживание как минимум около 10 личинок в потомстве каждой самки и, следовательно, почти десятикратный прирост популяции в каждом поколении. Другими словами, смертность в этих опытах была была весьма умеренной — очевидно, из-за того, что заботой экспериментатора враги тлей и другие неблагоприятные воздействия были по возможности устранены. Не удивительно, что линии в эксперименте оказались весьма устойчивыми и смогли быть поддержаны в течение 50 поколений — срок, который кажется не очень вероятным для отдельных линий в природных условиях. Что же до самого факта пересадки на малопригодное и совсем непригодное растение, то он как раз не является чем-то необычным. В природе тли должны часто оказы-

ваться в подобном положении: то крылатую самку занесло ветром в неподходящий биотоп, то дождь или ветер сбросили бескрылую тлю на другое растение. Просто в природе это трудно заметить, потому что там, в отличие от лаборатории, насекомое не на своем месте обычно гибнет.

Мы редко задумываемся, говоря о жестких, катастрофических и тому подобных условиях. Равновесная плотность популяции соответствует тем ее значениям, при которых смертность уравновешивает репродуктивный потенциал популяции. Это означает, что из всего потомства каждой самки в среднем только одной из ее дочерей удается оставить свое потомство («закон Бекетова»: А.Н. Бекетов, 1860; годом раньше о том же писал, например, Ч. Дарвин, 1991: 69). Поэтому элиминация в популяциях в норме (за исключением кратких и более или менее уравновешивающих друг друга эпизодов колебаний численности) оказывается практически равной плодовитости, т.е. близкой к максимуму.

Но если практически полная элиминация потомства есть норма существования популяции, если шансы на оставление потомства для каждой особи всегда минимальны, если вымирание целых популяций — обычное явление даже в экологическом (доэволюционном) масштабе времени, что же мы имеем в виду, говоря об ухудшении условий существования?

Похоже, что ужесточения условий на популяционном уровне в природе вообще не бывает. Даже в приложении к видовому и надвидовому уровню о нем говорить трудно. Здесь ухудшение условий может означать лишь тривиальное (в эволюционном масштабе времени) вымирание видов, влияние которого на эволюцию будет ощущаться лишь как освобождение экологического пространства и, соответственно, смягчение условий. Но природа не терпит пустоты, а экологическое пространство особенно, и выжившие виды мгновенно заполнят пустоту. Они интенсифицируют процесс размножения сохранившихся популяций и тем самым сведут к нулю кратковременное смягчение условий их существования.

Таким образом, эволюционно значимое смягчение условий существования столь же сомнительно, как и их ужесточение. Смягчение условий само по себе означает лишь повышение выживаемости и, следовательно, рост популяции. При этом мальтусова геометрическая прогрессия размножения за считанное число поколений приведет к насыщению экологического пространства и восстановлению нормальных для особи и популяции условий, включая нормальную (равновесную с плодовитостью, т.е. почти стопроцентную) смертность. Изменение характеристик популяции в результате колебаний ее плотности («волн жизни»), как известно, ограничено лишь изменениями в рамках нормальной внутривидовой изменчивости. Тот факт, что колебание плотности популяции представляет собой самое заурядное явление, и тем не менее случаев порожденного им необратимого эволюционного изменения до сих пор не описано, доказывает, что для эволюции это явление не существенно.

Итак, ни смягчение, ни ужесточение условий существования не представляют реальных факторов эволюции. Что же в таком случае может преодолеть устойчивость сбалансированного эпигенотипа и успешно вывести организацию живого существа за пределы исторически обусловленной нормы?

Причина устойчивости сбалансированного эпигенотипа заключается в однажды достигнутом компромиссе между противоречивыми потребностями оптимизации разных адаптивных функций организма. Эти потребности противоречивы в том смысле, что из-за сложного переплетения морфогенетических и функциональных связей между всеми частями и признаками организма адаптивное усиление одной функции должно отзываться потерями эффективности других. Ослабление целостности онтогенеза, облегчающее независимые преобразования отдельных систем, конечно, не только возможно, но и имеет место в природе. Однако это направление (упрощение организации и общая дегенерация) достаточно специфично, требует особых условий и не является ни характерным, ни особенно широко распространенным. В конце концов, чтобы терять высоту организации, надо сначала ее приобрести. Ослабление целостности как механизм эволюции существует, но для объяснения эволюционного процесса его явно недостаточно.

Таким образом, нам необходимо реконструировать условия, в которых изменение организации происходит в условиях сохраняющейся или растущей целостности, либо, скорее, когда временное снижение целостности быстро восполняется. Для этого попытаемся уточнить метафору адаптивного компромисса. Главную проблему для эволюции представляет, как мы видели, противоречивый характер отношений между адаптивными функциями в процессе их оптимизации. Противоречие создается, с одной стороны, тесными онтогенетическими и функциональными связями между системами обеспечения этих функций, а с другой — жестким контролем за должным исполнением всех этих функций. Мы видели, что ослабление связей возможно, но недостаточно для объяснения эволюции. Общее ослабление селективного контроля надлежащего исполнения адаптивных функций, как мы видели, тоже невозможно: в эволюционном масштабе времени элиминация всегда приближена к максимально возможным значениям. Где же выход?

Подсказкой здесь служат обсуждавшиеся ситуации, провоцирующие быструю эволюцию. Общее для них — попадание популяции в новые, непривычные условия. Наиболее прозрачные для нас опыты с тлями показывают, в чем именно состоит необычность новых условий. Там экспериментатор предъявил тлям очень жесткие требованию по одному или немногим параметрам (в данном случае — способность питаться на неподходящем растении), но при этом освободил их от жесткого средового контроля по другим параметрам: защитил от непогоды, хищников, паразитов, болезней и т.д.

Мне не известны исследования, анализирующие подобный расклад интенсивности селективного контроля у первопоселенцев на островах или в новых экологических нишах. Однако общие соображения относительно низкой напряженности конкурентных отношений в островных условиях по сравнению с материковыми весьма правдоподобны. Они подтверждаются относительно высоким иммиграционным потенциалом материковых видов на островах и крайне низким в обратной ситуации. В таких условиях ценотический контроль исполнения некоторых функций (например, функции защиты от хищников и специализированных паразитов, которые в островных сообществах нередко находятся в дефиците) может быть по-

нижен в пользу усиления контроля по другим направлениям. В конце концов, на то условия и новые, чтобы расклад селективных требований там был иным, чем прежде, и в частности, чтобы некоторые функции контролировались существенно жестче, чем в прежних условиях. Если популяция при этом выжила, значит, суммарная элиминация устойчиво не превышала ее репродуктивный потенциал и, следовательно, селективный контроль других функций был снижен.

Таким образом, эволюцию провоцирует, по-видимому, только одностороннее смягчение средового контроля организации, при котором лишь некоторые из адаптивных функций остаются под жестким наблюдением отбора. Очевидным следствием такого одностороннего (несбалансированного) контроля является разбалансировка, дестабилизация сложившейся организации, и она действительно проявляется в подобных случаях (Жерихин в: Деятельность..., 1967; Беляев, 1974; Шишкин, 1984, 1987; McCune, 1990, и др.).

Поскольку при дестабилизации адаптивность системы неизбежно снижается, перестройка едва ли может происходить в нормальных условиях. Из этого следует, между прочим, что нарождающаяся группа вряд ли может внедриться в уже оккупированную нишу и вытеснить ее владельца. Более правдоподобно, что она либо займет нишу, освободившуюся при вымирании ее прежнего обитателя, либо сумеет создать (открыть) новую нишу. Может быть, именно поэтому нам известно довольно много правдоподобных примеров недавнего возникновения новых таксонов в островных условиях, а также при антропогенной интродукции. Особенно поражают гельминтологические примеры (цитированные в дискуссии по докладу Rausch, 1982: 184) о двух последовательных актах видообразования за 300 лет (у паразита домовой мыши, завезенной в Сев. Америку) и о дивергенции двух видов человеческих лентецов не более 16 тыс. лет назад. А вокруг нас таких примеров очень немного, хотя в обычных условиях и биоразнообразие, и степень его изученности гораздо выше, и, соответственно, больше вероятность обнаружения случаев естественного видообразования.

Сказанное позволяет предположить, что эволюция на видовом и в особенности на более высоких таксономических уровнях возможна лишь в результате такого изменения условий, при котором действующий на популяцию отбор становится существенно односторонним. Только такой отбор представляется способным преодолеть устойчивость прежнего хорошо сбалансированного адаптивного компромисса. Однако вновь возникшая группа, прошедшая дестабилизацию и потерявшая былую сбалансированность, должна пройти жесткий всесторонний контроль (отбор по всем адаптивным функциям) и под его действием восстановить свою устойчивость. Другими словами, эволюционное изменение должно пройти через два этапа — дестабилизацию и затем стабилизацию вновь сбалансированного эпигенотипа.

Как уже упоминалось, результаты этих событий можно отождествить соответственно с инадаптивным и эвадаптивным изменением организации. Другими словами, в процессе эволюции организация живых существ проходит три последовательных этапа: инадаптацию, эвадаптацию и стазис. Если, конечно, не случится вымирания, что возможно на любом из этапов, хотя наиболее рискованным в этом

плане, естественно, является процесс эвадаптации, а наиболее спокойным — стазис. Первые два этапа как самые уязвимые по необходимости должны быть кратковременными, а стазис может продолжаться неопределенно долго. Выход из стазиса едва ли может быть спонтанным: причиной должно стать изменение условий. Если такое изменение вызывает рост *общей* элиминации за пределы репродуктивного потенциала, неизбежно вымирание популяции (и вида, если вымерли все его популяции, и старшего таксона, если то же случилось со всеми его видами). Если же условия существования меняются таким образом, что контроль организации становится односторонним, не исключено, что популяция сможет войти в процесс инадаптивного преобразования ее сбалансированного эпигенотипа. А вот сумеет ли она успешно пройти его, и тем более — пройти крайне рискованный процесс эвадаптации, это уже дело случая, причем случая весьма редкого.

Здесь нужно отметить еще одну важную черту нашей модели — ее авторегуляторность. Сколь высоко ни поднялась бы устойчивость (забуференность) эпигенотипа даже заметной части обитателей нашей планеты, катаклизмы вряд ли будут серьезно угрожать разнообразию жизни на Земле, если, конечно, иметь в виду эволюционно значимые отрезки времени. Даже если заметная часть биоразнообразия «закоснеет» в совершенстве и, стало быть, жесткости своих эпигенотипов и окажется существенно «прореженной» очередным катастрофой (субглобальным оледенением, астероидной либо ядерной зимой или подобным апокалипсисом), ничего страшного для биосферы не произойдет. Выжившие виды попадут в ситуацию неполных сообществ с существенно ослабленными конкурентными отношениями. Это будет провоцировать быструю инадаптивную эволюцию, и тем более быструю, чем более обширной была «прополка». По мере заполнения сообществ многие из вытащивших выигрышный билет его потеряют, но чем больше была доля неудачников, тем больше шансов у тех, кто сумеет продержаться чуть дольше. Свято место пусто не будет, оно заполнится. Правда, новые сообщества могут оказаться мало похожими на прежние.

Как известно, даже в окрестностях границы перми и триаса вымирание было хотя и масштабным, но не подавляющим: обычно говорят, что с середины верхней перми было потеряно порядка половины семейств и трех четвертей родов в морях и существенно меньше на суше (рис. 5). Тем не менее, в дальнейшем мир, оправившись приблизительно к середине триаса, оказался очень существенно иным, причем не только по составу, но и по тенденциям. Суммарное разнообразие, достигнутое в морях во второй половине ордовика, далее до середины верхней перми (двести миллионов лет, т.е. лишь немного меньше, чем мезозой и кайнозой вместе!) не росло и лишь колебалось вокруг позднеордовикского уровня. После же пермотриасового кризиса рост возобновился и продолжается до сих пор, уже многократно перекрыв позднепалеозойский уровень стабилизации (рис. 5). Очевидно, сама структура морских сообществ радикально изменилась, дав место гораздо большему росту биоразнообразия.

Другая важная черта нашей модели эволюции — относительно малая предсказуемость результатов ее действия (весьма неполное соответствие между условиями протекания эволюции и ее результатами), что обусловлено большой сложностью эволюционирующей системы и, соответственно, невозможностью простых,

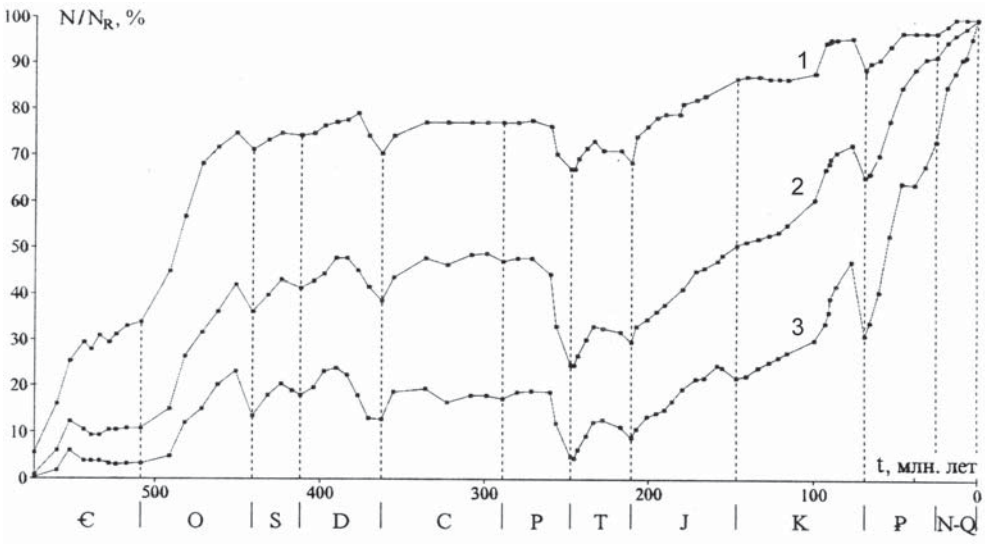


Рис. 5. Изменение разнообразия организмов моря и суши в фанерозое: отряды (1), семейства (2) и роды (3) морских животных (N/N$_R$ — отношение числа соответствующих таксонов на нижней границе века к числу современных таксонов, известных в ископаемом состоянии) (по Алексееву и др., 2001).

предсказуемых решений. Что, конечно, является огорчительным свойством модели, но зато отражает реальность (в отличие от синтетической теории, из которой прогнозируемость эволюции следует, но не наблюдается).

Подход к адаптации как к компромиссу позволяет привести в соответствие с ***селекционистской парадигмой*** («*эволюция есть процесс взаимодействия отбора с наличной организацией, т.е. с продуктом отбора предшествующих поколений*») еще одну важную закономерность эволюции, не выводимую в общем виде из синтетической теории. Я имею в виду неравномерность эволюционного процесса, столь неопровержимо вытекающую из палеонтологических данных. Трехчленный цикл «инадаптация — эвадаптация — стазис» с очень быстро протекающими двумя первыми этапами и длительным периодом эволюционной стабильности легко находит параллели с моделями, предложенными палеонтологами (Симпсон, 1948; Eldredge, Gould, 1972; Stanley, 1975; Gould, Eldredge, 1977) и генетиками (Carson, 1975) с целью ввести неравномерность в синтетическую теорию. Это сходство несомненно, но его не следует переоценивать. Сходна лишь феноменология, а предполагаемые механизмы неравномерности в разных моделях различны, в том числе и в отношении их реалистичности.

Особняком стоит гипотеза ценотической регуляции эволюционного процесса (Красилов, 1969; Жерихин, Расницын, 1980; Жерихин, 1987; Е. Шварц, 2004). Эта гипотеза, также основанная на синтетической теории, на легкой податливости организации

живых существ эволюционному давлению, вводит неравномерность в эволюцию, предполагая жесткость организации сообщества, которая и ограничивает свободу изменений организмов. В своем законченном виде, как она предстает у Е. Шварца (2004), логическая схема гипотезы ценотической регуляции эволюции может быть сформулирована следующим образом. Трофические цепи в нормальном сообществе напряжены (доступная энергия используется более или менее полностью) в результате эволюционного взаимного «притирания» организмов (коэволюции), так что «все места заняты» и эволюционировать некуда, кроме как медленно притираться дальше (когерентная эволюция по Красилову, 1969). Нарушения ценотической структуры провоцируют эволюцию, которая либо быстро затухает, либо, редко, переходит в лавинообразную некогерентную эволюцию, интерпретируемую как биоценотический кризис.

Описанная модель лучше соответствует наблюдаемым процессам, чем основанные только на дискретности биологического вида (см. выше), но она тоже далека от совершенства. Здесь не место разбирать гипотезу ценотической регуляции в деталях. Обращу внимание только на несоответствие в некоторых важных моментах. Если трофические сети повсеместно напряжены и «все места заняты», почему на суше (но не в воде) столь большая доля зеленой продукции устойчиво поступает прямо к редуцентам, минуя консументов? (знаменитый вопрос Ван Валена «Почему мир зелен?»; Van Valen, 1971). Если нарушения, тем более такие масштабные, как антропогенные, продолжаются тысячелетия, а скорость эволюции при снятых ценотических ограничениях должна приближаться к своим максимальным значениям (вид на считанное число поколений в опытах Шапошникова и за первые столетия на Гавайях, см. выше), то почему возникающий ценотический вакуум заполняется мигрантами из других стран или ценозов, а не вновь возникшими видами? И почему до сих пор нет грозных признаков предсказанной Жерихиным (Родендорф, Жерихин, 1974) катастрофы некогерентной эволюции? Все-таки эпигенетический подход предлагает более правдоподобную картину эволюционного процесса, чем синтетический — даже в биоценотической интерпретации.

Сказанное не означает, что сторонники синтетической теории никогда не обращались к идее устойчивости сбалансированного эпигенотипа. Именно об этом писали Э. Майр (1974; см. выше) и другие авторы (например, Van Valen, 1982; Laurin, Bruno, 1988). Проблема в том, что эта идея из совершенно другой, не синтетико-эволюционной парадигмы.

1.1.2.2.2. Проблемы

Таким образом, можно заключить, что многие наблюдаемые особенности эволюционного процесса находятся в неплохом соответствии с предсказаниями эпигенетической теории эволюции и, в частности, метафоры адаптивного компромисса. Однако остаются и проблемы. Загадка распределения эволюционных скоростей, столь очевидно противоположного предсказаниям синтетической теории, пока не поддается безупречному объяснению и с помощью эпигенетической теории, хотя и не находится в столь же неустранимом противоречии с ней.

Действительно, имеющиеся данные прямо противоречат концепции адаптивного компромисса, по крайней мере, на первый взгляд. Если главным фактором, тормозящим эволюцию, мы считаем компромиссную природу адаптации, в частности, трудность изменения хорошо сбалансированного эпигенотипа, то с усложнением эволюционирующей системы и, следовательно, с ужесточением компромисса следовало бы ожидать усиления этого торможения. На самом же деле, как мы видели, эволюция более сложных форм жизни протекает в целом быстрее.

Не все, однако, так просто. Прежде всего, повышенная трудность изменения высших организмов, предсказываемая концепцией адаптивного компромисса, означает меньшую частоту возникновения у них адаптивных изменений, но ничего не говорит о других факторах, определяющих скорость эволюции. Для высших организмов характерна направленность эволюции, своего рода ортогенетический фактор, повышающий кумулятивный эффект ряда последовательных изменений. Действительно, при ненаправленном, хаотическом характере внешних изменений, благоприятствующем броуновской эволюции, случайный возврат условий в состояние, близкое к ранее существовавшему, будет воспринят как таковой теми организмами, которые за прошедшее время изменились поверхностно, неглубоко. Более глубоко и целостно преобразованная система субъективно воспримет возврат к объективно прежней ситуации как новое изменение, требующее новых адаптаций. В результате эволюция высших форм жизни будет включать меньший броуновский компонент и, соответственно, больший объем накопленных изменений (Alberch, 1980; Rachootin, Thomson, 1981; Oster, Alberch, 1982).

Высшие организмы обладают также более ограниченными механизмами популяционной устойчивости. Конечно, индивидуальная устойчивость у них выше: в соответствии с «законом Бекетова» она тем выше, чем ниже характерный для группы темп воспроизводства (плодовитость и длительность генерации), а снижение этого темпа с повышением уровня организации вполне очевидно. Однако достигнутая на этом пути автономизация организма от среды, во-первых, ориентирована на эволюционно освоенную среду и не обязательно хороша в других условиях. Во-вторых, автономизация энергоемка, поскольку требует более тонкой и быстрой оценки состояния среды, без которой невозможны упреждающие реакции на неблагоприятные изменения. Как пишет С.А. Северцов, «горностай, которому для насыщения нужно в день добыть количество мяса, равное половине его веса, и гадюка, которая полгода проводит в оцепенении, а в летний период довольствуется двумя–тремя полевками в неделю, представляют хороший пример различия в энергии жизнедеятельности. Крокодилы в зоологическом саду довольствовались 36 г мяса в день. Близким по весу пантерам и леопардам дают 3,5–4 кг мяса в день» (1941: 288). Зависимость от среды здесь не столько снижается, сколько меняется, так что индивидуальная устойчивость совершенно не гарантирует устойчивости эволюционной.

Более важны в этом контексте механизмы популяционной устойчивости, прежде всего избыточная (резервная) плотность популяции, которая повышает смертность и (или) снижает плодовитость через факторы, зависимые от плотности популяции (Van Valen, 1976). Популяционная устойчивость универсальна, поскольку

снижение избыточной плотности одинаково компенсирует снижение выживаемости независимо от причин этого снижения. Однако объем резервной плотности ограничен, так как ее нельзя устойчиво поднять за пределы емкости пространства ресурсов, а «срабатывание» избыточной плотности тоже имеет нижний предел, за которым выживание разреженной популяции становится проблематичным.

Существуют определенные основания полагать, что между объемом резервной плотности популяции и уровнем организации имеется отрицательная корреляция. Действительно, объем избыточной плотности в целом определяется положением порогов устойчивой плотности — нижнего, за которым популяция вымирает из-за слабости необходимого для выживания взаимодействия особей, и верхнего, превышение которого невозможно из-за ограниченности ресурсов. Верхний порог устойчивой плотности в конечном счете определяется величиной доступного популяции потока энергии, который она может использовать в обеспечение ее существования. При постоянстве этого потока верхний порог устойчивой плотности зависит от энергетических потребностей особи (я говорю об особях, а не о биомассе, поскольку обсуждаемые ниже факторы, влияющие на нижний порог устойчивой плотности, зависят именно от плотности особей). Энергетические же потребности особи быстро растут с повышением организации, во-первых, из-за в среднем более крупных размеров высших организмов, во-вторых, из-за дополнительных затрат на автономизацию, о чем уже говорилось. Поэтому с повышением уровня организации идет быстрый рост энергозатрат особи и, соответственно, снижение верхнего порога устойчивой плотности популяции.

Нижний порог устойчивой плотности определяется различными факторами. Он возникает или повышается с появлением полового процесса, который для успешного размножения требует встречи двух особей, причем не любых двух. Сходный эффект дают адаптации кондиционирования среды (ее изменения деятельностью группы особей в направлении, благоприятном для группы). Первый фактор явственно, хотя и не жестко связан с высотой организации (партеногенез и бесполое размножение обычны и в умеренно продвинутых группах). Для второго механизма такая связь не очевидна, но допустима, поскольку высокая организация благоприятствует развитию более эффективных форм взаимодействия. Поэтому можно заключить, что с повышением организации верхний порог устойчивой плотности популяции сильно снижается, а нижний несколько повышается, снижая объем резервной плотности популяции и ее эволюционную устойчивость. Это не может не повышать скорость эволюции высших групп организмов.

Устойчивость популяции и вида в изменяющихся условиях в немалой степени зависит и от того, насколько организмы способны найти в новой среде мало изменившиеся островки и убежища и удержаться в них. Это, конечно, в большой мере определяется расселительными способностями организмов, которые вряд ли очень тесно связаны с уровнем организации. Но есть и другие, более перспективные факторы в данном контексте. Особую роль играют абсолютные размеры: там, где мелкие формы могут найти себе мало изменившиеся микробиотопы, крупные часто оказываются вынужденными измениться или вымереть. Так, возраст полусовре-

менной фауны (фауны, составленной наполовину из вымерших таксонов, наполовину из доживших доныне) для крупных и мелких млекопитающих различается в 2,5 раза (200 тыс. лет для слонов и копытных против 500 тыс. лет для грызунов, насекомоядных и летучих мышей, Расницын, 1987, табл. 1), причем эти даты приходятся на крайне изменчивый по условиям плейстоцен. У насекомых полусовременная фауна по тем же данным датируется приблизительно 5 миллионами лет.

Как известно, большая часть крупных млекопитающих из своеобразной фауны вымершего тундростепного ландшафта, занимавшего в четвертичное время обширные пространства севера Евразии, вымерла в начале голоцена, а мелкие млекопитающие в основном выжили (Шер, 1997а,б; Жегалло и др., 2001). Насекомые же оказались устойчивыми в течение всего ледникового периода и послеледниковья: по данным В.И. Назарова (1984), из 2000 видов насекомых, известных для четвертичного периода, вымершими считаются не более 30. Из 731 вида, учтенного в базе данных для антропогена Сев.-Вост. Сибири (Sher et al., 2006), только 6–8 видов более или менее уверенно считаются вымершими. Более того, значительная часть характерных тундростепных видов насекомых позднего плейстоцена сохранилась не только в степях Южной Сибири и Монголии, но и в местах их прежнего обитания — на небольших реликтовых «степных» участках в Якутии и даже на Чукотке (Берман, 2001).

Размеры определенно, хотя и не строго, связаны с высотой организации: малые размеры ограничивают возможность усложнения, а крупные требуют какой-то минимальной сложности хотя бы для жизнеобеспечения и координации действий удаленных частей организма. Поэтому доступность стабильных островков в измененных условиях, пониженная для высших форм жизни, должна заметно снижать их эволюционную устойчивость и увеличивать скорость вымирания и эволюционных преобразований.

Перечисленные выше факторы вряд ли исчерпывают все разнообразие связей между высотой организации и устойчивостью, определяющих темпы эволюции, однако другие механизмы пока не столь очевидны. Так что в итоге нам удалось обнаружить один механизм, который, если концепция адаптивного компромисса верна, должен снижать темпы эволюции высших форм жизни. Это компромиссная природа адаптаций как таковая, т.е. трудность изменения более сложной сбалансированной системы. В противоположном направлении действуют более разнообразные силы. В их числе более выраженная направленность эволюции высших организмов, их пониженная эволюционная устойчивость из-за сближения порогов устойчивой плотности их популяций, и меньшая доступность для них «островков стабильности», сохраняющихся при общем изменении обстановки.

* * *

Завершая раздел по онтологии эволюционного процесса, можно сделать вывод, что эпигенетическая теория эволюции находится в хорошем согласии не только с результатами наблюдений и экспериментов в области осуществления и преобразования онтогенеза, но и с палеонтологическими данными по эволюции организмов.

Уверенной интерпретации оказался доступен довольно большой массив фактических данных в обеих областях, и это вселяет надежду, что и оставшиеся проблемы и вопросы со временем будут успешно разрешены.

1.2. МЕТОДОЛОГИЯ ФИЛОГЕНЕТИКИ, ТАКСОНОМИИ И НОМЕНКЛАТУРЫ

То, о чем шла речь выше — «как *это* (например, эволюция) происходит на самом деле» — в философии называется онтологией. Теперь поговорим о методологии — о том, как *это* (родственные отношения и систему организмов и систему их названий) следует изучать.

В своей обычной работе ученый не фиксирует внимание на ее методологических основах. Однако когда привычные стандарты и методы начинают давать сбои или просто перестают нас удовлетворять, возникает соблазн устроить нечто вроде научной революции (Kuhn, 1970): отбросить привычные методы и стандарты вместе с методологией, на которой они базируются, и заменить чем-то другим. Революции, даже научные, редко проходят бескровно, в том смысле, что они отбрасывают подходы, еще вполне работоспособные, хотя и в несколько ином контексте, и результаты значимые, но требующие переосмысления. Поэтому предпочтительнее заново проанализировать методологические основы научной деятельности в надежде выявить и исправить слабые места и тем сохранить как сам подход, так и основную часть полученных с его помощью результатов.

Нынешняя революция в теории систематики (таксономии) и тесно связанной с ней филогенетике тянется уже полвека и порождена, на мой взгляд, стремлением к формализации, автоматизации и стандартизации научного процесса, к усилению его объективности и воспроизводимости результата. И соответственно к снижению роли индивидуальности исследователя, особенно его интуиции.

Эта революция связана с компьютеризацией нашей жизни (не только науки), и началась она, естественно, на Западе. Компьютеризация требует формализованных, математизированных методов, свободных от интуиции или хотя бы кажущихся свободными. В систематике первой ее фавориткой стала фенетика, потом умами целиком завладела кладистика, благо давние труды Вилли Геннига наконец были открыты американцами и переведены на английский. Кладистика и поныне в основном соответствует западному, прежде всего американскому мироощущению, хотя и там уже возникают вопросы и скепсис. Но и у нас кладизм начинает перерастать из моды в образ мыслей, и все же сравнительный анализ кладистической и не кладистических методологий встречает здесь меньшее сопротивление.

Прежде, чем перейти непосредственно к филогенетике, таксономии и номенклатуре, мне хотелось бы обсудить некоторые более общие методологические проблемы и, в частности, саму методологию познания.

Начнем с целей познания. Издавна различались два основных подхода, дедуктивный и индуктивный, к которым сравнительно недавно (менее столетия назад) приба-

вился еще один, гипотетико-дедуктивный метод, связанный с именем Карла Поппера. Сильно огрубляя, можно сказать, что при дедуктивном подходе ученый исходит из некоторой системы постулатов, которые он принимает в качестве истинных, и строго логическим путем выводит из них следствия, которые по этой причине принимаются столь же истинными. При индуктивном подходе ученый делает выводы не из постулатов, а из наблюдений («фактов»), и будучи уверенным в истинности этих фактов, тоже считает свои выводы истинными, т.е. описывающими действительное положение вещей (то, что есть «на самом деле»). Различие это, однако, мне не кажется принципиальным, поскольку постулаты не берутся «с потолка», а формулируются, пусть из общих соображений, но так, чтобы результаты их применения были совместимы с опытом, с реальностью. То есть дедукция тоже ориентирована на наблюдения и, следовательно, в той или иной мере опирается на индукцию. С другой стороны, при индукции результаты наблюдений обобщаются в виде умозаключений о природе вещей, которые в дальнейших размышлениях уже используются в качестве постулатов. Именно это сходство позволяет использовать дедуктивный и индуктивный методы в качестве единого подхода, ставящего целью познания постижение *истины*.

Напротив, для гипотетико-дедуктивного метода любые выводы, делаемые безразлично из чего — из наблюдений ли, из постулатов или из любых других обобщений, остаются гипотезами, т.е. умозаключениями, требующими обязательной проверки. Гипотезу в принципе невозможно верифицировать, т.е. раз и навсегда доказать ее справедливость (истинность). Как мы увидим, ее нельзя и опровергнуть раз и навсегда, можно лишь принять решение о ее адекватности или неадекватности имеющимся данным, т.е. о возможности или нежелательности опоры на нее в дальнейшей познавательной или иной деятельности. Таким образом, гипотетико-дедуктивный метод, ныне признанный наиболее соответствующим реальному процессу познания, ставит целью не *постижение* истины, а *приближение* к ней с помощью эффективных методов познания.

Итак, каждый шаг познания включает, на мой взгляд, шесть последовательных этапов (табл. 1). Опираясь на предшествующий опыт и знание, мы ставим задачу и планируем сбор материала. Затем проводим наблюдения и/или ставим эксперимент и анализируем результаты, пытаясь отыскать знакомые элементы в незнакомой (еще не понятой) видимой картине. Опираясь на общий опыт и результаты предыдущего знакомства с подобными объектами, мы выделяем среди знакомых элементов более важные для целей нашей работы, т.е. те, что могут помочь нам выявить важные черты пока непонятной картины. В свою очередь, важными мы считаем черты, оказывающие, как мы предполагаем, сильное влияние или иначе тесно скоррелированные со структурой нашей картины и тем позволяющие ее понять и предвидеть ее поведение в разных обстоятельствах. Например, когда систематик обнаруживает совершенно новую группу насекомых и начинает их классифицировать (создавать внутреннюю систему группы), то, зная о существовании и возможных различиях полов и стадий онтогенеза, он исключит признаки, различающие самцов и самок, взрослых и личинок и т.д., из числа таксономически важных признаков, как бы ни глубоки были эти различия сами по себе. Сходным образом мы обычно оказываем предпочтение структурным признакам перед признаками окраски.

Таблица 1. Шаги познания

1	**постановка задачи и планирование сбора данных**
2	**наблюдение и эксперимент**
3	**поиск аналогий:** знакомых элементов в новой для нас картине, и выделение более важных из них — тех, что могут отражать глубинную структуру системы
4	**создание гипотез** о закономерностях и механизмах, лежащих в основе видимой картины
5	**попытка фальсификации этих гипотез**: выведение следствий из них и их сравнение с результатами наблюдений и экспериментов, как прежних, так и новых, проведенных специально для проверки гипотез
6	**оценка результата** с помощью презумпций: если найдены фальсифицирующие доказательства, нужно решить, достаточно ли они надежны и убедительны, чтобы отказаться от гипотезы

Здесь начинается четвертый этап. Мы строим гипотезу об особом сходстве между исследуемой картиной и некоторым классом картин (patterns), изученных ранее и отличных от изучаемой. Гипотеза должна быть прогностичной, т.е. указывать на некий механизм, ответственный за сходство, или предсказывать сходство по многим другим признакам. Это позволит сделать дальнейшее предположение о поведении нашей картины (системы, совокупности предметов и явлений) в различных условиях и обстоятельствах. Возвращаясь к предыдущему примеру, систематик выдвигает гипотезу, что, например, сходство по структурным признакам указывает на более высокий (скажем, родовой) уровень общего сходства, тогда как окраска относится к более низкому (например, видовому) уровню. Другими словами, систематик предполагает, что такая гипотеза позволит классифицировать его группу насекомых более естественным образом, чем альтернативный подход (например, придание большего веса признакам окраски).

Четыре предыдущие этапа познания сильно зависят от личного опыта и интуиции исследователя. Их формальная когнитивная (познавательная) структура еще не ясна, и я не буду обсуждать их в деталях.

Пятый этап — тестирование, проверка предложенных гипотез, для чего из гипотез выводят возможно более длинные и разветвленные цепи следствий. Эти следствия (предсказания) сравнивают с результатами наблюдений и экспериментов (подробнее см. ниже).

Шестой и последний этап состоит в принятии решения, приемлема ли каждая из предложенных гипотез по результатам испытания, следует ли ее сохранить для дальнейшего тестирования, или она должна быть отброшена. Опять-таки, примеры и обсуждение следуют далее.

Со времен Карла Поппера (1983) известно, что все результаты научного исследования — не более чем гипотезы, которые невозможно окончательно подтвердить (верифицировать). Поппер, правда, считал, что гипотезу можно хотя бы окончательно опровергнуть (фальсифицировать), но он был не прав, так как окончательная фальсификация — это одновременно окончательная верификация альтернативной гипотезы, что фальсифицирующий результат не есть ни случайность, ни результат действия неучтенных факторов и обстоятельств. Если вы утверждаете, что все лебеди белые, а вам предъявляют черного, то прежде чем отказаться от вашей гипотезы, следует попытаться отвергнуть по крайней мере две другие возможности: во-первых, что это не лебедь (а, например, гусь, или искусная подделка, или что-то еще в этом роде), во-вторых, что лебедь не по-настоящему черный (например, искусственно окрашен). По моему убеждению, эти альтернативные возможности всегда оцениваются в терминах вероятности (правдоподобия), а не простого ответа «да» или «нет», как считал Поппер. Именно поэтому необходим шестой этап познания, когда мы сравниваем конкурирующие гипотезы и принимаем решение, оценивая альтернативные фальсифицирующие доказательства.

Так что все наши знания — это гора опирающихся друг на друга гипотез, причем гора вершиной вниз, поскольку базовых гипотез мало, а опирающихся на них частных — бездна. Но беда еще и в том, что наши инструменты анализа не соответствуют тому материалу, которым призваны оперировать: они ориентированы на поиск истины, а не на манипуляции с гипотезами. *Доказательства* отталкиваются от положений, принимаемых за истинные, но даже в математике эти базовые постулаты могут быть оспорены, а у нас в биологии их и вовсе не сыскать. *Законы* как эмпирические обобщения высокой степени надежности не так уж надежны — даже такие фундаментальные, как законы сохранения вещества и энергии. А наши эволюционные законы, вроде биогенетического, необратимости или неспециализированного предка, совсем мало надежны.

Объяснение тоже не лучший инструмент для проникновения в природу вещей. Объяснение вводит наблюдаемые феномены в общий контекст, но способ непротиворечивого введения факта в контекст совсем не обязательно уникален, как и сам контекст. Не случайно одни и те же эволюционные феномены объясняются, и нередко с приблизительно равным успехом, синтетистами, ламаркистами и теологами. Собственно, Поппер и развил фальсификационистскую концепцию, отталкиваясь от своего фрейдистского опыта, когда убедился, что нет и, главное, невозможно себе представить ситуацию, которая не может быть успешно объяснена в рамках психоанализа. Именно на этом основании он отказал фрейдизму, а равно марксизму и дарвинизму в принадлежности к науке. Справедлива ли его оценка, вопрос отдельный. Мне кажется, Поппер не прав, поскольку в соответствии со своей концепцией фальсификационизма он имел в виду experimentum crucis: решающий эксперимент, который один должен фальсифицировать всю соответствующую систему взглядов и тем дать окончательный ответ на поставленный вопрос. Я не думаю что это возможно: опровергнуть гипотезу или систему гипотез, причем не окончательно, а лишь с той или иной степенью правдоподобия, может только большая

совокупность наблюдений. Как именно это должно выглядеть на практике, вопрос специальный, и решать его здесь я не берусь.

Итак, получается, что мы обладаем только очень ненадежным знанием и неадекватными инструментами для работы с ним. В этом пессимистическом выводе что-то явно не так: если бы он был справедлив, наука не достигла бы и сотой доли того, чего она достигла. А в обыденной жизни истина нам еще менее доступна, чем в науке, а задачки там попадаются куда более ответственные, когда цена ошибки — жизнь, а порой и жизнь многих. Тем не менее, и эти задачи мы в целом решаем достаточно успешно, чтобы выживать при нашем ничтожном репродуктивном потенциале.

Очевидно, адекватные инструменты у нас все же есть, и мы их активно используем, только не даем себе в этом отчет, как месье Журден не догадывался, что говорит прозой. Вытащить искомый инструмент из подсознания сумели, и очень давно, юристы, но и они не заподозрили его универсального значения. Этот инструмент, по моему убеждению, презумпция (Расницын, 1988а). Ее парадигмальный вариант (образец, с которым можно сверять все другие презумпции, т.е., говоря по-нашему, типовой экземпляр) — конечно, презумпция невиновности: «*Как бы тяжелы ни были подозрения, подозреваемый должен считаться невиновным, пока и поскольку его вина не доказана должным образом*». Что такое «должным образом», вопрос отдельный и очень важный, к нему еще придется вернуться. В остальном же все презумпции построены однотипно: *для определенного класса задач презумпция предлагает типовое решение, которое следует принять независимо от того, есть ли или нет свидетельства в его пользу, но при условии, что надежные свидетельства против этого решения отсутствуют*.

Вот несколько примеров презумпций из нашей области (подробнее о презумпциях см. ниже). Последовательность слоев земной коры следует интерпретировать как временну́ю последовательность напластований, пока и поскольку нет надежных свидетельств обратного. Гомотаксальные (сходного таксономического состава) комплексы ископаемых следует рассматривать как геологически синхронные, если тому нет серьезных контраргументов. Любой таксон нужно считать монофилетическим, если нет убедительных свидетельств его полифилии. Сходство организмов должно рассматриваться как унаследованное до тех пор, пока не будут представлены надежные аргументы его множественного происхождения. Онтогенетическую последовательность изменений организма следует интерпретировать как эволюционную, если только нет достаточных оснований интерпретировать ее иным образом. И вообще, не следует умножать сущности без нужды («бритва Оккама»), т.е. принимайте самые простые решения до тех пор, пока и поскольку не обнаружены серьезные основания принимать более сложные.

На что я хотел бы обратить здесь внимание. Презумпция есть не более чем концентрированный опыт удачных решений конкретных задач. Так в норме для здоровья общества опаснее осудить невиновного, чем оставить преступника на свободе. Нормальная последовательность слоев более обычна, чем обратная. В геологичес-

ком масштабе времени миграции обычно мгновенны, и существенная асинхронность сходных по составу комплексов ископаемых — вещь не частая. Доказуемая полифилия таксона — ситуация не слишком обычная, особенно у высших организмов. Совпадение, в первом приближении, онтогенетической и палеонтологической последовательностей действительно бросается в глаза во многих случаях. И т.д. Но всегда есть исключения, и порой их много. Так много, что применимость презумпции нередко бывает ограниченной. По утверждению Г.А. Заварзина (1987; см. также Woese, 1987), у микроорганизмов сходство (кроме как по первичной структуре ДНК) чаще приобретается независимо, чем наследуется, и соответствующая презумпция к ним неприложима. В четвертичной палеонтологии с ее дробной хронометрией миграции нередко фиксируются как доказуемая асинхронность гомотаксальных комплексов. Советское общество было организовано таким образом, что его здоровье поддерживала скорее презумпция виновности (т.е. реально правосудие там вершил не суд, а следствие, чьим законным инструментом является презумпция виновности). И так далее.

Уже по одному этому не следует анализировать презумпции в терминах истинности или пригодности *в целом*: можно лишь говорить о том, что данная презумпция неплохо работает в данном контексте, а альтернативная ей успешно применяется в некоторых других случаях. Следует еще иметь в виду, что для решения одной и той же задачи могут одновременно применяться разные презумпции, и рекомендуемые ими решения могут оказаться несовместимыми. Так, относительно эволюционной последовательности изменений некоторой структуры (что в филогенетической терминологии составляет задачу поляризации признака) важные указания могут давать палеонтологическая и онтогенетическая последовательности, характер распространения разных состояний признака в исследуемой совокупности и за ее пределами, сложность и степень функционального совершенства разных вариантов данной структуры, наличие рудиментов и т.д. (см. ниже). Каждому из этих подходов соответствуют свои презумпции, и результаты их приложения к конкретной задаче нередко противоречивы. Например, многие признаки черепа взрослого человека соответствуют эмбриональным признакам человекообразных обезьян, а в нашем онтогенезе соответствующих признаков взрослых человекообразных нет. Т.е. биогенетическая презумпция указывает на происхождение обезьян от человека. Напротив, в палеонтологической летописи черепа человека появляются значительно позже обезьяньих, свидетельствуя скорее об обратном ходе событий.

В этом конкретном примере решение достаточно очевидно: человеческий череп вторично приобрел эмбриональные черты в результате относительного замедления соответствующих онтогенетических процессов. В других же случаях такой ясности может и не быть. Чтобы ответить на вопрос, представляет ли собой палеонтологическая последовательность тот самый серьезный контраргумент, который делает неприемлемыми рекомендации биогенетической презумпции, или же наоборот, онтогенетические данные не позволяют следовать палеонтологической презумпции, — для этого нужен опыт, интуиция и вообще искусство.

Конечно, и здесь на помощь приходят презумпции. Например, при наличии нескольких независимых источников филогенетической информации, дающих противоречивые указания, нужно следовать указаниям большинства. Действительно, в полном согласии с палеонтологической презумпцией целый ряд других человеческих органов (прежде всего мозг, но также вывернутые губы, резко дифференцированный волосяной покров и т.д.) имеет достаточно выраженный продвинутый (апоморфный) характер. Первичная структура ДНК также тесно сближает человека не с человекообразными в целом, а только с шимпанзе. Это опять-таки противоречит биогенетической презумпции, которая предполагает близость человека к корням всех человекообразных, а не одного только шимпанзе. Однако мнение большинства тоже не всегда глас божий: когда в меньшинстве оказываются источники информации, зарекомендовавшие себя как особо надежные, нужно следовать им вопреки советам большинства. Если же мы станем разбираться дальше, то найдем еще массу оговорок.

Как легко видеть, использование презумпций не есть простое дело, оно всегда требует опыта, интуиции и смелости, поскольку риск ошибки никогда не бывает пренебрежимо мал. Но такова жизнь, а наука тем более. И другого пути познания я себе не представляю.

1.2.1. ФИЛОГЕНЕТИКА

Филогения понимается как история конкретной группы в терминах уменьшающегося генеалогического родства и изменяющегося сходства между организмами. Эволюция обычно протекает слишком медленно, чтобы ее можно было наблюдать непосредственно, так что филогения познаваема только через ее результаты. Эти результаты — признаки формы и функции организма, включая морфологические, физиологические и поведенческие признаки, отношения организмов к биотическим и абиотическим факторам, их распространение в пространстве и во времени, и т.д.

В учебниках и публикациях нетрудно найти простые схемы и однозначные критерии родства. Однако простые правила в нашем деле слишком часто подводят, и вместо них приходится использовать более гибкий и трудный в обращении инструмент — презумпцию (табл. 2).

Первая и центральная презумпция филогенетики это **презумпция** ее **познаваемости**: *любое сходство следует считать унаследованным, пока и поскольку не доказано обратное*. Геннинг (Hennig, 1966a) назвал данное положение «дополнительным (auxiliary) принципом», но на мой взгляд это центральное обобщение в филогенетике, утверждающее ее познаваемость. Действительно, «if homoplasy is universal, the characters imply nothing about the genealogy» [«если гомоплазия (независимо приобретенное сходство) универсальна, признаки не несут никакой информации о генеалогии»] (Farris, 1983: 14).

Здесь не все так уж очевидно. Человек всегда рождает человека, а не обезьяну, независимо от условий и обстоятельств, и здесь сходство однозначно указывает на происхождение. Напротив, вода остается водой, получена ли она сжиганием водорода или окислением липидов в организме. Дело здесь в разной сложности объектов,

Таблица 2. Презумпции филогенетики

Область применения	Название	Формулировка
общая	познаваемости филогенеза	любое сходство следует считать унаследованным, пока и поскольку не доказано обратное
анализ групп	палеонтологическая	из двух предположительно близко родственных групп та, что впервые появляется в более древних отложениях, признается за предковую, пока и поскольку не представлено надежных свидетельств обратного
анализ различий	палеонтологическая	трансформационную серию следует поляризовать в соответствии с палеонтологической последовательностью состояний признака, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного
анализ различий	биогенетическая	трансформационную серию следует поляризовать в соответствии с онтогенетической последовательностью состояний признака, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного
анализ различий	аналогии	если трансформационная серия успешно поляризована в одной группе, направление преобразований в другой группе следует считать сходным, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного
анализ различий	функционального совершенства	из двух состояний признака то, что соответствует более эффективной адаптации, следует считать апоморфным, пока и поскольку нет убедительных свидетельств противного
анализ различий	сложности	сложную структуру следует считать апоморфной относительно более простой, пока и поскольку нет убедительных резонов считать иначе
анализ различий	рудиментов	состояние, обнаруживающее следы преобразования из другого состояния, следует считать апоморфным относительно последнего, пока и поскольку нет убедительных резонов считать иначе
анализ различий	необратимости	если мы видим некоторое направление изменений определенно реализованным, то предпочтение следует отдать той из конкурирующих кладограмм, которая не предполагает изменений в противоположном направлении, пока и поскольку нет надежных контраргументов
анализ различий	сохраненного распространения признака	состояние признака, найденные только внутри группы, должно считаться апоморфным по отношению к тому, что распространено и за ее пределами, пока и поскольку нет убедительных контраргументов

Таблица 2 (окончание)

анализ сходств	парсимонии	наибольшее доверие заслуживает та клодограмма, что постулирует наименьшее число гомоплазий, — если нет серьезных оснований считать наиболее обоснованной другую кладограмму
анализ сходств	взвешенного сходства	в случае конфликта сходств унаследованными следует считать те из них, которые по опыту изучения других групп, особенно близкородственных, известны как более надежно отражающие родство, — если нет серьезных оснований считать иначе

из-за которой живые организмы меняются в тесной зависимости от их истории, а превращения химикалий существенно контролируются обстоятельствами и простыми правилами, но не историей. Но живые существа также различны по уровню сложности. Как уже упоминалось, у прокариот объем независимо приобретенного сходства столь велик, что традиционными методами расшифровать их филогению не удается. Такие наблюдения с необходимостью ограничивают возможности изучения филогении.

Существуют и не столь экзотические ограничения. Расхождение низших таксонов происходило в не столь отдаленные времена, как дивергенция крупных групп, и следы этих событий должны были бы сохраниться лучше. Но генеалогические отношения между видами, особенно в крупных родах, обычно менее ясны, чем между семействами. Я вижу только одно приемлемое объяснение этого феномена: гомоплазия, т.е. независимо возникшее сходство, вещь гораздо более обычная, чем мы привыкли думать, и она особенно обычна у близко родственных форм, поскольку их сходная организация предопределяет и сходную реакцию на сходные изменения.

Действительно, когда группа тщательно изучается и на палеонтологическом, и на современном материале, обилие гомоплазий и широкое распространение параллельной эволюции становится особенно наглядным, в том числе и на высших таксономических уровнях (подробнее см. ниже, Раздел 3.1). Под старым термином аристогенез (Osborn, 1934) эта закономерность обсуждается, например, А.С. Раутианом (1988).

Параллельная эволюция в близко родственных группах обычно описывается как проявление определенной эволюционной тенденции, свойственной группе. Эта тенденция может быть понята как эпифеномен базовой синапоморфии (underlying synapomorphy: Saether, 1979, 1986; термин сходный, но не идентичный ключевому ароморфозу Иорданского, 1977, 1979). Понятие базовой апоморфии подразумевает апоморфию (любое изменение в структуре или функции), которая была приобретена общим предком группы и которая индуцирует сходные изменения у некоторых или многих членов группы. Например, приобретение упругого продольного стержня (хорды и наследующего ей позвоночника), давшее возможность аккумулировать энергию изгибания тела, позволило различным хордовым независимо приобретать

рыбообразную форму при переходе к активному плаванию (киты, сирены, ихтиозавры, головастики и т.д.). Другой пример, реберное дыхание как отдаленная причина теплокровности, обсуждается Иорданским в упомянутых публикациях. В отличие от этих примеров, мы редко знаем непосредственные причины, ответственные за независимое приобретение определенных признаков членами определенной группы организмов. Тем не менее, я думаю, что в основе большинства случаев массовой параллельной эволюции лежит реальная общая причина — некая однажды приобретенная особенность, т.е. апоморфия (отсюда и название underlying synapomorphy).

Широкое распространение параллельной эволюции не позволяет нам относиться к таксону как к простому продукту дивергенции: свой вклад должна вносить и параллельная адаптация близкородственных форм к сходным условиям, особенно в комбинации с процессом редукции архаического многообразия (термин Мамкаева, 1968). Такой процесс, специально обсуждаемый ниже в разделе о становлении членистоногих, может быть описан как созревание таксона, т.е. накопление сходных изменений в сочетании с элиминацией несбалансированных (инадаптивных) промежуточных групп. Этот подход возвращает нас к старой и хорошо известной гипотезе Дарвина о гиатусе, разделяющем таксоны, как в какой-то (возможно, в большой) мере продукте вымирания промежуточных форм. Созревание таксона может занимать много времени, отчего старшие таксоны часто выглядят более четко разграниченными и допускают более определенное толкование их родственных связей, чем младшие.

Феномен созревания таксона создает проблемы для реконструкции филогенеза. Мы способны восстановить общую форму филогенетического древа, но без большой уверенности в деталях, так что обсуждать вопрос о предковом виде, скажем, для семейства, обычно не имеет смысла. Нередко детальное и разностороннее исследование не выявляет даже отрядную принадлежность предка исследуемого класса — при том, что реальный предок вполне может быть давно найден и описан, но не идентифицирован как предок (Воробьева, 1992). При недостатке данных древо демонстрирует обилие неразрешенных (unresolved) множественных развилков вместо простых дихотомий, которые при более детальном анализе могут превратиться в развилки, уходящие далеко вглубь предкового таксона, причем таксон-потомок может оказаться обладателем нескольких корней вместо одного. Впрочем, проблема полифилии — это уже из области таксономии, а не филогенетики, и подробнее о ней речь ниже.

Остальные филогенетические презумпции могут быть объединены в два больших класса в соответствии с тем, трактуют ли они историю групп или признаков.

1.2.1.1. Анализ групп

При анализе групп применяется главным образом **палеонтологический** метод (также обозначаемый как стратофенетика: Gingerich, 1979, 1990). Палеонтологическая презумпция для групп формулируется следующим образом: *из двух предпо-*

ложительно близко родственных групп та, что впервые появляется в более древних отложениях, признается за предковую, пока и поскольку не представлено надежных свидетельств обратного.

Палеонтологический метод не универсален из-за хорошо известной неполноты геологической летописи, но эта неполнота не является ни подавляющей, ни случайной. Следуя тафономическим закономерностям, мы можем предсказать, какие организмы имеют высокие шансы сохраниться в летописи, а какие нет. Тафономия помогает решить, когда отсутствие некоей группы в конкретном разрезе действительно указывает на ее отсутствие в соответствующем древнем сообществе, а когда такого вывода делать нельзя. Подробнее об этом см. Раздел 2.3.

Например, самые примитивные насекомые щетинохвостки появляются в палеонтологической летописи позже, чем крылатые насекомые (соответственно в вестфальское и намюрское время каменноугольного периода; более древние находки, приписываемые щетинохвосткам (Shear et al., 1984; Labandeira et al., 1988) основаны на слишком фрагментарных остатках), но это не служит надежным свидетельством против происхождения крылатых от щетинохвосток. Дело в том, что ископаемых насекомых находят преимущественно в озерных и, особенно в палеозое, в мелководных морских отложениях. Поэтому большинство ископаемых насекомых — это либо летающие, либо водные или, реже, околоводные, прибрежные формы. Не летающие сухопутные щетинохвостки имеют сравнительно низкие шансы на захоронение.

В отличие от щетинохвосток, перепончатокрылые насекомые хорошо летают, и отсутствие ископаемых перепончатокрылых до середины триаса следует учитывать в любом анализе, использующем палеонтологическую презумпцию для групп. Другими словами, пока нет серьезных свидетельств противного, не следует искать предков перепончатокрылых среди групп, вымерших до триаса.

Эти примеры показывают, что использование палеонтологической презумпции для групп не является простым делом. Оно требует знаний и опыта в палеонтологии и смежных дисциплинах, и тем не менее ошибки неизбежны. Впрочем, таковы все пути познания, и здесь есть лишь две возможности: либо избегать ошибок, либо исправлять их. Первый путь предполагает использование лишь самых безопасных (безошибочных) методов исследования. Избегая более рискованных подходов, мы снижаем требования к знаниям и способностям исследователя, но одновременно резко ограничиваем наш исследовательсктй инструментарий. Это путь массовой, стандартизированной науки, более популярный на Западе (например, кладизм). Мне же кажется предпочтительной свобода выбора методов исследования, позволяющая делать и исправлять ошибки, даже порой оборачивая их на благо науки как источник опыта и открытий. Такой подход дает возможность каждому исследователю, и рядовому, и выдающемуся, максимально использовать свои знания и искусство.

Кроме палеонтологического, существуют другие филогенетические методы анализа групп. Прежде всего, это биогеографический метод, направленный на восстановление истории групп в терминах их географического распространения. Действи-

тельно, расселяясь, группы эволюционируют, так что история расселения должна в какой-то мере коррелировать с генеалогией, и филогенетика может извлечь из этого пользу. Именно этот подход использует кладистическая, или викариантная, биогеография. Здесь, однако, есть серьезные проблемы.

Классическая, дисперсалистская биогеография рассматривает распространение группы как результат ее индивидуального расселения через различные барьеры. В качестве основных факторов распространения здесь выступают (1) географическая структура пространства, (2) дисперсионный потенциал группы, и (3) случайности. Сходный потенциал двух групп предполагает сходство их истории, включая генеалогию, в меру сходства других факторов. Однако все они вместе редко бывают достаточно сходными, чтобы в рамках классической биогеографии можно было бы рассчитывать на хорошую корреляцию между распространением и генеалогией.

Напротив, кладистическая биогеография (ее анализ здесь основан на Humphries, Parenti, 1986) рассматривает и распространение, и филогению групп растений и животных как результат воздействия барьеров (в основном создаваемых дрейфом континентов, но также и климатическими факторами) на их некогда непрерывное распространение. Этот подход игнорирует уникальные случаи и опирается лишь на картины распространения, повторяющиеся в разных группах организмов. Такие совместимые ареал-кладограммы (кладограммы, где названия групп заменены названиями занимаемых ими территорий или акваторий) интерпретируются как свидетельство соответствующей географически зависимой сходной филогении этих групп организмов.

Кладистическая биогеография выглядит идеально соответствующей целям филогенетического анализа групп, так как повторяющиеся ареал-кладограммы позволяют прямо преобразовывать их в гипотетические кладограммы для соответствующих групп организмов. Дело, однако, не так просто. Расселение организмов, определяющееся системой барьеров и расселительным потенциалом организмов (изменчивым, но не беспорядочно), не настолько хаотично, чтобы создавать только уникальные ареал-кладограммы, отсеиваемые методами кладистической биогеографии. В тех случаях, когда ареал-кладограммы повторяют друг друга, они будут уверенно, но ложно интерпретироваться этими методами. До тех пор, пока целенаправленные исследования не подтвердят подчиненной роли расселения в формировании ареал-кладограмм, я бы не рекомендовал пользоваться биогеографическими методами реконструкции генеалогии.

Существует и более серьезная причина такой осторожности. Как классическая (дисперсалистская), так и кладистическая биогеография уделяют совершенно недостаточно внимания вымиранию, явлению не только более чем обычному, но и часто географически упорядоченному. Под влиянием этого фактора ареал-кладограммы дают картины, ошибочно интерпретируемые кладистически. Таковы, например, многочисленные кладистические реконструкции, основанные на «гондванском» распространении (обзор см. Humphries, Parenti, 1986): в большинстве своем они, вероятно, ошибочны, потому что геологическая летопись там, где она существует, обычно фиксирует былое присутствие ныне «гондванских» групп на северных материках, где они в свое время вымерли (подробнее см. Eskov, 1987, 1992).

Палеонтология южных материков во многих случаях недостаточно изучена, но все же известны и обратные ситуации, когда ныне сугубо северная группа палеонтологически фиксируется на юге (l.c.). Равным образом вымирание может быть ответственно и за амфитропические (биполярные) ареалы многих таксонов, представляющие, вероятно, не наследие гипотетической Пацифиды (Humphries, Parenti, 1986), а следы былого всесветного распространения (Разумовский, 1971; Жерихин, 1978, 1993; Eskov, 2002). К сожалению, тропическая палеонтология развита еще слабее, чем южная. Тем не менее, представляется значимым отсутствие в позднем мелу надежных указаний экваториальной неморской биоты, сравнимой с современной тропической (Мейен, 1987б). Единственный имеющий отношение к делу сравнительно богатый комплекс насекомых (около 1200 экземпляров из раннемеловых (позднеальбских) янтарей Бирмы, Rasnitsyn, Ross, 2000; Shedrinsky et al., 2001) не обнаруживает характерных тропических форм, но включает группы, очень характерные для позднего мела Северной Сибири и Канады (перепончатокрылые *Serphites* Brues и *Palaeomymar* Meunier; последний род доживает доныне и имеет преимущественно внетропический биполярный ареал). Представлены и другие группы с ныне северным (верблюдки, Raphidiida) и биполярным внетропическим ареалом. Среди последних интересна диплопода *Phryssonotus*, ныне известная из Средиземноморья, Юж. Африки, Юж. Австралии, Уругвая, Чили и Кубы (Rasnitsyn, Golovatch, 2004; кубинская находка зонально неоднозначна, так как кубинские возвышенности имеют субтропический климат). Напротив, в позднеэоценовое время *Phryssonotus*, как свидетельствует находка в балтийском янтаре, проникал далеко в северную внетропическую зону.

Есть и более сильные свидетельства кардинального отличия былого янтареносного леса Бирмы от тропических лесов, как мы их знаем. В отличие от тропических комплексов миоценовых мексиканского и доминиканского янтарей, равно как и от олигоценовых янтарей Сицилии и Северных Апеннин (Жерихин, 1993), бирманский комплекс лишен термитов семейства Termitidae, общественных пчел и высоко социальных муравьев. Их отсутствие значимо, так как эти три группы насекомых играют ключевую роль в функционировании тропических дождевых лесов (Жерихин, 1978, 1993). В частности, термиты, перераспределяя органику и обеспечивая аэрацию глубоко по всему почвенному профилю, делают возможным глубокое заякоривание высоких тропических деревьев и тем самым их прочную фиксацию в почве. Муравьи предотвращают вспышки листогрызущих насекомых, которые могли бы необратимо прерывать действие листового насоса и тем ограничивать рост деревьев в высоту возможностями одного корневого насоса, как это имеет место в умеренных широтах. Наконец, обилие социальных пчел в тропиках гарантирует там успешное опыление под сомкнутым пологом леса, куда другие опылители проникают плохо. Других функциональных аналогов этих трех групп насекомых мы не знаем ни в прошлом, ни сейчас.

Итак, можно заключить, что филогенетическое значение повторяющихся ареал-кладограмм сомнительно, если только они не подкреплены палеонтологически. Предстоит еще долгий путь к созданию работоспособной биогеографической пре-

зумпции для групп. То же, по-видимому, относится и к другим аналогичным методам, например, паразитологическому, предполагающему определенное соответствие генеалогий хозяина и его специализированного паразита. Будь этот метод достаточно надежен, он позволил бы восстанавливать филогению хуже изученного члена такой пары по аналогии с лучше изученным.

1.2.1.2. Анализ признаков

Перейдем от анализа групп к анализу признаков. Его назначение двоякое: поляризация морфоклины, т.е. определение направления эволюции признака, и проверка сходства на предмет унаследовано ли оно или возникло независимо. Первое направление обозначим как анализ различий, второе — как анализ сходств.

1.2.1.2.1. Анализ различий

Существует несколько методов анализа различий, т.е. определения направления эволюции признаков. Прежде всего, это **палеонтологический** метод, сходный с палеонтологическим методом для групп (стратофенетика, см. выше), но все же независимый от него. Гомоплазия, или независимо приобретенное сходство, не только обычное явление, но и нередко возникает в разных группах более или менее одновременно (или в разное время, но в той же последовательности) и нередко из сходных предшественников. Поэтому во многих случаях мы можем использовать презумпцию, утверждающую, что трансформационную серию *следует поляризовать в соответствии с палеонтологической последовательностью состояний признака, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного*. Данная презумпция особенно полезна при изучении групп с богатой палеонтологией и бедной (или особо склонной к гомоплазиям) морфологией.

Другой и очень сходный метод анализа различий — **онтогенетический метод** поляризации морфоклин, основанный на биогенетической презумпции: *трансформационную серию следует поляризовать в соответствии с онтогенетической последовательностью состояний признака, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного.* Фактически это просто пересказ знаменитого «закона» К. Бэра (Baer, 1828: 224): «*Aus dem Allgemeinsten der Formverhaltnisse bildet sich das weniger allgemeine und so fort, bis endlich das Specialliste auftritt*» («От наиболее общих признаков [т.е. синапоморфий самого старшего таксона, — А.Р.] развитие идет к более частным свойствам [синапоморфиям подчиненных таксонов] и так далее вплоть до наиболее специальных» [синапоморфий конечного таксона]).

Распространено мнение об экстраординарной важности «биогенетического закона» как «прямого аргумента» в филогенетике (напр. Nelson, 1978; Bonde, 1984), но я бы не согласился с этим. Онтогенез гибок, и любая его стадия может быть изменена или утрачена в результате педоморфоза, преимагинальной адаптации (ценогенеза) или рационализации (спрямления) путей развития. В результате биогенетический метод высоко эффективен в изучении филогенеза одних групп и вводит в заблужде-

ние в других: он не имеет априорных преимуществ перед другими методами и действует не как твердое правило, а лишь как презумпция. Последовательность стадий развития — это результат прямого наблюдения, но таковы же и стратиграфическая последовательность ископаемых, и их признаки, и общее распределение признаков в системе организмов. Каждый из этих трех наборов данных сохраняет какие-то следы происхождения и в меру этого отражает филогенез и, следовательно, может быть использован для его реконструкции соответственно их возможностям в каждом конкретном случае, а не согласно каким-то априорным принципам. Назидателен пример человека (Bonde, 1984): мы оцениваем строение его черепа как педоморфное только потому, что знаем топологию кладограммы приматов из других источников (прежде всего это распределение различных признаков, включая структуру ДНК). Иначе, опираясь лишь на онтогенез, признаки человеческого черепа пришлось бы признать симплезиоморфиями с гиббоном и низшими обезьянами, противопоставленными синапоморфиям крупных человекообразных обезьян (см. выше).

Третий важнейший метод анализа различий — **метод аналогии**. Его презумпция звучит следующим образом: *если трансформационная серия успешно поляризована в одной группе, направление преобразований в другой группе следует считать сходным, пока и поскольку не представлено убедительных свидетельств противного.* Действительно, если мы уверены, что крыло летучей мыши — это преобразованная нога, вполне законно предположить то же и для крыла птерозавра и птицы. Сходное предположение в отношении крыла насекомого не столь очевидно из-за глубоких различий, как между самими группами, так и между их крыльями. Однако и оно не вполне абсурдно, так как не исключено участие элементов ноги в формировании крыла насекомого (Kukalova-Peck, 1978; Rasnitsyn, 1981). Равным образом мы знаем, что большинство млекопитающих эволюционировало в направлении увеличении размеров тела («закон филогенетического роста», Cope, 1904). Поэтому мы можем предполагать сходное направление эволюции млекопитающих везде, где это предположение не встречает серьезных контраргументов. То же справедливо и в отношении других так называемых эмпирических закономерностей эволюции.

Еще один хорошо известный **метод функционального совершенства** может быть формализован как основанный на презумпции: *из двух состояний признака то, что обеспечивает более эффективное функционирование, следует считать апоморфным, пока и поскольку нет убедительных свидетельств противного.* Например, живорождение считается продвинутым (апоморфным) по сравнению с откладкой яиц, поскольку оно обеспечивает лучшее выживание потомства (позволяет живородящим формам выживать, несмотря на меньшую плодовитость).

Предыдущей презумпции подчинена **презумпция сложности**: более сложная структура требует от организма дополнительных расходов и поэтому возникает лишь в силу ее большей эффективности. Поэтому *сложную структуру следует считать апоморфной относительно более простой, пока и поскольку нет убедительных резонов считать иначе.* Такие резоны появляются не так уж редко, поскольку сложные структуры сами склонны к дальнейшему упрощению. Сравните лапу примитивного млекопитающего с лошадиным копытом.

Однако такие вторично упрощенные структуры часто демонстрируют рудименты или иные следы утраченной сложности. На этом основан **метод рудиментов** и его презумпция: *состояние, обнаруживающее следы преобразования из другого состояния, следует считать апоморфным относительно последнего, пока и поскольку нет убедительных резонов считать иначе* (например, пока не обнаружилось, что это не рудимент, а зачаток).

Можно еще вспомнить знаменитый **закон необратимости эволюции**, который тоже более чем не безошибочен и представляет собой просто еще одну презумпцию: *если мы видим некоторое направление изменений определенно реализованным, то предпочтение следует отдать той из конкурирующих кладограмм, которая не предполагает противоположного направления изменений, пока и поскольку нет надежных контраргументов.*

Последний метод анализа различий — **анализ распространения признаков**. Его основанием служит презумпция сохраненного распространения признаков: *то состояние признака, что найдено только внутри группы, должно считаться апоморфным по отношению к тому, которое распространено и внутри группы, и за ее пределами, — если только нет убедительных контраргументов.* Анализ распространения признаков — это вероятностный тест, основанный на том, что признак, приобретенный более отдаленным предком, имеет шанс сохраниться у более широкого круга потомков, чем тот, что возник позже в эволюции той же группы.

Когда мы видим некое состояние признака представленным как внутри данной группы, так и за ее пределами, а другое состояние свойственным только этой группе, мы предполагаем (в отсутствие серьезных контраргументов), что первое состояние плезиоморфно относительно второго. Действительно, действуя таким образом, мы можем обойтись предположением о единственном событии, сопровождавшем становление нашей группы. В противном случае, принимая более широко распространенный признак как апоморфный, мы явно или неявно предполагаем как минимум два идентичных события — независимое возникновение апоморфного признака внутри и вне нашей группы. Если мы согласны, что унаследованное сходство более вероятно (более обычно), чем приобретенное независимо, то при прочих равных вторую из этих гипотез следует считать менее вероятной (менее парсимоничной: см. ниже). Так, роговая чешуя есть у всех амниот, волосы только у млекопитающих (и некоторых близких к ним рептилий, Татаринов, 1976), а перья только у птиц (и опять-таки у некоторых родственных им рептилий, Курочкин, 2006). Эти случаи — типичные клиенты презумпции сохраненного распространения признаков: применяя ее, мы делаем предположение, что волосы и перья развились из чешуй (апоморфны по отношению к ним), а не наоборот.

В кладизме («ручном», не компьютерном) анализ распространения признаков под названием метода внешней группы считается важнейшим, если не единственно законным (см., например, Клюге, 2000); в других случаях, правда, абсолютизируется онтогенетический метод (см. выше). В компьютерном («экономном») кладизме, где проблема поляризации трансформационной серии странным образом вообще устранена, под методом внешней группы понимается совсем иная процедура. Подробнее об этом чуть позже.

1.2.1.2.2. Анализ сходства

Перейдем к анализу сходства. Как уже упоминалось, анализу сходства нужен, чтобы отличить унаследованное сходство от независимо приобретенного (гомоплазии). Если мы принимаем нашу первую презумпцию («сходство признается унаследованным, пока и поскольку...»), и если это «пока и поскольку...» не имеет места, такой анализ просто не нужен. Фактически анализ сходств и проводится, только когда сходство по разным признакам распределено противоречивым образом и не может быть унаследованным во всех случаях одновременно. Например, если сходство китов с млекопитающими мы признаем унаследованным, то их сходство с рыбами по плавательным адаптациям приходится считать независимо приобретенным (т.е. гомоплазией), и наоборот.

Существует два основных метода выявления гомоплазии. Один из них — **метод парсимонии**. Он представляет собой прямое приложение первой презумпции: если сходство в норме унаследовано и лишь более редко возникает как гомоплазия, то гомоплазию не следует постулировать без нужды (Farris, 1983: 8), и *заслуживающей наибольшее доверие кладограммой является та, что постулирует наименьшее число гомоплазий*, — если, конечно, нет серьезных оснований считать наиболее обоснованной другую кладограмму. Но почему же опять «*если нет серьезных оснований...*»? Почему парсимония это только презумпция, а не твердое правило, как считают многие? Просто потому, что не все признаки равноценны. Если мы рассмотрим сходство мимикрирующей бабочки с моделью, подсчитаем все сходные элементы в их окраске и сравним это число с числом сходств каждого из этих видов с их ближайшими родичами, я не уверен, что баланс сходств всегда будет в пользу реального родства. Сходство по разным признакам отражает родство с разной степенью надежности. Сходство в типе симметрии и в общей структуре основных органов мы обычно считаем филогенетически более важным, чем в окраске или в деталях структуры поверхности тела, хотя есть и исключения. Например, отсутствие синего пигмента в волосах есть признак всего класса млекопитающих, а различия в составе пигментов в систематике прокариот и растений используются как характеристики самых старших таксонов. Но в целом окраске в филогенетике приписывается подчиненное значение.

Таким образом, филогенетическое значение сходства сильно зависит от того, какие группы сравниваются и какие их признаки сходны. Поэтому взвешивание признаков при выявлении гомоплазии представляется важным. Твердые правила здесь невозможны, по крайней мере в нынешних условиях, поэтому речь идет об очередной презумпции или, скорее, о наборе презумпций, уже частично обсуждавшемся (Расницын, 1988а; Расницын, Длусский, 1988). Здесь требуется еще много усилий для достижения приемлемой полноты. В обобщенном виде **презумпцию взвешенного сходства** можно сформулировать следующим образом: *в случае конфликта сходств* (когда все они не могут быть одновременно признаны унаследованными) *те из них следует считать унаследованными, которые по опыту изучения других групп, особенно близкородственных, уже известны как более на-*

дежно отражающие родство, — если только нет серьезных оснований считать иначе.

1.2.1.3. Компьютерный кладизм

Все, о чем шла речь до сих пор (кроме предпоследнего абзаца предыдущего раздела), касалось «ручной», не математизированной филогенетики. С появлением компьютера был разработан математический аппарат, позволяющий автоматически строить кладограмму по заданному распределению признаков. При этом используются только две презумпции из всех рассмотренных выше: презумпция познаваемости филогенеза и презумпция парсимонии (экономии).

Исходным материалом для анализа является матрица, где для каждого таксона анализируемой группы указывается состояние каждого из всех выбранных признаков. В матрицу вводится одна или несколько «внешних групп» — таксонов, для которых предполагается положение филогенетически вне, но вблизи исследуемой группы. Матрицу вводят в компьютер и обрабатывают с помощью одной из специальных программ (обычно это PAUP или, теперь уже реже, Hennig86). Программа рассчитывает кладограмму самым экономным образом, так чтобы она предполагала минимум шагов (эволюционных событий: дивергенций и изменений состояний признаков). Первичным результатом компьютерных расчетов является неориентированный граф: ветвящаяся линия, свободные концы которой представляют таксоны, включенные в матрицу. Внешние группы используются для «укоренения» кладограммы, т.е. определения ее начала и, соответственно, порядка ветвления.

Таких самых коротких (экономных) деревьев обычно оказывается более одного, поэтому далее используется одна из процедур их согласования, в результате чего и появляются кладограммы с неполным разрешением — с тем или иным числом тройных и множественных развилков вместо простой дихотомии. Неполное разрешение при этом понимается не как свидетельство происхождения более чем двух групп от одного предка (это в кладизме невозможно в принципе), а как результат неполноты данных, указание на то, что использованных признаков недостаточно для полного расчета кладограммы.

Что касается проблемы полярности признаков, ее в компьютерном кладизме просто не существует: компьютер сам рассчитывает направление изменений, позволяющее получить самую короткую кладограмму, а если нам интересно, как, с точки зрения компьютера, шла эволюция, мы можем считать направление изменений прямо с итоговой кладограммы, пользуясь встроенными в программу возможностями («опциями»).Таким образом, все наши веками накопленные знания об эволюционном процессе, о том, в каком направлении могут меняться те или иные признаки в тех или иных условиях и обстоятельствах, оказываются никому не нужным хламом: компьютер разберется лучше нас. Это не карикатура, а утверждение столпов компьютерного кладизма.

Привлекательными сторонами экономного кладизма является возможность автоматической обработки больших массивов данных и более высокая объективность

результатов. Впрочем, и здесь не все просто. Наоборот, именно в ручном кладизме число используемых признаков и анализируемых таксонов фактически не ограничено, а для компьютера такие ограничения существуют, и порой весьма чувствительные. Разница в том, что компьютер требует учитывать состояние всех отобранных для анализа признаков у всех сравниваемых таксонов, а ручной анализ допускает использование каждого признака только там, где исследователь считает его полезным. Второй подход, конечно, субъективен, но зато он учитывает хорошо известное свойство, что один и тот же признак в разных частях системы может иметь совершенно разное значение. Например, изменение числа зубов разных типов имеет первостепенное значение в систематике большинства млекопитающих, но не у китов (и некоторых других отрядов). При компьютерном анализе филогенеза млекопитающих вариабельность этого признака у китов сильно обесценит различия в зубной формуле других отрядов. Конечно, здесь ситуация очевидна, и мы можем просто объявить этот признак «неприложимым» к китообразным. Но в других случаях такой трюк удается не всегда, и в результате теряется масса филогенетически важной информации. Этот важный эффект можно назвать девальвацией признаков.

Претензии экономного кладизма на объективность ограничены еще и тем, что и очерчивание границ исследуемой группы, и поиск и выбор признаков для анализа, и выбор внешней группы — все это включает весьма значительный и неустранимый субъективный элемент. Будучи озабоченным именно объективностью, кладизм не уделяет внимания тем аспектам процедуры, которые не поддаются легкой объективизации, и редко обсуждает их методологию, что не идет на пользу компьютерным реконструкциям.

Исходя из своего практического опыта как в ручном, так и компьютерном анализе филогенеза (подробнее см. Расницын, 2002), могу сказать, что компьютерный анализ в том виде, в каком применяется сейчас, не имеет бесспорных преимуществ. Результаты расчетов разных авторов для одной и той же группы часто оказываются еще более противоречащими друг другу, чем при ручном анализе, да и в пределах одного и того же анализа результат часто оказывается очень чувствительным даже к минимальным изменениям параметров расчета. Самое же главное, что с углублением анализа и с увеличением числа использованных признаков результат далеко не всегда улучшается — мне кажется, прежде всего именно из-за девальвации признаков.

Я не хочу сказать, что экономный кладизм не нужен — он полезен, но не как истина в последней инстанции, а лишь как один из подходов, результаты которого требуют осмысления и проверки так же, как и результаты любого другого метода.

Здесь не было еще упомянуто о реконструкции филогении по последовательности аминокислот в молекулах белков. Я недостаточно знаком с теорией этого метода и не буду говорить о его теоретических достоинствах и недостатках. О результатах же могу сказать, что они бывают очень интересны и информативны, но в деталях часто оказывается, что результаты не лезут ни в какие ворота. Нередко та или другая группа оказывается настолько не на своем месте, что и фанатики, и скептики молекулярных методов одинаково выражают недоумение (см., например, Расни-

цын, 2002). Самое неожиданное, однако, состоит в том, что сопоставление результатов традиционного («интуитивного»), кладистического и молекулярного методов анализа филогении с палеонтологической летописью не показывают преимуществ последнего не только перед традиционным подходом, но и по сравнению с кладистическим анализом морфологии (Rasnitsyn, 2000; Расницын, 2006). В общем, молекулярный метод можно оценить как многообещающий, но пока еще он никак не может заменить другие методы.

1.2.2. ТАКСОНОМИЯ

Таксономическая классификация организует биологическое разнообразие таким образом, чтобы облегчить наше взаимодействие с ним. Существует много форм классификации, созданных для определенных целей и определенных категорий пользователей (например, система жизненных форм, или система вредителей по признакам причиняемого ими вреда). Они не представляют значительных теоретических проблем, и здесь речь пойдет только о той системе, которая используется в качестве междисциплинарного языка. Будем называть ее общей системой организмов.

Таксоны общей системы, чтобы выполнять свои функции, должны быть осмысленными объединениями с точки зрения максимально широкого круга пользователей, как птица представляет вполне определенное понятие не только для орнитолога, но и для охотника, повара и художника. Чтобы соответствовать такой цели, таксоны общей системы должны быть максимально однородными внутри себя и максимально различными между собой по максимально широкому кругу признаков. Это свойство позволяет системе выполнять еще две важнейшие функции. Во-первых, она свертывает информацию о живых организмах в доступной форме. Вспомним, что каждый из нас знает, скажем, о таракане, включая информацию о признаках старших таксонов. Во-вторых, она позволяет предсказывать свойства недостаточно изученных таксонов. Лишь ничтожная часть видов насекомых изучена сколько-нибудь детально, но мы не сомневаемся, что они состоят из эвкариотических клеток соответствующей структуры и функции, и с достаточной уверенностью описываем многие детали биологии даже вымерших видов. Например, находка в нижнемеловых отложениях Забайкалья неполного переднего крыла, определенного как крыло хлебного пилильщика (Cephidae), послужило основанием для предсказания, что уже в начале мела существовали покрытосемянные растения, на которых только и развиваются современные хлебные пилильщики (Расницын, 1969). И покрытосеменные действительно были найдены в той же Байсе и в тот самый год, когда предсказание было опубликовано (Вахрамеев, Котова, 1977).

В систематике последних десятилетий выделяются три основных направления (табл. 3): фенетика, кладизм и еще одно, часто неудачно именуемое «эволюционной систематикой» — в отличие от «филогенетической систематики», первоначального и столь же неудачного названия кладизма (действительно, чем отличаются термины «эволюционный» и «филогенетический» в данном контексте?). Для этого

направления, которое пытается выявить и сформулировать принципы традиционной систематики, был предложен термин «филетика» (Пономаренко, Расницын, 1971).

Различия между тремя направлениями гораздо глубже, чем можно было бы предположить: им соответствуют совершенно различные представления о структуре и происхождении биологического разнообразия.

Одно из перечисленных направлений совместимо с синтетической, а более точно — популяционно-генетической теорией эволюции. Последняя, как мы видели, представляет эволюционный процесс как динамику аллелей в популяциях, контролируемую отбором и стохастическими процессами. Отбор формирует состав популяций и свойства организмов, и делает он это с точностью, ограниченной лишь стохастическими факторами и обменом генами, который унифицирует структуру популяций на уровне, отвечающем не локальным, а усредненным характеристикам отбора.

Организация живых существ предстает здесь набором признаков, свободно тасуемых отбором, а эволюционный процесс — равномерным в той мере, в какой равномерны определяемые средой вариации отбора. Эту равномерность нарушают лишь дивергенции и вымирания, каковые только и могут быть использованы для построения естественной системы организмов. То есть естественная система, отвечающая популяционно-генетической теории эволюции, может быть только строго генеалогической, с границами таксонов, проводимыми по точкам дивергенции (узлам кладограммы). Таксоны выделяются в соответствии с реконструированными фактами их истории, а не их нынешними свойствами, которые важны *только* как исторические свидетельства. Это точное описание кладистической системы: строго иерархической и с исключением парафилетических, т.е. предковых таксонов (табл. 1). Кладизм сводит систему группы к ее генеалогической истории, фенетика к доступным для анализа признакам сходства, а традиционная систематика (в зеркале филетики) пытается использовать и то, и другое, причем не произвольно, а упорядоченным образом (табл. 3).

Таблица 3. Три таксономии

Тип	Эволюционная основа	Задающий процесс	Рабочий критерий	Сходство	Кровное родство
Кладизм	синтетическая	акт дивергенции	синапоморфия	игнорируется	единственная основа системы
Фенетика	эпигенетическая	дискретность биоразнообразия	гиатус	единственная основа системы	игнорируется
Филетика	эпигенетическая	дискретность биоразнообразия	гиатус	задающий критерий	контролирующий критерий

В отличие от синтетической, эпигенетическая теория эволюции, как мы тоже знаем, видит эволюционный процесс прежде всего как процесс эволюционного преобразования онтогенеза и в частности устоявшихся (отобранных в чреде поколений) эпигенетических процессов и их стабилизированных ансамблей — креодов. Напротив, мутации и аллели выступают здесь в роли переключателей между альтернативными траекториями развития, а не в качестве создателей структур, свойств и признаков.

Глубокая взаимозависимость между онтогенетическими процессами и, соответственно, между свойствами и признаками делает оптимизацию целого организма необычайно трудной задачей, продуктом напряженного компромисса. Однажды достигнутый успешный компромисс оказывается прочно стабилизированным (забуференным), поскольку удачная структура организма с большим трудом поддается изменению за пределы нормальной внутривидовой изменчивости (которая сама уже стабилизирована отбором предыдущих поколений). Поэтому эволюция (успешный выход за пределы стабилизированного эпигенотипа) затруднена, мало предсказуема и более или менее скачкообразна, а возникающее в результате биоразнообразие более или менее дискретно. Дискретность эксплуатируется как фенетикой, так и традиционной систематикой, которые строят свои системы путем выявления и прослеживания гиатусов — разрывов непрерывности биоразнообразия. Но обо всем по порядку.

1.2.2.1. Кладизм

Глубинное понимание кладизма разными его последователями отличается столь сильно (ср. Hennig, 1966a и Platnick, 1979), что предлагалось, например, использовать старое название «филогенетическая систематика» для версии Геннига, а кладизм оставить для так называемого трансформированного кладизма (de Queiroz, Donoghue, 1990a). Это предложение не получило большой поддержки, и я сохраняю здесь широкое понимание кладизма. Однако центральное утверждение кладизма, что «фенетическая классификация строится путем группирования по общему сходству, тогда как филогенетическая — по предполагаемым синапоморфиям» (Farris, 1979: 478), остается общепризнанным. Обосновывая его, В. Геннинг (Hennig, 1966a) писал, что таксоны, обозначенные синапоморфиями, образуют систему, изоморфную филогении и потому наиболее эффективную. Отсюда и название системы — филогенетическая. Но есть и другая точка зрения, что, во-первых, само устройство (картина, pattern) природы таково, что система организмов может быть отображена ветвящейся диаграммой (иерархической классификацией). Во-вторых, эта картина (pattern) может быть отображена в результате изучения признаков и поиска иерархического (internested) набора синапоморфий. В-третьих, наши знания об эволюции, как и о системе, выводятся из того же иерархически организованного набора (паттерна) синапоморфий (Platnick, 1979: 538). Таким образом, паттерн признается первичным, а филогения — вторичной. Такой подход ставит вопрос: кто привносит паттерн в природу? каков его генерирующий процесс, если это не эволюция? Пока на этот вопрос не предлагается ответа, я не вижу возможности отдельного анализа паттерн-кладизма (трансформированного кладизма) и возвращусь к его классической версии.

Первый возникающий вопрос касается того, какой именно смысл вкладывается в центральное положение кладизма (синапоморфия как единственное обоснование таксона). Синапоморфия обычно определяется как состояние признака, приобретенное предковым видом группы и потому свойственное всем ее членам и только им. Это определение неточно, поскольку любое приобретенное состояние признака затем может быть утрачено, что считается невозможным для апоморфии (змеи утратили ноги, но не четырехногость как синапоморфию тетрапод). *Апоморфия — не состояние признака, а факт, что такое состояние однажды было приобретено* (факт истории группы).

Специального рассмотрения заслуживает вопрос о группах, лишенных апоморфий. Такие группы именуются *парафилетическими* или *полифилетическими* в зависимости от того, выделены ли они соответственно по симплезиоморфии или гомоплазии. Кладистическое решение состоит в разбиении таких групп на меньшие таким образом, чтобы все они стали монофилетическими (точнее, голофилетическими, см. ниже), т.е. были охарактеризованы апоморфиями. При этом, однако, возникает проблема парафилетических таксонов, которые не удается расчленить на голофилетические составляющие (метатаксоны по de Queiroz, Donoghue, 1990b). Таковы многие вымершие и некоторые современные группы, не все необходимые признаки которых могут быть изучены. В большинстве случаев эту проблему можно было бы посчитать временной и списать ее на неполноту знаний, которая будет преодолена. Однако это убежище неведения не спасает хотя бы потому, что параллельная эволюция, как мы видели, не оставляет нам надежды на расшифровку кладограммы во всех ее деталях.

Еще более существенно, что обязательное разделение парафилетического таксона на голофилетические подгруппы неизбежно приведет нас к предковому виду, который является парафилетическим таксоном по определению и который невозможно разделить на голофилетические составляющие, так как это один вид. Некоторые исследователи и здесь прибегают к убежищу неведения, утверждая. что предковый характер вида никогда не может быть верифицирован (Nelson, 1973a). Однако, как показал Поппер, научные гипотезы в принципе не могут и не должны верифицироваться. С другой стороны, если каждая ветвь филогенетического древа имеет в основании предковый вид, то простой расчет показывает, что таковые должны составлять половину всех когда-либо существовавших видов. Действительно, в случае строгой дихотомии ветвления и при отсутствии филетического видообразования число предковых видов равно числу терминальных видов минус единица. Множественное ветвление (почкование, полихотомия) несколько уменьшает долю предковых видов, филетическая эволюция увеличивает их число, но в первом приближении приходится согласиться, что половина всех описанных ископаемых видов (и, вероятно, немалое число современных) являются непосредственными предками других видов.

Вид, предковый более чем для одного таксона, представляет непреодолимую теоретическую проблему для кладизма, если только не смягчить его центральное утверждение (таксон определяется исключительно через апоморфию). Этот необ-

ходимый шаг был сделан еще Геннигом, который считал, что апоморфия узаконивает таксон не по определению, а лишь как следствие из другого, более жесткого (базового) утверждения об изоморфии между системой и филогенезом. «Время существования вида определяется двумя событиями видообразования: тем, которому этот вид обязан своим возникновением как независимое репродуктивное сообщество, и тем, которое разделяет его на два или более таких сообществ» (Hennig, 1966: 66). Такой путь рассуждений делает дивергенцию единственным процессом, создающим таксоны, а апоморфия оказывается просто маркером дивергенции и, как следствие, таксона. Другим следствием будет исчезновение предкового вида в результате дивергенции — даже если один из продуктов дивергенции не обнаруживает ни малейших отличий от предкового вида (лишен апоморфий). Это утверждение выглядит несколько странным, но по крайней мере оно последовательно.

Таким образом, в кладистической парадигме некоторые (возможно, многие) виды не имеют отличий от своих предков. Тогда у нас нет даже теоретической возможности точно восстановить топологию кладограммы: возможно лишь некоторое приближение к ней. Данное обстоятельство делает преимущества подхода не столь очевидными и открывает другие возможности, например, инвертировать центральное кладистическое утверждение и считать кладистическую систему в конечном счете определяемой последовательностью апоморфий. Тогда события дивергенции можно рассматривать как орудие определения этой последовательности. Такой подход был использован Д. Бразерсом (Brothers, 1975) в его классическом исследовании филогении и систематики жалоносных перепончатокрылых. Сходную позицию, видимо, занимает Г.Дж. Нельсон, утверждая, что «происхождение без изменения ... не является достаточным объяснением таксона» (Nelson, 1989: 280–281).

Как дивергенция не всегда сопровождается апоморфным изменением всех ее продуктов, так и приобретение апоморфии в случае филетической эволюции оказывается не обязательно связанным с дивергенцией. Следовательно, установление точной последовательности апоморфий недостижимо даже в теории. Таким образом, два подхода по меньшей мере сравнимы по их значению для филогенетического исследования — не в том смысле, что они обязательно равноценны в этом отношении, а в том, что их достоинства и недостатки равно заслуживают специального изучения. Например, в версии Бразерса апоморфии вряд ли доступны не только точному секвенированию (выстраиванию в строгую последовательность), но и простому подсчету. В большинстве случаев апоморфии слишком сложны, чтобы можно было представить их возникновение за один шаг (в течение одного события видообразования). Но последовательности элементарных шагов приобретения сложной апоморфии должна соответствовать иерархическая система таксонов, которые в принципе неразличимы.

Другие, более серьезные проблемы кладизма будем обсуждать в сравнении с достоинствами и недостатками фенетики и филетики после их более подробного рассмотрения.

Итак, кладизм утверждает, что система организмов должна быть строго генеалогической, т.е. максимально точно отражать кровное родство организмов. Для этого

таксоны делятся по узлам дивергенции с помощью синапоморфий, т.е. изменений, возникших у предка и выявленных у его потомков. Сходство интересно только как свидетельство генеалогии, а само по себе несущественно. Кладистический таксон не может породить другой таксон: в кладистическом мире таксонов-предков и таксонов-потомков не существует. Конечно, кроме видов, но поскольку идентифицировать предковый вид по мнению кладистов невозможно, предок — это не реальное существо или реальный вид, а просто коллекция примитивных признаков (плезиоморфий), обнаруженных у его потомков. В этом действительно есть резон, поскольку широкое распространение параллелизмов делает разговор о предковом виде в большинстве случаев беспредметным, но оно же делает иллюзорным и самое главное утверждение кладизма о единичном событии дивергенции (или, в другой его версии, о приобретении единичной апоморфии) как о единственном событии, дающем жизнь таксону.

1.2.2.2. Фенетика

В отличие от кладизма, фенетика и традиционная систематика (или, в рафинированном виде, филетика) исходят из целостности живых систем и, соответственно, из дискретности биоразнообразия и заняты поисками гиатусов. Поэтому фундаментальная концепция должна включать процесс, генерирующий такую дискретность. Первоначально дискретность легко объяснял креационизм, сейчас на эту роль реально претендует, по-видимому, только эпигенетическая теория эволюции (см. выше).

Из трех конкурирующих подходов фенетика наиболее прямолинейна в своих целях и средствах. Поскольку дискретность биоразнообразия описывается в терминах сходства, а не родства, то и задачу систематика по мнению фенетиков следует формулировать в тех же понятиях, а именно: система должна в явном виде строиться в терминах сходства. Избежать субъективности здесь можно с помощью исчисления сходства. Методы расчета коллективно именуются таксометрией или чаще, но менее удачно, нумерической таксономией. К сожалению, эти методы не были развиты до заявленного уровня — на мой взгляд не из-за того, что этот уровень недостижим, а потому что фенетика была вытеснена кладизмом до того, как она выполнила свою полезную работу. Действительно, методы таксометрии многочисленны и разнообразны, выбор метода, адекватного задаче, не прост и на нынешнем уровне едва ли возможен без изрядной доли субъективности. Впрочем, это проблема любого подхода, и кладизм здесь не исключение (см., например, Mickevich, 1978): выявить оптимальную область применения конкретного метода, его сильные и слабые стороны можно лишь ценой изрядных усилий. Прежде чем уступить поле боя кладизму, фенетика значительно, но недостаточно продвинулась в этом направлении.

Однако коренная проблема фенетики, на мой взгляд, иная. Сходство, с которым она работает, это не совсем то сходство, которое требует система организмов. Фенетики работают с изученными признаками, число которых должно быть разумно велико, но не более того. Система же, чтобы оптимально выполнять свои функции,

должна опираться на сходства и различия по всем признакам, изученным и не изученным, включая и те, что, возможно, не будут изучены никогда. Конечно, такое сходство недоступно прямому изучению, но оно достаточно важно, чтобы попытаться оценить его косвенно. Именно эту цель и преследует филетика.

1.2.2.3. Филетика

Филетика, как и кладизм, исходит из того, что организация живых существ определяется не только и даже не столько условиями их существования, сколько их историей. Сходство истории (кровное родство) во многом предопределяет и сходство организации. Разница в том, что методология кладизма игнорирует все, кроме родства, фенетика игнорирует родство, а филетика пытается учесть и родство, и сходство.

Для того, чтобы филетический таксон одновременно отражал и сходство, и родственные отношения, он должен быть, во-первых, фенетически (по сходству) максимально однороден и максимально отличен от других таксонов, во-вторых, монофилетичен. Монофилия понимается в широком смысле по сравнению с кладизмом, т.е. включая голофилию (монофилию в кладистическом смысле, см. Ashlock, 1971) и парафилию. Филогенетическая квалификация таксонов определяется линиями происхождения, пересекающими границы таксона. Если его нижнюю границу пересекает единственная линия (один корень), таксон именуется *монофилетическим* (в широком смысле), если их больше — *полифилетическим*. Более точной, впрочем, будет другая формулировка: *таксон следует считать монофилетическим, пока и поскольку нет надежных свидетельств его полифилии* (**презумпция монофилии таксона**).

Кладисты переопределили понятие монофилии, имея в виду не только происхождение (корни) таксона, но и его дальнейшую судьбу. Если верхняя граница монофилетического (в нашем смысле) таксона не пересечена филетическими линиями, т.е. таксон не имеет явных потомков, мы его именуем *голофилетическим*, а кладисты — монофилетическим. Если же его верхняя граница пересечена (потомки есть), и для филетистов, и для кладистов это *парафилетический таксон*. Кладисты именуют голофилетический таксон монофилетическим, поскольку с их точки зрения парафилетический таксон точно так же не имеет права на существование, как и полифилетический. Они не нуждаются в термине, объединяющем голофилетический и парафилетический таксоны: для них такое объединение бессмысленно. А для филетики такой термин совершенно необходим, поскольку там обе эти формы таксона (голо- и парафилетические) признаны и равноправны. Именно таким, филетическим, было первоначальное понимание термина монофилия, оно же принято и здесь.

Существует еще более широкое понимание монофилии — как происхождения естественного таксона несколькими корнями от общего предка в недрах предкового таксона (плюрифилия, пахифилия, широкая монофилия). Именно так сейчас представляют происхождение млекопитающих, рептилий и многих других крупных групп: отсюда и термины маммализация, артроподизация, ангиоспермизация и т. п. Широкая монофилия не только подпадает под определение полифилии в кладистической формулировке, но и вообще исчерпывает реальное содержание этого терми-

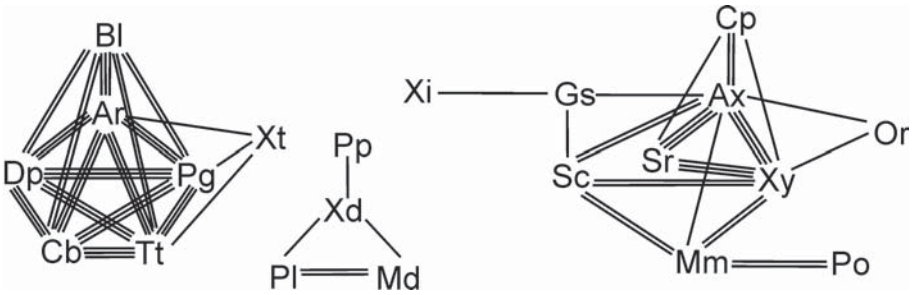


Рис. 6. Фенетическая структура низших перепончатокрылых насекомых на уровне семейства, демонстрирующая континуумы нескольких иерархических уровней (из Расницына, 1972б). Линиями изображены уровни сходства: одинарной линией — низший уровень из изображенных, тройной — наивысший. Сокращения: Ar — Argidae, Ax — Anaxyelidae, Bl — Blasticotomidae, Cb — Cimbicidae, Cp — Cephidae, Dp — Diprionidae, Gs — Gigasiricidae, Md — Megalodontesidae, Mm — Myrmiciidae, Or — Orussidae, Pg — Pergidae, Pl — Pamphiliidae, Po — Paroryssidae, Pp — Parapamphiliidae (ныне в Sepulcidae), Sc — Sepulcidae, Sr — Siricidae, Tt — Tenthredinidae, Xd — Xyelydidae, Xl — Xyelidae, Xt — Xyelotomidae, Xy — Xiphydriidae.

на. Согласно определению, за пределами широкой монофилии остается только множественное происхождение таксона, естественность которого отрицается (мы еще будем иметь дело с ними в разделе 1.2.3.3). Но для искусственного таксона множественность его происхождения тривиальна, и вряд ли кому-то придет в голову это обсуждать специально. Содержать отдельный термин для такого случая мне кажется излишним, так что я буду называть полифилией все случаи множественного происхождения таксона, как это и сформулировано выше.

Таким образом, оказывается, что многие (если не все) **хорошо изученные таксоны** являются полифилетическими в указанном смысле. В то же время трудно усомниться в естественности рептилий, млекопитающих, членистоногих, покрытосеменных и многих других таксонов, для которых более или менее убедительно показано происхождение более чем одним корнем от предкового таксона. Таким образом, полифилия может оказаться нормой в таксономии. И тем не менее я считаю, что методологически правильнее исходить из презумпции монофилии. Тому я вижу две причины: во-первых, на нынешнем весьма низком уровне изученности большинства таксонов обнаружение множественности происхождения конкретной группы скорее будет фальсифицировать гипотезу ее естественности, чем презумпцию монофилии. Если же группа действительно естественна, то дополнительное исследование, спровоцированное обнаружением полифилии (см. ниже), только подтвердит ее естественность и в конце концов заставит признать презумпцию монофилии несправедливой в данном конкретном случае.

Существует и другая причина, почему отказ от презумпции монофилии (в принятом здесь понимании, исключающем широкую монофилию) представляется ме-

тодологически опасным. Это означало бы отказ от использования филогенеза для контроля естественности таксона (см. ниже) и, следовательно, переход на позиции фенетики. Такое решение кажется по меньшей мере преждевременным.

Вернемся к филетической процедуре. Филетический таксон был определен как *монофилетический континуум* (Пономаренко, Расницын, 1971). Определение монофилии дано выше, континуум же понимается как непрерывная цепь, ветвящаяся или нет, построенная из подчиненных таксонов (монофилетических континуумов меньшего объема) таким образом, что каждый из них фенетически ближе к любому из его непосредственных соседей по цепи, чем к членам любых других таксонов (рис. 6). Таким образом, континуум отделен гиатусом (перерывом непрерывности сходства) от всех других континуумов.

Строить систему, основанную на двух разных критериях (в данном случае это родство и сходство), рискованно тем, что допускает произвол в их применении — если только сферы компетентности двух критериев четко не разведены. Кладизм и фенетика решают проблему предельно просто — отказываясь использовать тот или иной из двух критериев: кладизм игнорирует сходство, фенетика — родство. Филетика действует тоньше: она использует оба критерия, но по-разному. Сходство используется как критерий, задающий систему, родство — как критерий, контролирующий качество системы. Таксон выделяется прослеживанием гиатусов (разрывов в сходстве), а затем проверяется на единство происхождения.

Итак, филетика требует, чтобы члены ее таксона были достаточно сходны, чтобы удовлетворять критерию континуума, и при этом не обнаруживали бы признаков полифилии (происхождения от более чем одной линии предков). Если континуум оказывается полифилетичным, критерии вступают в конфликт. В этом случае систематик едва ли станет отбрасывать все, что было сделано, и начинать работу сначала. Его естественной реакцией будет попытка фальсификации этого результата путем дополнительного изучения соответствующей группы. Попытка обычно оказывается успешной в том или ином смысле. Например, более широкий анализ может обнаружить, что сходство полифилетических групп поверхностное. Отряд сетчатокрылых насекомых (Neuroptera) долгое время включал группы, близкое родство которых впоследствии не подтвердилось. Так, еще Шарп (1910) объединял под этим именем, помимо сетчатокрылообразных в современном понимании, также эмбий (Embioptera), термитов (Isoptera), сеноедов (Psocoptera), пухоедов (Mallophaga), стрекоз (Odonata), веснянок (Plecoptera), поденок (Ephemeroptera), скорпионниц (Mecoptera), и ручейников (Trichoptera). Похожей была судьба млекопитающих отряда толстокожих (Pachydermata): таксон использовался в XVIII и XIX веках для объединения слонов, тапиров, носорогов, бегемотов и свиней, но затем был отвергнут в пользу выделения более естественных (монофилетических) отрядов.

В других случаях удалось фальсифицировать гипотезу полифилии, как в случае с зайцеобразными. Они были выделены в свое время в особый отряд Lagomorpha, будто бы лишь конвергентно сходный с грызунами (Gidley, 1912). Хотя статус отряда за зайцеобразными сохранился, по современным представлениям они образуют с грызунами монофилетическую группу Glires (Wilson, 1989).

Вполне возможен случай, когда обе гипотезы (сходства и полифилии) окажутся равно правдоподобными. Скорее всего, это будет означать, что наша попытка была недостаточной, и нужно попытаться заново проанализировать ситуацию и устранить конфликт. Но нельзя исключить, что мы действительно добрались до реальной множественности корней естественного таксона, о которой мы уже неоднократно говорили. Как отличить одну ситуацию от другой, у меня рецепта нет, но на всякий случай лучше еще раз попытаться проанализировать систему и филогенез группы на более широком материале.

Существуют и совершенно очевидные случаи, когда традиционная систематика сохраняет несомненно полифилетические таксоны, которые не могут быть без значительных потерь заменены монофилетическими. Я имею в виду различные паратаксоны в таких областях, как палеонтология, паразитология, микология, а также многие таксоны прокариот (подробнее см. раздел 1.2.3). Существование паратаксонов еще раз подтверждает, что традиционная систематика в конечном счете ориентируется на сходство, а родство использует лишь как способ косвенным образом оценить тотальное сходство (в том числе по еще не изученным признакам), которое прямой оценке недоступно. Следовательно, родство здесь используется приблизительно так же, как в генниговой версии кладизма апоморфия используется для установления дивергенций, а в бразерсовой версии дивергенции служат для определения последовательности апоморфий.

Таким образом, все рассмотренные подходы одинаково последовательны (монистичны, не эклектичны): геннигов кладизм в конечном счете ориентирован на последовательность актов дивергенции, бразерсов — на последовательность апоморфий, фенетика — на наличное (доступное непосредственному изучению) сходство, филетика — на тотальное сходство (недоступное прямому наблюдению, но косвенно оцениваемое с помощью родства).

Теперь мы можем вернуться к вопросу о сравнительных достоинствах и недостатках кладизма и филетики. На мой взгляд, важнейшим достоинством филетики является ее конечная опора на сходство, т.е. на признаки как таковые. Она может удовлетвориться сходством в наличных признаках, если сколько-нибудь надежные свидетельства родства отсутствуют, и будет при этом столь же эмпирична, как фенетика. Фактически это и будет фенетика. Но она же будет использовать все (и только!) достаточно надежные филогенетические данные, чтобы повысить надежность создаваемой ею системы, не делая ее при этом слишком гипотетичной. В противоположность филетике, кладистическая система и непосредственно, и в конечном счете опирается на родство, т.е. на *интерпретацию* признаков (на предположения относительно эволюционной последовательности состояний признаков). В результате кладистическая система значительно более гипотетична, чем филетическая.

Другая сторона сказанного заключается в том, что филетика «всеядна», а кладизм «привередлив». Кладизм предъявляет гораздо более жесткие требования к используемым им признакам, чем филетика (и фенетика), потому что признаки, не поддающиеся надежной поляризации, бесполезны. Это, правда, касается только геннигова кладизма (ручного, или «кладизма пера и бумаги»). В компьютерном кла-

дизме можно использовать любые признаки, но если программа не сможет уверенно реконструировать последовательность изменений некоторого признака (а она вряд ли сможет это сделать много лучше, чем хороший систематик), то этот признак будет лишним в расчетах.

Более того: признаки, хорошо работающие в какой-то части исследуемой совокупности, но обнаруживающие многочисленные параллельные изменения (гомоплазии) в других ее частях, как мы видели, девальвируются и учитываются лишь в малой степени — даже там, где в действительности они филогенетически информативны. Менее изученные таксоны, например, вымершие, охарактеризованы меньшим числом признаков и поэтому часто не находят точного места в компьютерных кладограммах, даже если сохраняют филогенетически важные признаки. В результате кладисты вынуждены объявлять паратаксонами («плезионами») многие группы, рассматриваемые филетикой как нормальные (ортотаксоны), но известные недостаточно для того, чтобы точно охарактеризовать их родственные отношения с лучше изученными таксонами. Естественно, это снижает таксономическую эффективность кладизма.

Филетическая система, учитывающая как сходство, так и родство, более информативна, чем другие. Дж.С. Фаррис (Farris, 1979) в качестве возражения напоминает, что кладистическая система в ее наиболее полной форме указывает происхождение всех признаков и поэтому более информативна, чем фенетическая (и, следовательно, филетическая). Этот вывод не бесспорен, поскольку исчерпывающая полнота системы недостижима. Действительно, чем больше информации мы набираем о поляризации известных признаков, тем больше обнаруживается новых признаков, характер эволюции которых еще не известен и которые поэтому не могут быть использованы в «ручном» кладистическом анализе. В результате приходится работать с неполным набором признаков по сравнению с филетикой, и в этом смысле система несет меньший объем информации. Компьютерный кладизм может использовать все доступные признаки, но поляризацию трансформационных серий он производит автоматически, исходя просто из распределения состояний признаков (по методу внешней группы), т.е. из весьма ограниченной информации. Все прочие знания об истории признаков, широко используемая филетикой и ручным кладизмом, здесь игнорируется, так что общие потери информации велики.

Фактически любой из сравниваемых таксономических методов использует только часть доступной информации, причем эти части не слишком сильно перекрываются. Компьютерный кладизм использует обширное поле данных, но весьма избирательно и поверхностно. Фенетика действует сходным образом, но не практикует избирательности. Ручной кладизм использует ограниченный «элитный» материал, отобранный из неограниченно широкой совокупности. Филетика также «просеивает» неограниченный объем исходных данных, но она более свободна, чем «ручной» кладизм, в его сортировке, и чем фенетика и компьютерный кладизм, в его интерпретации. Поэтому она способна к извлечению более обширной и разнообразной информации, чем другие подходы.

Существует и другой аспект проблемы. Из сказанного выше видно, что информация заключена не в системе самой по себе, а в ее описании или, скорее, в том, что лежит в ее основании. Система как таковая содержит только весьма ограниченную информацию о топологии соответствующей дендрограммы и о длине ее междоузлий, интерпретированной в таксономических рангах. Так, симметричная дихотомическая дендрограмма о четырех конечных таксонах и без дополнительной информации об их рангах содержит три бита информации и не больше. Детализация ранжирования таксонов обогащает информационное содержание системы, и в этом плане наиболее богаты оригинальные системы Геннига с их невероятным числом нумерованных рангов, исчерпывающе отражающих предполагаемую последовательность актов дивергенции. Однако этот подход был признан непрактичным, и он фактически оставлен в пользу традиционной линнеевой иерархии рангов (Wiley, 1979). Такая форма ранжирования содержит ограниченную кладистическую информацию и использует ее произвольным образом (привязка ранга к одной из многих последовательных дивергенций произвольна), делая тем самым послегенниговый кладизм эклектичным. Искусственные правила типа нельсонового phyletic sequencing (Nelson, 1973b; Cracraft, 1974) мало помогают. Мы можем договориться, что гребенчатую кладограмму следует преобразовать в группу таксонов одного ранга, перечисляемых в порядке их дивергенции, начиная с отошедшего первым, но в последней паре порядок неизбежно будет произвольным. И мы не сможем отличить такой список от другого, построенного произвольно или основанного на более сложной кладограмме, не строго гребенчатой или/и включающей политомию.

Утверждается, что фенетика и филетика в отличие от кладизма используют таксоны, охарактеризованные отсутствием признака (Platnick, 1979). Имеется в виду парафилетический таксон, характеризующиеся отсутствием апоморфий. Выше, однако, было показано, что апоморфия не есть признак или состояние признака. Апоморфия — это гипотеза относительно истории признака, так что ее отсутствие и отсутствие признака — вещи разные. Ящерицы лишены апоморфий, отделяющих их от змей, но у них есть признак — ноги.

Заслуживает обсуждения также проблема симбиотических и гибридных таксонов, важная в силу хотя бы того, что они слишком обычны, чтобы их игнорировать как нечто экзотическое. Первую категорию представляет не менее чем сам таксон эвкариот, а гибриды очень характерны, например, для многих таксонов растений. Согласно обзору Н.Н. Цвелева (1993), в семействе злаков (Poaceae) триба Triticeae включает 500 видов, из которых 300 кариотипически определенно представляют собой межродовые гибриды, которыми, в частности, составлены самые большие роды. Утверждается, что то же самое свойственно и многим другим таксонам высших растений. Симбиотический и гибридный таксоны полифилетичны (или составляют часть полифилетического таксона) по определению, поскольку их граница (или граница старшего таксона) пересечена более чем одной предковой линией, что категорически нару-

шает принципы кладизма. Тем не менее, такие таксоны принципиально не могут быть расчленены на голофилетические составляющие и поэтому должны быть исключены из компетенции кладизма, с чем вряд ли кто-либо согласится.

Существуют и другие соображения, имеющие отношение к сравнению конкурирующих таксономических концепций. Однако и сказанного достаточно для заключения, что каждой из них свойственны свои достоинства и недостатки, которые, впрочем, не всегда уравновешивают друг друга.

Кладизм сводит систему группы к ее генеалогической истории, фенетика к доступным для анализа признакам сходства, а традиционная систематика (в зеркале филетики) пытается использовать и то, и другое, причем не произвольно, а упорядоченным образом. При этом, если сколько-нибудь надежные свидетельства родства отсутствуют, традиционная систематика удовлетворится просто сходством в наличных признаках, и тогда это будет фенетика. Но когда возможно, она же будет использовать все доступные филогенетические данные, чтобы повысить надежность создаваемой ею системы.

Фенетика сугубо эмпирична, а кладизм, напротив, высоко гипотетичен, так как и непосредственно, и в конечном счете опирается на родство, т. е. на интерпретацию сходства. Филетика же свободна занимать любую позицию в этом спектре в зависимости от свойств материала, доступного в каждом отдельном случае. Филетика «всеядна» и может работать с любым доступным материалом, используя при необходимости любые фенетические и кладистические методы. Напротив, кладизм «привередлив» и предъявляет гораздо более жесткие требования к используемым им признакам. Поэтому так часто кладистическая система оказывается либо неустойчивой, когда минимальные изменения параметров расчета существенно меняют форму кладограммы, либо не интересной («не разрешенной», с не выясненными отношениями многих таксонов). По этой же причине кладисты вынуждены объявлять паратаксонами («плезионами») многие группы, которые для филетики вполне нормальны.

Тем не менее, кладизм — доминирующая система взглядов на Западе, и у нас дело идет к тому же. Так проще. Четкая методика, меньше места для интуитивных оценочных функций, вроде оценки уровня сходств и различий, нет отдельных задач построения системы и филогенеза. Особенно велики подобные преимущества у компьютерного (экономного) кладизма. Здесь сохраняется единственный этап, на котором еще нужно думать: это выделение группы для анализа, поиск и отбор признаков для расчета кладограммы. Впрочем, кладисты не утруждают себя анализом методологии этой важнейшей части работы. А дальше все просто: составляем матрицу, вставляем ее в сложную, но детально описанную и потому вполне доступную для пользователя компьютерную программу, запускаем мощный компьютер и ждем окончания расчетов. Если кладограмма не понравилась, можно изменить параметры расчета, и пусть компьютер посчитает еще. В конечном счете он выдаст приемлемый результат, хотя бы минимально согласующийся со здравым смыслом (т.е. с априорными ожиданиями).

Фактически кладизм является ярким примером дедуктивного, а не гипотетико-дедуктивного построения. Действительно, кладизм использует в качестве постулата весьма правдоподобное утверждение — что общее филогенетическое прошлое обуславливает сходство родственных групп. Отсюда делается вывод, не подвергаемый дальнейшей проверке, что система организмов должна быть строго изоморфна их генеалогии, эксплицированной в кладограмме. При этом не принимаются всерьез никакие доказательства, что по крайней мере некоторые из важнейших постулатов кладизма лишены биологического обоснования, а результаты их последовательного применения нередко противоречат здравому смыслу и результатам, полученным другими методами, включая палеонтологический и молекулярный (см. выше). Нет никаких биологических причин для того, чтобы дивергенция проходила только в форме строгой дихотомии с обязательным исчезновением предкового вида в момент дивергенции — наоборот, существуют очень надежные наблюдения над ископаемыми (например, Невесская и др., 1986, Nevesskaya et al., 2001), говорящие о том, что предковый вид в течение миллионов лет может давать начало все новым и новым дочерним видам. Равным образом, генеалогическая близость может эффективно отражать отношения по другим свойствам организмов только при существенной равномерности эволюционного процесса, но как уже было показано, палеонтология в избытке предъявляет убедительнейшие свидетельства крайней неравномерности эволюционного процесса.

Получается, что все-таки лучше заниматься традиционной систематикой, но при этом четко понимать ее основания, критерии и цели, сформулированные филетикой, и использовать методы кладизма и фенетики только там, где они могут реально помочь.

1.2.3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА

Номенклатура — это совокупность договоренностей о том, как создавать и использовать названия таксонов. Обычно она воспринимается как область усложненных деталей и простых до очевидности базовых принципов. Это неверно, во-первых, поскольку еще далеко не все действующие принципы биологической номенклатуры осознаны и сформулированы в явном виде. Некоторые из них упомянуты в кодексах (см. МКЗН, 1988, 2000; МКБН, 2000), но не в качестве базовых принципов, а многих принципов там просто нет. Во-вторых, некоторые из базовых принципов не являются чистыми соглашениями, а отражают определенные таксономические концепции или представляют следствия из определенных эволюционных гипотез. Линнеев принцип биноминальной номенклатуры вполне конвенционален и потому легко сочетается с любой таксономической концепцией, признающей иерархию родов и видов. Иное дело принцип типа, как это подробно обсуждается далее. Различение этих двух типов принципов представляется полезным, и в дальнейшем они будут именоваться таксономически независимыми и таксономически зависимыми принципами соответственно (табл. 4).

Таблица 4. Принципы номенклатуры

Таксономически независимые	
1	невмешательства в принятие таксономических решений за пределами ограничений, налагаемых таксономически зависимыми принципами
2	ограниченной сферы приложения
3	гомонимии
4	приоритета
5	стандартизированных, ранг-специфичных названий
6	верховного приоритета Международной Комиссии по номенклатуре
Таксономически зависимые	
7	типа (нет разумных причин отвергать)
8	иерархии (нет разумных причин отвергать)
9	синонимии (применение к паратаксонам ограничено рамками соответствующей
	частной системы)

1.2.3.1. Таксономически независимые принципы

Таксономически независимые принципы обычно просты, не требуют больших комментариев и здесь рассматриваются первыми.

1. В действующем Кодексе зоологической номенклатуры сказано, что он «воздерживается от вмешательства в таксономические суждения, которые не могут подвергаться регулированию» (МКЗН, 2000: 24). Это утверждение не вполне справедливо из-за существования таксономически зависимых принципов, которые не позволяют принимать некоторые таксономические решения. Поэтому формулировка требует дополнения словами «за пределами ограничений, налагаемых Кодексом».

2. В зоологии область применения принципов номенклатуры ограничена надпопуляционными группами от подвида до надсемейства (подробнее см. МКЗН, 2000, ст. 1.2). Исключение старших таксонов из сферы действия кодекса представляется ошибочным (Rasnitsyn, 1982, 1989, 1991, 2002b). Вкратце мои соображения можно изложить следующим образом.

Обеспечиваемая кодексами стандартизация образования и использования названий доказала долгой практикой свое благотворное влияние на всю биологию. Отказ от ее распространения на старшие таксоны вряд ли связан с их глубинной спецификой. Серьезных указаний на такую специфику не известно, а многочисленные попытки стандартизировать не типифицированные названия старших таксонов (концовки -ptera у названий отрядов насекомых, -formes у отрядов птиц, -ida у многих названий вымерших отрядов разных групп беспозвоночных) снимают все сомнения в необходимости такой унификации. Дело, конечно, не в унификации, а в типификации названий старших таксонов. Под типификацией (более точно — сквозной типификацией) понимается процедура, обеспечивающая жесткую связь каждого

названия каждого таксона с определенным подчиненным таксоном в его составе, сверху вниз по всей иерархии вплоть до типового экземпляра вида (или подвида). Типифицируются именно названия, а не сами таксоны: когда говорят о голотипе вида или типовом виде рода, имеют в виду тип названия (имени).

Принцип типа, соответствующий самой природе таксона (см. ниже) является главным достижением биологической номенклатуры: он обеспечивает устойчивость употребления и упорядоченность изменения названия таксона при самых различных изменениях его состава (границ) и интерпретации (изменение ранга, диагностических признаков и т.п.). Первые попытки типификации старших таксонов насчитывают уже более двух веков (Laicharting, 1781), и понимание ее необходимости также растет. Такая точка зрения победила в ботанике (МКБН, 1985) и находит некоторую поддержку в зоологии (Родендорф, 1977; Starobogatov, 1991; Клюге, 2000). Дело в том, что не типифицированное название отнесено к таксону как к целому и практично только до тех пор, пока интерпретация самого таксона остается устойчивой. В противном случае возникают проблемы с применением названия, что выливается в разнобой и переименования. Однако введение типифицированных названий старших таксонов и, соответственно, их переименование затрагивает интересы многочисленных пользователей, которых мало интересуют проблемы систематики высоких уровней, но пугает перспектива заучивать новые слова. Для тех же, кто *работает* со старшими таксонами, ситуация оказывается тяжелой: таксономические и филогенетические ошибки и неточности консервируются не типифицированными названиями и накапливаются. Чем дольше это продолжается, тем труднее будет переходить к типификации старших таксонов. Но переходить все равно придется, и потомки не скажут нам спасибо за наш эгоистичный консерватизм.

3. Идентичные названия разных таксонов не должны использоваться в качестве действительных названий (МКЗН, 2000, ст. 52). Область применения принципа гомонимии произвольно ограничена таким образом, чтобы не затрагивать случаев гомонимии, во-первых, между названиями видов в разных родах, во-вторых, между таксонами растений и животных, в-третьих, с таксонами рангом выше надсемейства и между такими таксонами.

4. Выбор между конкурирующими названиями (синонимами или гомонимами) должен осуществляться в пользу того названия, которое было предложено раньше (принцип приоритета; МКЗН, 2000, ст. 23).

5. Принцип стандартизированной и ранг-специфичной формы названий таксонов. Этот принцип представляет основу для многочисленных правил для языка, грамматики и синтаксиса названий, и включает принцип биноминальной номенклатуры (МКЗН, 2000, ст. 4–6, 11, 25–34).

6. Последний среди таксономически независимых принципов — принцип верховенства Международной Комиссии по номенклатуре, которая может принимать решения в нарушение любых положений Кодекса, кроме тех, которые касаются ее самой (МКЗН, 2000, ст. 78).

1.2.3.2. Таксономически зависимые принципы

Таксономически зависимых принципов три:

7. **Принцип типа**. Это самый важный из таксономически зависимых принципов, и на его примере хорошо видны те ограничения, которые таксономическая концепция может накладывать на номенклатуру. В Кодексе 1988 г. этот принцип сформулирован следующим образом: «Номенклатурный тип служит объективным эталоном, с помощью которого приложение названия определяется независимо от возможных изменений границ таксона» (МКЗН, 1988, ст. 61а; формулировка МКЗН, 2000, ст. 61.1, кажется менее удачной: «Фиксация номенклатурного типа номинального таксона обеспечивает объективный эталон для приложения названия этого таксона»). Другими словами, таксон не может быть введен в систему иначе как, в конечном счете, ссылкой на тип, несущий его название. Чтобы оценить смысл этого утверждения, рассмотрим альтернативные возможности.

Первое, что приходит в голову, это возможность введения таксона в систему ссылкой на его признаки. Это означает, что признаки таксона выполняют определяющую, а не просто диагностирующую функцию, а сам таксон соответствует понятию «класс» (Ghiselin, 1974, 1987). Существуют разные возможности такого введения таксона в систему, простейший из которых — комбинаторная система, т.е. многомерная матрица, каждая ячейка которой соответствует определенной комбинации признаков и является местом таксона, обладающего такой комбинацией. Версию такой матрицы представляет политомическая таблица, иногда используемая систематиками, т.е. прямоугольная матрица с рядами, представляющими таксоны, и колонками, соответствующими признакам. В результате каждая ячейка отражает состояние одного конкретного признака в определенном таксоне. Эта форма системы действительно проста и иногда очень полезна, но не соответствует задачам общей системы организмов. Она не обладает гибкостью: мы не можем исправить ее локально, чтобы, например, лучше согласовать ее с признаками конкретного таксона, поскольку введение нового, переопределение или удаление старого признака заставляет пересматривать характеристики всех таксонов. Поэтому даже в качестве средства идентификации комбинативная система используется нечасто.

Более гибка система, в которой таксоны определяются ранжированными признаками. В обычной определительной таблице первый используемый признак имеет самый высокий ранг, поскольку делит определяемую совокупность на самые большие группы. Вводимые далее признаки обеспечивают дальнейшее ее дробление и имеют более низкий ранг. Такая система действительно удобна, хотя и не столь хороша, как общая система организмов, из-за очевидно произвольного ранжирования признаков. Тем не менее, в несколько модифицированной форме (с выделением небольшого числа высокоранговых признаков, достаточного для формирования системы) этот подход был весьма популярен у систематиков. У К. Линнея (Linnaeus, 1751), например, близкую роль играли признаки фруктификаций растений. В наиболее четкой форме этот подход был сформулирован А.А. Любищевым (1923, 1966). Любищев призывал к поиску немногих наиболее высокоранговых

признаков (параметров), детерминирующих распределение всех других признаков, — так же, как ядерный заряд определяет свойства атомов и, соответственно, положение элементов в таблице Менделеева. В результате ожидалось построение параметрической системы организмов, которая позволит прогнозировать все важные свойства соответствующих таксонов по этим ключевым признакам (параметрам). Поставленная Любищевым задача казалась безнадежной, и ему самому не удалось ее разрешить. Тем не менее, решение в каком-то смысле было найдено, но совсем не там, где он его искал. По иронии судьбы это произошло в области, которую сам Любищев как убежденный антиселекционист считал ложной.

Решением оказалась кладистическая система с ее центральным утверждением, что признаки организма и, соответственно, его положение в системе наилучшим образом определяются единственным признаком — родством. Родство оказалось любищевским параметром по определению. Смысл и возможности кладистической системы обсуждены выше, здесь я хочу только привлечь внимание к тому факту, что эта система не нуждается в типификации ее таксонов, поскольку ссылка на значение параметра (характер родственных отношений) достаточна для введения таксона в систему.

Действительно, «названия синонимичны, если они указывают на клады [ветви], отходящие от одного и того же предка» (de Queiroz, Gauthier, 1990: 307). Логический вывод из этого утверждения, именно отказ от принципа типа (не говоря уже о Линнеевой системе стандартных таксономических рангов и прочих мелочах) был сделан Ф. Плейелом с соавторами (Sundberg, Pleijel, 1994; Plejel, Rouse, 2002), и соответствующий кодекс филогенетической номенклатуры (Филокод) находится в процессе разработки. Предполагается, что согласно этому кодексу роль типа, фиксирующего применение названия таксона, будет исполнять либо узел кладограммы, либо ее междоузлие, либо апоморфия. Авторы заявляют о больших преимуществах филогенетической номенклатуры в отношении как простоты применения, так и ее стабильности (Plejel, Rouse, 2002). Мне трудно в это поверить из-за высокой степени гипотетичности кладограммы, которая представляет собой систему гипотез о ненаблюдаемой истории наблюдаемых признаков (см. выше). Впрочем, на этом месте разумнее остановиться и дать поработать времени. Оно покажет, насколько жизнеспособна таксономическая номенклатура, построенная на кладистических принципах.

Логической альтернативой класса как группы, определяемой ее признаками, является индивидуум, и предложение считать таксон индивидуумом (Ghiselin, 1974, 1987 и приведенная там библиография) вполне естественно. Обладая свойствами индивидуума, таксон может вводится в систему остенсивно, т.е. прямым указанием (в том числе и ссылкой на его название). Для этого его целостность в пространстве и во времени должна быть достаточно высокой, чтобы позволять таксону рождаться и умирать, но не распадаться на части, каждая из которых могла бы претендовать на наследование имени таксона. Пусть человек на пути от младенца к старику не сохранил ни одного общего атома вещества и ни одного общего признака, но при всех его метаморфозах всегда можно проследить, что он является одним и тем же лицом.

Индивидуум настолько целостен, что использование его имени не вызывает проблем. Можно просто указать пальцем — вот оно, и не детализировать, к чему именно относится имя — к голове, сердцу, уху или чему-то еще. Ко всему сразу и к каждой детали в отдельности. Именно здесь проходит граница между остенсивным методом и принципом типа: если любая часть индивидуума равно является носителем его названия, специальные правила выбора и использования номенклатурного типа, служащего для введения таксона в систему, оказываются излишними.

Если метод типа не приложим к индивидууму, то таксон не является индивидуумом. По крайней мере он не типичный индивидуум (см., например, комментарии к статье Ghiselin, 1981), так что проблема требует дальнейшего обсуждения. Парадигмальный пример индивидуума, организм, целостен из-за непрерывного взаимодействия его частей. То же самое утверждалось в отношении вида, целостность которого обеспечена обменом генами (Майрова концепция биологического вида). Однако эта модель имеет ограниченное приложение, хотя бы потому, что «Концепция биологического вида применима лишь к тому, что я назвал ‘непротяженной ситуацией’, когда популяции вида находятся в реальном [репродуктивном] контакте» (Mayr, 1988: 301–302). На самом деле проблем здесь, как мы уже видели, еще больше (см. раздел об онтологии эволюции).

Однако дихотомия класс — индивидуум не исчерпывает всех возможностей. Таксон обладает чертами обеих этих крайностей. В качестве класса он обладает признаками, о чем свидетельствует наличие диагноза, и членами (вопреки Гислину, я являюсь не только частью вида Homo sapiens, но и его экземпляром, т.е. примером, представителем). В качестве индивидуума таксон обладает частями (популяции по отношению к виду) и, что важнее, способностью развиваться (эволюционировать), не теряя своей индивидуальности. Развиваясь, таксон сохраняет свою целостность во времени, в многомерном пространстве признаков и, в той или иной степени, в географическом пространстве. Такая целостность позволяет идентифицировать таксон как индивидуум, т.е. по его имени. В результате таксон, обладая признаками и класса, и индивидуума, заполняет логическое пространство между этими понятиями и превращает класс и индивидуум в два полюса единого спектра.

Таким образом, таксон есть нечто промежуточное между классом и индивидуумом. Он достаточно целостен, чтобы, меняясь, сохранять имя как средство опознания, но недостаточно целостен, чтобы простого «вот оно» было достаточно для его опознания. Недостаточно целостен, потому что таксон — это континуум, сгущение точек, облако в многомерном пространстве признаков. Облако, которое может эволюционировать, т.е. менять свои размеры и положение в пространстве признаков, может исчезнуть (вымереть) или, наоборот, разделится пополам либо отпочковать новое облако, и т.д. Континуум характеризуется как целостностью, выявляемой по наличию гиатуса (нарушения непрерывности) между ним и другими облаками-континуумами, так и признаками его диагноза. Однако оба эти критерия не обнаруживают жесткости и легко изменяются как в ходе эволюции, так и по мере накопления наших знаний о таксоне. В любой момент может обнаружиться их неспособность четко идентифицировать и разграничить таксоны.

Возможность идентификации континуума, в отличие от индивидуума, определяется сходством, но в отличие от класса речь идет об отношении (общем сходстве), а не о сходстве по конкретным признакам. Поэтому указание пальцем не удается адресовать ни облаку в целом, ни его конкретным признакам. Оно должно быть адресовано определенной точке этого облака — его номенклатурному типу. Что бы ни произошло с таксоном-облаком — в ходе ли его эволюции, или при изменении наших представлениях о нем, но имя, закрепленное за номенклатурным типом, как этикетка за музейным экземпляром, всегда покажет нам, о чем идет речь. Если, конечно, тип в сохранности — или хотя бы описан с приемлемой полнотой.

Сказанное делает понятным, что номенклатурный тип есть естественный атрибут традиционной, т.е. филетической, а также фенетической системы, и, соответственно, выводится из эпигенетической теории эволюции. Что же касается кладизма, то кладистический таксон определяется, как мы видели, ссылкой на событие дивергенции или на синапоморфию, приобретенную этим таксоном (его первым членом) в момент возникновения. Именно дивергенция или/и приобретение синапоморфии мыслятся как событие, создающее таксон. Это событие есть признак, единолично и однозначно определяющий кладистический таксон. Таким образом, кладистический таксон есть класс по определению, и для его идентификации не нужен никакой номенклатурный тип: все, что необходимо и достаточно, это, как уже отмечалось, акт дивергенции и/или синапоморфия.

К тому же результату можно прийти, используя иной и более короткий путь рассуждений. Цель любой классификации состоит в том, чтобы покрыть таксонами все подлежащее классифицированию разнообразие без остатка и, по возможности, без перекрывания границ таксонов. Если мы принимаем, что и сами таксоны как естественные группировки, и образуемая ими система существуют в природе, а не придуманы систематиками (есть и такая точка зрения, см., например, С. Расницын, 2000), то главная цель классификации двуедина. Во-первых, прослеживание естественных перерывов непрерывности в классифицируемом пространстве (пользуясь платоновой метафорой, цитированной Hull, 1983: 186, мы расчленяем природу по ее сочленениям). Во-вторых, мы фиксируем и ранжируем выявленные гиатусы в качестве таксономических границ (при искусственной классификации мы налагаем эти границы вместо того, чтобы прослеживать их).

Классы не поддаются описанной процедуре, так как они определяются признаками, для которых естественно перекрываться с другими признаками (если только не определять класс так изощренно, как это я сделал выше, анализируя природу кладистического таксона). Что же касается индивидуумов, то нам не известно природных сил и закономерностей, которые могли бы упаковать индивидуумы плотно, не оставляя свободных промежутков (опять-таки, если не видеть в кладистическом таксоне индивидуум на основании того, что он рождается с дивергенцией своего предка, чтобы затем исчезнуть в результате вымирания или дивергенции). Таксон-континуум, напротив, идеально соответствует указанной процедуре классификации, поскольку единственный законный способ определения континуума — прослеживание и ранжирование его границ.

Не нужно думать, что это уникальное свойство общей системы организмов. Из рассуждений С.В. Мейена (1989) с очевидностью следует, что таковы же, например, мерон, т.е. таксон мерономии (морфологической системы частей организма), и стратон — таксон стратиграфической классификации.

Помимо принципа типа, существуют еще два таксономически зависимых принципа номенклатуры, которые, как и принцип типа, следуют из континуальной природы таксона.

8. **Принцип иерархии.** Будучи континуумами, таксоны не могут быть объединены иначе как в следующие более широкие континуумы (старшие таксоны), которые должны покрывать включаемые континуумы целиком. Равным образом таксон-континуум не может одновременно входить в два и более старших таксона ни целиком, ни частями, так как иначе эти старшие таксоны будут перекрываться, нарушая тем самым определение континуума. Все это означает, что система имеет строго иерархическую форму.

9. **Принцип синонимии**. Если таксон может быть членом единственного старшего таксона, он имеет единственное место в системе и, следовательно, ему достаточно одного имени. Все другие названия должны быть признаны недействительными, т.е. быть объявлены синонимами.

1.2.3.3. Таксоны, нарушающие принципы номенклатуры

Жизнь сложна, и наука тоже. Иногда нам приходится нарушать принципы номенклатуры — не по невежеству или разгильдяйству, а по необходимости, когда для этого возникают серьезные причины. Рассмотрим эти возможные причины.

Таксономически независимые принципы представляют собой соглашения между систематиками и в этом смысле субъективны. Причины отказа следовать им тоже всегда субъективны в том смысле, что они не оправданы какими-то таксономическими соображениями. Поэтому они здесь не рассматриваются. Проблема таксономически зависимых принципов более важна и заслуживает анализа. Более детально такой анализ проведен ранее (Расницын, 1986а) и здесь дается в сокращенном виде.

Нарушать таксономически зависимые принципы номенклатуры нам приходится, когда недостаток информации, необходимой для классификации некоего таксономического материала, вступает в конфликт с необходимостью его классифицировать — из-за научной или прикладной его значимости. Неполнота информации в этих случаях обычно связана со специфической дефектностью материала, как это хорошо известно в палеонтологии и в систематике групп с усложненным онтогенезом (например, у паразитических червей и грибов).

Международные кодексы номенклатуры признают некоторые формы таксонов особого статуса, но не решают проблему в целом, а содержащиеся в кодексах регламентации во многом противоречивы. Неудовлетворительность ситуации с таксонами особого статуса трудно считать неожиданной, по крайней мере в зоологии, где такие таксоны традиционно считаются чем-то редким и крайне нежелательным. В целом (как в зоологии, так и в ботанике) они действительно не слишком

многочисленны, но в некоторых специфических областях (палеонтология, паразитология, микология) отказ от их использования грозит большой потерей информации об объектах, имеющих важное стратиграфическое, медицинское, агро- или лесохозяйственное значение. Использование «неполноценных» таксонов неизбежно, но при их неполной регламентации кодексами это ведет к номенклатурному разнобою и самодеятельности. В палеонтологии, например, в принципе однотипные группировки в одних случаях обозначают как специальные таксономические категории (ихнотаксоны в ихнологии, в частности «индузироды» и «индузиподроды» в систематике ископаемых домиков, построенных личинками насекомых — ручейников (Вялов, Сукачева, 1976), турмы, антетурмы и т.п. в палеопалинологии, формальные роды и недавно отмененные орган-роды в систематике макроостатков растений, и т.д.). В других случаях берут в кавычки название таксона (Белокрыс, 1984) либо таксономической категории (Пономаренко, 1985), в третьих — просто оговаривают статус таксона в описании или преамбуле. Порой дело доходит до разработки специальных кодексов номенклатуры (Sarjeant, Kennedy, 1973).

Этот разнобой неудобен, хотя и не опасен. Более того, он даже полезен как способ поиска оптимальных форм работы с «неполноценными» таксонами. Опасно порожденное негативным отношением к таким таксонам желание представить их нормальными, полноценными. Удивительно, например, стремление многих специалистов по конодонтам (изолированным микроскопическим элементам скелета древних животных), показать полноценными их таксоны (Melville, 1981a,b). Еще более демонстративна ситуация с современным родом *Laberius* Kieffer (перепончатокрылые насекомые семейства Dryinidae). Этот род был описан (под названием *Labeo* Hal., nom. praeocc.) как обычный таксон, но затем был использован как сборная группа для самцов триб Dryinini и Gonatopodini (Kiefer, 1914). Эти трибы характеризуются сильным половым диморфизмом, причем их система построена по признакам самок, а самцов, если они не ассоциированы с самками экспериментально, до последнего времени не удавалось определить даже до трибы. Однако в ревизии семейства (Olmi, 1984) ее автор отказался от такой интерпретации рода *Laberius* и свел его в синонимы рода *Dicondylus* Haliday (не обсуждая при этом признаки типового вида *Laberius*, т.е. не обосновывая своего решения). При этом вымерший вид, описанный в составе рода *Laberius*, понимаемого как сборная группа (Н. Пономаренко, 1981), был переведен в род *Dryinus* Latreille с указанием, что единственный экземпляр этого вида сохранился «настолько плохо, что это не позволяет отнести его к какому-либо роду семейства Dryinidae» (Olmi, 1984). Тем самым *Dryinus* (типовой род семейства) был превращен фактически в сборную группу, т.е. самую неполноценную форму таксона (см. ниже), хотя цель автора была явно обратной — избавиться от неполноценного таксона.

Таким образом, проблема таксонов, не удовлетворяющих тем или иным правилам номенклатуры, остается актуальной. Проанализируем более детально природу и формы таких таксонов (табл. 5).

Самый легкий случай — это *таксон неясного положения* (taxon incertae sedis). Он отличается от нормального таксона (*ортотаксона*) тем, что неполнота его ха-

Таблица 5. Формы таксонов

Таксон	Принадлежит системе	Тип и диагноз	При синонимии с ортотаксоном
ортотаксон	общей	собственный	подлежит синонимизации
таксон неясного положения	общей	собственный	подлежит синонимизации
морфотаксон (паратаксон)	специальной	собственный	не подлежит синонимизации
сборный таксон (паратаксон)	специальной	старшего таксона	не подлежит синонимизации

рактеристики не позволяет уточнить его положение только на определенном уровне иерархии. Например, род неясного положения (genus incertae sedis) на данный момент может быть с достаточной уверенностью отнесен к определенному отряду, но не семейству. Вымерший род *Baissobius* Rasn., описанный среди перепончатокрылых насекомых подотряда Apocrita, «обладает своеобразным типом редуцированного жилкования, не встречающимся, насколько известно, у других Hymenoptera» (Расницын, 1975, с. 128). При этом его жилкование было достаточно своеобразно, чтобы затруднить определение систематического положения насекомого (другие важные признаки на ископаемом не видны), но недостаточно своеобразно, чтобы оправдать выделение особого семейства. И действительно, новые находки позволили расстаться с этим таксоном неясного положения, превратив его в нормальный род, принадлежащий семейству Embolemidae (Rasnitsyn, 1996b).

Использование таксонов неясного положения можно понять как локальный отказ от принципа синонимии. Род, подчиненный отряду, минуя семейство, фактически выступает в качестве самостоятельного, но не названного семейства, скорее всего синонимичного какому-то из существующих семейств, только пока неизвестно, какому именно. Как видно на примере Baissobius, со временем эта синонимия действительно может стать известной.

Более сложны случаи, объединенные понятием *паратаксономии.* Определение, трактующее паратаксон как таксон в частных системах для изолированных органов и частей тела животных (Melville, 1979), у́же практического применения этого понятия. Действительно, специфика и проблемы, связанные с введением и использованием таксономического названия, мало отличаются в частных системах, созданных для изолированных органов и частей тела организмов, для определенного пола или стадии жизненного цикла, или для следов жизнедеятельности. Поэтому здесь принято другое определение: паратаксон в отличие от ортотаксона и таксона неясного положения принадлежит самостоятельной системе, связанной с основной системой принципом гомонимии, но не принципом синонимии, и потому не подлежит синонимизации даже в тех случаях, когда показана его синонимия с тем или иным ортотаксоном. Таким образом, паратаксон — это таксон, на который не распространяется требование уникальности таксономического положения, т.е. требо-

вание вхождения в единую для всех организмов иерархию. Именно к этому, в частности, сводятся все пять признаков своеобразия ископаемого материала, сформулированные С.В. Мейеном (Meyen, Traverse, 1979; Мейен, 1983). Важные соображения о природе и функциях паратаксона приведены в другой работе (Мейен, 1990).

Различают несколько видов паратаксонов. Термин *формальный таксон* был предложен (Расницын, 1986а) как более широкая интерпретация ботанического понятия *форм-род*. Недавно (МКБН, 2000) ботаники заменили этот термин более удачным понятием *морфотаксон*, которым мы и воспользуемся. Морфотаксон — это эквивалент нормального таксона (ортотаксона), но используемый только в рамках специальной системы. Эта система параллельна как основной системе, так и другим таким же частным системам, но независима от них в отношении принципа синонимии. Таковы системы изолированных ископаемых листьев, семян или отпечатков надкрыльев жуков, ископаемых следов передвижения организмов и других форм их жизнедеятельности (например, домиков личинок ручейников), система личиночных стадий современных паразитических червей или не ассоциированных с самками самцов в некоторых группах насекомых, где система ориентирована на признаки самок.

Морфотаксон отличается от ортотаксона только тем, что может быть, а порой точно является синонимом какого-то ортотаксона, и тем не менее он не подлежит синонимизации. Хорошо известно, например, что в ряде случаев для разрозненных частей древних растений (листьев, стволов, корней, мужских и женских фруктификаций, семян и пыльцы), описанных каждая в своей специальной системе, известны также находки в прижизненной связи, позволяющие «собрать» целое растение. Тем не менее каждая из таких частей сохраняет свое название, полученное в качестве морфотаксона. Так, хорошо сохранившиеся карбоновые стволы *Lepidodendron*, стволы *Aspidiaria*, *Bergeria*, *Aspidiopsis*, *Knorria* с корой, опавшей на разную глубину, корни *Stigmaria*, женские стробилы *Lepidocarpon*, мужские стробилы *Lepidostrobus* и микроспоры *Lycospora* (рис. 7) могли принадлежать одному и тому же растению, поскольку прижизненное сочетание разных пар из этого списка более или менее надежно установлено (Мейен, 1987б). И никто при этом не покушается на валидность всех этих родовых названий!

Относительно некоторых случаев этого рода утверждается, что они затрагивают и принцип типа. Иногда резоны таких утверждений трудно понять (как в случае отказа типифицировать ихнотаксоны, т.е. таксоны системы ископаемых следов, в версии МКЗН, 1988, ст. 66), в других случаях причины подробно обсуждаются. А.Г. Пономаренко (1985) установил не типифицированные формальные таксоны, определяемые только признаками их диагноза («Род [*Flichea* Handlirsch.— А.Р.] понимается как формальное объединение изолированных надкрылий жуков без отчетливых борозд на верхней стороне и с заметной вырезкой посредине наружного края», с. 76]). Как объяснил мне автор, причиной явилось упорное стремление некоторых систематиков синонимизировать и таким образом ликвидировать паратаксоны, сколь произвольной ни была бы такая синонимизация, и в частности упомянутый выше пример с родом *Laberius* Kieffer. Не типифицированные таксоны

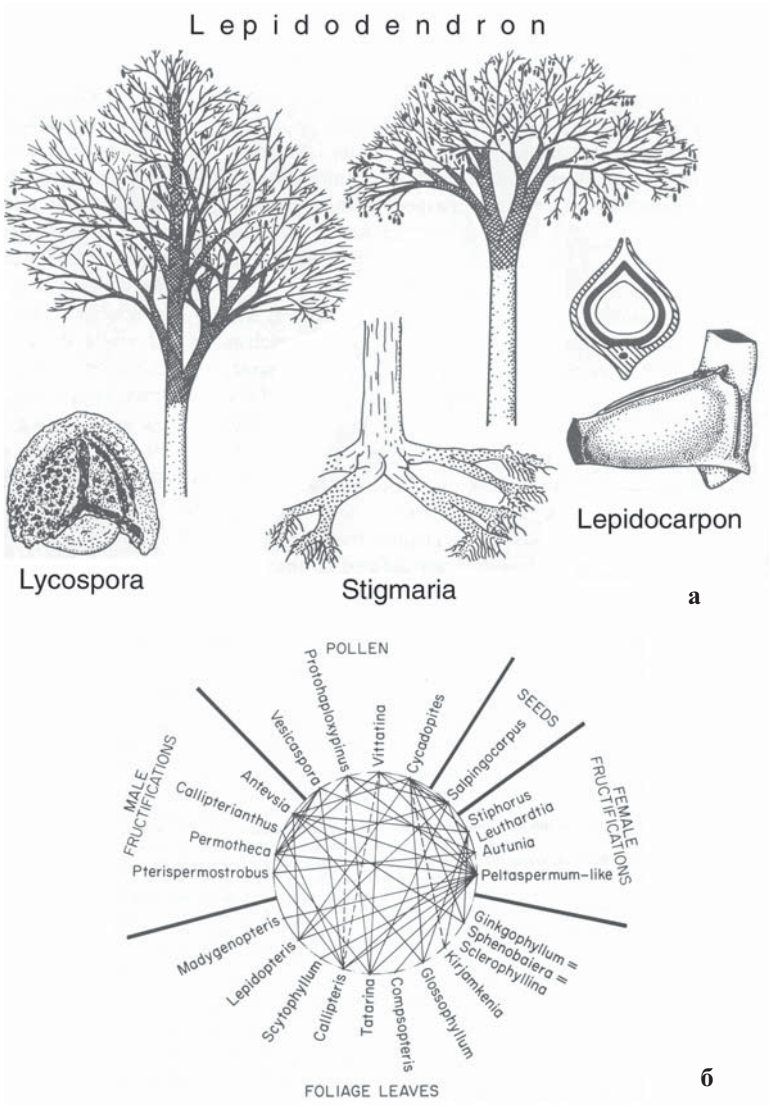


Рис. 7. Формальные таксоны, предложенные для классификации изолированных частей древних лепидофитов (по Мейену, 1987б, 1988): а — *Lepidodendron* для стволов с сохранившейся корой (*Aspidiaria*, Bergeria, *Aspidiopsis*, *Knorria* для стволов, в разной степени утративших кору), *Stigmaria* для корней, *Lepidocarpon* для женских стробилов (показан общий вид и разрез мегаспорангия), и микроспора *Lycospora*, извлеченная из микроспорангия *Lepidostrobus*; б — все эти названия в некоторых случаях обозначают одно и то же растение, части которого в разных сочетаниях неоднократно были найдены в прижизненной связи, как это показано линиями (пунктир — менее надежные свидетельства прижизненной связи).

Пономаренко — это, по существу, те же морфотаксоны, но искусственно детипифицированные и тем самым выведенные из-под юрисдикции кодекса номенклатуры (поскольку кодекс регламентирует применение названия ссылкой на тип, см. - выше). Детипификация действительно предотвращает необоснованную синонимизацию, но проблема в том, что она исключает всякую синонимизацию и поэтому оказывается лекарством хуже, чем сама болезнь. Мне кажется, что понимание целей и функций паратаксономии будет лучшей защитой от произвольной синонимизации.

Последний и самый бедный содержанием вид паратаксона это *сборный таксон* (*collective taxon*). Это паратаксон, обычно в ранге рода, который отнесен к определенному старшему таксону, но в отличие от морфотаксона не может быть выделен в специальную систему, параллельную основной. По существу, виды в сборных группах — это просто виды неясного положения (species incertae sedis). Например, название «*Cercaria* O.F. Müller, 1773 установлено для рода червей, и многие авторы в XIX в. обращались с ним как с названием номинального рода, как если бы его типовым видом был *C. lemna* O.F. Müller, 1773. В настоящее время *Cercaria* употребляется как название сборной группы для личинок трематод, которые не могут быть с уверенностью отнесены к нормальным родам» (МКЗН, 2000, ст. 67.14). Различие между таксонами неясного положения и видами сборного рода состоит только в том, что видовой эпитет не вправе появляться в одиночку, без названия рода. Поэтому для таких видов приходится вводить название сборной группы, которое имеет вид родового названия, но выполняет роль названия того старшего таксона, к которому автор относит виды, включенные в данный сборный род. Так, *Cercaria* в современном понимании — это эквивалент отряда трематод, *Laberius* в интерпретации Й. Кифера (Kieffer, 1914) — эквивалент Dryinini + Gonatopodini, а *Dryinus* в интерпретации М. Ольми (Olmi, 1984) — эквивалент Dryinidae.

Сборные таксоны считаются детипифицированными, но это утверждение ошибочно. Приведенное выше определение означает, что сборный таксон по характеристике и объему совпадает с соответствующим старшим таксоном, и его члены, подобно ортотаксонам, вводятся в систему в конечном счете ссылкой на номенклатурный тип последнего. Виды *Cercaria* определимы как таковые просто в силу того, что достаточно сходны с личинками типового вида трематод. А то, что типовой вид трематод пока формально не зафиксирован, несущественно: я не сомневаюсь, что старшие таксоны будут типифицированы и в зоологии. Другой пример — сборный род *Carabilarva* Ponomarenko, предложенный для мезозойских личинок жуков надсемейства Caraboidea, не определимых до семейства (А.Г. Пономаренко, 1985). Поэтому типовым видом рода является тип надсемейства *Carabus granulatus* Linnaeus, 1758. Следовательно, *Carabilarva* является младшим объективным синонимом рода *Carabus*, но не подлежит синонимизации с ним, пока остается паратаксоном.

Последний пример означает существование еще одной формы множественного подчинения в номенклатуре, помимо уже обсуждавшегося случая, когда разные формы сохранности одного естественного таксона описываются в качестве разных морфотаксонов. Здесь уже один и тот же вид оказывается типовым для множества

сборных групп. Действительно, род *Carabus* одновременно является типовым для семейства Carabidae (жуки-жужелицы), подсемейства Carabinae, трибы Carabini и т.д., а для далее неопределимых членов каждого из этих таксонов теоретически могут понадобиться свои сборные группы, да еще разные для личинок и различных изолированных частей тела взрослого жука. Легко представить себе, сколько сборных родов в результате могут оказаться основанными на одном и том же номенклатурном типе. При всей непривычности ситуации, она вряд ли может вызвать серьезные номенклатурные или таксономические проблемы, если мы будем понимать, для чего нужны сборные таксоны. Ведь никому не мешают роды и старшие таксоны неясного положения, почему же отношение к видам неясного положения должно быть иным?

Существует еще один важный аспект проблемы неполноценного таксона (таксона особого статуса). Таксон принадлежит этой категории просто потому, что он выделен по «плохим» признакам — плохим в сравнении с другими, нормальными таксонами. Если же других таксонов нет, тот же самый неполноценный таксон оказывается вполне полноценным. Если бы современных ручейников не существовало, ископаемые домики, вероятно, изучались бы вне всякой связи с ископаемыми ручейниками, и их система, основанная на тех же самых «плохих» признаках, считалась бы нормальной. Во многих группах насекомых современные виды ныне различаются практически только по признакам мужских гениталий, а их вымершие представители — в основном по жилкованию крыльев. Пока ископаемых относят к особым, вымершим родам, номенклатурных проблем не возникает, и с ископаемыми удается работать как с ортотаксонами. Там же, где вымерший вид попадает в один род (подрод) с современными, он часто оказывается в категории неполноценного. Слабым утешением здесь служит то обстоятельство, что этого же заслуживают и давно описанные современные виды, для которых еще не удалось описать строение гениталий.

Помимо условности квалификации таксона в качестве орто- или паратаксона, существуют сложности и другого рода. Хороший признак или плохой, это дело, во-первых, меры (велика ли разница), во-вторых, вкуса. Обычное дело, когда спор между систематиками сводится, в конечном счете, к тому, на какую систему признаков следует опираться, разрабатывая систему конкретной группы. Можно только удивляться, что в споре пока еще не возникают взаимные обвинения, что, дескать, система оппонента, основанная на таких-то признаках, полезна только в качестве частной системы паратаксонов, но не общей (основной) системы группы.

Все эти соображения позволяют заключить, что ортотаксон и паратаксон формально четко различны, но содержательной обособленности здесь нет. В зависимости от точки зрения, а тем более, как мы видели, от уровня наших знаний (пример *Baissobius*), таксон может переходить из одной категории в другую. По-видимому, к паратаксономии нужно относиться прагматически: если использование паратаксонов реально облегчает познание и инвентаризацию биоразнообразия, их нужно вводить и использовать. Если же выигрыш невелик, не нужно усложнять ситуацию введением параллельных, перекрывающихся систем организмов.

1.3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблемы эволюционного крыла современной биологии, куда можно отнести те ее разделы, что исследуют историю и современное состояние биологического разнообразия, включая их теорию и методологию, связаны прежде всего с поисками парадигмы. Уже более столетия продолжается спор двух подходов — «элементаристской» («редукционистской») и «холистской» парадигм. Поразительно, но «размежевания» этих столь различных подходов не происходит, а продукты каждого из них сосуществуют в головах и печатной продукции едва ли не большинства ученых, о чем те обычно и не подозревают.

Элементаристской парадигме, редуцирующей изучаемую систему к ее элементам, соответствует популяционно-генетическая (синтетическая) теория эволюции, представляющая эволюционный процесс как динамику частот дискретных наследственных детерминант (генов) в популяциях в условиях отбора. Отражением этой динамики и является наблюдаемый процесс эволюции, и ее специфика определяется, во-первых, спецификой генного уровня организации, во-вторых, спецификой отбора. Соответственно, эволюционный процесс выступает как существенно равномерный, а единственным регулярным источником дискретности, делающим возможным разбиение продукта эволюции на таксоны, оказываются дивергенция и вымирание. Этой парадигме адекватна таксономическая концепция кладизма, где таксон возникает в ходе эволюции как продукт дивергенции и вводится в систему именно на этом основании, а последовательность дивергенций определяется с помощью синапоморфий.

Альтернативная холистская парадигма редуцирует эволюционирующую систему к целому и в частности к эпигенотипу, т.е. к системе построения живого организма в онтогенезе. В зеркале эпигенетической теории эволюции сложная, пронизанная переплетающимися взаимосвязями и взаимодействиями живая система предстает напряженным компромиссом противоречивых требований оптимизации разных адаптивных функций. Изменение такой системы оказывается существенно затрудненным, мало предсказуемым и более или менее скачкообразным, а специфика эволюционного процесса определяется прежде всего спецификой эпигенотипа и лишь в существенно меньшей степени — спецификой отбора. Из-за скачкообразности эволюционных изменений биологическое разнообразие, возникающее в ходе такой эволюции, оказывается дискретным, разбитым гиатусами на естественные отдельности, каковые и заслуживают использования в качестве таксонов общей системы. Соответственно, смысл таксономии, адекватной эпигенетической концепции и холистской парадигме, состоит в выявлении объективно существующей дискретности и прослеживании гиатусов.

Анализ доступного материала свидетельствует в пользу его соответствия скорее эпигенетической, чем синтетической концепции. Более важной, однако, представляется сама попытка различения концепций и методологий, используемых в анализе эволюционного процесса и его результатов, как восходящих к той или дру-

гой из двух конкурирующих парадигм. Представляется, что строгое различение двух парадигм и их следствий позволит не только и даже не столько сделать осмысленный выбор между ними, сколько избавиться от одновременного использования взаимно несовместимых принципов и подходов, т.е. от своего рода плюрализма в одной голове.

Сделанный вывод позволяет несколько продвинуться в выявлении корней и в более четком формулировании методологических концепций, используемых на поле эволюционного крыла биологии, и в частности в филогенетике, таксономии и таксономической номенклатуре. Однако вначале нам пришлось рассмотреть некоторые самые общие проблемы научного (и не только) анализа.

Филогенетические выводы, как любое научное исследование, опираются на (1) планирование предстоящего исследования, (2) наблюдение (включая эксперимент), (3) поиск аналогий, (4) создание гипотез о лежащих в основе видимой картины закономерностях и механизмах, (5) попытки фальсификации этих гипотез (преимущественно путем анализа следствий из них), и (6) оценки результатов этих попыток с помощью презумпций, с целью выбора наиболее перспективной гипотезы для дальнейшей работы.

Набор филогенетических презумпций включает презумпцию познаваемости филогенеза и ряд более частных презумпций, которые можно разделить на используемые в анализе групп и в анализе признаков. Анализ групп исследует отношения предков и потомков и опирается прежде всего на палеонтологическую презумпцию для групп. Презумпции, используемые в анализе признаков, далее делятся на две группы соответственно тому, включены ли они в анализ различий или сходств. Анализ различий — это поляризация трансформационных серий, т.е. определение плезиоморфных (исходных) и апоморфных (измененных) состояний признака. Здесь работают, из более важных, палеонтологическая презумпция для признаков, биогенетическая презумпция, презумпции аналогии, необратимости эволюции, функционального совершенства, сложности, рудиментов и сохраненного распространения признаков. Презумпции анализа сходств используются при решении вопроса, унаследовано ли данное сходство от общего предка или возникло независимо. Сюда относятся прежде всего презумпции парсимонии и взвешенного сходства.

Цель таксономии состоит в создании системы, чьи таксоны осмысленны для максимально широкого круга пользователей и, соответственно, наиболее гомогенны внутри себя и различны между собой. Из трех главных конкурирующих подходов кладизм опирается на синтетическую теорию эволюции, игнорирующую дискретность биоразнообразия. Поэтому кладистическая система учитывает только дивергенции и признает лишь таксоны, охарактеризованные синапоморфиями. Синапоморфия — не признак, а его интерпретация, поэтому кладистическая система не только игнорирует дискретность биоразнообразия, но и излишне гипотетична и привередлива в отборе признаков.

Филетика и фенетика опираются на эпигенетическую теорию эволюции и заняты прослеживанием гиатусов между таксонами. Фенетика использует доступные признаки как таковые и потому слишком близорука, это существенно эмпиричес-

кий подход. Филетика занимает промежуточное положение между фенетикой и кладизмом. Она пытается отразить полный баланс сходств и различий, включая и те, что еще не изучены. Для этого филетика использует прогностические возможности филогенеза, который выступает в качестве эвристического метода контроля системы, построенной фенетическими методами. Филетика определяет таксон как монофилетический континуум и использует гиатусы для разграничения таксонов, а монофилию — как способ оценить, успешно ли было разграничение, или система требует доработки.

В основе таксономической номенклатуры лежат 9 принципов, из которых шесть представляют чистые соглашения для удобства и единообразия в использовании названий таксонов и независимы от используемого таксономического подхода. Остальные три принципа зависят от таксономии. Из них наиболее важен принцип типа, позволяющий стабилизировать названия таксонов, соответствующих понятию монофилетического континуума. Два других таксономически зависимых принципа — принципы иерархии и синонимии, из которых второй может быть нарушен при работе с дефектным таксономическим материалом, недостаточно охарактеризованным для его полноценной систематизации. В этом случае могут применяться таксоны неясного положения и паратаксоны разного рода, используемые в рамках специальных систем, параллельных основной системе организмов.

В отличие от принципов синонимии, видимо, не существует объективных причин отказываться от соблюдения принципов типа и иерархии, а тем более от таксономически независимых принципов номенклатуры.

2. ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИЯ: МЕТОДЫ И ПОДХОДЫ

Насекомые в этой книге приняты в современном, несколько суженном объеме по сравнению с прежними стандартами. Как это будет подробно обсуждаться далее (Раздел 3.3), «энтогнатные насекомые» (бессяжковые, диплюры и ногохвостки) оказались более близкими родственниками многоножек, чем настоящих насекомых (эктогнатные, т.е. щетинохвостки, и крылатые насекомые), и в состав класса насекомых уже обычно не включаются (Историческое развитие…, 1980; History of insects, 2002). Состав класса до уровня отрядов показан на рис. 8.

Названия отрядов и ряда других старших таксонов насекомых в этой книге многим покажутся непривычными. О причинах, заставивших Б.Б. Родендорфа тридцать лет назад предложить эти изменения (Родендорф, 1977) и спустя три года впервые реализовать их (Историческое развитие…, 1980), подробно сказано выше (Раздел 1.2.3). Как ни серьезны эти причины, коллеги воспринимают новые названия с трудом (если не сказать — в штыки). Чтобы облегчить совершенно, на наш взгляд, неизбежный переход от описательных названий старших таксонов к типифицированным, подчиняющимся Международному кодексу зоологической номенклатуры, при подготовке History of insects (2002) было решено несколько смягчить первоначальное решение. Подобно тому, как сделали ботаники по отношению к некоторым особо популярным нетипифицированным названиям растений (Umbellifera, Gramineae и т.п.), в системе насекомых также было оставлено несколько самых популярных нетипифицированных названий. Это отряды Hemiptera, Coleoptera, Neuroptera, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera и Orthoptera. Мы надеемся, что это облегчит постепенное признание типифицированных названий старших таксонов насекомых и, в перспективе, других животных.

Временной контекст истории насекомых заключен в рамки геохронологической шкалы, показанной на рис. 9. Здесь же приведены карты распределения основных местонахождений насекомых, многие из которых упоминаются в дальнейших главах (рис. 10–12).

2.1. СПЕЦИФИКА ИССЛЕДОВАНИЙ ИСКОПАЕМЫХ НАСЕКОМЫХ

В своей работе с ископаемыми палеоэнтомолог сталкивается с проблемами и трудностями, в той или иной мере знакомыми и неонтологу. Действительно, даже отпечатки на породе в какой-то мере могут быть сопоставлены с микроскопическими препаратами, где насекомые тоже уплощены и распластаны. А тем из энтомологов, кому приходилось работать с типами старых авторов и вообще со старыми коллекциям, фрагментарные и поврежденные остатки насекомых почти столь же не в диковину, как и палеоэнтомологам. Однако рутинные проблемы в палео- и неоэнтомологии существенно различны. При этом больше всего бросаются в глаза

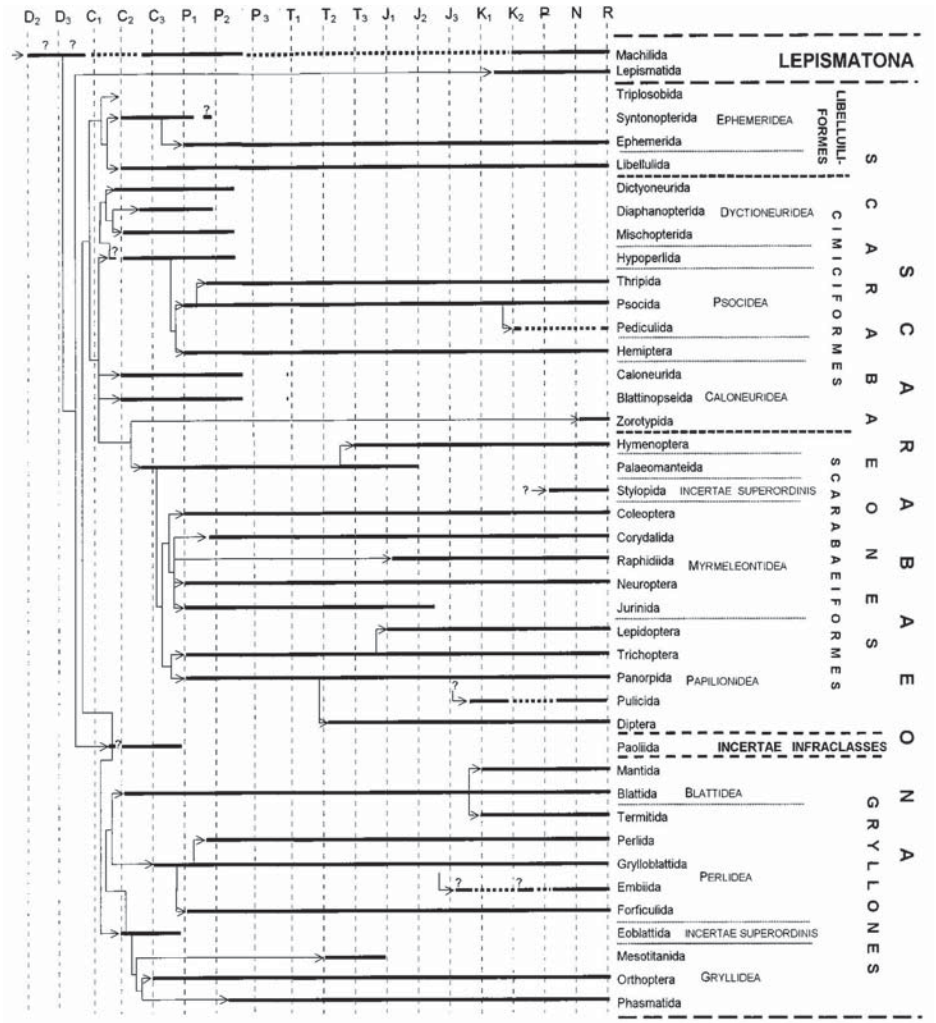


Рис. 8. Система и филогенетические отношения отрядов насекомых. Обозначения единиц геохронологической шкалы: D_2, D_3 — средний и поздний/верхний девон, C_1, C_2, C_3 — ранний/нижний, средний и поздний/верхний карбон, P_1, P_2, P_3 — ранняя/нижняя, средняя и поздняя/верхняя пермь, T_1, T_2, T_3 — ранний/нижний, средний и поздний/верхний триас, J_1, J_2, J_3 — ранняя/нижняя, средняя и поздняя/верхняя юра, K_1, K_2 — ранний/нижний и поздний/верхний мел, Ꝑ — палеоген (раннетретичное время, т.е., снизу вверх, палеоцен, эоцен и олигоцен), N — неоген или позднетретичное время (миоцен и плиоцен). Названия таксонов соответствуют, слева направо, отрядам, надотрядам, когортам, инфра- и подклассам (кроме подкласса Lepismatona, для экономии места показанного левее). Стрелками показаны родственные отношения отрядов, толстые линии — палеонтологически подтвержденный интервал существования (пунктиром для длительных перерывов между находками, со знаком вопроса для сомнительных находок).

Общая стратиграфическая шкала фанерозоя

Эратема	Система	Отделы и подотделы		Ярус	Возраст, млн лет 1	Возраст, млн лет 2
Кайнозойская KZ	Неогеновая N	Плиоцен N_2	Верхний N_2^3	Гелазский N_2gl	2,6	2,588
			Средний N_2^2	Пьяченцский N_2pia	3,4	3600
			Нижний N_2^1	Занклский N_2zan	5,3	5,332
		Миоцен N_1	Верхний N_1^3	Мессинский N_1mes	7,1	7,246
				Тортонский N_1tor	11,5	11,608
			Средний N_1^2	Серравальский N_1srv	14,7	13,65
				Лангийский N_1lan	16,5	15.97
			Нижний N_1^1	Бурдигальский N_1bur	20,5	20,43
				Аквитанский N_1aqt	23±1	23,03
	Палеогеновая P	Олигоцен P_3	Верхний P_3^2	Хаттский P_3h	28	28±0,1
			Нижний P_3^1	Рюпельский P_3r	34	33,9±0,1
		Эоцен P_2	Верхний P_2^3	Приабонский P_2p	37	37,2±0,1
			Средний P_2^2	Бартонский P_2b	40	40,4±0,2
				Лютетский P_2l	48	48,6±0,2
			Нижний P_2^1	Ипрский P_2i	55	55,8±0,2
		Палеоцен P_1	Верхний P_1^2	Танетский P_1t	59	58,7±0,2
				Зеландский P_1sl		61,7±0,2
			Нижний P_1^1	Датский P_1d	65	65,5±0,3
Мезозойская MZ	Меловая K	Верхний K_2		Маастрихтский K_2m	73	70,1±0,6
				Кампанский K_2km (K_2cp)	83	83,5±0,7
				Сантонский K_2st	88	85,8±0,7
				Коньякский K_2k (K_2cn)	89	89,3±1,0
				Туронский K_2t	92	93,5±0,8
				Сеноманский K_2s (K_2cm)	97	99,6±0,9
		Нижний K_1		Альбский K_1al		112,0±1,0
				Аптский K_1a		125,0±1,0
				Барремский K_1br		130,0±1,5
				Готеривский K_1g (K_1h)		136,4±2,0
				Валанжинский K_1v	(135)	140,2±3,0
				Берриасский K_1b	145±3	145,5±4,0
Мезозойская MZ	Юрская J	Верхний J_3		Титонский J_3tt	151,5	150,8±4,0
				Кимериджский J_3km	154	155,7±4,0
				Оксфордский J_3o	157	161,2±4,0
		Средний J_2		Келловейский J_2k (J_2c)	160	164,7±4,0
				Батский J_2bt	170	167,7±3,5
				Байосский J_2b	174	171,6±3,0
				Ааленский J_2a	178	175,6±2,0
		Нижний J_1		Тоарский J_1t	184	183,0±1,5
				Плинсбахский J_1p	192	189,6±1,5
				Синемюрский J_1s	197	196,5±1,0
				Геттангский J_1g (J_1h)	200±1	199,6±0,6
	Триасовая T	Верхний T_3		Рэтский T_3r		203,6±1,5
				Норийский T_3n		216,5±2,0
				Карнийский T_3k		228,0±2,0
		Средний T_2		Ладинский T_2l	(241,5)	237,0±2,0
				Анизийский T_2a		245,0±1,5
		Нижний T_1		Оленекский T_1o	246	249,7±0,7
				Индский T_1i	251±3	251,0±0,4

Эратема	Система	Отделы и подотделы	Ярус	Возраст, млн лет 1	Возраст, млн лет 2
Палеозойская PZ	Пермская P	Татарский P_3	Вятский P_3v		
			Северодвинский P_3s	265,8	265,8
		Биармийский P_2	Уржумский P_2ur		
			Казанский P_2kz	270,6	270±0,7
		Приуральский P_1	Уфимский P_1u		
			Кунгурский P_1k		275,6±0,7
			Артинский P_1ar	(280)	284,4±0,7
			Сакмарский P_1s		294,6±0,8
			Ассельский P_1a	(295±5)	299,0±0,8
	Каменноугольная C	Верхний C_3	Гжельский C_3g		303,9±,9
			Касимовская C_3k	(300)	306,5±1,0
		Средний C_2	Московский C_2m		311,7±1,1
			Башкирский C_2b		318,1±1,3
		Нижний C_1	Серпуховский C_1s		326,4±1,6
			Визейский C_1v		345,3±2,1
			Турнейский C_1t	342	359,2±2,5
Палеозойская PZ	Девонская D	Верхний D_3	Фаменский D_3fm	(360)	374±2,6
			Франский D_3f	(370)	385±2,6
		Средний D_2	Живетский $D_2\check{z}v$ (D_2g)	382	391,8±2,7
			Эйфельский D_2ef		397,5±2,7
		Нижний D_1	Эмсский D_1e	392	407,0±2,8
			Пражский D_1p	409	411,2±2,8
			Лохковский D_1l	412	416,0±2,8
	Силурийская S	Верхний S_2	Пржидольский S_2p	418±2	418,7±2,7
			Лудловский S_2ld	419	422,9±2,5
		Нижний S_1	Венлокский S_1v (S_1w)	424	428±2,1
			Лландоверийский S_1l	428	443,3±1,5
	Ордовикская O	Верхний O_3	Ашгиллский $O_3a\check{s}$	443±2	
			Карадокский O_3k	449	
		Средний O_2	Лланвирнский O_2l	458	460,9
			Аренигский O_1a	473	468,1
		Нижний O_1	Тремадокский O_1t		478,6
	Кембрийская €	Верхний $€_3$	Батырбайский $€_3bt$	490±2	488,0
			Аксайский $€_3ak$		
			Сакский $€_3s$		
			Аюсокканский $€_3as$	500	501,0±2,0
		Средний $€_2$	Майский $€_2m$		
			Амгинский $€_2am$	509	513,0±2,0
		Нижний $€_1$	Тойонский $€_1tn$		
			Ботомский $€_1b$	(526)	
			Атдабанский $€_1at$	(529)	
			Томмотский $€_1t$	535±1	542,0±1,0

Рис. 9. Геохронологическая шкала (по Стратиграфическому кодексу (2006)).



Рис. 10. Важнейшие местонахождения ископаемых насекомых в палеозое: девон: (кресты). 1 — Gaspe, 2 — Gilboa, 3 — Rhynie; карбон (квадраты): 4 — Allegheny Series, 5 — Bitterfeld/Delitz, 6 — Черемичкино, Завьялово, Желтый Яр и др., 7 — Чуня, 8 — Commentry, 9 — Gulpen, 10 — Hagen-Vorhalle, 11 — Horni Sucha и Vrapice, 12 — Madera Formation, 13 — Malanzan Formation, 14 — Mazon Creek, 15 — Middle Coal Measure, 16 — Montceau-Les-Mines, 17 — Saar Basin; пермь (треугольники): 18 — Belmont, 19 — Бор-Тологой, 20 — Elmo, 21 — Фатьяниха, 22 — интинская свита, 23 — Калтан, ерунаковская и ильинская свиты и др., 24 — Караунгир, 25 — Каргала, 26 — Китяк, 27 — лекворкутская свита, 28 — Middle Beaufort Series, 29 — Нижняя Тунгуска, 30 — Obora, 31 — Сояна, 32 — Тихие Горы, 33 — Чекарда, 34 — Carrizo Arroyo, 35 — Lodeve. Из-за малого масштаба этой и следующих карт во многих случаях показаны не индивидуальные местонахождения, а их группы.

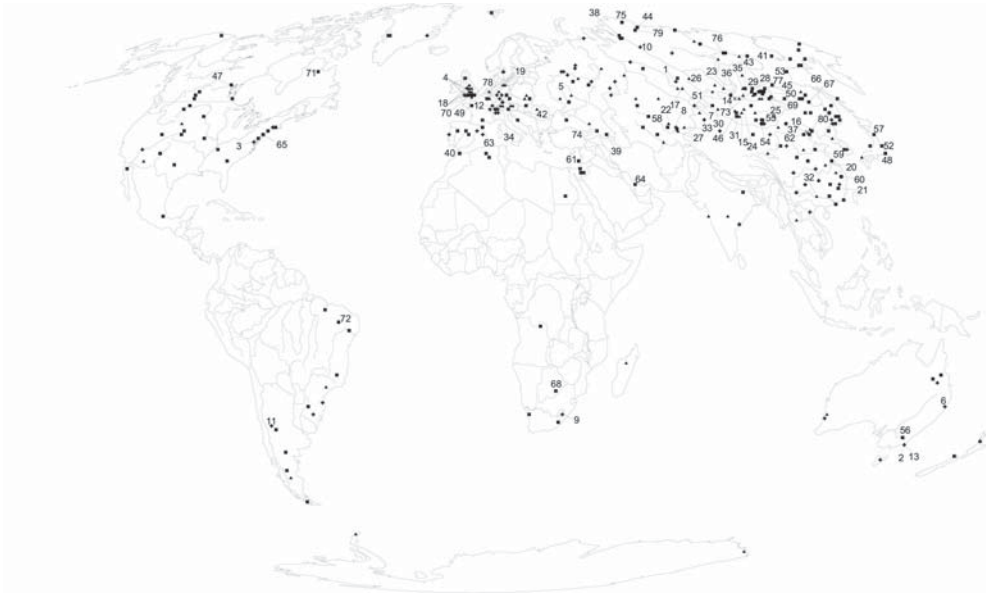


Рис. 11. Важнейшие местонахождения ископаемых насекомых в мезозое: триас (кресты): 1 — Бабий Камень, 2 — Brookvale, 3 — Cow Branch, 4 — английский рэт, 5 — Гаражовка, 6 — Ipswich, 7 — Кендерлык, 8 — мадыгенская свита, 9 — Molteno Formation, 10 — Пелятка, 11 — Potrerillos, 12 — Vosges, 13 — Wianamatta; юра (треугольники): 14 — Бахар, 15 — Баян-Тэг, 16 — Beipiao, 17 — Черный Этап и др., 18 — английский лейас, 19 — немецкий лейас, 20 — Hansan Formation, 21 — Jiaoshang Formation, 22 — Каратау, 23 — Кемпендяй, 24 — Хотонт, 25 — Хоутийн-Хотгор, 26 — Кубеково, 27 — Кызыл-Кия, Сагул, Шураб, 28 — Могзон, 29 — Новоспасское, 30 — Ошин-Боро-Удзюр-Ула, Джаргалант, 31 — Шар Тег, 32 — Shiti, 33 — Согюты, 34 — Solnhofen etc., 35 — Уда, 36 — Усть-Балей, Ия и др. , 37 — Daohugou; мел (квадраты): 38 — Агапа, 39 — Агджакенд, 40 — Alava, 41 — Аркагала, 42 — австрийский янтарь, 43 — Байса, 44 — бегичевская свита, 45 — Болбой и др., 46 — Бон-Цаган, Хурилт и др., 47 — канадский янтарь, 48 — Choshi, 49 — французский янтарь, 50 — глушковская свита, 51 — гурван-эрэнская свита, 52 — Iwaki, 53 — Хетана, 54 — Хутел-Хара, 55 — Хутулийн, 56 — Koonwarra, 57 — Kuji, 58 — Кзыл-Жар, 59 — Laiyang Formation, 60 — Laocun, 61 — ливанский янтарь, 62 — Lushangfeng Formation, 63 — Montsec, 64 — ближневосточный янтарь (глубоководный образец), 65 — янтарь Нью Джерси, 66 — Обещающий, 67 — Облучье, 68 — Orapa, 69 — Половая, 70 — Purbeck, 71 — Redmond, 72 — Santana, 73 — Семен, 74 — Шаваршаван, 75 — смолы Таймырского озера, 76 — Тиммердях, 77 — Турга, 78 — Wealden, 79 — Янтардах, 80 — Yixan Formation.



Рис. 12. Важнейшие местонахождения ископаемых насекомых в кайнозое: палеоген (треугольники): 1 — Aix-en-Provence, 2 — Амгу, 3 — арканзасский янтарь, 4 — Atanikerdluk, 5 — балтийский янтарь, 6 — Bembridge Marls, 7 — Bitterfeld amber, 8 — Большая Светловодная, 9 — янтарь Британской Колумбии, 10 — бирманский янтарь, 11 — Eckfelder Maar, 12 — Florissant, 13 — Fushun, 14 — Geiseltal, 15 — Green River, 16 — Menat, 17 — Messel, 18 — Mo Clay, 19 — Mull Is., 20 — янтарь Уазы, 21 — Pascapoo Formation, 22 — Redbank Plain, 23 — румынский янтарь, 24 — Ruby River, 25 — сахалинский янтарь, 26 — Salt Range, 27 — сицилийский янтарь, 28 — Тадуши, 29 — Ube, 30 — ровенский янтарь; неоген (круги): 31 — Bandoc, 32 — Barstow, 33 — Bonner Quarry, 34 — доминиканский янтарь, 35 — Kamiwada, 36 — Latah, 37 — Meigen Is., 38 — Merit-Pila, 39 — мексиканский янтарь, 40 — Oeningen, 41 — Radoboj, 42 — Rott, 43 — Shanwang, 44 — Ставрополь, 45 — суматранский янтарь, 46 — Willershausen.

различия, связанные со спецификой материала, хотя разница в способах анализа и интерпретации результатов наблюдения глубже и важнее.

2.1.1. РАБОТА С ИСКОПАЕМЫМИ

Палеоэнтомолог имеет дело с насекомыми, которые не только погибли давным-давно, но и заключены в ту или иную среду, а не свободны, как современные. Исключения касаются по преимуществу четвертичных насекомых, остатки (часто фрагменты) которых обычно извлекаются из породы и изучаются свободными, реже заключенными в специальную среду, подобно современным насекомым.

2.1.1.1. Включения в ископаемых смолах

Включения в янтарях и других ископаемых смолах в какой-то мере подобны насекомым, заключенным в искусственную среду типа канадского бальзама. Однако методы подготовки включений к их изучению (обтачивание и полировка) специфичны. Их описания, ориентированные на работу с янтарем как ювелирным материалом, вероятно, можно найти в соответствующих руководствах; полезная информация приведена в работе Grimaldi (1993).

Грубо говоря, дело сводится к галтовке (первоначальной обдирке сырого янтаря в барабанах с абразивами), далее к обрезанию куска янтаря с помощью обрезных дисков в нужных плоскостях по возможности близко к инклюзу, и шлифованию и полировке полученных поверхностей с помощью шлифовальных кругов и соответствующих полировальных средств (пасты, порошки). Однако эти методы не всегда хороши для наших целей даже в случае настоящих янтарей (сукцинит и другие высокополимеризованные смолы). Дело в том, что детальное описание насекомого требует, чтобы инклюз располагался близко к поверхности. При этом ископаемое может легко расколоться. Если же, как обычно, насекомое мелкое, то и заключающий его кусочек янтаря должен быть маленьким и неудобным для механической обработки. Кроме того, если на поверхности янтаря есть трещины, полировальные пасты и порошки забиваются в них, создавая дополнительные проблемы для изучения инклюза. Если же трещины достигают инклюза, использование паст на масляной основе становится просто опасным. Очень часто инклюз — это не само насекомое, а лишь его очень точный слепок на внутренней поверхности полости, где когда-то было насекомое, а сейчас сохранились его фрагменты. Проникшее масло снимает поверхностные эффекты, и мы видим только фрагменты потрескавшейся кутикулы (особенно сильно при этом страдают крылья). Поэтому очень часто приходится работать вручную.

Особенно трудно использовать технику при обработке смол низкого, не ювелирного качества: сильно слоистого сукцинита, а тем более хрупких (ретиниты и другие) и мягких смол (копалы). Обработку поверхности обычно приходится проводить вручную, используя тонкую наждачную бумагу, натянутую ткань с тонким абразивным порошком или, особенно для мелких кусочков хрупких смол, просто

лезвие безопасной бритвы, которым смола под бинокуляром осторожно срезается или соскабливается слой за слоем. Для последней доводки кусочки полируются о хорошо натянутую (например, на пяльцах) влажную шерстяную, шелковую или синтетическую ткань. Все эти процедуры сопряжены с риском повредить инклюз и требуют опыта. Поэтому начинать нужно с пустых кусков смолы, постепенно переходя к малоценным инклюзам.

Многократно предлагалось изучать инклюзы, помещая кусочки ископаемой смолы в ту или иную среду с оптическими свойствами, близкими к свойствам смолы. Это значительно снижает требования к качеству обработки поверхности и соответственно облегчает и ускоряет работу с ископаемыми. Естественно, при этом возникают другие проблемы, порой очень серьезные. Даже слабые органические растворители должны быть исключены как повреждающие смолу и инклюзы. Показателен печальный опыт использования касторового масла в Лаборатории артропод Палеонтологического института РАН (Москва) в 1970–1971 гг. Оптические свойства касторового масла близки таковым таймырского ретинита, и погружение инклюзной смолы в масло позволяет изучать включения с минимальной обработкой поверхности. В эйфории от такой удачи почти все образцы с инклюзами сборов 1970 и 1971 гг. на Янтардахе (Таймыр) были помещены в касторку — но уже через два года стало ясно, что масло медленно, но необратимо растворяет смолу. Безопасного способа отмыть смолу от масла найти не удалось, и почти вся коллекция ныне безнадежно испорчена или погибла. Известны и другие случаи повреждения и гибели материала, погруженного в, казалось бы, безопасную среду (Heie, 1967; Grimaldi et al., 1997).

Поскольку ископаемые смолы, даже высокополимеризованные (настоящие янтари), подвержены окислению и чувствительны к свету, специальные меры для их длительного безопасного хранения совершенно необходимы. Ярко освещенные демонстрационные янтари в музеях и на выставках подвержены особому риску, о чем не следует забывать: эффективные средства их защиты, кажется, не известны.

Конечно, самый безопасный способ хранения ископаемых смол — содержание их в темноте и в вакууме (или в атмосфере инертного газа). Но так имеет смысл хранить минералогические образцы, а палеонтологические просто хранить недостаточно: с ними нужно еще и работать.

Р. Клебс (Klebs, 1910) рекомендовал содержать коллекционный балтийский янтарь либо заключенным в современную естественную смолу (канадский бальзам — одна из них), либо погруженным в воду с добавлением небольшого количества камфары в качестве антисептика: утверждается, что заметных изменений при таком хранении не наблюдается в течение десятилетий. Часто для хранения используют минеральное масло: как уже говорилось, в случае трещин, достигающих сам инклюз, этот метод непригоден.

Недавно был разработан и детально описан метод заключения верхнемеловых инклюзных янтарей Нью Джерси в эпоксидную смолу (Nascimbene, Silverstein, 2000). Кратко этот метод можно описать следующим образом. Сырой янтарь подвергается галтовке в течение трех недель с все более тонким абразивом. Затем его просматривают под бинокуляром в сильном проходящем свете с целью поиска инклю-

зов (по нашему опыту, сплошной просмотр более эффективен, если кусочки смолы погружены в воду). Янтарь, отобранный для дальнейшей обработки, заключают в эпоксидную смолу под вакуумом. Смола удерживает янтарь от разрушения и облегчает дальнейшие манипуляции, а под вакуумом она заполняет трещины, делая янтарь более прочным и более прозрачным. Все это определяет довольно жесткие требования к смоле, подробно описанные в цитированной работе. Заключенный в смолу янтарь обрезается и шлифуется, и готовая поверхность прикрывается покровным стеклом на дополнительной капле эпоксидной смолы.

Описанный метод несомненно перспективен, но в некоторых отношениях рискован и требует тщательной предварительной проверки. Во-первых, галтовка хрупких смол (ретинитов) едва ли возможна. Во-вторых, как уже упоминалось, инклюзы, связанные с поверхностью, под вакуумом будут заполняться смолой, и при близости оптических свойств эпоксидной и ископаемой смолы могут оказаться безнадежно испорченными. Если же оптические свойства смол не столь схожи, инклюз будет плохо виден сквозь две смолы, так как галтовка дает недостаточно обработанную поверхность, а оптически отличная от янтаря эпоксидная смола не сможет скрыть эти недостатки.

В целом, любой конвейерный метод обработки инклюзных смол должен быть тщательно опробован и оценен, насколько велик смысл его применения. Если в случае действительно массового материала можно примириться с некоторыми его потерями, неизбежными при конвейерной обработке, то в других случаях медленные, но щадящие и более надежные методы индивидуальной обработки могут оказаться предпочтительными.

Что касается методов изучения инклюзов в уже подготовленных блоках ископаемой смолы, они по большей части самоочевидны: бинокуляр или, при необходимости, микроскоп с хорошей оптикой и сильным светом и с индивидуальным подбором увеличения, проходящего и отраженного света или их комбинации. Если поверхность блока не идеально отполирована, большую помощь оказывает использование жидкостей с иммерсионными свойствами, если они безопасны для смолы. Чаще всего для этого используется густой раствор сахара (за рубежом в продаже обычен чистый кукурузный и кленовый сиропы). Его помещают на поверхность блока под покровное стекло. При малом размере блока его удобно просто приклеить сиропом снизу к покровному стеклу, которое в свою очередь воткнуть под нужным углом в пластилиновый столбик на предметном стекле, и всю эту конструкцию поместить под бинокуляр. Близкую конструкцию описывает Д. Гримальди (Grimaldi, 1993). Правда, вместо сиропа он рекомендует минеральное масло. Как уже говорилось, масло легко проникает в трещины и вообще труднее удаляется с образца.

В случае мутного и загрязненного янтаря возможно использование более изощренных методов, например, рентгенографического (Schluter, Sturmer, 1984; Grimaldi, Nguyen, Ketcham, 2000; Tafforeau et al., 2006).

Еще одна серьезная проблема в работе с ископаемыми смолами — широкое распространение подделок: современных объектов, искусственно заключенных в янтарь или похожие на него полимерные вещества. Эту проблему подробно рассматривает Гримальди с соавторами (Grimaldi et al., 1994).

2.1.1.2. Отпечатки на горных породах

Отпечатки насекомых как предмет изучения сильнее отличаются от современных насекомых, чем включения в ископаемых смолах. Отпечаток можно было бы сравнить с настоящим насекомым, распластанным на поверхности камня и подвергшимся химическому воздействию, сделавшему насекомое более или менее прозрачным. Эта аналогия весьма неполна. Отпечаток виден, только когда камень расколот в соответствующей плоскости. Это бывает далеко не всегда: чаще на поверхности видна лишь часть отпечатка, а в остальном он скрыт под слоем породы, требующим удаления. С этой целью используются препаровальные иглы, зубила или механические приспособления, действующие по принципу отбойного молотка. Для самой тонкой препаровки удобны энтомологические булавки и иглы от шприцов. Все это работа, требующая опыта и времени.

Если слой породы над отпечатком тонок, смачивание может сделать его прозрачным и открыть скрытые части отпечатка, что важно и при препаровке остатка, и при его изучении. Для смачивания обычно используется спирт (70–90%), но его применение не всегда возможно. Если порода содержит заметное количество растворимых в воде солей, что характерно для материала, собранного в пустыне (или образовавшегося в условиях аридного климата), использование содержащей воду жидкости недопустимо, как недопустимо хранение такого материала во влажных условиях. Кристаллы соли на поверхности породы, или вся поверхность постепенно начинают вспучиваться, и отпечаток гибнет. Однако хорошей замены спирту для просоленных пород пока не найдено: абсолютный спирт быстро сохнет и вообще не очень практичен, глицерин с такого образца нельзя удалить, ксилол, бензол и их аналоги очень хороши для ископаемых, но вредны для человека. В той мере, в какой поляризованный свет выделяет сохранившуюся органику на фоне породы, использование поляризации заменяет смачивание образца, но сделать тонкий верхний слой породы прозрачным поляризованный свет не может.

Отпечаток насекомого не бывает совершенно плоским и однослойным, поэтому две его половины, получающиеся при расколе, не идентичны даже как зеркальные отражения друг друга. Они комплементарны и лишь совместно дают более или менее полное представление об ископаемом. И при полевых сборах, и в дальнейшем следует принимать специальные меры, чтобы противоотпечатки (члены такой пары) не разрознивались и не терялись. В поле их удобно скреплять липкой лентой, а в дальнейшем регистрировать под одним номером.

Поскольку раскол проходит обычно внутри ископаемого, мы видим наружную поверхность насекомого (чаще — внутреннюю поверхность его наружной кутикулы) изнутри: вентральную сторону насекомого сверху, дорзальную — снизу. Часто мы видим внутреннюю поверхность наружного покрова обращенной к нам стороны тела: при этом внутренние ребра жесткости («швы», элементы эндоскелета) превращаются во вдавления на поверхности отпечатка.

Поскольку две половинки ископаемого выглядят по-разному, они имеют свои названия: прямой и обратный отпечаток, или отпечаток и противоотпечаток. Пря-

мым называют отпечаток, на котором вид структур соответствует тому, как мы видим современное насекомое, глядя на него сверху. Особенно важна правильная интерпретация жилкования крыльев насекомого в отношении выпуклых и вогнутых жилок, т.е., соответственно, приподнятых над мембраной костальной (C), радиальной (R), передней кубитальной (CuA) и др., и утопленных ниже ее уровня субкостальной (SC), задней кубитальной (CuP) и некоторых других. Поэтому при идентификации прямого и обратного отпечатков в первую очередь следует обращать внимание на эти жилки: если, скажем, радиус выпуклый, то отпечаток прямой, если вогнутый — обратный. Использование скульптуры для идентификации прямого и обратного отпечатков возможно, но менее надежно. Мы не всегда можем быть заранее уверены, была ли данная поверхность насекомого покрыта бугорками или же ямками, гребнями или бороздками, а ведь бугорчатая поверхность на противоотпечатке обернется пунктировкой, борозда — гребнем, и наоборот. Кроме того, нужно еще быть уверенным, что эта скульптура принадлежит именно верхней стороне тела насекомого.

Естественно, если насекомое захоронилось строго в профиль, обозначение прямого и обратного отпечатков будет произвольным. В таких случаях прямым обычно называют отпечаток, где ископаемое сохранилось более полно.

Вопреки обычным представлениям, отпечатки порой демонстрируют великолепную сохранность нескольких слоев кутикулы (рис. 13), и без правильной их идентификации корректная интерпретация ископаемого невозможна. Влияние уровня, на котором разошлись половинки ископаемого при расколе, на то, каким мы увидим отпечаток, подробно разбирает Пономаренко (1969) на примере отпечатков надкрылий жуков (рис. 14).

2.1.2. КОЛЛЕКТИРОВАНИЕ ИСКОПАЕМЫХ НАСЕКОМЫХ

Методы сбора ископаемых насекомых сильно различаются в зависимости от характера материала, конкретных условий обнажения и геологического разреза, ландшафта и климата, а равно и от вооруженности и целей исследователя. Последний общий обзор методов сбора ископаемых насекомых дает Е. Пеньяльвер (Peñalver, 1996). На русском языке инструкция по сбору ископаемых насекомых (О.М. Мартынова, 1953) была опубликована очень давно, маленьким тиражем и ныне представляет библиографическую редкость и существенно устарела. Наш обзор основан на коллективном опыте Лаборатории артропод Палеонтологического института РАН.

2.1.2.1. Сбор отпечатков на породе

Отпечатки — самый обычный материал палеоэнтомолога. Собирают их, в первом приближении, так же, как отпечатки растений, рыб и относительно крупных беспозвоночных, просто раскалывая камни молотком (иногда с помощью зубила) по слоям. Иногда породу приходится предварительно прокаливать на костре, чтобы она лучше кололась по слоям. Наиболее перспективны для поисков насекомых



Рис. 13. Прекрасной сохранности отпечаток ископаемого щелкуна (Coleoptera, Elateridae) из нижнего мела Байсы, Забайкалье (экз. № 4240/841).

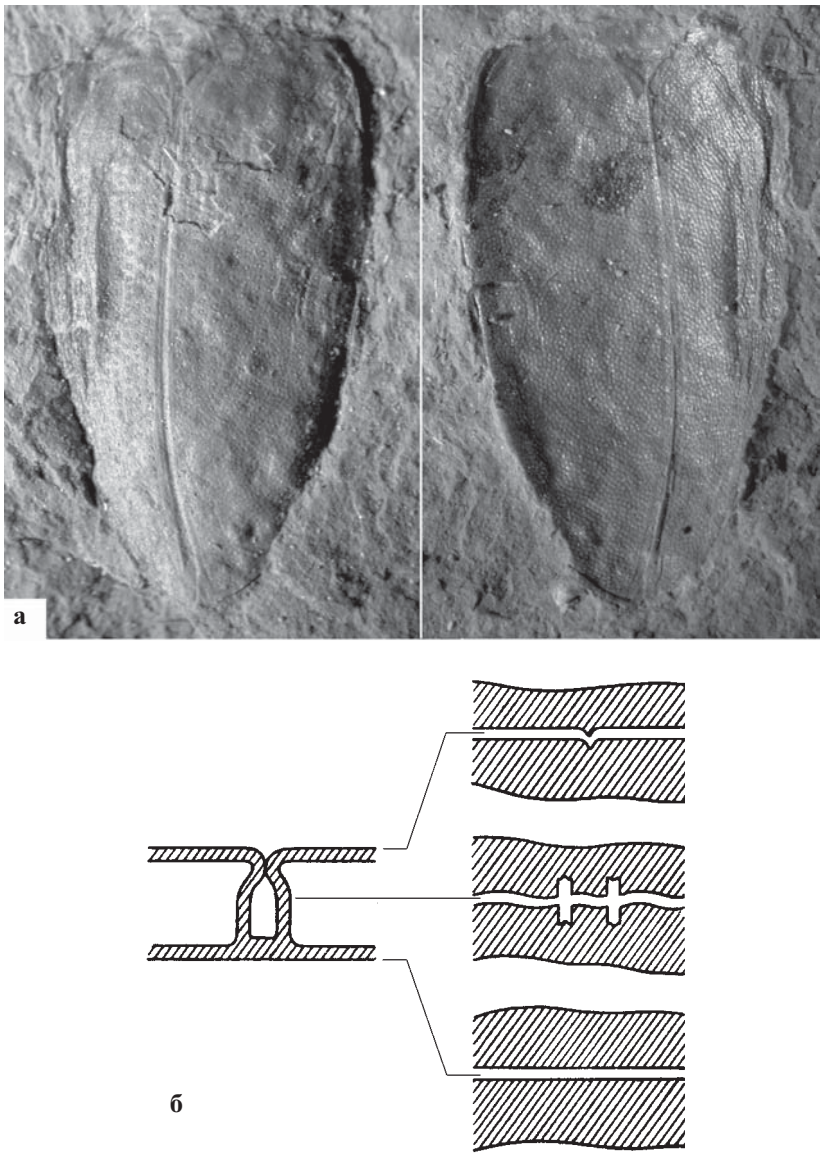


Рис. 14. Изменение внешнего вида отпечатка надкрылий жука в зависимости от положения поверхности раскола: а — прямой и обратный отпечатки *Hadeocoleus calus* Ponomarenko: раскол прошел вблизи верхней поверхности надкрылий, так что при взгляде сверху на более глубокие слои (прямой отпечаток) видны прямоугольники (входы в колумелли), а при взгляде снизу на отпечаток верхней поверхности надкрылья (противоотпечаток) оно покрыто точками; б — профиль отпечатка и противоотпечатка надкрылья меняются в зависимости от того, проходит ли раскол по верхней стороне или нижней стороне надкрылья или в его толще.

тонкозернистые озерные отложения — глины, аргиллиты, алевролиты, мергели, известняки, диатомиты. На практике палеоэнтомологу не часто приходится самостоятельно заниматься поисками новых местонахождений: по крайней мере в нашей стране трудами геологов открыто множество местонахождений, остающихся практически не изученными. Разработка этих местонахождений в целом гораздо более эффективна, чем поиски новых точек.

Огромное разнообразие и малая изученность ископаемых насекомых диктует необходимость обширных сборов в каждой точке для получения сколько-нибудь представительных комплексов остатков. Поэтому, в отличие от многих других палеонтологов палеоэнтомологи склонны проводить недели, иногда даже месяцы на одном и том же перспективном обнажении, и повторять это в течение ряда лет.

Полевое вооружение сборщика отпечатков насекомых состоит из острого и постоянно затачиваемого молотка, зубил, раскопочных ножей (с их помощью отделяются куски породы, подлежащие дальнейшему расщеплению), кусачек для обкусывания образцов (для экономии веса и объема багажа), складной лупы (предпочтительно 10х и со стеклянной, а не пластиковой линзой), клея для склеивания разбившихся при сборе отпечатков (традиционно это спирторастворимый БФ2 или БФ4, но цианакриловый клей может оказаться эффективнее; склеивать отпечатки лучше на месте, пока склеиваемые поверхности минимально повреждены) и липкой ленты для склеивания прямых и обратных отпечатков. Инструмент для формирования раскопа обычный (лопаты, кирки).

2.1.2.2. Добыча ископаемых смол

Добыча ископаемой смолы представляет совершенно особую сферу деятельности. Мы не будем касаться индустриальных методов, которые интересны (см., например, Poinar, 1992), но для наших целей не очень актуальны. Методы кустарной добычи меловых смол из линз неконсолидированного лигнита (бурого угля), обнажающихся в песчаных обрывах, по опыту экспедиций Лаборатории артропод Палеонтологического института РАН можно кратко изложить следующим образом.

Смола добывается промыванием и флотацией породы. Наличие мотопомпы, позволяющей быстро размыть песок вокруг линзы со смолой, значительно ускоряет отбор материала для промывки. Материал линзы промывается от песка в сите диаметром ячеи порядка 1–2 мм. Проще всего, если обнажение расположено рядом с рекой или озером. Если водоем маленький, он быстро заносится песком, и тогда приходится делать запруду и промывать породу ведрами или под струей из слива. Отмытую от песка породу разделяют на уголь и смолу флотацией в насыщенном растворе соли, где уголь тонет, а смола всплывает. Удобно иметь несколько емкостей для флотации, например, пластмассовых ведер, в каждое из которых помещается порция породы. В первое ведро заливают раствор соли, размешивают. Затем раствор сливают во второе ведро через небольшое сито, где остается всплывшая смола, потом так же в третье ведро. Раствор разбавляется водой, оставшейся на породе после промывки, поэтому его приходится регулярно (часто уже после третьего вед-

ра) подсаливать, так что ряд емкостей не должен быть длинным. В холодной воде соли растворяется недостаточно для флотации, так что в холодную погоду раствор требует частого подогрева. Отобранную смолу промывают и пакуют для транспортировки либо, если есть условия, сортируют и предварительно просматривают на наличие инклюзов уже в поле.

2.1.2.3. Сбор четвертичных насекомых

Самые молодые остатки насекомых, антропогеновые и отчасти позднеплиоценовые, обычно слабо изменены и залегают в неконсолидированных и слабо консолидированных песчано-глинистых и торфянистых отложениях. Остатки добывают, промывая или отмучивая в воде породу, при необходимости добавляя в воду детергенты для размягчения твердых глинистых стяжений. На сите как правило остается смесь растительного детрита, остатков насекомых и мелких позвоночных и минеральная фракция крупнее размера ячейки (для промывки на насекомых принято использовать металлическую сетку с ячейкой 0,35 мм). При высокой концентрации насекомых хитиновые остатки можно различить в поле, но такое бывает нечасто, поэтому дальнейшая обработка образца обычно происходит в камеральных условиях. В поле осадок, получившийся в результате промывки, сушат на солнце, насколько это позволяют погодные условия, и упаковывают в матерчатые мешочки, где образец продолжает сушиться. На воздухе можно сушить промывку только короткое время и под присмотром, иначе велик риск, что туда заползут современные насекомые (опасный источник ошибок интерпретации материала). Просушить промывку важно не только во избежание плесени, но и для уменьшения веса груза.

Далее, в зависимости от типа отложений и сохранности насекомых, обработка образца идет двумя путями. Первый применим к извлечению хитиновых остатков из торфянистых отложений юга и средней полосы, где сохранность насекомых хуже современной, хитин хрупок и частично разрушен, а сами остатки уплощены. В таких породах применяют флотацию в керосине: образец погружают в воду, отделяют всплывшую растительную фракцию от минеральной, затем влажную растительную фракцию замачивают в керосине, оставляют на некоторое время и снова погружают в воду, при этом хитиновые остатки всплывают вместе с керосином, образуя пленку на поверхности воды. Исследователю остается собрать всплывших насекомых и работать с ними дальше.

Однако, когда мы попробовали применить метод флотации к образцам с насекомыми лучшей сохранности (приближающейся к современной) из отложений вечной мерзлоты, оказалось, что в керосине всплывают только самые тонкие и плоские фрагменты. Выборка получается непропорционально обогащенная плоскими надкрыльями стафилинид и остатками мелких жуков с тонкими покровами, а крупные тяжелые жужелицы, долгоносики и листоеды остаются в детрите, особенно если фрагмент более полный и сдержит полость (например головная капсула), которая в таких случаях часто заполнена породой. Поэтому палеоэнтомологи, работающие в арктических областях, вынуждены применять более трудоемкую ручную разборку под бинокуляром с предварительным разделением сухого образца на фракции с помощью почвенных сит.

Остатки насекомых, захоронившиеся в четвертичных торфах, обычно добывают, осторожно разбирая торф и снимая замеченные остатки пинцетом. Есть более подробные описания методов сбора и изучения четвертичных насекомых (Walker, Paterson, 1985; Coope, 1986; Бидашко, 1987; Elias, 1994).

2.1.3. ИНТЕРПРЕТАЦИЯ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Наука — это прежде всего дело интерпретации наблюдаемого, а не просто наблюдение. Наблюдая, мы начинаем с того, что пытаемся отделить то, что нам кажется реальным результатом наблюдения (эксперимента), от разного рода ошибок, проистекающих ли от внешних влияний (особенностей условий наблюдения и специфики используемых методов и инструментов), или от наших собственных осознанных и подсознательных ожиданий и предпочтений. Это все интерпретация полученного результата. Палеонтология особенно интерпретативна, поскольку источники возможных ошибок здесь гораздо более разнообразны, чем в неонтологии, наблюдаемые свойства ископаемых ограничены по сравнению с тем, что доступно наблюдению на современных организмах, и эти пробелы по необходимости заполняются гипотезами. Поэтому нам жизненно важно знать источники возможных ошибок и способы конструирования по возможности безопасных и надежных гипотез.

Палеонтология располагает собственной теорией ошибок, именуемой тафономией. Тафономии насекомых здесь посвящен специальный Раздел 2.3, там тонкости анализа палеонтологического материала рассматриваются в контексте специфики различных обстановок захоронения. Ниже особенности интерпретации палеоэнтомологических данных обсуждаются вкратце и в ином аспекте.

Работая с современными насекомыми, энтомолог может, по крайней мере в принципе, изучить любой аспект их структуры, функции и отношений. Конечно, для абсолютного большинства видов это лишь потенциальная возможность. Все наши обобщения в большой мере гипотетичны даже по отношению к современным насекомым. Имея дело с ископаемыми, мы иногда можем исследовать детали их морфологии на электронно-морфологическом уровне (рис. 15), увидеть, чем они питались (рис. 16), и проследить стадии их онтогенеза (рис. 17). К сожалению, все это редкие счастливые случаи, по крайней мере сегодня.

Палеоэнтомологические построения в основном базируются на первичных данных относительно не слишком мелких (обычно — доступных бинокуляру, но не микроскопу) деталей морфологии, позволяющих их сравнительную и функциональную интерпретацию. Одновременно учитываются наблюдения, дающие возможность оценить совместную встречаемость ископаемых, их количественные отношения, и, конечно, доступные геологические данные о возрасте, условиях захоронения и общей обстановке (ландшафт, климат и т.д.).

Палеонтологическая летопись предлагает сильно обобщенную и искаженную картину жизни в прошлом, лишенную многих важных деталей и целых фрагментов. У нас практически нет шансов встретить редкие формы жизни, и то, что мы видим, в

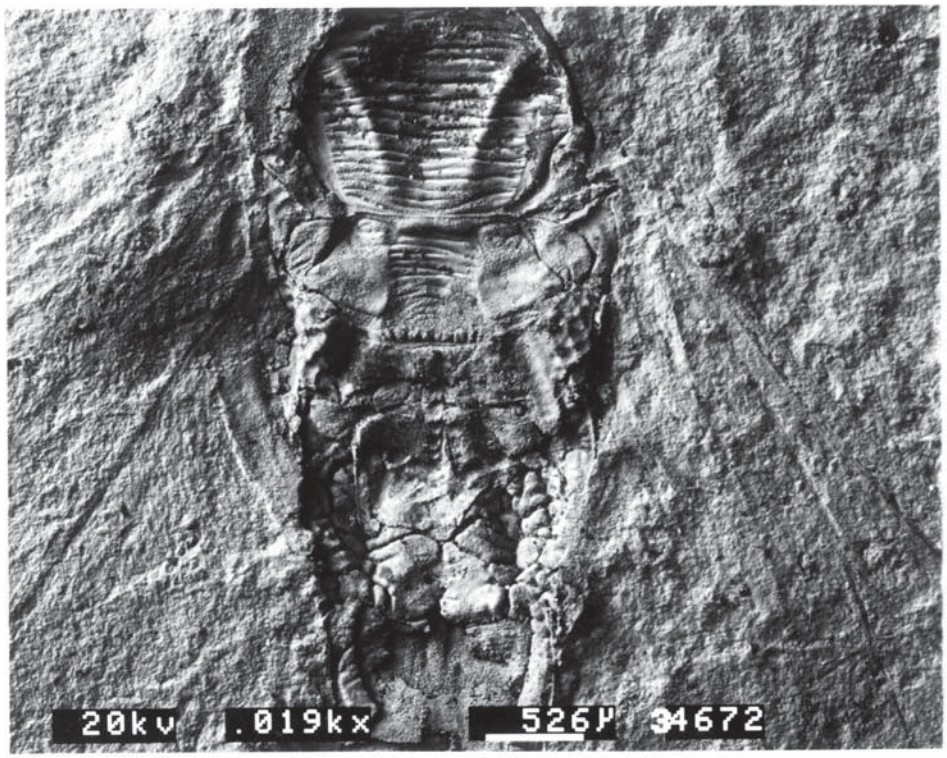


Рис. 15. Грудь и основание крыльев перепончатокрылого *Manlaya* sp. (Gasteruptiidae) из нижнего мела Байсы в Забайкалье (ПИН № 3064/1978; СЭМ фото, Х. Басибуюк).

определенном смысле типично для данного места и времени, хотя это и не обязательно самое типичное. Даже небольшой по объему материал обычно дает не моментальный снимок, а картину, обобщенную на сотни и тысячи лет и даже больше: лишь для четвертичной палеонтологии характерна большая детальность. Шансы регистрации относительно быстрых процессов — сезонных, многолетних — ограничены тонкослойчатыми отложениями, часто имеющими сезонный характер (варвы), но использование этой возможности связано с техническими трудностями и, кажется, до сих пор не было реализовано. Так что в целом палеонтологические данные мало детальны, но в определенном смысле более надежны (случайности в основном отсечены).

Детальность палеоэнтомологического исследования ограничена и в таксономическом плане. Признаки, рутинно используемые для различения видов современных насекомых, такие как детали окраски, строение гениталий, скульптура строго определенных участков покровов, на ископаемых далеко не всегда доступны изучению, а идентификация по поведению (включая издаваемые звуки), по хозяину и кормовому растению вообще практически недоступна. Поэтому виды, различаемые палеоэнтомологом, скорее соответствуют тому, что неоэнтомолог считает группами видов или даже родами.

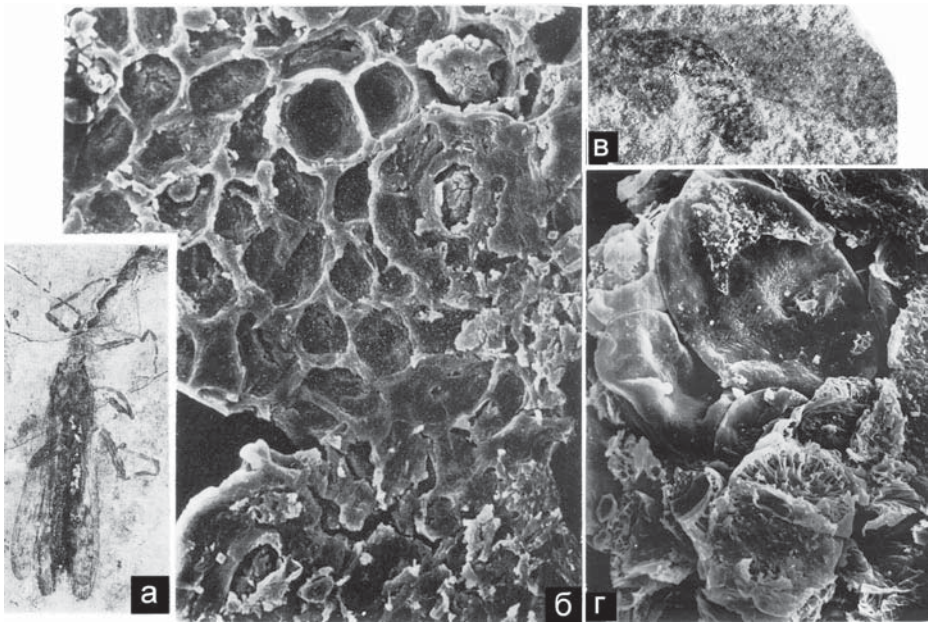


Рис. 16. Насекомые и сохранившееся содержимое их кишечника: а — палочник *Phasmomimoides minutus* Gorochov из верхней юры Каратау (Казахстан), б — фрагмент кутикулы листа гнетового *Brachyphyllum* или *Pagiophyllum* из его кишечника, в — сеноед *Parapsocidium uralicum* G. Zalessky из нижней перми Чекарды на Урале с сохранившимся содержимым кишечника (стрелка), г — пыльца *Lunatisporites* (меньшие зерна) и *Protohaploxipinus* из его кишечника (из Krassilov, Rasnitsyn, 1999).

Опасность противоположного сорта, отнесение к разным таксонам форм изменчивости и стадий развития одного вида, хорошо известна и в неоэнтомологии. При работе с ископаемыми такие случаи по понятным причинам особенно трудно различимы, и подобные ошибки в большинстве остаются нераспознанными. Действительно, обнаружить шкурку нимфы с выходящим из нее имаго и при этом определить обе стадии — редкая удача, а самцы и самки, захороненные in copula, сколько-нибудь регулярно встречаются лишь в некоторых группах двукрылых, сохранившихся в ископаемых смолах.

В тех случаях, когда у нас есть общие представления о том, как могут выглядеть представители разных полов и разные стадии развития в данной группе насекомых (на примере родственных современных насекомых или родственных ископаемых, где эти отношения так или иначе удалось выявить), мы можем использовать аналогию, особенно если она подкреплена совместными находками или иным образом. Иногда такое возможно даже в, казалось бы, безнадежных ситуациях. В.Г. Новокшонов (Новокшонов, Расницын, 2000) сделал такое предположение в отношении видов пермского рода *Permosialis* Martynov, относящегося к целиком вымершему отряду Palaeomanteida и известному почти исключительно

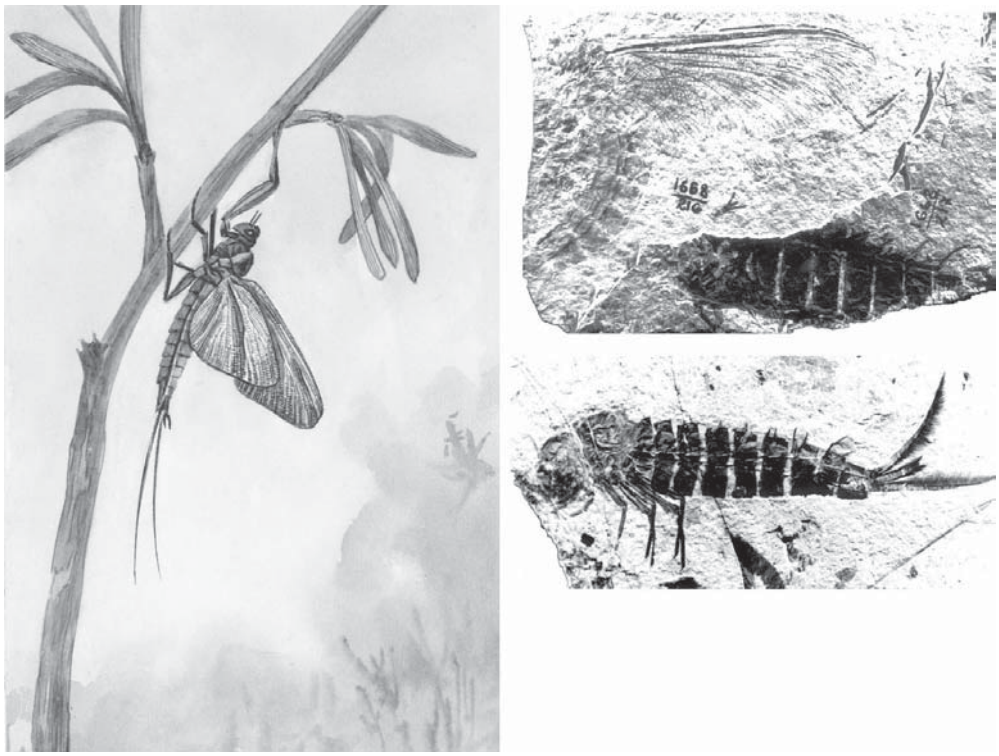


Рис. 17. Гигантская поденка *Ephemeropsis melanurus* Cockerell (Hexagenitidae) из нижнего мела Байсы в Забайкалье: взрослое насекомое (реконструкция А.Г. Пономаренко и К. Улановой) и фото имаго и личинки, захоронившихся на смежных поверхностях напластования (экз. ПИН № 1668/216, 217, длина переднего крыла 40 мм, фото Д.Е. Щербакова) и личинки сбоку (экз. ПИН № 3064/3313, длина личинки 37 мм, фото Д.Е. Щербакова).

по изолированным крыльям. Он обратил внимание, что везде, где собран заметный материал по этому роду, крылья группируются в два размерных класса. Поскольку в одном из редких случаев более полно сохранившееся насекомое большего размера оказалось самкой, а меньшее по размеру — самцом, было сделано предположение, что и в других случаях в каждой паре крупные крылья принадлежат самкам, а мелкие — самцам.

Большинство ископаемых насекомых жило не там, где были захоронены их трупы (см. Раздел 2.3), поэтому факт их совместной находки еще не означает их совместного существования. Исключение составляют многие насекомые, захоронившиеся в смолах, и обитатели озера, погребенные в его осадках и дошедшие до нас в виде отпечатков на породе. В последнем случае нередки совместные находки разных онтогенетических стадий, в некоторых случаях не оставляющие сомнений в их конспецифичности. Н.Д. Синиченкова (1987: 86–87) сформулировала правила ассоциации неполовозрелых и взрослых насекомых в этих условиях, включающие

1) совместную встречаемость, 2) таксономическую сопоставимость (признаки разных стадий не должны указывать на их принадлежность разным таксонам), 3) сопоставимые размеры. Нужно подчеркнуть, что эти правила не являются жесткими, что это скорее презумпции, как они описаны выше (Раздел 1.2.1): таким правилам нужно следовать, пока и поскольку нет серьезных оснований следовать иным аргументам. С определенной осторожностью те же правила применимы и к ассоциации полов и иных морфологически отличных форм внутри вида. К сожалению, накопленный опыт пока недостаточен, чтобы уточнить эти презумпции по отношению к двум последним случаям, поэтому ограничимся назидательным примером проблем, возникших при ассоциации нимф и имаго нескольких мезозойских стрекоз.

Л.Н. Притыкина (1977) описала из раннемелового местонахождения Байса в Забайкалье стрекозу *Hemeroscopus baissicus* Pritykina, а позднее (Притыкина, 1986) из нижнемеловых отложениях гурван-эрэнской свиты в Западной Монголии *Sona nectes* Pritykina, и в обоих случаях выделила каждый вид в особое семейство, соответственно Hemeroscopidae и Sonidae, в значительной мере из-за таксономического несоответствия признаков имаго и нимфы. Таким образом, в ситуации, когда критерий таксономического соответствия признаков разных стадий развития оказался в конфликте с критерием совместной встречаемости (отчасти также с критерием соответствия размеров), совместная встречаемость была оценена как более надежный критерий в данном конкретном случае. Действительно, *H. baissicus* описан по нескольким тысячам остатков нимф и сотням имаго, причем нимфы и имаго хорошо сопоставимы по размерам, а их встречаемость в разных слоях байсинского разреза коррелирует с высокой вероятностью (коэффициент корреляции $r = 0,92$; $\chi^2 = 23,5$; подробнее см. History of insects, 2002: 11). Существенно также, что кроме Байсы, те же самые имаго и нимфы встречаются совместно и в ряде других местонахождений.

Кроме *H. baissicus*, в Байсе найдено всего 6 других видов стрекоз, все очень редкие (известны вместе по 7 экземплярам), из них одно крыло Aeschnidiidae (о нем речь пойдет дальше) длиною 40 мм, что маловато по сравнению с крупными (около 50 мм) взрослыми нимфами *H. baissicus*.

В случае *S. nectes* вместе с 17 имаго и почти 300 нимфам найден еще только один вид стрекозы *Eocordulia cretacea* Pritykina, который не только редок (найдено три неполных крыла), но и таксономически несовместим с личинками *Sona*.

Г. Бехли с соавторами (Bechly et al., 1998) приняли иное решение: они сочли приведенные выше аргументы менее существенными, чем таксономическая несовместимость признаков имаго и нимф двух обсуждаемых видов, и поместили семейство Hemeroscopidae, включающее только имаго соответствующего вида Притыкиной, в основание либеллулоидной ветви стрекоз, имаго *S. nectes* в Proterogomphidae (гомфоидная ветвь стрекоз), а нимф обоих видов в — семейство Sonidae, поместив его в основании продвинутых Libellulina и предполагая их возможную синонимию с Aeschnidiidae. В свою поддержку они приводят пример одного из турецких олигоценовых местонахождений, где найдено 3 нимфы и 50 имаго одного вида стрекоз семейства Libellulidae и одно имаго и более 200 нимф Lestidae.

В этом споре скорее права Притыкина, но сейчас важно не это. Пример показывает реальные проблемы, с которыми сталкивается палеоэнтомолог, именно необходимость учитывать самые различные данные, которые могут помочь в выборе правильного решения, и невозможность обойтись без субъективной оценки в выборе между противоречивыми свидетельствами разных наблюдений. В действительности этот пример сильно упрощен. Для решения поставленной в нем задачи можно и нужно учитывать широкий круг других доступных данных — морфологических, тафономических, палеоэкологических и прочих. Возможно, это позволит оценить, насколько надежно установлены таксономически несовместимые признаки имаго и нимф, действительно ли все используемые в дискуссии виды и стадии их развития были связаны с соответствующим водоемом, почему оказалось возможным столь странное соотношение взрослых и нимф в упомянутом турецком местонахождении, и т.д.

При всем том хотелось бы надеяться, что приведенные соображения и примеры в какой-то мере приоткрывают читателю палеоэнтомологическую кухню и вводят в специфику этой и впрямь довольно специфичной области знания.

2.2. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИИ

Хотя насекомые в балтийском янтаре известны с древности, научное изучение ископаемых насекомых началось сравнительно поздно. Правда, первые описания с использованием биноминальных названий появились уже через год после смерти Карла Линнея (Bloch, 1779; рис. 18), но отсчет возраста палеоэнтомологии разумнее сдвинуть еще приблизительно на 60 лет, когда началось описание массового палеоэнтомологического материала (Germar, 1837, 1839). С этих пор за более чем полтора века сменились не только имена исследователей, но и цели и стиль их работы, что позволяет выделить определенные этапы в истории палеоэнтомологии.

Первый и самый долгий этап можно назвать фаунистическим, когда в качестве объекта исследования чаще всего выступал набор (локальный комплекс) ископаемых из определенного местонахождения или группы близких местонахождений. Исследователя не слишком волновало, что в составе такого комплекса присутствовали насекомые разных отрядов: он чувствовал себя палеоэнтомологом — универсалом, даже если был специалистом по определенной группе современных насекомых. Тот же самый Э.Ф. Гермар (рис. 19), описывая современных насекомых, явственно предпочитал жуков, но переходя к ископаемым, описывал едва ли не всех подряд. Более того, считалось естественным и нормальным описывать ископаемых насекомых, вообще не будучи энтомологом. Помимо энтомологов, включая таких талантливых, как Шарль Броньяр (рис. 20), в XIX и даже в XX веке весьма заметную долю ископаемых насекомых описали геологи и особенно палеоботаники (Освальд Геер, рис. 21, Христоф Гибел, рис. 22, Фридрих Голденберг, Пауль Гуторл, Михаил Залесский и другие).



Рис. 18. Marcus Elieser Bloch (1723–1799) (фото предоставлено Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, Germany).



Рис. 19. Ernst Friederich Germar (1786–1859), профессор минералогии в Галле, Германия (фото предоставлено Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, Germany).



Рис. 20. Charles Brongniart (1859–1899), энтомолог, Париж, Франция (фото предоставлено Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, Germany).

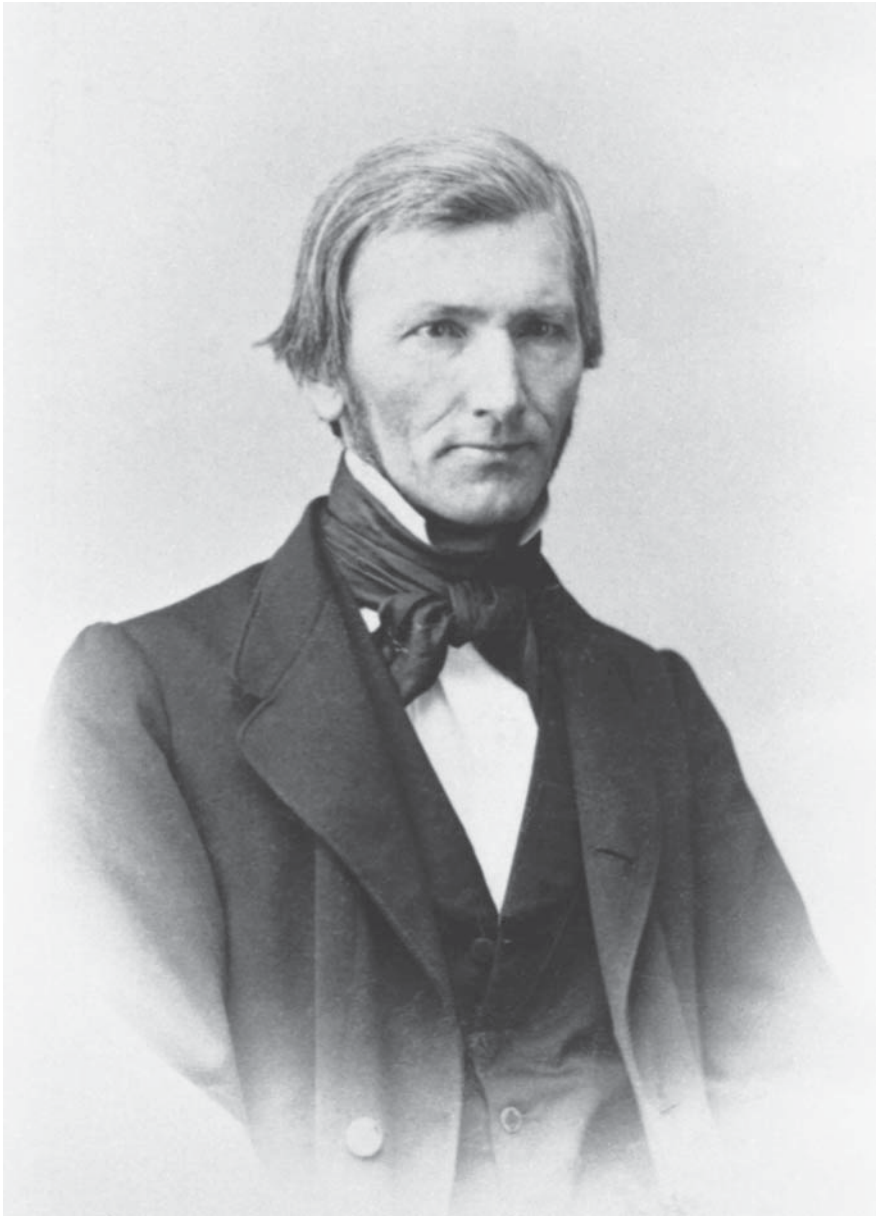


Рис. 21. Oswald Heer (1809–1883), профессор в Цюрихе, Швейцария (фото предоставлено Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, Germany).



Рис. 22. Christoph Gotfried Andreas Giebel (1820–1881), профессор в Галле, Германия (фото предоставлено Deutsches Entomologisches Institut Eberswalde, Germany).

Публикации палеоэнтомологов — универсалов были ориентированы просто на познание мира насекомых прошлого: кто и когда там существовал. Но также они пытались коррелировать отложения с насекомыми, восстанавливать обстановки прошлого и, особенно в последарвинские времена, выяснять родственные отношения внутри класса. Правда, по сравнению с собственно инвентаризацией прошлого биоразнообразия эти цели выглядели явно второстепенными. Слишком широкий охват материала в отсутствие специализации по группам насекомых приводил к тому, что описания и изображения ископаемых часто оказывались поверхностными или просто неверными, так что сейчас далеко не всегда можно понять, что держал в руках тот или иной из этих исследователей. Тем не менее, именно они выполнили первичную инвентаризацию заметной части былого разнообразия насекомых.

В конце XIX в. началась эра *великих универсалов* — выдающихся палеоэнтомологов, охватывавших своими исследованиями не только все группы насекомых, но и ископаемых разного возраста и географического происхождения. Они стремились осветить и обобщить историю насекомых в ее полном объеме и свести вместе все доступные данные.

Первым был Семюэль Скаддер (Samuel Hubbard Scudder, 1837–1911, рис. 23) из Бостона, США, известный также как выдающийся специалист по современным прямокрылым и бабочкам. Он заложил основу палеоэнтомологии Нового Света, описав множество североамериканских насекомых разного возраста, и каталогизировал всех тогда известных в мире ископаемых насекомых и всю соответствующую литературу (Scudder, 1890, 1891).

С таким предшественником второй великий универсал, Антон Гандлирш из Вены (Anton Handlirsch, 1865–1935, рис. 24), поразительно плодовитый на фундаментальные энтомологические (отнюдь не только палеоэнтомологические) труды, смог далеко продвинуться в объединении и развитии науки о вымерших насекомых. Он не только описал много ископаемых разного происхождения, но и издал гигантскую сводку всех ранее описанных насекомых с двумя дополнениями (Handlirsch, 1906–1908, 1937, 1939), долго служившую библией палеоэнтомолога. Кроме собственно сводки описаний и изображений ископаемых, там обсуждались различные аспекты истории класса, включая его филогенез. И описания, и гипотезы Гандлирша уже далеко не соответствуют нынешнему уровню знаний, и тем не менее эти книги до сих пор в постоянном пользовании, как и принадлежащие Гандлиршу разделы о насекомых в многотомных справочниках Кюкенталя и Шредера.

На смену Гандлиршу пришли сразу два великих универсала, Андрей Васильевич Мартынов (1879–1938, рис. 25) в России и Френк Мортон Карпентер (Frank Morton Carpenter, 1902–1994, рис. 26) в США. Мартынов был крупным специалистом по ручейникам и ракам-бокоплавам, но он много работал также по системе и эволюции насекомых в целом. Предложенная им система класса (Martynov, 1925; Мартынов, 1938) с делением насекомых на древнекрылых и новокрылых, а новокрылых далее на поли-, пара- и олигонеоптер, завоевала мировое признание и в

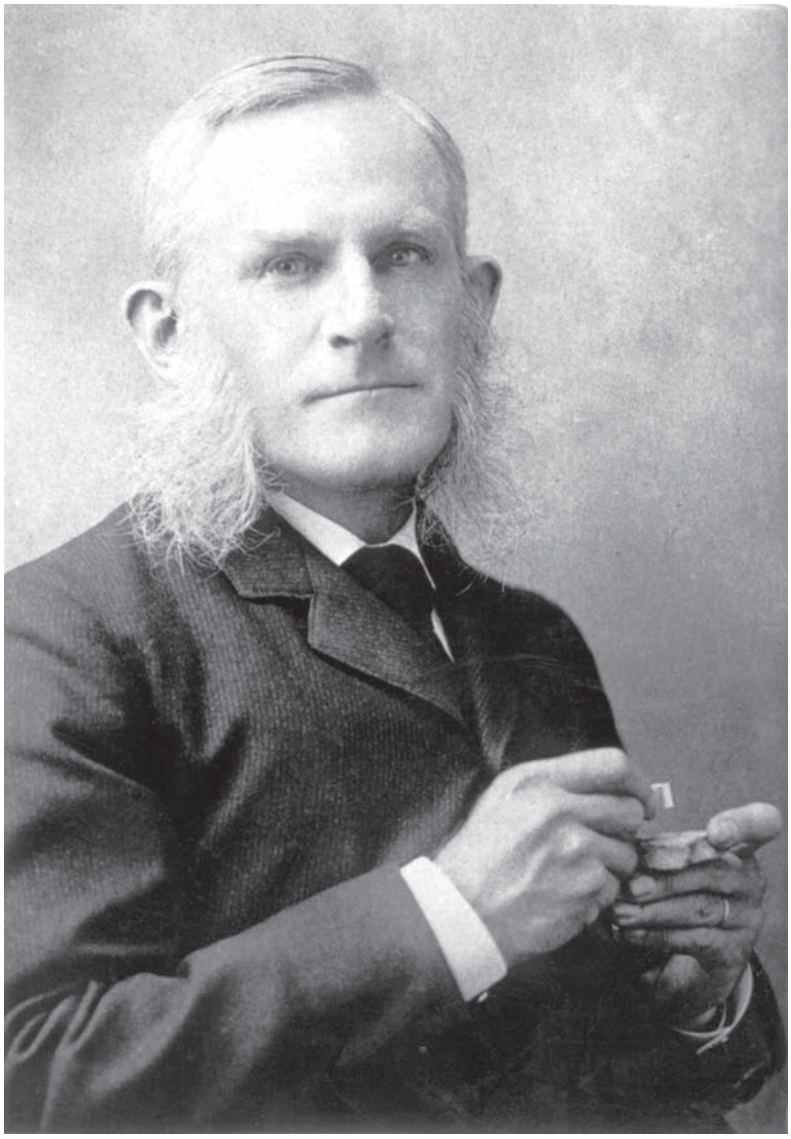


Рис. 23. Samuel Hubbard Scudder (1837–1911), энтомолог, Кембридж, США (фото предоставлено Frank M Carpenter).



Рис. 24. Anton Handlirsch (1865–1935), профессор в Вене, Австрия (Handlirsch, 1937).



Рис. 25. Андрей Васильевич Мартынов (1879–1938), портрет работы Стреблова (из Леонова, Розанов, 2000).



Рис. 26. Frank Morton Carpenter (1902–1994), профессор в Кембридже, США (фото предоставлено Frank M Carpenter).

течение не менее полувека оставалась основой практически всех представлений о системе и эволюции насекомых. Желание проверить свои идеи на ископаемом материале и привело к обращению А.В. Мартынова к палеонтологии насекомых.

Ф. Карпентер также начинал как специалист по современным насекомым, именно по сетчатокрылым, и также постепенно заинтересовался ископаемыми. Его долгая плодотворная работа в области палеоэнтомологии увенчалась новой мировой сводкой ископаемых насекомых (Carpenter, 1992). Однако главной заслугой Карпентера была выработка и внедрение нового стандарта описания и изображения ископаемых. Конечно, это в основном касалось главного палеоэнтомологического материала — крыльев. Рисунки крыльев стали гораздо более точными и подробными, чем у прежних авторов (и многих современников Карпентера), и весь дальнейший, много более чем полувековой прогресс в этой области был уже довольно ограниченным. Новые стандарты в анализе и изображении телесных структур ископаемых насекомых заставили себя ждать еще несколько десятилетий. Лишь в 1960-е гг. в созданной А.В. Мартыновым палеоэнтомологической лаборатории, о которой речь дальше, их выработал и внедрил Александр Григорьевич Шаров (1922–1973, рис. 27), замечательный морфолог и разносторонний палеоэнтомолог и палеогерпетолог, чьи превосходные описания и иллюстрации ископаемых насекомых и поныне почти не вызывают вопросов. Однако вернемся в 1930-е гг.

Описания и рисунки А.В. Мартынова со временем тоже становились четче и точнее, и это, конечно же, влияло на его учеников и последователей. Однако главная заслуга Мартынова в ином: он первым понял, что универсализм в палеоэнтомологии мало перспективен, что будущее за иной стратегией. Универсализм не позволяет достичь необходимой точности и детальности описаний и анализа: нельзя знать все группы насекомых так, как их знают специалисты. Но и простая специализация на одной или немногих группах нереальна: разбирая какую-то коллекцию в поисках «своих» ископаемых, постоянно обнаруживаешь интереснейшие находки в других группах, в том числе и такие, которые невозможно игнорировать. Выход один: нужно создать коллектив специалистов по разным группам насекомых, которые, дополняя друг друга, смогут описывать древние фауны целиком и на высоком научном уровне. Придя к такому выводу, Мартынов решился на попытку реализовать эту задачу, какой бы фантастической она ни казалась ему и его окружению. Что задача была близка к фантастической, доказала сама история: до сих пор нигде в мире не удалось создать второй такой коллектив палеоэнтомологов — специалистов по разным группам насекомых.

В середине 1930-х гг., в связи с переездом Академии Наук с Москву и ее реорганизацией, появилась возможность создать в Палеонтологическом институте в Москве палеоэнтомологическую лабораторию. И Андрей Васильевич, уже немолодой и не очень здоровый человек, бросает привычный Ленинград и любимый Зоологический институт и переезжает в Москву, где с января 1936 г. начинает свою историю Лаборатория членистоногих ПИН АН СССР (ныне Лаб. артропод ПИН Российской АН). Увы, под началом Мартынова она просуществовала всего два года, и после его смерти в январе 1938 г. в течение 40 лет лабораторией руко-



Рис. 27. Александр Григорьевич Шаров (1922–1973).

водил Борис Борисович Родендорф (1904-1977, рис. 28). Фактически именно Родендорф создавал лабораторию как коллектив специалистов, так как в самом начале, после смерти Мартынова, в штате лаборатории были только три человека: Родендорф, Елена Эрнестовна Беккер-Мигдисова и вдова Андрея Васильевича, Ольга Михайловна Мартынова. Рост начался в середине 1950-х гг. с приходом А.Г. Шарова, и с 1970-х ее штат более или менее стабилизировался на уровне 10–12 палеоэнтомологов.

Во времена великих универсалов, как и прежде, фаунистическое и стратиграфическое направления исследований оставались ведущими. И Мартынов, и Карпентер, а тем более их не столь выдающиеся современники были по большей части сосредоточены на изучении конкретных фаун. Робину Дж. Тильярду (Robin John Tillyard, 1881–1937, рис. 29) мы обязаны прежде всего описанием обширного материала из верхнего триаса Квинсленда в Австралии и нижней перми Канзаса в США. Легендарный Теодор Кокерел (Theodore Dru Alison Cockerell, 1866–1948, рис. 30), автор почти 4 тысяч (!) публикаций, оставил нам бесчисленное множество коротких описаний разнообразных насекомых, по преимуществу третичных из США и Европы, — и почти никаких обобщений. Пауль Гуторл (Paul Guthorl) вообще практически не выходил за пределы палеозоя Саарского угольного бассейна, а Юрий Михайлович Залесский — за границу перми Приуралья.

С ростом специализации и накоплением знаний ситуация постепенно начала меняться. С середины прошлого века появляются и вскоре становятся довольно многочисленными монографические исследования эволюции крупных групп насекомых, базирующиеся в том числе и на обширных палеонтологических данных (Zeuner, 1939; Родендорф, 1946, 1964; Мартынова, 1948; Шаров, 1968; Пономаренко, 1969; Расницын, 1969, 1980; Попов, 1971; Сукачева, 1982; Синиченкова, 1987; Меловой биоценотический …, 1988; Горохов, 1995; Новокшонов 1997; Стороженко, 1998; Bechly, 1998). Появляются детальные исследования телесной морфологии ископаемых насекомых (Шаров, 1957, 1968, 1973; Sharov, 1966; Расницын, 1969; 1980; Пономаренко, 1975; Притыкина, 1977; Kukalova-Peck, 1978–1998; Иванов, 1988; Новокшонов, 1997, и многие другие). Растет число крупных палеоэкологических, палеобиоценологических и тафономических работ по древним энтомофаунам и местонахождениям насекомых (Larsson, 1978; Раннемеловое озеро Манлай, 1980; Юрские континентальные биоценозы… 1985; Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии, 1986; Wilson, 1988; Lutz, 1990; Martinez-Delclos, 1991, 1995; Wedmann, 2000; Wappler, 2003) и по соответствующим аспектам истории насекомых в целом (Жерихин, 1978, 1980а,б,в; Калугина, 1980; Wootton, 1988; Beck, Labandeira, 1998; Labandeira, 1998a,b, 2000, 2002). Все большее внимание уделяется динамике таксономического разнообразия насекомых (Дмитриев, Жерихин, 1988; Расницын, 1988б, 1989; Labandeira, Sepkoski, 1993; Дмитриев, Пономаренко, Расницын, 1994; Jarzembowski, Ross, 1996; Ross, Jarzembowski, Brooks, 2000; Алексеев, Дмитриев, Пономаренко, 2001). Наконец, появляются новые обобщающие монографии по истории насекомых в целом, причем не только уже упоминавшиеся сводки описанных родов (Родендорф, 1962; Carpenter, 1992), но и обобщения, пре-



Рис. 28. Борис Борисович Родендорф (1904–1977) (из Леонова, Розанов, 2000).



Рис. 29. Robin John Tillyard (1881–1937), член Королевского Общества, Нельсон, Новая Зеландия, и Канберра, (из E[vans], 1946).

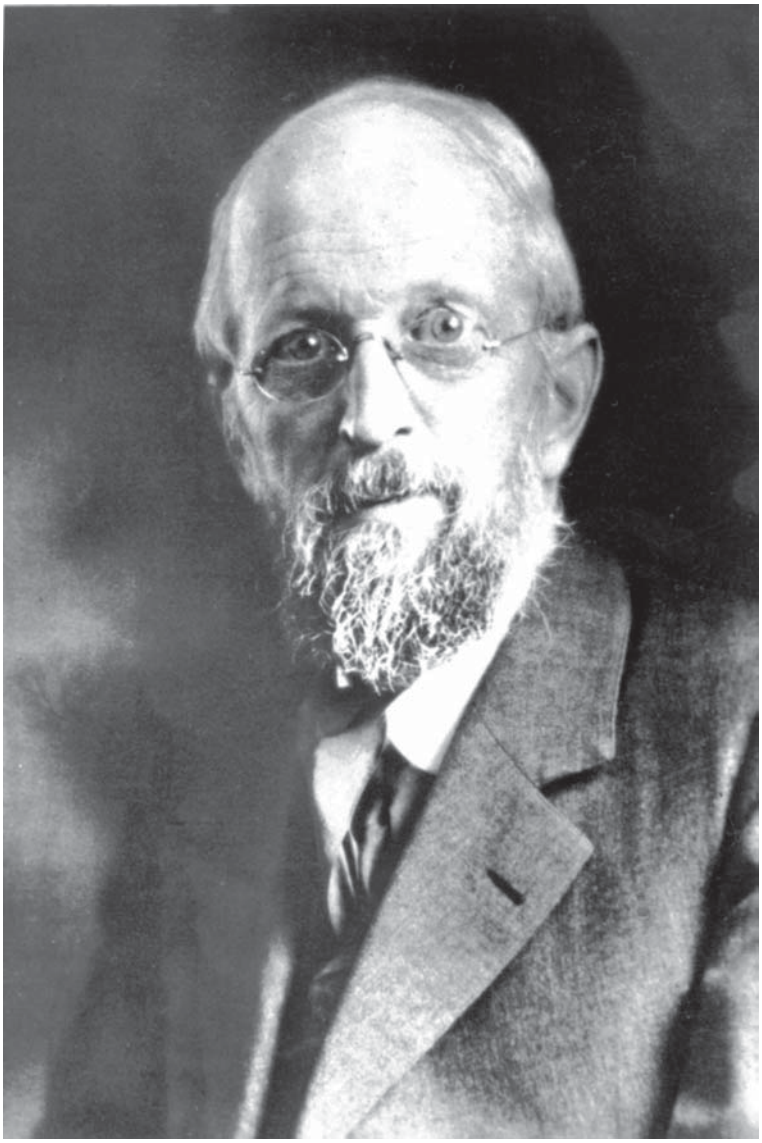


Рис. 30. Theodore Dru Alison Cockerell (1866–1948), профессор из Булдер, США (фото предоставлено Frank M Carpenter).

тендующие на более или менее всестороннее описание исторического развития класса (Историческое развитие …, 1980; History of insects, 2002; Gimaldi, Engel, 2005).

По библиографическим ссылкам в предыдущем абзаце легко заметить, что в последние полвека отечественные специалисты играли доминирующую роль в палеоэнтомологических исследованиях (рис. 31). Фактически речь идет о единственном и едином неформальном коллективе, который можно обозначить как Московская палеоэнтомологическая школа. Ее центр представляет созданная Мартыновым и Родендорфом Лаборатория членистоногих Палеонтологического ин-та АН СССР (ныне Лаборатория артропод ПИН РАН). На нее опираются — и по части коллекций, и в отношении методов описания и методологии анализа материала — энтомологи из других организаций и городов, а теперь и стран. Международное лидерство этого коллектива до последнего времени было настолько очевидным, что именно его деятельность приходится класть в основу периодизации дальнейшей истории нашей науки. В частности, для 1960–1970-х годов можно отметить преобладание систематико-филогенетического направления, намеченного Мартыновым и развитого Родендорфом и их учениками. В 1980-х начинает доминировать палеобиоценотическое направление, в большой мере связанное с именем замечательного ученого Владимира Васильевича Жерихина, к сожалению, так рано ушедшего (1945–2001; рис. 32).

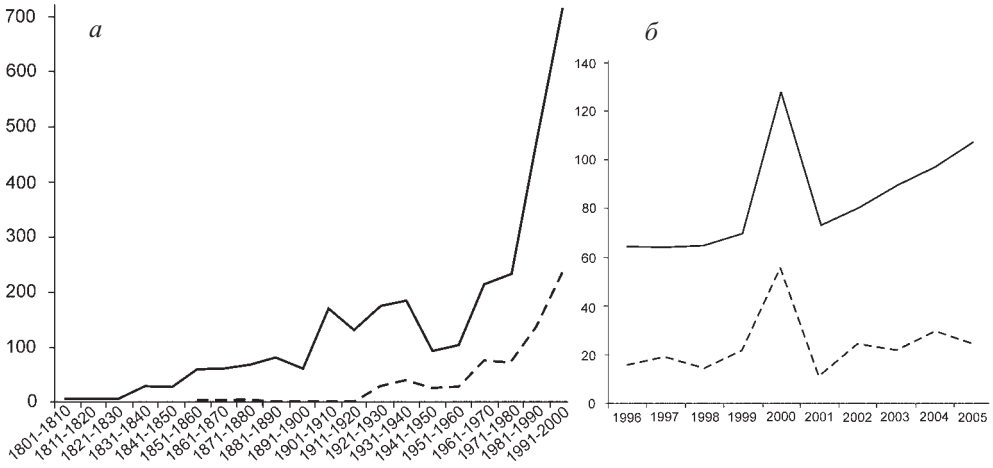


Рис. 31. С 1940-х гг. отечественные палеоэнтомологи устойчиво поставляют около трети мирового объема публикаций по ископаемым насекомым и в целом определяет мировую динамику: *а* — число публикаций с 1801 по 2000 г. по десятилетиям, *б* — число публикаций с 1996 по 2005 г. по годам; сплошная линия — общий объем, прерывистая — публикации отечественных авторов. Материалы палеоэнтомологической базы данных EDNA (http://edna.palass-hosting.org), август 2007 г.

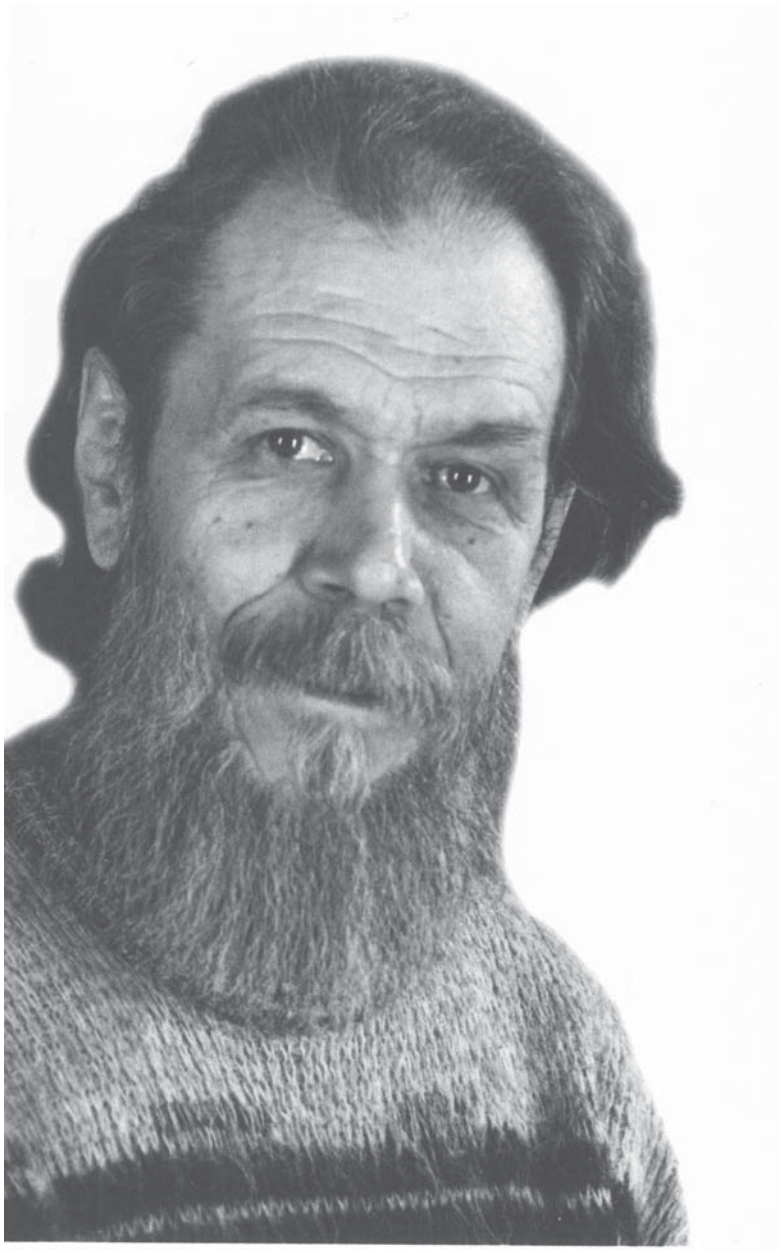


Рис. 32. Владимир Васильевич Жерихин (1945–2001)

Сейчас прямо на глазах ситуация начинает меняться, и явственно наступает новый этап истории, которому еще рано давать название. Эти изменения лишь в малой части связаны с тем, что в изменившихся условиях палеоэнтомологическая активность на постсоветском пространстве заметно (но, надеюсь, временно) снизилась. Изменение относительной роли нашей палеоэнтомологии на фоне мировой вселяет только оптимизм: в других странах изучение ископаемых насекомых идет нарастающими темпами. Причина, видимо, в том, что «критическая масса» информации уже накоплена и в какой-то мере сведена в удобном для пользования виде (цитированные выше публикации), так что заниматься палеоэнтомологией стало легче. А накопленные результаты, открывающие новые перспективы в филогении и палеоэкологии самих насекомых, в использовании их для корреляции отложений и реконструкции обстановок прошлого и их развития, и растущее теоретическое значение данных палеоэнтомологии — все это постепенно делает изучение ископаемых насекомых еще и престижным.

Парадоксальным образом смещение центра исследований из Москвы не ведет (пока?) к снижению престижа отечественной палеоэнтомологии. Наоборот, результаты наших работ, ранее огражденные языковым (а до того — еще и политическим) барьером, становятся все более доступными зарубежным коллегам и получают все большее признание. Влияет и то, что Москва стала инициатором формального объединения и кооперации палоэнтомологов: именно здесь состоялся первый из регулярных международных палеоэнтомологических конгрессов (1998, 2001, 2005, 2007), одним из результатов которого стало создание (уже на Втором конгрессе в Кракове в 2001 г.) Международного палеоэнтомологического общества. Перспективы дальнейшего развития палеоэнтомологии и роста ее влияния выглядят оптимистическими. Хотелось бы не ошибиться.

2.3. ТАФОНОМИЯ: ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАХОРОНЕНИЯ НАСЕКОМЫХ И ИХ СОХРАННОСТИ

2.3.1. ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Палеонтологические данные сильно искажены и их интерпретация не проста и не легка. Самым важным является не то, что мы еще не открыли многие вымершие таксоны, а то, что мы никогда не найдем каких-либо прямых свидетельств существования большинства из них. Если бы неполнота палеонтологической летописи была бы случайной и беспорядочной, сама научная ценность палеонтологии могла бы быть спорной. К счастью, недостающие звенья не случайны, они могут быть оценены и скорректированы. Свойства палеонтологической летописи составляют предмет особой дисциплины, названной И.А. Ефремовым (1950) ***тафономией*** (от греческого taphos, могила; ***полужирным курсивом*** выделены термины при первом упоминании, сопровождаемом их объяснением), и ее значение для палеонтологии сравнимо с теорией ошибок в статистике. Палеонтологические данные, не оценен-

ные тафономически, часто теряют смысл и становятся бесполезными для анализа сверх простого указания на то, что некий организм когда-то существовал.

Термин ***захоронение*** используется здесь для обозначения изъятия из биологического оборота, что является необходимым условием для сохранения органических остатков. В норме органическая продукция потребляется или разлагается внутри экосистемы, и захоронение является сравнительно редким явлением. Его вероятность зависит от многих обстоятельств, варьирующих в пространстве и времени, и сильно отличается у различных таксонов в сходных условиях, а для одного и того же таксона — в разных условиях существования.

Захоронение чаще всего происходит в донных осадках водоема. Другие осадочные условия, такие как эоловые отложения, почвы и т.д., менее устойчивы во времени и значительно меньше защищены. Однако и после захоронения сохранность остатка не гарантирована. Неконсолидированные осадки могут быть переработаны роющими организмами, могут быть размыты или сдуты ветром, если водоем высыхает. Позже остатки могут быть раздавлены или разрушены во время литификации осадка, литифицированная порода может быть метаморфизирована с потерей ископаемых. Если всех этих опасностей удалось избежать, порода с включенными остатками может быть подвергнута эрозии, хотя часть ископаемых в дальнейшем может быть переотложена. Наконец, когда исследователю посчастливилось найти местонахождение с ископаемыми до его естественного разрушения, некоторые остатки могут быть пропущены или безвозвратно повреждены во время сбора.

Полный набор этих событий может быть описан как просеивание шаг за шагом первичной биологической информации, с соответствующими искажениями в результате ее неравномерной (избирательной) потери на каждой стадии. Эти стадии можно видеть на рис. 33: 1) ***сообщество*** или ***биоценоз:*** все организмы, населяющие определенное местообитание; 2) ***танатоценоз***, или ***комплекс мертвых организмов:*** все трупы в местообитании (утрачены трупы, потребленные хищниками или унесенные прочь, тогда как другие трупы могут быть принесены извне) (Wasmund, 1926); 3) ***тафоценоз*** или ***комплекс захороненных трупов:*** все органические остатки, погребенные в не затвердевших осадках (утрачены трупы, потребленные трупоедами, механически перенесенные или разрушенные) (Quenstedt, 1927); 4) ***ориктоценоз*** или ***комплекс ископаемых:*** все ископаемые, сохранившиеся внутри породы после литификации (утрачены ископаемые, разрушенные при сжатии или кристализации, химически растворенные и т.д.) (Ефремов, 1950); 5) ***коллекция:*** все ископаемые в наличии (утрачены экземпляры, пропущенные или сильно поврежденные во время сборов).

Для процессов формирования танато-, тафо- и ориктоценоза были предложены термины, соответственно, ***некролизис***, ***биостратиномия*** и ***диагенез*** (Martínez-Delclòs et al., 2004). Процесс создания коллекции едва ли требует введения специального термина взамен привычных (сбор, коллектирование, раскопки).

Условия существования (формирования) соответствующих сообществ могут быть обозначены как: 1) ***биотоп*** (местообитание), 2) ***танатотоп*** (обстановка гибели) (Wasmund, 1926), 3) ***тафотоп*** (обстановка захоронения); 4) ***ориктотоп*** (обста-



Рис. 33. Стадии и факторы основных тафономических процессов.

новка фоссилизации) и 5) ***хранилище***. Здесь существенно отсутствие резкой границы между тафо- и ориктоценозом: на ранних стадиях диагенеза остатки ориктоценоза почти идентичны захороненному комплексу, и лишь постепенно ориктоценоз становится все более и более отличным от тафоценоза. Поэтому термин «тафоценоз» часто используется в широком смысле, включая ранний ориктоценоз. Соответственно, граница между субфоссилиями (компонентами тафоценоза) и настоящими ископаемыми, составляющими ориктоценоз, слабо различима.

Некоторые остатки, производимые живыми организмами, могут быть оставлены при жизни. Таковы пыльцевые зерна и опавшие листья растений, линочные шкурки, волосы, перья и т.д. животных, и следы их жизнедеятельности (следы движения, роющие, пищевые повреждения, гнезда и т.д.). В этих случаях целесообразны специальные термины ***мероценоз*** (комплекс частей тела) и ***ихноценоз*** (комплекс следов) (Давиташвили, 1964). Немецкое слово ***лагерштетт*** (Lagerstätte, мн. Lagerstäatten) принято для обозначения «горных пород, необычно богатых палеонтологической информацией, как в смысле качества, так и количества» (Seilacher et al., 1985: 5). Лагерштетты подразделяются на ***концентрационные***, возникшие благодаря аккумуляции большого количества остатков, и ***сохранные*** лагерштетты, связанные с условиями, которые особенно благоприятны для сохранности остатков

(Seilacher et al., 1985). Большинство местонахождений насекомых относится к категории сохранных лагерштеттов.

Факторы, влияющие на последовательные комплексы, можно приблизительно сгруппировать в 5 основных классов (Жерихин, 1997а) (см. рис. 33): 1) ***автотафономические факторы,*** свойства самих организмов, которые могут быть важными на любой стадии тафономического процесса, и ***аллотафономические***, включая 2) ***экологические*** или ***пребуриальные*** (pre-burial), факторы окружающей среды, действующие до захоронения (между био- и танатотопом), включая как биотические, так и абиотические агенты; 3) ***тафотопические,*** действующие в процессе захоронения; 4) ***постбуриальные*** (post-burial), действующие после захоронения (в процессе диагенетических, метаморфических и гипергенетических преобразований пород); 5) ***технические,*** зависящие от метода сборов, хранения и изучения ископаемых.

Каждый класс может быть далее подразделен на тафономически ***позитивные,*** т.е. благоприятные для сохранения, и ***негативные*** факторы. Наиболее важными позитивными автотафономическими факторами являются: наличие механически и химически устойчивых скелетных частей, водный, особенно морской, или приводный образ жизни, высокое обилие, высокое экологическое разнообразие, а также широкое географическое распространение. Мягкие ткани способны к фоссилизации только в условиях эффективно подавленного разложения или/и очень быстрой минерализации. Экологические факторы принципиально различны в наземных и водных условиях. В водоемах низкая активность консументов, особенно некрофагов, и отсутствие агентов, переносящих и разрушающих живые и мертвые организмы, т.е. течения и волновая активность, позитивны, тогда как в наземных танатотопах разрушающие факторы (ветры, дожди, оползни, а также случайные хищники и некрофаги) могут играть позитивную роль в транспортировке (переносе) живых или мертвых организмов в водоемы. Для мелких объектов, попадающих в водоем захоронения из воздуха, дождь и волны облегчают проникновение сквозь пленку поверхностного натяжения, что особенно важно, например, для мелких насекомых (Martínez-Delclòs et al., 2004).

Основные положительные тафотопические факторы — отсутствие агрессивных химикалий и разрушающих осадки физических и биологических агентов. С другой стороны, эпизодическое быстрое осадконакопление, связанное, например, с наводнением или вулканическим извержением (пеплопадом), может быть положительным. Тафономические условия, предотвращающие разложение быстрой дегидратацией или действием антибиотиков, могут обеспечивать исключительную сохранность остатков. В водоемах важную и многостороннюю положительную роль играют микробные и водорослевые пленки и маты, облекающие и фиксирующие остатки, пока в дело не вступают минерализация и литификация (Martínez-Delclos et al., 2004). Напротив, факторы, действующие после захоронения, имеют главным образом негативный эффект. Технические факторы определяются опытом коллекторов и кураторов; мелкие и плохо сохранившиеся остатки часто пропускаются при сборах. Тафономические исследования сфокусированы главным образом на факторах, действующих в процессе захоронения и в захоронении, тогда как автота-

фономические, экологические и технические факторы подробно обсуждаются относительно редко.

Одно из самых важных понятий касается тафономической *автохтонности* и *аллохтонности* (Potonié, 1910). В простейшем случае биотоп, танатотоп, тафотоп и ориктотоп совпадают пространственно. В других случаях особи могут погибнуть где-то за пределами его естественного местообитания, либо трупы могут быть перенесены водой, ветром, гравитацией или некрофагами за его пределы; наконец, ископаемые могут быть переотложены. Когда тафотоп соответствует биотопу организма, захоронение является ***автохтонным***, в других случаях — ***аллохтонным*** (Naumann, 1858). В зависимости от ориктотопа — совпадает ли он с тафотопом или нет, — захоронение может быть ***первичным***, либо ***вторичным***. Иногда автохтонность рассматривается только как захоронение in situ. Это строгое толкование допустимо для прикрепленных организмов; однако, невозможно определить, например, различие между нимфой стрекозы, которая свободно перемещается к месту ее будущего захоронения в пределах своего водоема и там погибает, и другой нимфой, которая после смерти была перенесена течением куда-либо в пределах того же водоема. Поэтому здесь понятие автохтонность трактуется в широком смысле, включая все организмы, захороненные в пределах той зоны водоема, которую они населяют. Автохтонность ископаемых насекомых несомненна лишь в редких случаях, обычно же ее следует определять лишь как более или менее вероятную. Когда есть серьезные причины считать, что организм населял иную зону водоема, чем та, где он захоронен, его следует называть ***субавтохтонным***, если же есть желание подчеркнуть автохтонность в узком смысле, следует употреблять термин ***эвавтохтонный*** (Potonié, 1910). Наземные насекомые почти всегда аллохтонны, но если организм обитал близ уреза воды, целесообразно употреблять термин ***гипоавтохтонный*** (Красилов, 1972а). Ископаемые, найденные вместе, все могут происходить из одного местообитания, и в этом случае комплекс именуется ***монотопным***, или же из двух и более различных биотопов — ***политопный*** комплекс (Ильинская, 1958). Понятие автохтонность или аллохтонность применимо также к компонентам мерои ихноценозов.

Кроме самих комплексов ископаемых, тафономия имеет дело также с современными танато- и тафоценозами (***актуапалеонтология***) и судьбой погибших организмов в контролируемых условиях (***экспериментальная тафономия***). Следует различать тафономию таксона и тафономию сообществ (***синтафономия*** по Очеву, 1997). Одни и те же факторы могут оказывать различное влияние на тафономию таксона и на синтафономию. Например, дополнение комплекса аллохтонными организмами увеличивает число представленных таксонов, но создает синтафономическое искажение.

Следует подчеркнуть, что такие искажения, как фрагментация, частичное растворение или деформация остатков негативны для биологических исследований, и в то же время они дают полезную информацию о физических и химических условиях тафо- и ориктотопов (M. Wilson, 1988b).

Важный аспект современной тафономии — ***молекулярная тафономия***, анализирующая химические факторы сохранения и изменения ископаемых (Eglington,

Logan, 1991; Briggs, 1999). Кроме химических исследований морфологически сохранившихся ископаемых, молекулярные методы применяются также к дисперсному органическому веществу и другим биогенным материалам, сохранившимся в осадках (***хемофоссилии***).

Количественные вероятностные подходы имеют большую потенциальную ценность в тафономии, но, к сожалению, соответствующие методы еще не разработаны удовлетворительно. Такие исследования могут быть сконцентрированы на репрезентативности либо определенной выборки ископаемых, либо на палеонтологической летописи таксона или экологической группы в целом. В этой связи следует упомянуть метод анализа пробелов (C. Marshall, 1991; см также Benton, Hitchin, 1997; Rasnitsyn, 2000; Расницын, 2006). Этот метод позволяет подсчитать доверительные интервалы вокруг вероятного времени возникновения таксона на основании частоты встречаемости и распространения его ископаемых представителей и кажется важным для тестирования филогенетических гипотез. Этот подход часто используется в палеонтологии, но обычно в манере бесцеремонной и довольно интуитивной. Методы количественной оценки репрезентативности ископаемых образцов все еще находятся на очень ранней стадии развития и тестирования (Расницын, Пономаренко, 1967; Расницын, Хованов, 1972; Holtzman, 1979; Sapunov, 1990).

2.3.2. ТАФОНОМИЯ НАСЕКОМЫХ

Хотя ископаемые насекомые часто считаются редкими, они в действительности распространены в широком спектре ориктоценозов. Исследовательские работы, имеющие дело специально с тафономией насекомых, немногочисленны, но их число в последние десятилетия увеличивается (M. Wilson, 1980, 1988a; Жерихин, 1980a, 1992, 1997a; Жерихин, Сукачева, 1989, 1992; Martinell, Martínez-Delclòs, 1990; Henwood, 1992a,b, 1993a,b; Martínez-Delclòs, Martinell, 1993; Kohring, Schlüter, 1995; Lutz, 1997; Ponomarenko, 1997; McCobb et al., 1998; Peñalver, 1998; Rust, 1998; Martínez-Delclòs et al., 2004). Актуапалеонтология и экспериментальная тафономия насекомых все еще находятся на ранней стадии развития. Многочисленные случайные наблюдения и рассуждения разбросаны в палеонтологической и энтомологической литературе и лишь частично ревизованы (Martínez-Delclòs et al., 2004).

Существует два основных способа захоронения насекомых и некоторое количество более редких и специальных случаев.

2.3.2.1. Прямое захоронение в осадочных отложениях

Этот тип захоронений преобладает в палеонтологической летописи насекомых. Захоронение происходит, когда мертвое или еще живое насекомое или часть его тела перекрываются донными осадками. Для захоронения насекомого, погибшего на земле, необходимо, чтобы в тафономическом процессе прошли три стадии: его труп должен попасть в водоем, преодолеть барьер поверхностного натяжения и затем быть перекрытым осадками (рис. 34). Лишь для новейших отложений воз-

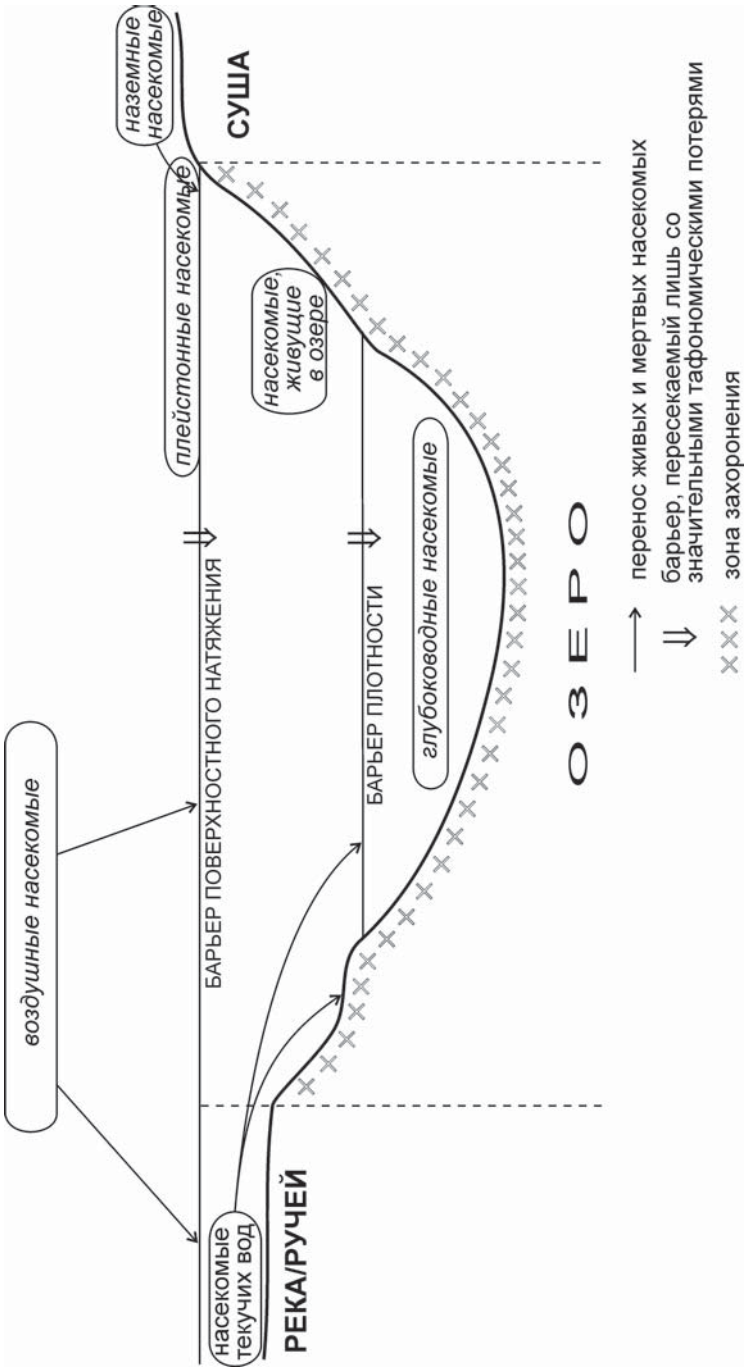


Рис. 34. Основные барьеры при захоронении наземных и водных насекомых.

можно сохранение захоронений на суше — в склоновых отложениях, норах, кирах и т.д. Если насекомое погибает на водной поверхности, исключается предшествующая стадия, если уже под водой, исключаются две предшествующие стадии. Дополнительный пребуриальный физический барьер возникает в пределах водного столба, если имеет место резкое изменение плотности воды. Это делает необходимым прохождение еще одной стадии — пересечение барьера плотности. Длительная задержка остатка на барьере плотности опасна тем, что мелкие остатки и фрагменты могут быть уничтожены бактериями. Пересечение барьера (скачка плотности) возможно в копролитах (Richter, Wedmann, 2005). Другая дополнительная стадия возникает, когда аллохтонный труп должен быть извне перенесен к тафотопу потоком воды. Ископаемые следы жизнедеятельности подлежат прямому захоронению, если они оставлены в самом осадке или на его поверхности.

Масштаб тафономических искажений, вносимых в состав исходного сообщества на стадиях формирования танато- и тафоценоза, очень велик, как это демонстрирует актуапалеонтология. Сравнение состава захоронений в современном осадке пересыхающих озер Аризоны с составом здесь же отловленных разными способами живых насекомых (рис. 35) показывает их разительные и не всегда легко объяснимые отличия (Smith, 1999, 2000).

Остатки насекомых встречаются во всех основных типах осадочных пород (обломочных, хемогенных, биогенных или смешанных), так же как и в вулканогенных

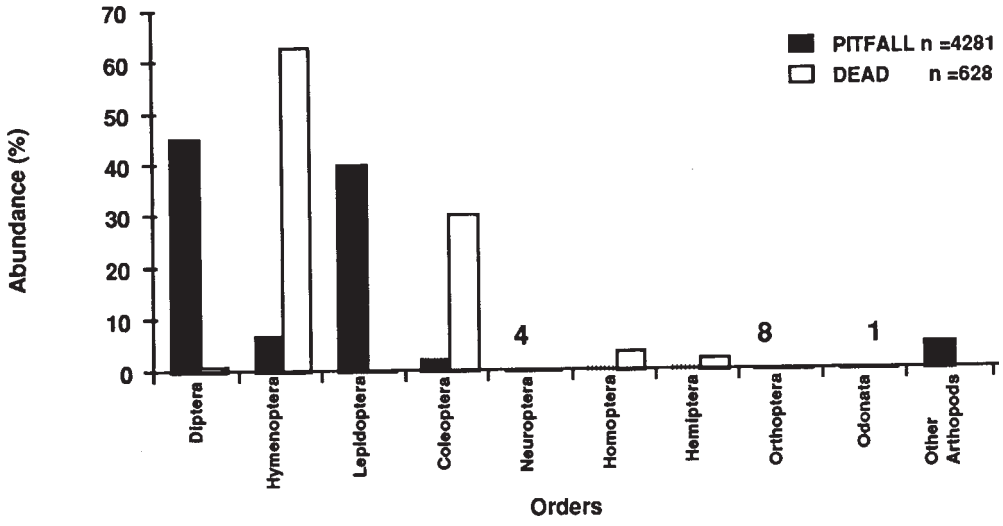


Рис. 35. Состав захоронений в современном осадке пересыхающих озер Аризоны (черные столбики) в сравнении с составом здесь же отловленных разными способами живых насекомых (белые столбики; Smith, 1999).

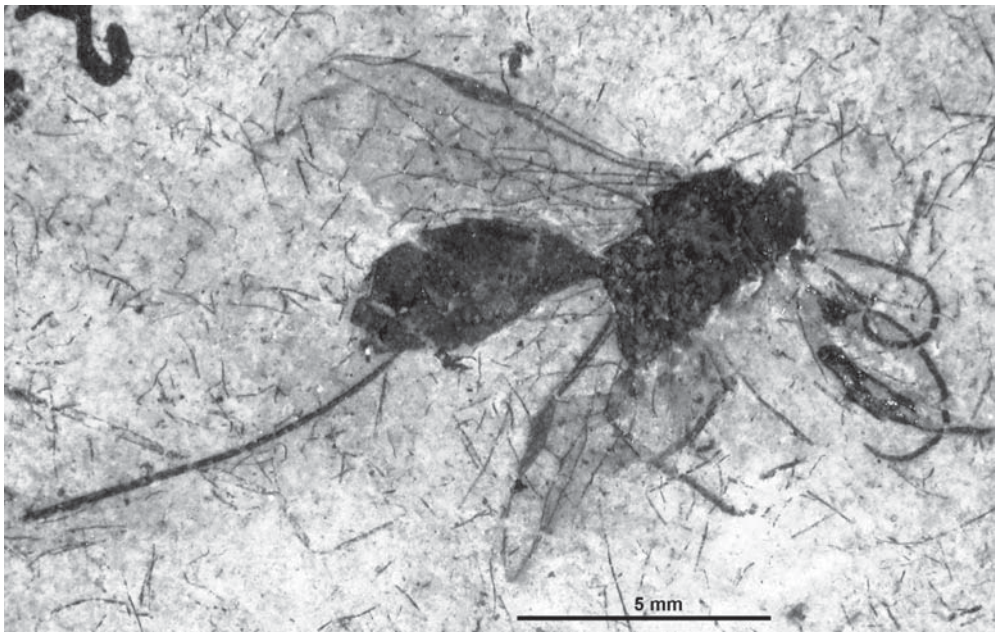


Рис. 36. Архаичный наездник. *Praeaulacus ramosus* Rasnitsyn, голотип (Praeaulacidae, Hymenoptera); поздняя юра Каратау, Казахстан (фото А.П. Расницына).

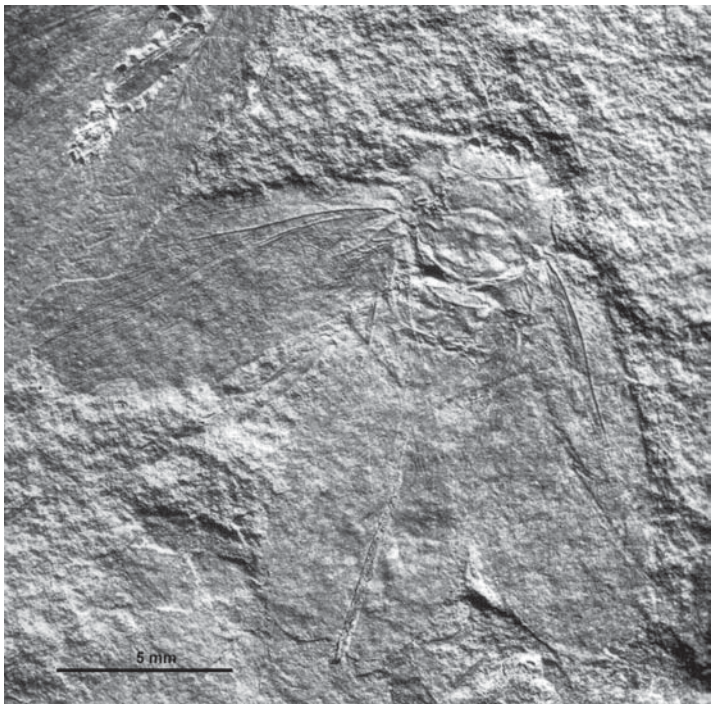


Рис. 37. Гриллоблаттидовое *Euryptilon blatoides* Mart. (Grylloblattida: Euryptilonidae) из ранней перми (кунгура) Чекарды на Урале (голотип, фото из архива Лаб. артропод ПИН).

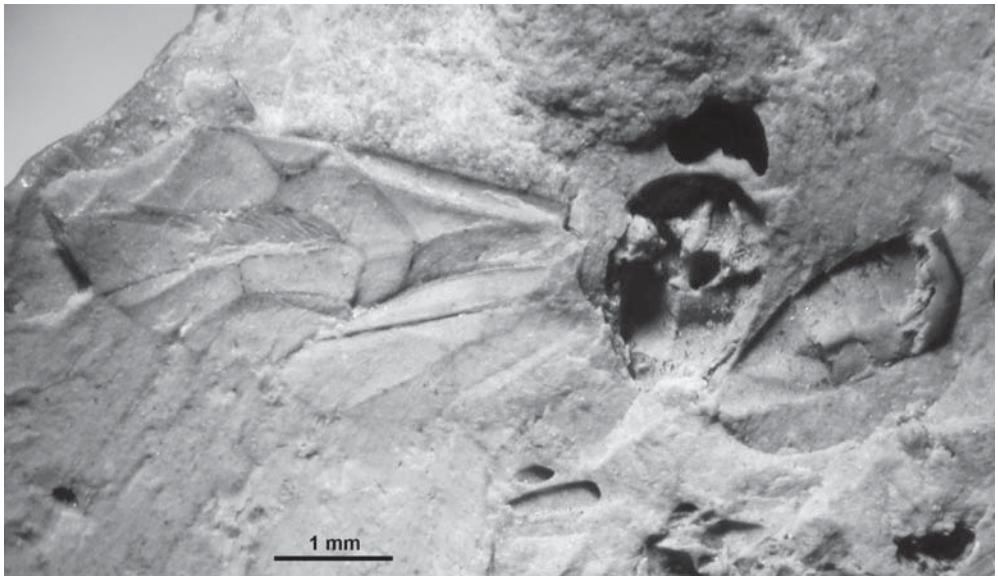


Рис. 38. Наездник сохранившийся в виде трехмерной полости во вмещающей породе (*Vectevania vetula* Cockerell, 1922, Gasteruptiidae, Hymenoptera, голотип In.20235, Музей естественной Истории, Лондон; в эоцен-олигоценовом известняке Bembridge Marls, о-в Уайт, Юж. Англия; фото А.П. Расницына).

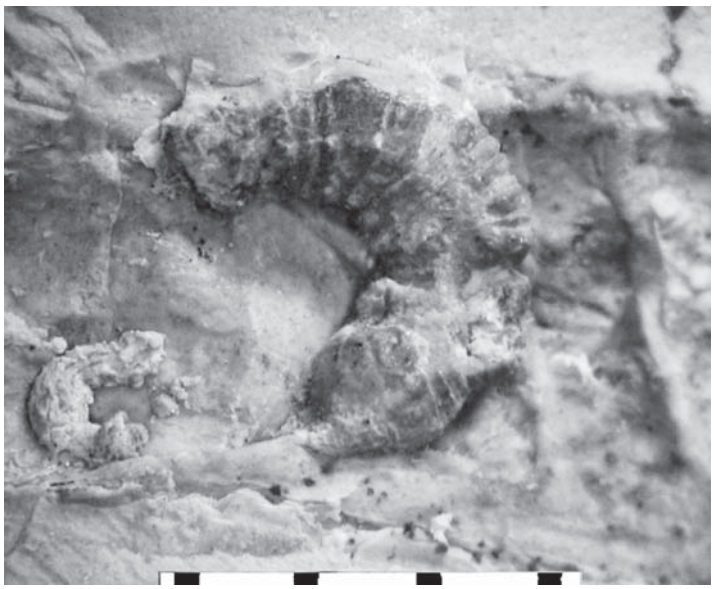


Рис. 39. Не определенная личинка двукрылого внутри растения, выполненная минеральными включениями (In.64554b, Музей естественной Истории, Лондон; в эоцен-олигоценовом изместняке Bembridge Marls, о-в Уайт, Юж. Англия; фото А.П. Расницына).

осадочных породах. Частота находок уменьшается с увеличением размера зерна породы от аргиллита и алевролита к песчанику и далее к крупнозернистому песчанику и псефиту. Насекомые представлены главным образом либо сдавленными (уплощенными и часто более или менее разрушенными) остатками с сохранившейся органической или минерализованной кутикулой (рис. 36), либо чистыми (без кутикулы) отпечатками на материнской породе (рис. 37). Иногда в породе встречаются слегка или совсем не деформированные трехмерные ископаемые в виде полостей или минерализованных включений (рис. 38, 39).

2.3.2.1.1. Автотафономические факторы

Обычно ископаемые насекомые более редки, чем ископаемые растения или морские моллюски, но более обычны, чем другие неморские членистоногие, что характеризует их способность попадать в захоронения как умеренно высокую. На вероятность сохранения остатков насекомых влияет целый ряд автотафономических характеристик.

Наличие **хитинового экзоскелета**, механически прочного и химически устойчивого, является тафономически положительным фактором. Не захороненные хитиновые части погибших насекомых могут сохраняться в окружающей среде без значительного разрушения в течение нескольких лет, тогда как мягкие ткани сгнивают за короткое время. В отличие от раковин и костей хитин не подвергается химическому растворению, но поддается разложению как аэробными, так и анаэробными хитинолитическими бактериями (D. Johnson, 1931; ZoBell, Rittenberg, 1938; Kopp, Markianova, 1950; Lear, 1961; Seki, Taga, 1963, 1965; Okafor, 1966; Hood, Myers, 1974; Yamamoto, Seki, 1979; Warnes, Randles, 1980; Lakshmanaperumalsamy, 1983; Plotnick, 1986; Gooday et al., 1990; Seki et al., 1990; R. Miller, 1991; Miyamoto et al., 1991). Имеются указания на химически сохранившийся хитин остатков ископаемых насекомых (Lengerken, 1922; Abderhalden, Heyns, 1933; R. Miller, 1991), но современные исследования показывают, что хитин редко может быть химически определен даже у прекрасно морфологически сохранившихся ископаемых (Stankiewicz et al., 1997a,b, 1998a; McCobb et al., 1998). В четвертичных остатках, датированных 130 тыс. лет, содержание хитина намного ниже, чем в свежей кутикуле (R. Miller et al., 1993). Древнейшие находки хитина относятся к олигоцену (Энштпель в Германии, Stankiewicz et al., 1997b). Ископаемая кутикула обычно химически изменена в результате липидной полимеризации, обуглена или замещена минеральной субстанцией. Для выяснения тафо- и ориктотопических условий, благоприятных для химической сохранности хитина, сделано пока недостаточно.

Степень кутикулярной склеротизации сильно влияет на представительность разных таксонов насекомых и стадий их развития в палеонтологической летописи; мягкотелые насекомые с очень тонкой кутикулой редки в ископаемом состоянии.

Другая положительная черта, связанная с наличием экзоскелета — **развитие с линьками**. Экзувий (линочная шкурка) может быть захоронен, по крайней мере в спокойных условиях, так же легко, как и мертвое насекомое. Следовательно, в те-

чение жизни каждый индивид потенциально производит некоторое число целых ископаемых, равное числу линек плюс один. Хотя эта потенция редко реализуется в полном объеме, линочные шкурки водных или обитающих по берегам неполовозрелых особей часто численно доминируют в ископаемом комплексе, показывая, что он в действительности скорее является мероценозом (рис. 40). Если это так, то события массовой гибели должны быть менее тафономически важными для насекомых, чем это обычно считается для большинства животных. Шкурки можно распознать по разошедшемуся дорсальному шву в передней части тела или по деформированной голове и груди (рис. 41). Многие неполные остатки, по-видимому, тоже являются фрагментами шкурок, но часто это трудно доказать. Редкие находки насекомых, фоссилизованных в процессе линьки, предоставляют прямое доказательство увеличения числа ископаемых путем линек (рис. 42). Число, способ и место линьки важно для интерпретации количественных данных. Например, в раннемеловом озерном комплексе Байсы в Забайкалье нимфы стрекоз отчетливо доминируют над другими крупными автохтонными водными хищниками — личинками жука *Coptoclava*, обычно встречаясь в 2–10 раз, а иногда даже в 100 раз чаще. Однако, в обоих таксонах экзувии составляют основную массу материала, и поскольку число линек у стрекоз обычно в несколько раз больше, чем у жуков, их относительное обилие представляется преувеличенным (Жерихин, 1997). Высокая доля экзувиев сильно искажает распределение размерных когорт в ископаемых образцах по сравнению с современной популяцией (Hartnoll, Bryant, 1990). Число линек, как правило, сокращается у продвинутых отрядов насекомых, и этот факт может быть до некоторой степени важным для корректного сравнения обилия насекомых в палеозое и в последующие времена, тем более что в древних группах линяли и крылатые особи (рис. 43).

Насекомые почти вездесущи в неморских местообитаниях (за исключением ледовых щитов), будучи иногда единственными представителями многоклеточных в некоторых гиперсалинных озерах (Collins, 1980). Эта вездесущность отражается в палеонтологической летописи присутствием их остатков в разнообразных палеообстановках. В этом отношении насекомые развивались главным образом в тафономически позитивном направлении, так как их экологическое разнообразие непрерывно увеличивалось с момента их появления. Сравнительные тафономические потенции различных условий окружающей среды обсуждается ниже (гл. 2.3.3.).

Колоссальное **обилие** насекомых является важным тафономически позитивным качеством. В палеонтологическую летопись попадают главным образом многочисленные группы, и этот порог тем выше, чем менее благоприятны тафономически другие особенности организмов (см. ниже). Можно даже предложить такое понятие, как ***тафономическое окно***: совокупность тафономически важных свойств, открывающий группе дорогу в палеонтологическую летопись. Понятно, что тафономическое окно — это скорее метафора, чем инструмент прямого действия, что рамки этого окна в норме нечеткие и постоянно меняются во времени и в пространстве. Однако использование понятия окна позволяет не забыть, что, например, появление и исчезновение таксона в палеонтологической летописи это никоим образом не его реальное возникновение и вымирание, а только увеличение или снижение его численности либо соот-

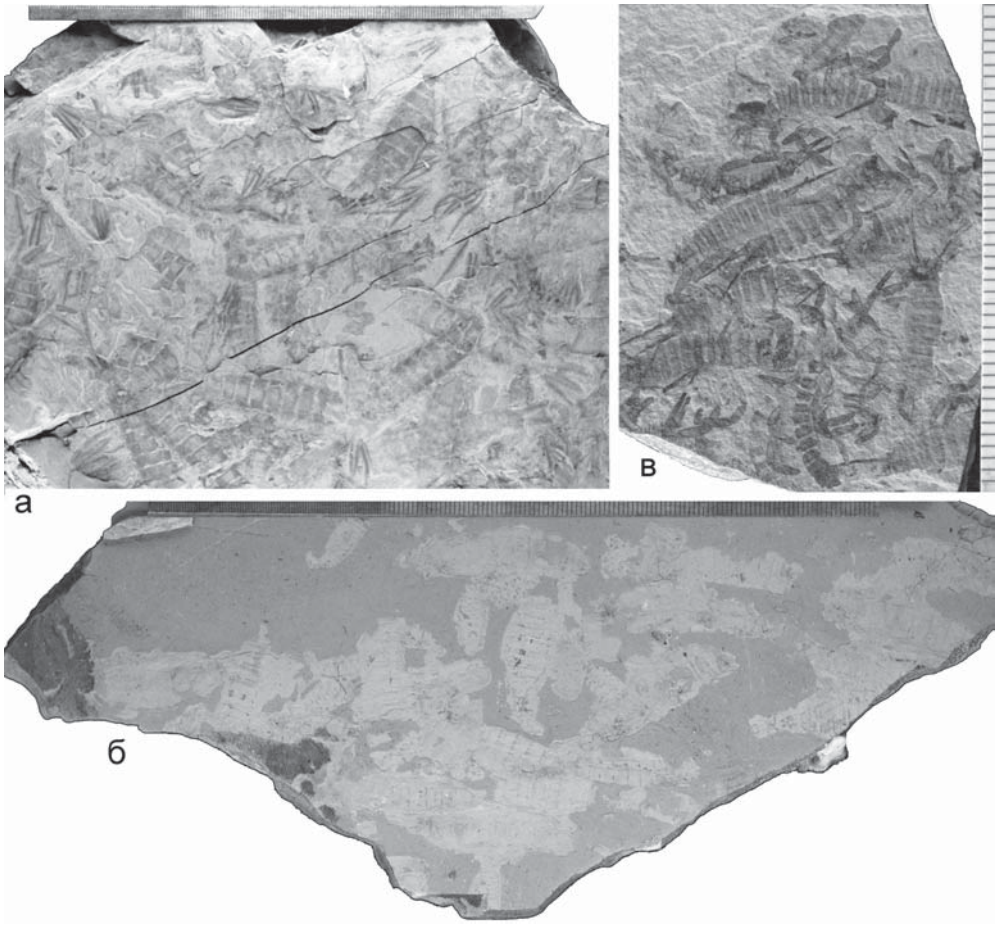


Рис. 40. Характерные мероценозы в нижнем мелу Байсы в Забайкалье: скопления нимфальных или личиночных шкурок водных насекомых: а — поденки Ephemeropsis melanurus Cockerell (Hexagenitidae; ПИН 4210/7656), б — стрекозы Hemeroscopus baissicus Pritykina (Hemeroscopidae; ПИН 4210/7655), в — жука Coptoclava longipoda Ping (Coptoclavidae; ПИН 3064/6828) (фото А.П. Расницына).



Рис. 41. Нимфальная линочная шкурка жука *Coptoclava longipoda* Ping (Coptoclavidae), отчетливо виден шов груди и деформированная голова; нижний мел Байсы в Забайкалье (ПИН 1989/2689, фото А.П. Расницына).



Рис. 42. Линяющая личинка жука *Coptoclava longipoda* Ping: ранний мел Байсы в Забайкалье (ПИН 3064/6546, фото Д.Е. Щербакова); длина ископаемого 17 мм.

ветствующее изменение других тафономически важных параметров, о которых см. ниже.

Если бы не современные реликты, многие таксоны, надолго исчезнувшие из летописи, считались бы давно вымершими. Некоторые из таких «живых ископаемых» широко известны, подобно кистеперой рыбе целаканту. Среди насекомых можно упомянуть отряд Grylloblattida, перепончатокрылых семейства Anaxyelidae, двукрылых Ironomyiidae, жуков Eccoptarthridae и Jurodidae. Этот факт часто игнорируется при расчетах динамики таксономического разнообразия, что влияет на корректность расчетов. Для ископаемых таксонов мы знаем лишь время их пребывания в тафономическом окне, но не возникновения и вымирания. Чтобы сделать результаты расчетов сравнимыми, современные таксоны, не представленные, скажем, в течение неогена или всего кайозоя, в расчетах следует учитывать вместе с вымершими («практически вымершие таксоны»: Жерихин, 1978). Равным образом, утверждения о «массовом вымирании» в строго определенный временной интервал тафономически наивны, даже когда какие-то драматические изменения несомненны (как в случае со знаменитыми иридиевыми аномалиями на границе мезозоя и кайнозоя): последняя найденная кость динозавра почти наверняка не является костью последнего динозавра, который когда-либо существовал.

Одной из тафономически наиболее благоприятных черт насекомых является их **способность к полету**. Летающие организмы могут легко упасть на воду, особенно если они невелики по размеру, и их способность к активному полету ограничена. Пауки не менее обычны и широко распространены в природе, чем наземные насекомые, но они значительно хуже представлены в палеонтологической летописи (Жерихин, 1980а). Крылатые наземные насекомые значительно более многочисленны в ориктоценозах, чем нелетающие (обычно на 3–4 порядка величины), хотя в современных сообществах пропорция может быть и обратной, если учитывать нелетающие стадии развития. Даже такие многочисленные и высоко активные нелетающие насекомые, как рабочие муравьи, фактически отсутствуют в ископаемом состоянии в осадочных породах (Carpenter, 1930), но обычны в ископаемых смолах; то же самое справедливо для бескрылых морф тлей. Согласно актуалистическим исследованиям, летающие насекомые абсолютно доминируют над бескрылыми в тафоценозах даже таких небольших водоемов, как дренажные канавы (Kenward, 1975). Таким образом, потеря полета, характерная для постоянных паразитов и многих постоянных обитателей почвы, автоматически приводит их к почти полному выпадению из тафономического окна.

С другой стороны, самые сильные и маневренные летуны, такие как крупные бабочки и осы, также плохо представлены в палеонтологической летописи, вероятно, потому что они лучше сопротивляются случайным порывам ветра. Исключение представляют хорошо летающие стрекозы, обычные во многих ориктоценозах: их обилие здесь может объясняться их тесной связью с водоемами. Вероятность захоронения уменьшается также для редко и неохотно летающих насекомых. Таким образом, частый, но не очень сильный полет кажется тафономически наиболее благоприятным, и доминирование жуков, клопов, листоблошек, мух, крылатых муравьев и т.д. во многих ориктоценозах подтверждает это (рис. 43). Насекомые с различными способностями к полету также имеют тенденцию захораниваться на различном расстоянии от береговой линии, и соответствующие тафо- и ориктоценозы будут по-разному отражают исходный состав насекомых (M. Wilson, 1980).

Насекомые составляют важный компонент воздушного зоопланктона как над сушей, так и над морем, как показывают исследования с помощью воздушных и морских ловушек (Glick, 1939; Freeman, 1945; C.G. Johnson, 1957, 1969; L. Taylor, 1960; Holzapfel, 1978; Rainey, 1983; Farrow, 1984; Ashmole, Ashmole, 1988; Pedgley, 1990). В частности, интенсивные сборы этими ловушками показывают, что насекомые регулярно встречаются над морем, иногда на очень большом расстоянии от берега (Gressitt, Nakata, 1958; Yoshimoto, Gressitt, 1959, 1960, 1961, 1963; Gressitt et al., 1960, 1961, 1962; Yoshimoto, Gressitt, Mitchell, 1962; Harrell, Yoshimoto, 1964; Clagg, 1966; Harrell, Holzapfel, 1966; Holzapfel, Harrell, 1968; Holzapfel, Perkins, 1969; Guilmette et al., 1970; Holzapfel et al., 1970, 1978; Bowden, Johnson, 1976; Hardy, Cheng, 1986; Sparks et al., 1986; Wolff et al., 1986; Delettre, 1990; Dioli, 1992; Irwin, Isard, 1992; S. Johnson, 1992; Peck, 1994). Исследования снежных эоловых экосистем также подтверждают перенос крупных насекомых воздушными потоками, часто далеко за высотный предел их естественных местообитаний (Kaisila, 1952; Mani, 1968;

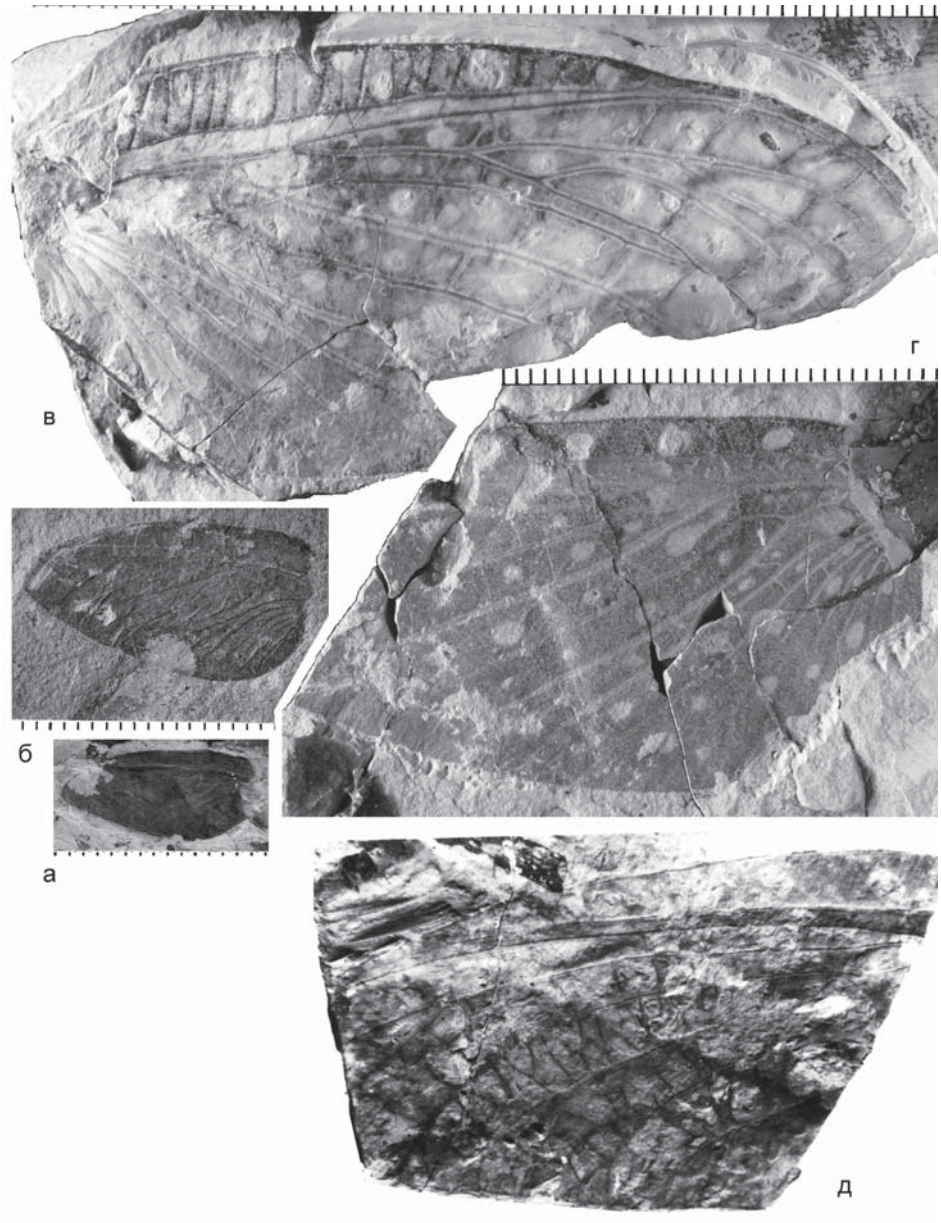


Рис. 43. Археметаболия (развитие с линькой крылатых, как у современных поденок), у палеодиктиоптеры *Tchirkovaea guttata* M. Zalessky (Dictyoneurida, Tchirkovaeidae): крылья молодой (а) и полувзрослой нимфы (б), переднее (в) и заднее (г) крылья субимаго и (д) переднее крыло имаго (в одном масштабе, соответственно, ПИН 3115/160, 63, 152, 66; поздний карбон Чуни в Эвенкии, фото А.П. Расницына).

Edwards, 1987; Furniss, Furniss, 1972; Edwards, Banko, 1976; Papp, 1978; Papp, Johnson, 1979; Spalding, 1979; Ashmole et al., 1983; Price, 1985; Ashmole, Ashmole, 1988). Обилие аэропланктона изменчиво и обычно уменьшается с увеличением высоты и расстояния от земли, но некоторые экземпляры были зафиксированы до высоты 3000 м (иногда даже до 6000 м) и на расстоянии сотен километров от ближайшего берега (Holzapfel, 1978). Находка европейских тлей на Шпицбергене (Elton, 1925) делает очевидным, что расстояние пассивного переноса может быть таким огромным как 1300 км. Объем падающих членистоногих составляет 20 экз. на м^2 за день даже на безжизненном острове Анак Кракатау, где фиксируются исключительно представители чуждой фауны, перенесенной через море (Thornton et al., 1988). Количество насекомых, вынесенных в береговые моря, может быть таким большим, что иногда они составляют значительный дополнительный пищевой ресурс для морской фауны (Cheng, Birch, 1977, 1978; Locke, Corey, 1986).

Поведение насекомых в полете определяется комплексом генетических, физиологических и средовых факторов (C. Williams, 1958; C.G. Johnson, 1963, 1969; Drake et al., 1995; Gatehouse, 1997). Обычно в воздушном планктоне преобладают мелкие равнокрылые, особенно тли, и двукрылые. Однако не все компоненты воздушного планктона одинаково хорошо представлены в ископаемом состоянии. Некоторые бескрылые членистоногие — клещи и парящие в воздухе пауки, так же как мелкие личинки насекомых, обильны в аэропланктоне (Glick, 1939; Medler, Ghosh, 1968; Mumcuoglu, Stix, 1974; Farrow, 1982; Washburn, Washburn, 1984; Margolies, 1987), но почти отсутствуют в осадочных ориктоценозах. Не вполне ясно, почему состав бескрылых животных в аэропланктоне и в палеонтологической летописи различается столь сильно. Конечно, в тех водоемах, где имеет место скачок плотности воды, мелкие объекты разрушаются на уровне скачка, но это лишь один из вариантов тафотопа насекомых. В других случаях причина может быть просто в малых размерах большей части аэропланктона, так как объекты размером 1 мм и меньше редко бывают заметны даже на мелкозернистых породах. Однако, если это так, они должны были бы встречаться в микроскопических палинологических образцах, что не имеет места.

Согласно Геспенхайду (Hespenheide, 1977), размер воздушных насекомых постепенно уменьшается с высотой, что повышает вероятность попадания в водоем крупных крылатых насекомых, летающих ближе к земле. Для уточнения этой картины необходимы дополнительные актуалистические исследования. Впрочем, и они не обязательно все объяснят: по данным Д. Смит (Smith, 1999, 2000), в современных осадках пересыхающих озер Аризоны доминируют мелкие насекомые длиной 2–5 мм, причем в отличие от отловленных там же живыми, особенно обильны трупы насекомых длиной около 2,5 мм.

Актуалистические данные о воздушном планктоне показывают, что мелкие летающие насекомые сходны с пыльцевыми зернами в отношении их способности к распространению по воздуху. Соответственно, они должны бы составлять второй после палинологии наиболее важный источник палеонтологической информации об областях водоразделов. Это должно делать ориктоценозы сильно гетеротопыми,

не отражающими только состав локальных приводных сообществ, а предоставляющими скорее фаунистический портрет окружающих площадей, иногда включая отдаленные местообитания.

С другой стороны, наземные бескрылые насекомые, их онтогенетические стадии или линочные шкурки и т.д. очень слабо представлены в захоронениях, исключая обитателей узкой прибрежной полосы. Активный полет развился у насекомых к концу раннего карбона, и это вероятно явилось самой важной тафономической вехой в их эволюционной истории. У первых крылатых насекомых была широко распространена археметаболия, т.е. постепенный метаморфоз с более, чем одной летающей стадией (рис. 43). Соответственно, их субимагинальные стадии и нимфы последнего возраста встречаются довольно часто. Вымирание археметаболических отрядов, за исключением поденок, в течение перми имело негативный тафономический эффект в дополнение к вторичной бескрылости, обычной во многих современных таксонах. Любые обстоятельства, благоприятные для развития бескрылости, например, специализация эктопаразитов, заселение ветренных биотопов, таких как вершины гор и небольшие океанические острова, и т.д., неблагоприятны для полноты палеонтологической летописи.

Если высокое экологическое разнообразие является позитивной чертой, то общая **широта экологической валентности** насекомых оказывается негативным фактором, определяющим фрагментарную природу сведений об их ископаемых. Наиболее благоприятными тафотопами являются мелководные моря и затем материковые стоячие водоемы. Но насекомые — преимущественно наземные животные, и водные таксоны составляют лишь небольшую часть их разнообразия. Многие водные таксоны населяют высоко динамичные условия, такие как водотоки или волноприбойные зоны озер, где органические остатки как правило быстро разрушаются. Эти группы тоже оказываются за пределами тафономического окна. Около 1400 современных видов 14 отрядов связаны с морскими обитаниями (включая прибрежный детрит), но существует очень немного настоящих морских таксонов (Cheng, 1982). Как правило, «морские» насекомые в действительности живут в прибрежных более или менее опресненных водах, часто при довольно непостоянном и потенциально физически деструктивном режиме. А энтомофауна затишных частей озер обладает лишь умеренным разнообразием, и нет высших таксонов, ограниченных именно этими условиями. Наземные насекомые населяют тафономически разнородные биотопы, в том числе такие, где их образ жизни часто мешает захоронению даже в наиболее благоприятных местонахождениях. Вероятность захоронения особенно невелика для обитателей почвы, подстилки и гнезд, троглобионтов, паразитов (паразитических стадий развития), обитателей пустынь, высокогорий и т.д.

Любые обобщения палеонтологических данных должны серьезно учитывать эти обстоятельства. Первые насекомые почти наверняка были наземными и, вероятно, криптобионтами (см. Раздел 3.2.1.1). Самые древние позитивные свидетельства освоения насекомыми водной среды датируются ранней пермью, хотя нельзя исключить, что позднекарбоновые первичнобескрылые Dasyleptidae (выделявшиеся в отдельный отряд Monura, но скорее это были просто неотенические щетинохвостки)

вели водный или полуводный образ жизни (Rasnitsyn, 2000). Разнообразные озерные комплексы не известны ранее триаса. Очевидно значительное уменьшение стоячеводной фауны в позднем мелу и вплоть до олигоцена. Некоторые морские насекомые, такие как морские водомерки, встречаются в ископаемом состоянии (Andersen, 1998), но нет оснований предполагать, что за исключением загадочных позднеюрских и раннемеловых Chresmodidae насекомые когда-либо в прошлом были представлены в морских сообществах лучше, чем в настоящее время. То же самое справедливо и в отношении других тафономически благоприятных местообитаний.

Изменения предпочитаемых местообитаний таксона делает его ископаемые находки тафономически несравнимыми в различные моменты его истории, как это проиллюстрировано палеонтологической летописью веснянок (Синиченкова, 1985б). Число таксонов мезозойских веснянок почти втрое превышает число палеозойских и почти в 6 раз — кайнозойские таксоны. Если эти цифры принять некритически, они могли бы быть интерпретированы как свидетельство расцвета отряда в мезозое и его последующего резкого угасания. Однако реальная причина, по-видимому, иная — уход веснянок от тафономического окна в результате изменения образа жизни в течение первой половины мела. Почти все современные веснянки текучеводные, и это, по-видимому, справедливо для фауны всего кайнозоя и позднего мела. Напротив, некоторые позднепермские и большинство мезозойских (особенно юрских) таксонов были стоячеводными, и их нимфы обычны в озерных отложениях (в действительности дело здесь не столько в изменении экологических предпочтений веснянок, сколько в вымирании в течение мела определенных типов озер, в которых до этого в изобилии выплаживались веснянки, см. Калугина, 1980; Sinitshenkova, 2002). Именно поэтому представительность комплексов мезозойских веснянок непропорционально высока.

Подобные, часто более сложные процессы широко распространены в истории других отрядов. Они могут быть ответственны за большинство случаев рекурренции — повторного появления группы перед тафономическим окном (так называемый эффект Лазаря), когда таксон после долгого полного или почти полного отсутствия вновь появляется в палеонтологической летописи. Псилломорфные равнокрылые представляют, пожалуй, наилучший пример эффекта Лазаря среди насекомых. Несколько вымерших семейств псилломорф обычны в поздней перми, триасе и юре (Беккер-Мигдисова, 1985, и неописанный материал), всего несколько экземпляров найдено в раннем мелу и ни одного — из позднего мела или палеоцена. Некоторые современные семейства появляются в эоцене, где они чрезвычайно редки, а с олигоцена ископаемые находки вновь становятся частыми. Экологическая эволюция псилломорф в позднем мезозое и раннем кайнозое неясна, но картина распространения предполагает, что в мелу и раннем палеогене они были ограничены тафономически неблагоприятными местообитаниями, возможно, аридными или альпийскими, а затем реколонизировали и другие биотопы.

Тафономические перекосы, связанные с предпочитаемыми местообитаниями, могут придавать ископаемым комплексам облик, радикально отличающийся от первоначального сообщества. Например, в пустынных ориктоценозах часто домини-

руют обитатели приводных оазисов, что легко ведет к ошибочным интерпретациям. Имеется несколько местонахождений в Италии, датированных мессинским временем миоцена, когда Средиземноморский бассейн многократно временно терял связь с Атлантикой и превращался в систему гиперсалинных озер (мессинский кризис солености: Hsu et al., 1977). Тем не менее, эти ориктоценозы богаты стрекозами, комарами-долгоножками, грибными комариками, бибионидами, журчалками и другими мезофильными группами (Cavallo, Gallietti, 1987; Gentilini, 1984, 1989).

Сложный и **водоотталкивающий экзоскелет** насекомых также может иметь негативное тафономическое значение. Даже если каждый отдельный склерит прочен, они соединены между собой тонкой мембраной. При транспортировке потоками трупы насекомых часто расчленяются, и отдельные склериты могут захораниваться отдельно в соответствии с их весом и гидродинамическими свойствами. Труп может расчлениться до захоронения и без каких-либо механических воздействий, просто из-за распада соединительных мембран; этот процесс зависит от уровня бактериальной активности и времени экспозиции. Наиболее уязвимые сочленения насекомого расположены между головой и переднеспинкой, головой и основаниями антенн, между члениками антенн, между сегментами груди и ногами, между частями ног, между грудью и крыльями и между заднегрудью и брюшком (Martinell, Martínez-Delclòs, 1990). Части скелета насекомого различаются по прочности, и самые прочные из них, прежде всего надкрылья (а у жуков еще и головы и переднеспинки), действительно преобладают в дрифтовых ориктоценозах (рис. 44). Следует заметить, что даже самые прочные склериты насекомых хрупки по сравнению с раковинами, древесиной, пыльцой или костями и почти не способны к переотложению. Этот тафономически негативный фактор благоприятен для корреляции и датировки отложений, позволяя отвергнуть сомнения в синхронности ископаемых и содержащих их осадков (если не возникает подозрение в переотложении вместе с блоком породы, например, в гальке). В случае с более прочными фоссилиями этот источник ошибок известен как очень серьезный (см. раздел 2.3.2.2.1.4.)

Гидрофобность покровов насекомых негативна, так как препятствует погружению трупа, попавшего на поверхность воды, а плавающий труп легко может быть съеден, разрушен или выброшен на берег. Однако тонкий гидрофобный эпикутикулярный слой подвержен микробному разрушению. Актуалистические эксперименты (Martinell, Martínez-Delclòs, 1990; Martínez-Delclòs, Martinell, 1993) продемонстрировали, что насекомые, попавшие на поверхность воды живыми и затем погибшие от асфиксии, могут плавать от нескольких дней до двух недель и более, а затем довольно медленно тонут. Кроме водоотталкивающей кутикулы, низкий удельный вес и расправленные крылья увеличивают время плавания, которое зависит также от попадания воды в трахейную систему, скорости разложения трупа, развития микроорганизмов на его поверхности и от механических воздействий (волны, дождь). Авторы интерпретируют эффект роста грибов, водорослей и микроорганизмов главным образом как результат увеличения удельного веса трупа, но возможно, что некоторые микроорганизмы также разрушают эпикутикулярный слой. Если насекомое попало на водную поверхность после смерти, время плавания тру-

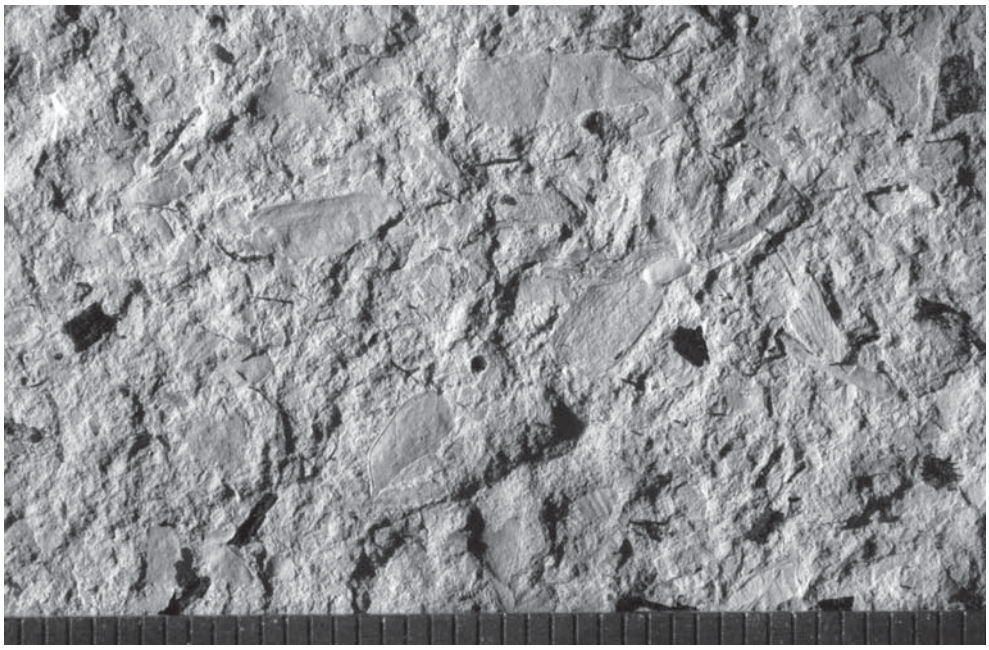


Рис. 44. Изолированные надкрылья жуков и цикадок и другие фрагменты насекомых, аккумулированные водным потоком в глинах триасовой мадыгенской свиты в Джяйлоучо, Ю. Фергана (ПИН 5261/1; фото А.П. Расницына).

па увеличивается до нескольких месяцев. Чтобы оценить эффект различных танатотопических факторов на эпикутикулярный слой и на плавучесть трупа насекомого, необходимы дополнительные исследования. Экспериментально показано, что смачиваемость крыльев зависит также от скульптуры их поверхности, опушения, наличия чешуек и т.д. (Wagner et al., 1996).

Тафономический эффект **малых размеров** тела неоднозначен. Для мелких насекомых вероятность сохранения в грубозернистых осадках и обнаружения во время сборов меньше, и особенно негативным является уменьшение вероятности прохождения через поверхностную пленку воды и уровень скачка плотности. С другой стороны, малые размеры облегчают перенос ветром, и как обсуждалось ранее, умеренно мелкие летающие насекомые (длиной тела 1 мм или более) хорошо представлены в ископаемом состоянии, показывая, что барьер поверхностного натяжения не является для них непреодолимым. Например, в раннемеловых озерных отложениях Байсы в Сибири такие мелкие формы, как крылатые тли (рис. 45), составляют около трети всех наземных насекомых.

Суммируя сказанное выше, можно заключить, что основными автотафономическими чертами насекомых являются их высокая численность и высокое экологическое разнообразие, способность к полету, наличие линек, хитиновые покровы (позитивные), преимущественно наземный образ жизни, сложный членистый эк-

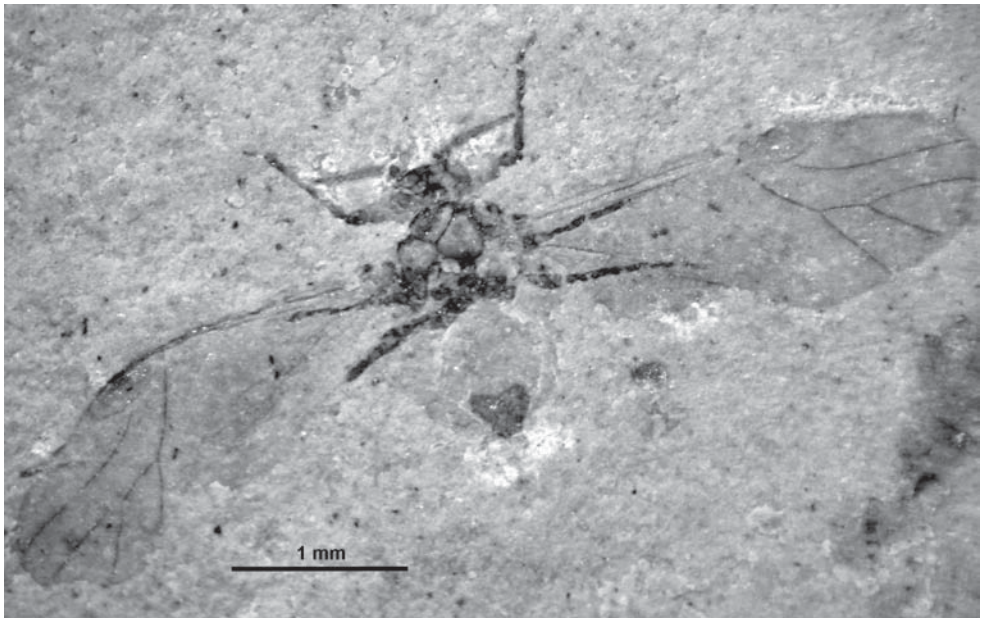


Рис. 45. Тля *Vitimaphis rasnitsyni* Shaposhnikov et Wegierek, 1989 (Hemiptera, Oviparasiphidae) из нижнего мела Байсы, Забайкалье (голотип, фото Д.Е. Щербакова).

зоскелет, водоотталкивающая кутикула и, частично, очень малые размеры (негативные). Каждый таксон имеет свою комбинацию тафономически важных признаков. Здесь могут быть упомянуты лишь некоторые аспекты.

Любая связь с **приводными местообитаниями**, такая как предпочтение при откладке яиц, питании или выборе места для зимней спячки и т.д., повышает вероятность захоронения. Массовые **миграции** даже на короткие расстояния могут сопровождаться массовой гибелью. Например, миграции божьих коровок (Coccinellidae) к местам зимней спячки иногда сопровождается большой концентрацией погибших особей на берегу озера или моря (Schäfer, 1962; Turnock, Turnock, 1979; Klausnitzer, 1989). Описаны полосы в 10–20 см шириной и несколько сантиметров толщиной, образованные мертвыми жуками и тянущиеся вдоль пляжа на нескольких километров (Suchy, 1991: 77). Это, однако, не сделало коровок особенно обычными в захоронении.

Суточный ритм активности может быть важным по крайней мере в случае захоронения в осадках моря или крупного озера. Ночной бриз сносит летающих насекомых в водоем, благоприятствуя их попаданию в воду, тогда как дневной бриз не способствует захоронению. Этим можно объяснить обилие ночных бабочек по сравнению с дневными в некоторых морских ориктоценозах, например, в миоцене Ставрополья и в палеоцене свиты Фур в Дании (Козлов, 1988; Rust, 1998). Некоторые другие группы насекомых с преимущественно ночной активностью также час-

ты в сходных отложениях, например, наездники Ophioninae (Ichneumonidae) в Ставрополье. **Поляризованный свет, отраженый от водной поверхности** привлекателен для многих насекомых, включая водных клопов и жуков (Schwind, 1989). Вызванная этим фактором потеря ориентации может объяснить относительно большую долю указанных таксонов в некоторых морских захоронениях, например, в верхней юре Зольнгофена (Германия) и в миоцене Ставрополья.

Тафономически существенны многие аспекты **роевого поведения**, включая время и место роения, размер роя и т.д. Роение у воды и над ней тафономически благоприятно. Массовое роение муравьев и термитов дополнительно благоприятно из-за их слабого полета и особенно способности к обламыванию крыльев: сброшенные крылья переносятся ветром и, захораниваясь, образуют мероценозы. Более продвинутая социальность усиливает эту тенденцию, увеличивая число роящихся особей.

Способность к плаванию способствует захоронению наземных насекомых в небольших прудах, а также в прибрежной зоне, но вряд ли существенна для центральных частей крупных водоемов (подробнее см. Martinell, Martínez-Delclòs, 1990; Martínez-Delclòs, Martinell, 1993; Rust, 1998). Способность к плаванию может значительно различаться у близко родственных таксонов, например, у подсемейств кузнечиков (Lockwood et al., 1989), но такие данные спорадичны и касаются лишь немногих видов.

Способ откладки яиц и **выплаживания имаго** могут быть важными, особено для тех насекомых, которые имеют водных личинок. Откладка яиц в воду и вылупление из куколки под водой наиболее благоприятны. Например, юные имаго домикостроящих ручейников с не полностью расправленными крыльями обычны в некоторых озерных ориктоцеозах, демонстрируя свою автохтонность (рис. 46). Массовое захоронение на некоторых поверхностях напластования (рис. 47) наиболее вероятно для насекомых с массовым синхронным выплодом.

Характер фрагментации остатка различен в разных таксонах в зависимости от их морфологических особенностей. У муравьев, например, стебелек более прочно сочленен с грудью, чем с брюшком (рис. 48), и у ископаемых чаще ассоциирован с ней (Rust, 1998). Компактное брюшко клопов и жуков часто сохраняется полностью в отличие от длинного и стройного брюшка стрекоз (рис. 49, 50). В тех таксонах, которые обладают хорошо различимым клавусом на передих крыльях (тараканы, богомолы, клопы, цикадки, пилильщики), крыло легко ломается вдоль клавального шва, так что клавус и ремигиум (основная часть крыла) нередко захораниваются порознь (рис. 51). Для тараканов имеются актуалистические наблюдения на этот счет (Lutz, 1984b).

2.3.2.1.2. Экологические факторы

Экологические факторы влияют на палеонтологическую летопись опосредованно, через модификацию поведения животных, их численности и временно́го и пространственного распределения живых и мертвых особей, что и определяет положение группы относительно тафономического окна. Экологические факторы еще бо-

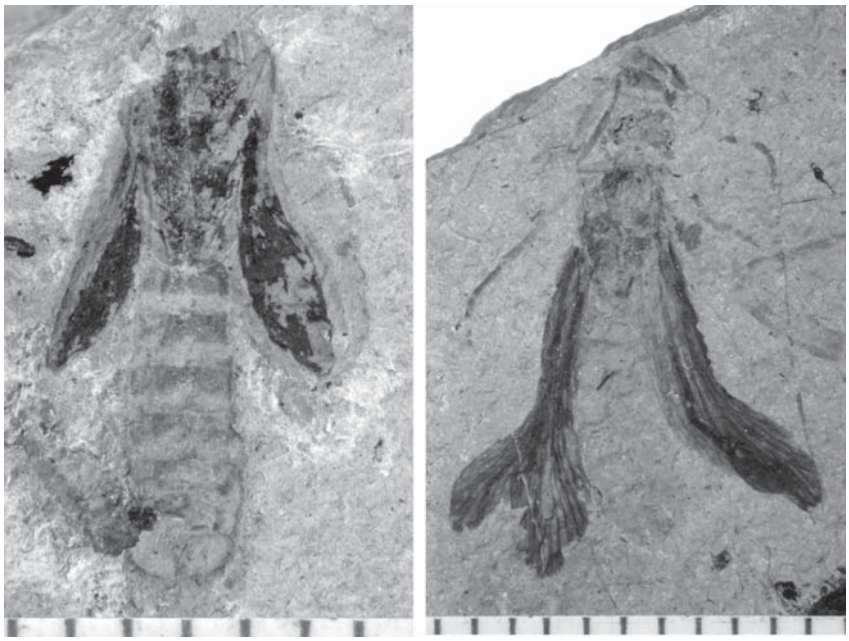


Рис. 46. Куколка (слева) и юное имаго (с еще не расправленными крыльями) не определенного домикостроящего ручейника (ПИН 4210/2152, 5295; Байса, Забайкалье; ранний мел; фото А.П. Расницына).

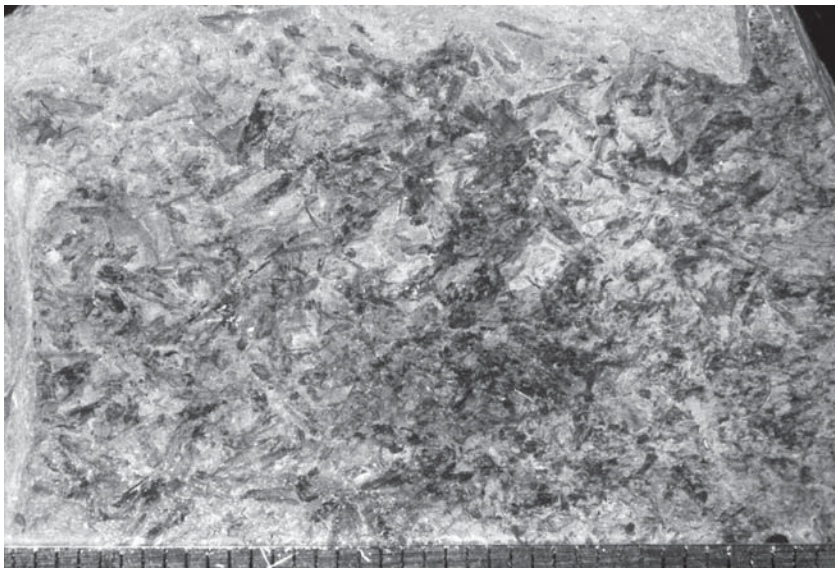


Рис. 47. Массовое захоронение имаго веснянок *Plutopteryx*, показывающее синхронное массовое выплаживание; юра Баян-Тэга в Монголии (ПИН 4023/2330, фото А.П. Расницына).



Рис. 48. Муравей *Emplastus gurnetensis* (Donisthorpe, 1920) из пограничных эоцен-олигоценовых отложений о-ва Уайт, Англия, демонстрирующий более прочное сочленение стебелька (стрелка) с грудью, чем с брюшком (голотип, фото А.П. Расницына).



Рис. 49. Изолированное брюшко жука *Notocupes* sp. (Cupedidae) из юры или мела Унды в Забайкалье (ПИН 3015/952, фото А.П. Расницына).



Рис. 50. Расчлененное брюшко имаго стрекозы *Hemeroscopus baissicus* Pritykina, 1977; ранний мел Байсы в Забайкалье (ПИН 1989/2640, фото Д.Е. Щербакова); длина сохранившейся части брюшка 29 мм.

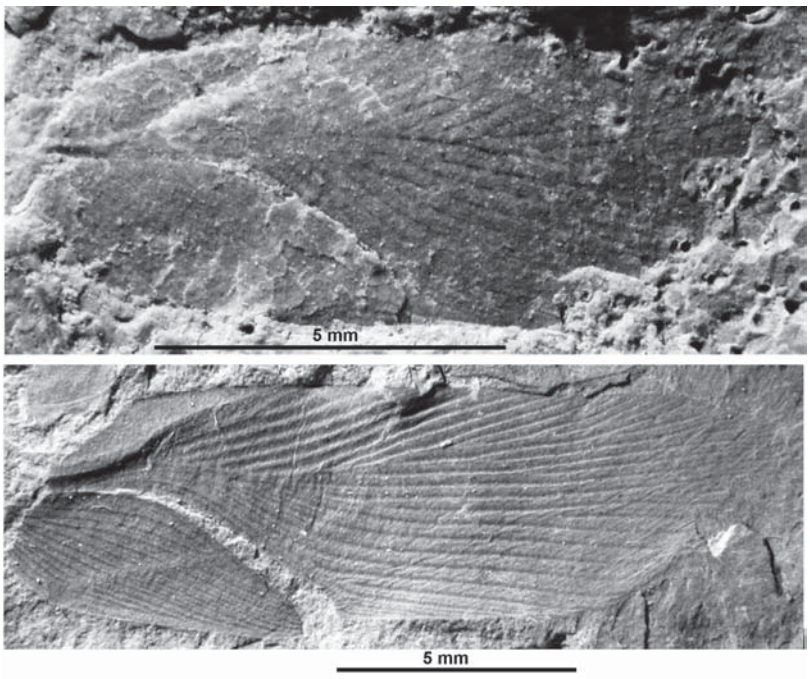


Рис. 51. Передние крылья тараканов с клавусом, отделенным щелью (вверху) и почти оторванным (внизу) (голотипы, соответственно *Nehevblattella grofitica* Vrsansky, 2004, Blattellidae, и *Turoniblatta israelica* Vrsansky, 2004, Mesoblattinidae, из верхнего мела (турона) Израиля; фото А.П. Расницына).

лее разнообразны и изменчивы, чем автотафономические, так что сколько-нибудь подробное их обсуждение здесь невозможно. С тафономической точки зрения экологические факторы могут быть разделены на действующие при жизни особи или посмертно.

Экологические эффекты часто очень сложны и в зависимости от их сочетания могут действовать в противоположных направлениях. Они изучены недостаточно с тафономической точки зрения, и имеющиеся данные часто бывают неоднозначными. Предлагаемый обзор заведомо неполон и имеет целью дать читателю только общее представление об их важности и сложной природе.

2.3.2.1.2.1. Экологические факторы прижизненного действия

Эта группа экологических факторов включает различные свойства среды, влияющие на численность и пространственное распределение популяций и прямо или, чаще, косвенно изменяющие тафономическую ситуацию.

Любое увеличение численности тафономически позитивно: чем более многочисленны организмы, тем вероятнее их попадание в палеонтологическую летопись. Это особенно справедливо, когда автотафономические признаки популяции не слишком благоприятны. У многих наземных и текучеводных насекомых высокая плотность провоцирует более или менее хаотичное миграционное поведение и расселение с помощью активного полета или пассивного дрифта, что способствует их гибели в стоячих водоемах. Ненаправленную миграцию стимулируют также локальные беспокоящие факторы, истощение пищевых ресурсов, недостаток кислорода и т.д. Некоторые средовые стрессы вызывают и неслучайные миграции, которые тафономически позитивны, когда они приводят к увеличению плотности насекомых в прибрежных или стоячеводных местообитаниях, и негативны, когда действуют в противоположном направлении. Однако факторы, тафономически позитивные для таксона, синтафономически часто негативны, так как формируют смешанные, высоко политопные тафоценозы. Некоторые из этих факторов заслуживают специального обсуждения.

Колебания численности и пространственного распределения насекомых сильно зависят от погоды. Ветер является решающим фактором воздушного переноса, и атмосферные фронты несомненно влияют на полетную активность насекомых, хотя данные до некоторой степени противоречивы, вероятно, из-за различий между разными группами насекомых и климатическими областями (Wellington, 1954; Glick, Noble, 1961; C.G. Johnson, 1967, 1969; L. Taylor, 1967; Berry, Taylor, 1968; Holzapfel, Harrell, 1968; Hurst, 1969; Tomlinson, 1973; Haeseler, 1974; Landin, Solbreck, 1974; Rainey, 1978, 1983; Farrow, 1984; Sparks et al., 1986; Drake, Farrow, 1988, 1989; Pedgley, 1990; Berger, 1992; S. Johnson, 1992; Pedgley, Reynolds, 1992; Drake, Gatehouse, 1995; Gatehouse, 1997). Массовое появление насекомых, как мертвых, так и еще живых, в береговых выбросах после сильных штормов отмечалось разными авторами (Saunders, 1836; Mapleton, 1879; Schwarz, 1931; Platonoff, 1940; Howden, 1977; Burke et al., 1991). Тысячи особей оказывались вынесенными к морю иногда из довольно удаленных областей.

Атмосферные осадки и температура также очень важны. Во время сезонных или случайных засух многие насекомые мигрируют в более влажные биотопы, где растительность меньше зависит от осадков.

В текучих водах основным механизмом распространения на большие расстояния является **дрифт** (снос) по течению. Этот феномен широко известен и постоянно обсуждается в гидробиологических работах (Waters, 1965; N. Anderson, Lehmkuhl, 1968; Weninger, 1968; H. Hynes, 1970, 1975; Bournaud, Thibault, 1973; R. Wilson, Bright, 1973; Kroger, 1974; Neveu, Echaubard, 1975; Adamus, Gaufin, 1976; Neveu, 1980; Irvine, 1985; Otto, Sjostrom, 1986; Resh et al., 1988; Statzner et al., 1988; Mackay, 1992; Lancaster et al., 1996). Имеющиеся данные показывают, что полный объем дрифта насекомых в реках значителен, но сильно варьирует во времени и пространстве, и что большое количество дрейфующих насекомых достигает как озер, так и моря (Dendy, 1944; Lindberg, 1949; D. Williams, 1980; Locke, Corey, 1986). Однако реальная тафономическая роль сноса насекомых в озерные и прибрежноморские ориктоценозы кажется удивительно низкой (Жерихин, 1980а, 1985). В кайнозое, где почти все семейства и многие роды доживают доныне и риск ошибочной интерпретации их экологии минимален, а разнообразие представленных палеообстановок в палеонтологической летописи максимально (см. ниже), находки личинок текучеводных насекомых чрезвычайно редки и составляют много меньше одного процента сохранившихся остатков. Во всей палеонтологической летописи находки водных стадий насекомых в морских отложениях очень редки. Поэтому частые находки водных стадий некоторых таксонов, родственных современным текучеводным группам, в палеозойских и мезозойских озерных отложениях (рис. 52) скорее указывает на изменение экологии либо группы, либо водоемов, чем на результат речного сноса (Синиченкова, 1987).

Как в текучих, так и в стоячих водоемах может быть важен пассивный перенос насекомых на плавающих объектах: микробных и водорослевых пленках и матах, высшей водной растительности, древесине. Имеются указания на большую роль транспорта обитателей мелководий в глубоководные области крупных озер (Lutz, 1990, 1991a; Ponomarenko, 1996).

Следует подчеркнуть значение **динамики среды**. В течение гидрологической и физиографической эволюции осадочного бассейна и окружающих территорий как водные, так и наземные сообщества изменяются во времени и пространстве, и эти изменения могут быть весьма сходными. Смена ископаемых комплексов по разрезу может соответствовать этапам эволюции бассейна и ландшафта и одновременно изменениям вдоль градиента окружающей среды, что увеличивает разнообразие фаун и палеоусловий в палеонтологической летописи конкретного разреза. Кратковременные флуктуации типа сокращения площади прибрежной растительности при сильной засухе могут облегчать захоронение членов менее гигрофильных сообществ. На более длительных интервалах тот же эффект в прибрежных местообитаниях дает вторичная сукцессия по пожару, ветровалу и по другим нарушениям. В целом краткосрочные (геологически неразличимые) ландшафтные и климатические колебания, сглаживающие сезонные и многолетние вариации условий и при-



Рис. 52. Отпечаток личинки веснянки *Platyperla platypoda* Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889 (Platyperlidae) из верхов нижней юры Усть-Балея в Прибайкалье (ПИН 2375/215; фото А.П. Расницына).

ближающие к водоему разные варианты окружающих обстановок и сообществ, усредняют состав тафоценоза по достаточно широкому спектру обстановок и делают его более представительным, отражающим исходную фауну более значительной территории (Расницын, 1969: 7).

Наконец, климатические изменения длительностью в десятки и сотни тысяч лет вызывают фаунистические смены, эквивалентные пространственным сдвигам на сотни и иногда даже тысячи километров, как это документировано миграциями четвертичного периода. Поскольку естественные выборки из различных сообществ сохраняются раздельно в разных слоях, этот эффект позитивен с точки зрения как авто-, так и синтафономии. Однако без специального анализа он может привести к стратиграфической путанице. А.Г. Пономаренко и Ю.А. Попов (1980) подчеркивали, что если сходные фауны существовали несколько миллионов лет или более, диахронные осадки, соответствующие одной и той же стадии эволюции озера в различных бассейнах, легко могут быть ошибочно сочтены за одновозрастные. В.В. Жерихин и Н.С. Калугина (1985) отмечали, что та же самая проблема возникает и при датировке наземных комплексов, когда физиографические изменения, вызванные циклами эрозии, имитируют климатические изменения. В частности, региональные изменения дренажа можно принять за изменение влажности климата.

2.3.2.1.2.2. Факторы смертности

Место гибели (**танатотоп**) имеет большое тафономическое значение. Наиболее благоприятные ситуации существуют, когда танатотоп совпадает с тафономически благоприятным тафотопом. Это прежде всего донная область затишной части стоячего водоема, однако даже здесь некроценоз уязвим перед различными деструктивными агентами. Другие тафономически благоприятные условия гибели редки (подробнее см. 2.3.2.1.3). Менее благоприятна ситуация, когда танато- и тафотоп совпадают, но тафономический потенциал последнего относительно низок. Если танатотоп отличен от любого потенциального тафотопа, как, например, в субаэральных условиях (вне водоема), компоненты некроценоза должны быть перенесены к будущему месту захоронения. Вероятность транспорта различна в различных условиях, и разнообразные посмертные воздействия и барьеры могут препятствовать или даже предотвращать доступ трупам в тафотоп.

Смертность является другим важным фактором. С начала палеонтологических исследований, когда возникла теория катастроф, значение событий **массовой смертности** постоянно обсуждалось многими авторами. Впечатляющие картины ужасных локальных заморов легко приходят в голову при взгляде на местонахождения с высокой концентрацией ископаемых. Множество различных катастрофических сценариев для разных организмов и условий можно найти в цитированной выше тафономической литературе. Происхождение некоторых местонахождений действительно было связано с теми или иными факторами массовой смертности, но их общее тафономическое значение преувеличено. Образование лагерштетта вполне возможно в результате рутинного процесса аккумуляции остатков, без каких-либо экстраординарных событий. Важным в этом отношении является существование различ-

ных постоянно или периодически действующих **природных ловушек**. В некоторые из таких ловушек в основном попадают и гибнут живые огранизмы, другие собирают главным образом трупы. Даже высокая концентрация ископаемых в отложениях не обязательно связана с какими-либо катастрофическими событиями. Например, во многих группах насекомых с синхронным выплодом и короткоживущим имаго массовая смертность нормальна и не является катастрофической. В палеоэкологии и в исследованиях популяций древних организмов различие между событиями массовой гибели и постоянной аккумуляцией трупов особенно важно. Случайное высыхание, зимняя гибель или заморные явления дают «моментальный срез» древней популяции, отражающий их половую и возрастную структуру, пропорцию размерных когорт и т.д., тогда как аккумулированные комплексы лучше отражает структуру смертности, чем состав живых популяций. Следует также помнить, что ориктоценозы водных насекомых часто являются фактически мероценозами (собраниями экзувиев), сформированными при рутинной смертности.

Любой **водоем** действует как ловушка для наземных (особенно воздушных) наскомых. Этот эффект усиливается локальными атмосферными процессами в зависимости от деталей локальной топографии. Водоем действует как всасывающая ловушка, заставляющая потоки воздуха двигаться вниз, что происходит из-за температурного контраста между поверхностями воды и суши (Palm, 1949; Norlin, 1964; 1967; Гусев, 1971). Острота этого контраста и, соответственно, эффективность ловушки сильно зависит от объема и формы водоема. Небольшие и мелководные водоемы менее эффективны, чем крупные и глубокие озера. Поэтому воздушные насекомые слабо представлены в ориктоценозах мелких озер, что продемонстрировано для неморских юрских отложений Сибири (Жерихин, 1985). Крылатые насекомые, особенно небольших размеров, редко встречаются в отложениях небольших старичных озер — в мелкозернистых линзах, вложенных в речные осадки. Даже крылатые стадии поденок и веснянок здесь почти отсутствуют, несмотря на обилие их нимф. В то же время осадки крупных озер содержат богатый комплекс наземных насекомых, где доминируют мелкие двукрылые и равнокрылые. Мелководные зоны крупных озер также мало эффективны как ловушки по сравнению с более далекими от берега зонами, так что доля наземных насекомых в озерных отложениях увеличивается по мере удаления от берега (M. Wilson, 1980; Ponomarenko, 1997; Zherikhin et al., 1999). В семиаридных и аридных регионах водная поверхность, вероятно, сама по себе привлекательна для многих воздушных насекомых (Duviard, Roth, 1973). Привлекательность мелководий зависит, видимо, также от цвета дна. Этот феномен хорошо известен и широко используется в так называемых желтых ловушках (Moericke trap) при сборе современных насекомых, но актуалистических исследований в естественных водоемах разного цвета не проводилось. Эффект ловушки свойственен также поверхности моря, что связано с привлекательностью поляризованного света, отраженного от водной поверхности (Schwind, 1989). Эта ловушка эффективна для многих водных клопов и жуков, которые часто теряют ориентацию и падают в море, но не выживают в морской воде. Роль бриза в избирательном захоронении насекомых обсуждалось выше. Другие механизмы попада-

ния живых насекомых в водные ловушки, так же как их вынос потоками и дождевыми водами, похоже, имеют второстепенное значение.

Не все насекомые погибают, падая на воду. **Убивающий потенциал** водных ловушек зависит от различных факторов, таких как площадь и химия воды. Чрезвычайно высокая концентрация мертвых насекомых наблюдается в гиперсалинных водоемах в пустынях (Рустамов, 1947; Карташев, Крыжановский, 1954; Гаряинов, 1974, 1978), а также в умеренно гиперсалинных водоемах на литорали (Caussanel et al., 1997). Туров (1950) описывал массы мертвых насекомых и позвоночных, скопившиеся у берега острова в гиперсалинном заливе Кара-Богаз-Гол в Каспийском море (но см. ниже о гиперсалинных озерах как неблагоприятных тафотопах). Сильно минерализованные термальные воды очень быстро убивают их случайных посетителей, останки которых затем быстро минерализуются (Livingstone, Livingstone, 1865; Hilton, 1946; Pierce, 1951).

Вытекающая нефть также представляет эффективную убивающую ловушку (Виноградов и Стальмакова, 1938). Хотя этот феномен не слишком обычен в естественных условиях, субфоссильные местонахождения в нефтяных и асфальтовых отложениях известны в Европе (Lomnicki, 1894; Schille, 1916), на Кавказе (Богачев, 1939; Burchak-Abramovich, Dzhafarov, 1955), в Северной (Pierce, 1947; S. Miller, 1983; Gust, 1992) и Южной Америке (K. Blair, 1927; Kugler, 1927; Churcher, 1966). Актуалистические наблюдения над этими типами естественных ловушек скудны (Barash et al., 1970; Pierce, 1949). Гудрон (tar) по-видимому привлекателен для некоторых насекомых (Saylor, 1933); дополнительным и высоко избирательным привлекающим механизмом должна быть высокая концентрация падали позвоночных в таких ловушках.

Погодные условия влияют как на место гибели, так и на уровень смертности насекомых, а также на перенос трупов и их фрагментов. Роль катастрофических штормов в аккумуляции летающих насекомых в водоемах и у их берегов упомянута выше; этот механизм массовой смертности может иметь большое значение. Кроме того, в постоянно стратифицированых (меромиктических) озерах сильные ветры могут вызывать подъем токсичных вод гиполимниона, вызывая массовую гибель водных организмов, обитающих в зоне мелководья. Этот механизм предлагался для объяснения природы некоторых озерных ориктоценозов насекомых (Пономаренко, Калугина, 1980; Пономаренко, 1997). Для массового транспорта к местам захоронения наземных насекомых благоприятны наводнения (Boness, 1975; Киселев, 1981; Назаров, 1984; Boness, Starý, 1988; Rödel, Kaupp, 1994; Townsend, 1994), сильные дожди (Назаров, 1984), а также сход ледника (Hudon, 1994). Осадки вызывают колебания уровня воды, и илистые площадки, появляющиеся после сильного наводнения или во время засухи, кажутся идеальными ловушками и местами последующего захоронения насекомых. Сохраняющиеся в таких местах мелкие водоемы привлекают водных насекомых, которые в дальнейшем часто гибнут от перегрева. Модель неустойчивого озера (playa) предполагалась для некоторых энтомологических лагерштеттов, например, для Грин Ривер (эоцен США; Eugster, Surdam, 1973; Eugster, Hardie, 1975; Surdam, Wolfbauer, 1975; Boger, 1982).

Значительное сходство обнаружено между ориктоценозами Грин Ривер и современными танатоценозами пересыхающих озер типа playa в Аризоне (D. Smith, 1999, 2000). В той же работе показано, что ориктоценоз другого знаменитого лагерштетта Флориссант (верхи эоцена или низы олигоцена Колорадо, США), образовавшийся в более стабильном озере, существенно отличен. Д.В. Панфилов (1968) предполагал, что в позднеюрском лагерштетте Каратау (Ю. Казахстан) многие наземные насекомые и их фрагменты прилипали к илистой поверхности, заливавшейся озером только после сильных дождей. Эта модель может быть хороша для некоторых других местонахождений, но вряд ли для Каратау, и в целом иловые ловушки, вероятно, имели ограниченное значение в тафономии насекомых. Некоторые ископаемые слои в разных местонахождениях действительно несут следы временного пересыхания — трещины осадка, сморщенные экзувии насекомых и т.д., но это не обычное явление. Остатки даже крупных насекомых редко сопровождаются следами ползания или иных попыток избежать ловушки: вероятно, смерть наступала еще до контакта насекомого с иловой поверхностью. Возможности захоронения насекомых на иловых площадях обычно невелики, так как их трупы ничем не защищены до следующего паводка, который мог бы перекрыть их новой порцией осадка.

Вулканические извержения нечасты, но их тафономическое значение велико, так как вулканические отложения часто устойчивы к эрозии и потому непропорционально хорошо представлены в горных породах. Ископаемые насекомые встречаются во многих вулканогенных разрезах, но обычно приурочены там к немногим тонким мелкозернистым прослоям (Жерихин, 1997). В.М. Скобло (1968) в Западном Забайкалье установил особый тип «насекомоносных сланцев» и подчеркивал, что насекомые — единственная группа ископаемых организмов, регулярно встречающихся в юрских туффитах этого региона, где остатки других животных редки. Это наблюдение подтверждается в многочисленных юрских, меловых и кайнозойских местонахождениях Сибири и на Дальнем Востоке России (собственные данные). Во время катастрофического извержения горячие токсичные газы и вулканический пеплопад на обширной территории вызывает массовую смертность разнообразных живых организмов, включая насекомых. Многие насекомые гибнут прямо в воздухе, что может объяснить, например, необычно высокую долю хороших летунов, таких как перепончатокрылые, захороненных в пепловых слоях (Расницын, 1980). Горячий пеплопад может быть гибельным и для водных насекомых, прежде всего через уменьшение доли растворенного кислорода. С.М. Синица (1993) описывает многочисленных личинок ручейников, сохранившихся в их домиках в позднеюрских или раннемеловых туффитах Хутулийн-Хира в Монголии. В других местонахождениях домики почти всегда захораниваются пустыми, так что захоронение личинок in situ в этом местонахождении почти несомненно связано с летальным эффектом пепла. Т.Д.А. Коккерел (Cockerell, 1908a) назвал упоминавшийся лагерштетт Флориссант в Колорадо «миоценовой Помпеей» (тогда местонахождение относили к миоцену). Однако здесь он вероятно несколько переоценил роль пеплопада в формировании тафоценоза.

Р. Чейни (Chaney, 1938) наблюдал многочисленные фрагменты растений и мертвых насекомых в свежих субаэральных пепловых отложениях на Аляске. Г.О. Криволуцкая и В.А. Нечаев (1963) описывают гибель насекомых во время пеплопада на Курильских островах в Северной Пацифике. Вулканический пепел сохраняет инсектицидный эффект долгое время после пеплопада, возможно из-за механического повреждения гидрофобной эпикутикулы остроугольными частицами пепла с последующим высыханием или инфицированием насекомого (Edwards, Schwartz, 1981; Fye, 1983). Если это так, повреждение кутикулы может иметь дополнительный позитивный тафономический эффект, облегчающий проникновение трупов через барьер поверхностного натяжения. Этот эффект может быть избирательным, зависимым от размеров насекомого и толщины кутикулы, но данные пока недостаточны. Если катастрофические извержения могут рассматриваться как положительный тафономический феномен, то постоянная вулканическая активность должна иметь негативный эффект из-за вызываемого ею обеднения фауны (Hutcheson, 1992).

Биотические факторы смертности также имеют тафономическое значение. Основной тафономический эффект **хищничества** обычно негативен, потому что организмы теряются для фоссилизации. Однако хищники также могут облегчать захоронение наиболее устойчивых к пищеварению остатков в их испражнениях, пеллетах и погадках. Важность этого ресурса в палеонтологической информации продемонстрирована палеонтологическими и актуалистическими данными, особенно для мелких позвоночных (Mellett, 1974; Mayhew, 1977; Poplin, 1986; Kusmer, 1990; Emslie, Messenger, 1991). В отношении насекомых этот тип захоронения более детально обсуждается ниже (2.3.2.2.2). Непрямые тафономические эффекты хищничества также должны иметь большое значение. Береговые насекомые и особенно виды, избегающие хищников с помощью прыжка, такие как клопы Saldidae, листоблошки, земляные блошки, кузнечики и т.д., будучи потревожены, легко могут случайно упасть в воду. Многие насекомоядные животные потребляют свои жертвы лишь частично, и крылья относятся к числу наименее съедобных частей. Млекопитающие часто отрывают крылья при поедании насекомого, и птицы нередко также оставляют крылья несъеденными. То же характерно для мелких рыб и хищных насекомых, например, для складчатокрылых ос.

Количественные данные о потере крыльев в естественных местообитаниях, повидимому, отсутствуют, но число таких крыльев должно быть велико, особенно в местах скопления энтомофагов. В Северной Сибири я лично наблюдал многочисленные крылья слепней (до 14 крл./дм^2) на крыше палатки после питания белой трясогузки в течение недели. Миграция бабочек через Средиземное море сопровождалась постоянными нападениями на них со стороны птиц: дважды были отмечены изолированные крылья совок, вероятно, принадлежащие жертвам птиц, при том, что полное число замеченных мигрантов было менее 50 (Stefanescu, 1997). Некоторые хищные насекомые, как наземные, так и водные, так же как и другие беспозвоночные, высасывают свою жертву, оставляя покровы практически неповрежденными. Такое «неразрушительное» хищничество могло бы иметь позитивный тафономический эффект, но его фактическая роль неизвестна. В целом, эво-

люция пищевого поведения и физиологии пищеварения хищников, так же как и защитного поведения жертв, может менять тафономическую роль хищничества от отчетливо негативной до более или менее позитивной. Массовая гибель, вызванная **паразитами и патогенами,** также может иметь некоторое положительное значение, потому что и в этом случае гибель не сопровождается разрушением трупа.

Для паразитических насекомых, биологические и поведенческие **признаки хозяев** часто более тафономически важны, чем их собственные. Для постоянных паразитов тафономические качества хозяина с очевидностью являются решающими (2.3.2.2.2). В этом плане интересна находка остатков двух видов предположительно эктопаразитов птерозавров в раннем мелу Забайкалья (Пономаренко, 1976; Rasnitsyn, 1992; Rasnitsyn, Zherikhin, 2000). Один из этих видов, *Saurophthirus longipes* Ponomarenko (рис. 53), представлен примерно дюжиной экземпляров из двух различ-

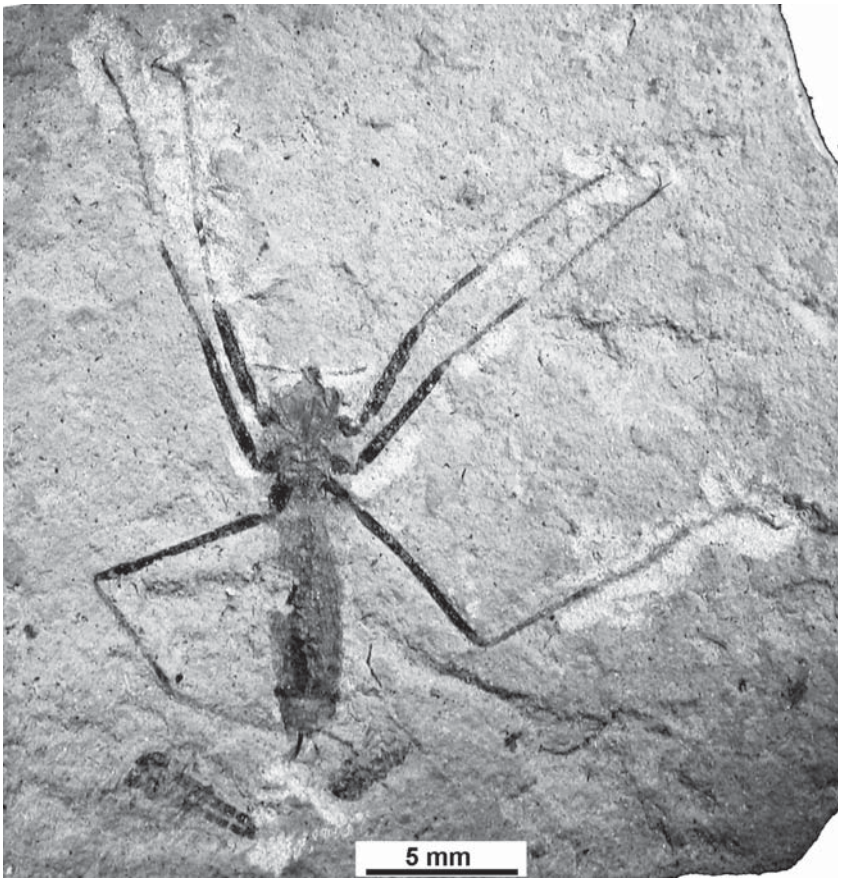


Рис. 53. *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976, насекомое неясного положения, вероятно близкое к предкам современных блох, из нижнего мела Байсы в Забайкалье (голотип, фото А.П. Расницына).



Рис. 54. *Saurodectes vrsanskyi* Rasnitsyn et Zherikhin, 2000, вероятно примитивный пухоед (Pediculida, Saurodectidae), из нижнего мела Байсы в Забайкалье (голотип, фото А.П. Расницына).

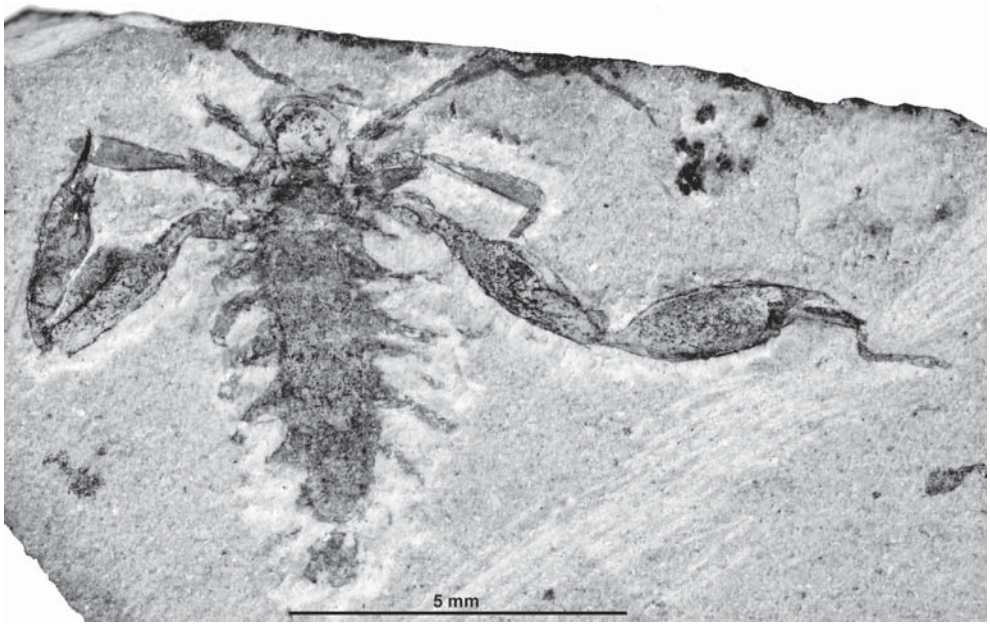


Рис. 55. *Strashila incredibilis* Rasnitsyn, 1992, насекомое неясного положения, вероятно близкое к предкам современных блох, из верхней юры Забайкалья (голотип, фото А.П. Расницына).

ных местонахождений, а крупный пухоед *Saurodectes vrsanskyi* Rasnitsyn et Zherikhin (рис. 54) также найден в одном из них. Позднеюрская *Strashila incredibilis* Rasnitsyn (рис. 55) также могла быть эктопаразитом птерозавра (Rasnitsyn, 1992). Частота этих находок довольно низка; в Байсе, где найдена большая часть остатков, *Saurophthirus* составляет менее 0,1% от полного числа наземных насекомых. Следует напомнить, однако, что из лучше изученных кайнозойских осадочных отложений известен лишь один остаток бескрылого эктопаразита (пухоеда; Wappler, 2003). Поэтому следует предположить, что птерозавры отличались от летучих мышей своим волосяным покровом или способами избавления от эктопаразитов, или и тем и другим.

2.3.2.1.2.3. Посмертные экологические факторы

Любые деструктивные агенты, как абиотические, так и биотические, изменяющие трупы насекомых в танатоценозах, обычно негативны. Экологические факторы могут создавать также различные физические барьеры на пути захоронения или, наоборот, облегчать их преодоление. К сожалению, роль экологических факторов в тафономии насекомых слабо изучена, а доступные данные часто противоречивы.

Посмертные факторы зависят от места гибели и принципиально различны в наземных и водных условиях. Прежде всего, **поверхностное натяжение** создает важ-

ный барьер для захоронения наземных и воздушных насекомых, препятствуя погружению трупа. Для водных насекомых, как автохтонных, так и перенесенных, этот фактор наименее важен, за исключением плавающих экзувиев куколок и нимф последнего возраста. Однако проблема до сих пор изучена недостаточно и, как обсуждалось выше, актуалистические экспериментальные данные не очень хорошо согласуются со структурой ориктоценозов.

Ветер (главным образом не прямо, а через вызванные им волны) и **дождь** важны как механизмы, помогающие преодолеть барьер поверхностного натяжения и, таким образом, сокращающие время плавания трупа на поверхности воды (Назаров, 1984; Martinez-Delclos, Martinell, 1993). По наблюдениям в экспериментальном аквариуме после сильного дождя плавающие насекомые тонут (Martinez-Delclos, Martinell, 1993). Назаров (1984) подчеркивал также важность минеральных и почвенных частиц, прилипших к насекомому, принесенному дождем.

Плотность воды также должна существенно влиять на возможность погружения трупов и особенно изолированных крыльев, уменьшая ее от пресных вод к солоноватым и далее к гиперсалинным. Здесь наблюдения снова не вполне совпадают с предсказанием, потому что в действительности небольшие насекомые с тонкой кутикулой и небольшим весом нередки в некоторых солоноватоводных и морских отложениях. Г. Лутц (Lutz, 1997) анализировал относительное обилие «тяжелых» (жуки и клопы) и «легких» (перепончатокрылые и двукрылые) насекомых в выборочных третичных ориктоценозах в зависимости от предполагаемой концентрации электролитов в бассейне захоронения. Он нашел, что доля «тяжеловесных» форм увеличивается с увеличением «солености». Он также показал, что в постоянно стратифицированных (меромиктических) озерах существует барьер плотности на верхней границе гиполимниона, связанный с **хемоклиной**. Кроме увеличения плотности воды, ловушкой для трупов служит развивающаяся здесь бактериальная пленка. Однако статья Лутца основана главным образом на компиляции опубликованных данных, которые также часто неполны и количественно не оценены. Мои личные наблюдения на многочисленных, в основном мезозойских местонахождениях озерного происхождения не совпадают с моделью Лутца, который, скорее всего, слишком упростил или игнорировал многие другие тафономические факторы. Единственный путь корректно проверить гипотезу Лутца — всесторонний анализ репрезентативности количественных данных для различных местонахождений, потому что практически невозможно выбрать для сравнения местонахождения, которые отличаются только наличием или отсутствием хемоклины. Актуалистические исследования также могли бы быть полезными, но, к сожалению, влияние плотности воды пока еще не исследовалось экспериментально.

Течение представляет наиболее важный физический фактор в текучих водоемах. Его негативный эффект очевиден, потому что многие мертвые насекомые расчленяются и разрушаются, особенно в быстрых и высоко турбулентных потоках. Ископаемые продукты сноса состоят в основом из наиболее твердых склеритов насекомых, таких как элитры жуков (см. рис. 44). Более нежные остатки, такие как мембранозные крылья, могут доминировать в аллювиальных последователь-

ностях лишь в наиболее тонкозернистых аргиллитах, накопившихся в наиболее спокойных мелководных условиях. Однако в крупной (более 1000 экземпляров) коллекции из Кемпендяя (Якутия), сформировавшейся в этих условиях, полные (неповрежденные) остатки практически отсутствуют. В отложениях юрских старичных озер Сибири и Западной Монголии в более грубозернистых слоях, испытывавших влияние речного потока, больше фрагментарных остатков наземных насекомых (главным образом, изолированных крыльев равнокрылых). Напротив, ориктоценозы наиболее мелкозернистых слоев включают более редкие, но лучше сохранившиеся и часто целые остатки наземных насекомых (Жерихин, 1985; Жерихин, Калугина, 1985).

Выветривание является доминирующим фактором, влияющим на сохранение органических остатков на суше. Как физическое, так и химическое выветривание тафономически деструктивно и делает танатотопы суши чрезвычайно неблагоприятными для продолжительного сохранения любых остатков, включая наиболее устойчивые, такие как кости позвоночных. Нет детальных исследований, сколько времени необходимо для разрушения остатков насекомых в естественных условиях; по-видимому, наиболее прочный экзоскелет насекомых (такой, как у крупных жуков) может сохраняться на суше в течение нескольких лет.

Роль **пожаров** следует особо подчеркнуть. В некоторых наземных экосистемах пожары являются обычным явлением, особенно в таких, где накапливается большое количество неразложенного сухого органического материала. Следы пожаров регистрируются в палеонтологической летописи (Sander, Gee, 1990). В норме пожары должны иметь сильный тафономически негативный эффект, разрушая органические остатки в сгоревших танатотопах. Однако некоторые типы органического материала при этом характерным образом углефицируются. Такие фюзенизированные остатки устойчивы к дальнейшему разложению и имеют хорошие шансы сохраниться. Иногда они демонстрируют прекрасную сохранность, включая очень тонкие структуры. Фюзенизированные остатки насекомых иногда встречаются в небольшом количестве вместе с другими ископаемыми (Jarzembowski, 1995b: fig. 2). Некоторые отложения, богатые фюзенизированными остатками растений, могут содержать и немало ископаемых насекомых. Такой довольно богатый комплекс описан из позднего мела Нью Джерси в США (Grimaldi, Shedrinsky, 2000). Неописанные остатки жуков собраны в сходных позднемеловых отложениях в Швеции (Б.А. Коротяев, личное сообщение). Фюзенизированные насекомые трехмерны и сохраняют тонкие морфологические структуры (рис. 56). Такие комплексы представляют большой интерес, поскольку они отражают главным образом фауну подстилки, которая в иных случаях обычно выпадает из палеонтологической летописи. Слои, богатые фюзенизированными остатками растений, заслуживают большего внимания.

Быстрая минерализация органических остатков иногда может быть вызвана сильно минерализованными почвенными водами в экстрааридных регионах (Ферсман, 1924), но этот механизм исключителен и его тафономическое значение скорее всего незначительно. [Быстрая минерализация, по-видимому, более широко

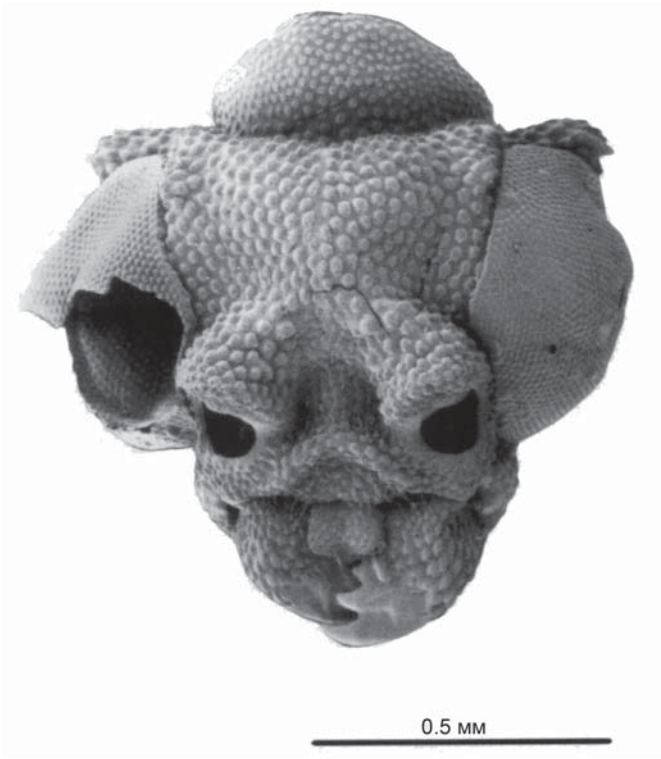


Рис. 56. Фюзенизированная голова жука *Paracupes switkoi* Lubkin, 2003; турон Нью Джерси, США (из Lubkin, 2003).

распространенное явление, чем предполагал В.В. Жерихин. В частности, трехмерная сохранность остатков насекомых в некоторых местонахождениях (Мергели Бембридж, граница эоцена и олигоцена Англии, миоцен Керчи, и др.) скорее всего обусловлена именно быстрой минерализацией осадка, заключающего трупы насекомых. — *Прим. ред*].

Посмертные биотические факторы разнообразны. Наибольшую позитивную роль здесь играют, повидимому, бактериальные и водорослевые **пленки и маты** (Martínez-Delclòs et al., 2004). Образуясь на поверхности воды, на границах раздела водяного столба (термо- и хемоклины) и на дне, они улавливают и удерживают попавших туда насекомых и их трупы, не дают расплыться фрагментам, на которые труп насекомого распадается при гниении, препятствуют их поеданию, а когда пленка тонет, увлекают остатки на дно. Последнее особенно важно для мелких и большекрылых насекомых, которым иначе трудно преодолеть соответствующие барьеры. На дне бактериально-водорослевые пленки и маты могут создавать условия для быстрой минерализации насекомого, важной для его тонкой сохранности, или,

минерализуясь сами, могут образовать слепок трупа, иногда включая его внутренние структуры. В указанной публикации подробно рассмотрена сложная и многообразная тафономическая функция матов и пленок и приведена важная литература. В числе захоронений, образовавшихся со значительным участием водорослевых и бактериальных образований, указаны такие важные лагерштетты, как Зольнгофен (верхняя юра), Мессель (эоцен) и Энштпель (олигоцен) в Германии, Рубиелос де Мора (миоцен) в Испании, Вогезы (средний триас) во Франции и др.

Другие живые и мертвые организмы редко создают простые тафономические барьеры или ловушки. Мертвые бревна в водном потоке могут работать как ловушки и как плавающее укрытие (E. Keller, Swanson, 1979), но значение таких ловушек в тафономии насекомых, вероятно, невелико, потому что остатки насекомых редко сохраняются в русловых отложениях. Негативный барьерный эффект наземной и особенно **прибрежной растительности** более очевиден. В.И. Назаров (1984) продемонстрировал, что в четвертичных отложениях таксономический состав насекомых в ориктоценозах становится сильно обедненным при увеличении количества прибрежных растений, таких как осока. В подобных отложениях содержится мало наземных насекомых помимо обитателей осоки (например, долгоносики рода *Notaris*). Назаров объяснял этот результат действием осоковой «щетки», улавливающей мертвых насекомых, принесенных дождевыми потоками. В.В. Жерихин (1985) подтвердил этот вывод наблюдениями над мезозойскими ориктоценозами с полуводными зарослями хвощей, где плотная растительность на мелководье может улавливать живых и мертвых насекомых, плавающих на водной поверхности вместе с другим детритом и пеной, и тем препятствовать их погружению.

Действие **донных некрофагов** обычно рассматривается как один из наиболее разрушительных экологических факторов в тафономии, и возникновение лагерштеттов часто связывают с низкой или даже отсутствующей активностью донных многоклеточных (J. Gall, 1983; Seilacher et al., 1985; Behrensmeyer, Hook, 1992). Поэтому анаэробные условия часто считаются тафономически наиболее благоприятными, и для многих местонахождений, в том числе и для насекомых, предполагаются именно такие условия (Пономаренко, Калугина, 1980; Lutz, 1990; Fregenal-Martínez et al., 1992; Martill, 1993; Peñalver, 1998). Анаэробная модель может быть справедлива в некоторых, но вряд ли во всех случаях. Анаэробные условия не являются достаточными для долговременной сохранности, необходимы дополнительные механизмы (Allison, 1988). С другой стороны, разрушительное действие донных хищников и трупоедов, возможно, сравнимо с их наземными аналогами в том, что они оставляют неповрежденными самые твердые части тела. Во всяком случае, в насекомоносных озерных мергелях Байсы (Забайкалье), одного из лучших раннемеловых лагерштеттов для насекомых, часто встречаются следы движения червеобразных донных организмов (рис. 57) и копролиты беспозвоночных (рис. 58). Копролиты часто концентрируются на ископаемых остатках, свидетельствуя, что трупоеды питались мертвыми насекомыми, что, однако, не было фатальным для сохранности ископаемых.

В озерных отложениях глушковской и укурейской свит (верхняя юра или нижний мел Забайкалья) прекрасно сохранившиеся остатки насекомых, включая не-

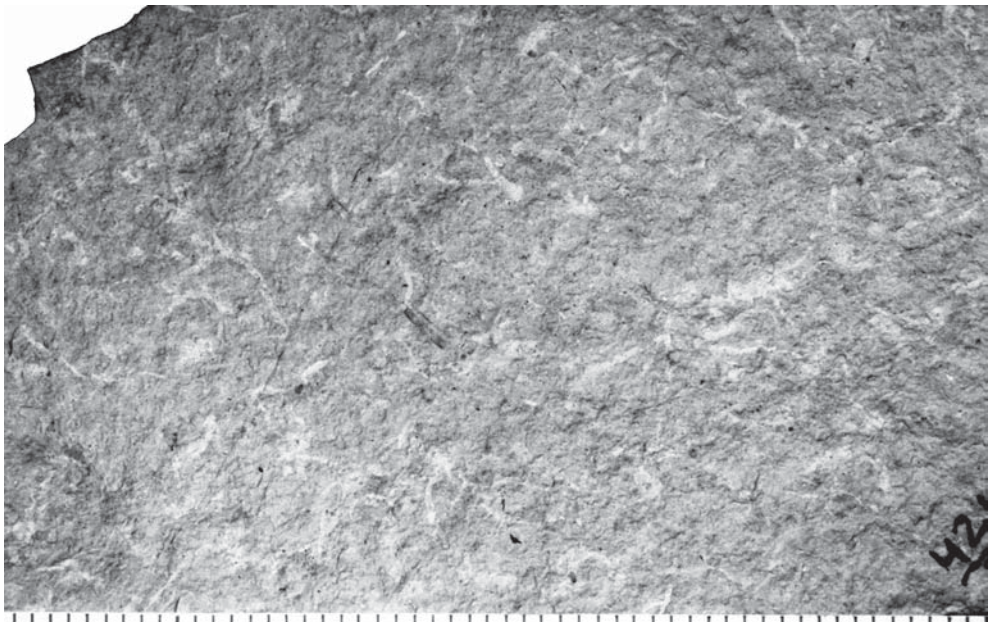


Рис. 57. Ходы червеобразных организмов в донных осадках озера (ранний мел Байсы в Забайкалье, ПИН 4210/6076; фото А.П. Расницына).

поврежденные нежные остатки комаров-звонцов и грибных комариков, встречаются вместе с многочисленными щитнями и их копролитами, часто содержащими фрагменты насекомых. Следует подчеркнуть, что в этих местонахождениях, как и в Байсе, хорошо сохранившиеся остатки насекомых и свидетельства богатой донной жизни могут быть видны на одной и той же поверхности напластования. Негативный тафономический эффект эпибентоса вероятно определяется его обилием и, возможно, составом. Роющий бентос (инфауна) более вредоносен, но его распространение зависит от наличия кислорода в осадке, что не обязательно коррелирует с его присутствием в придонных водах.

Микробная активность является еще одним важным, но недостаточно изученным экологическим фактором. Здесь негативный тафономический эффект опять-таки очевиден, но не является единственным (см. выше о бактериальных матах и пленках). П.А. Алисон (Allison, 1986) продемонстрировал негативный эффект частичного разложения, показав в лабораторном эксперименте, что расчленение экзоскелета ракообразных больше зависит от степени разложения, чем от дальности переноса; вероятно, то же справедливо и для насекомых. Выделение газа при разложении внутренних тканей является негативным фактором, поскольку оно увеличивает плавучесть трупа, тогда как микробное разложение эпикутикулы должно быть тафономически позитивным, как это обсуждалось выше. Развитие микробных и грибных обрастаний на теле мертвых насекомых сокра-



Рис. 58. Копролиты беспозвоночных, покрывающие обрывок нимфальной шкурки стрекозы *Hemeroscopus baissicus* Pritykina (ранний мел Байсы в Забайкалье, ПИН 4210/6065, фото А.П. Расницына).

щает время, необходимое для их затопления (Martínez-Delclòs, Martinell, 1993), но если оно сопровождается выделением газа, образующиеся пузырьки увеличивают плавучесть трупа (Lutz, 1990). В водоемах бактериальное потребление растворенного кислорода, как прямое, через микробное дыхание, так и непрямое, через окисление метана и других микробных метаболитов, может подавлять бентосную жизнь, включая хищников и трупоедов. Микроорганизмы также сильно влияют на седиментацию и процессы внутри осадков, но это скорее тафотопические, чем экологические процессы (см. ниже).

2.3.2.1.3. Тафотопические факторы

Эта и последующая группы факторов обычно привлекают большое внимание в тафономии и составляют основное содержание тафономических работ. Однако в тафономии насекомых влияние тафотопических условий изучено слабо. Актуалистические наблюдения состояния насекомых, захороненных в современных осадках, скудны. Кроме того, различия между наиболее обычными субфоссильными и ископаемыми комплексами огромны, что трудно объяснить. Озерные местонахождения, богатые остатками целых насекомых, довольно редки в четвертичных отло-

жениях (такова, например, Сиобара в Японии). Обычно же там сильно доминируют либо фрагменты жуков, либо головные капсулы личинок хирономид. Пока не известно субфоссильных местонахождений, которые могли бы служить хорошей моделью для более древних лагершеттов с насекомыми, можно делать лишь самые общие теоретические заключения.

С формальной точки зрения тафотопические факторы действуют с самого начала процесса захоронения, т.е. после образования первого осадочного слоя, покрывшего остатки. К моменту захоронения все барьеры должны быть преодолены, однако поверхность донных осадков еще не полностью исключена из экосистемного оборота, что не позволяет легко разграничить тафотопические и пребуриальные экологические факторы. То же самое справедливо для разграничения тафотопических и диагенетических факторов: диагенетические процессы (например, увеличение плотности и химические изменения) происходят даже в свежих мягких осадках, тогда как окончательная их литификация имеет место тысячи или более лет спустя. Микроусловия обычно наиболее динамичны в нескольких верхних сантиметрах осадка. Любые агрессивные агенты, влияющие на захороненные остатки или следы, тафономически негативны, и многие из них в основном сходны с обсуждавшимися выше посмертными экологическими факторами (физическое нарушения, хищники, трупоеды и активность разложения). Однако очевидно, что любой тафономически благоприятный танатотоп равно благоприятен и как тафотоп, и наоборот.

Скорость осадконакопления — один из наиболее важных тафотопических факторов. Когда она низка, остается значительная возможность разрушения остатков даже после захоронения. С другой стороны, чрезвычайно быстрая скорость седиментации приводит к низкой концентрации ископаемых в породе и кроме того, часто предполагает катастрофические физические события (оползни, грязевые потоки, и т.д.), которые сами по себе часто тафономически разрушительны (за исключением вулканического пеплопада). Следовательно, при прочих равных условиях, умеренная скорость и продолжительность осадконакопления тафономически оптимальны.

Никакие осадочные последовательности в действительности не бывают непрерывными, все они содержат многочисленные стратиграфические хиатусы различной продолжительности, обусловленные повторяющимися перерывами осадконакопления. Скорость и продолжительность осадконакопления зависит от сложного сочетания физиографических, гидрологических и гидрохимических условий. В низкоэнергетических водах особенно важно соотношение между площадью сноса и осадконакопления, из-за чего скорость осадконакопления в озерах, маленьких по сравнению с площадью их водосбора, в среднем значительно (почти на порядок величины) выше, чем в море (Sly, 1978). С другой стороны, продолжительность осаждения материала в озерах, даже в открытой их части, где возмущения минимальны, обычно низка по сравнению с морским осадконакоплением. Сравнительное влияние обломочных, хемогенных и биогенных осадков на тафономию насекомых слабо изучено: обычно считают, что последние две формы характерны для более спокойных условий, чем кластические осадки.

Температурные условия по-видимому влияют на сохранность насекомых. Например, в четвертичных комплексах остатки из межледниковых отложений (Назаров, 1984) и из областей с более теплым климатом (Бидашко, 1987) обычно демонстрируют худшую сохранность кутикулы, чем ледниковые комплексы. Возможно, однако, что это результат более интенсивного биологического разложения, т.е. скорее биотический, а не прямой физический фактор. В районах развития вечной мерзлоты температура породы оказывается решающим благоприятным фактором сохранности.

Любые **физические нарушения** осадка — течениями ли, волновой активностью или пересыханием, тафономически негативны, хотя их действие может сильно различаться. Высоко энергетические условия имеют низкий потенциал сохранности даже в случае большой концентрации трупов, например, в прибойной зоне (см. выше). Это хороший пример противоречия между тафономическим значением одних и тех же условий для танато- и тафотопа.

Механический состав осадков также важен. Даже когда остатки насекомых присутствуют в крупнозернистых отложениях, их сохранность обычно плохая. Это частично обусловлено механической деформацией трупа грубыми минеральными частицами и частично его более быстрым разложением из-за большей подвижности воды и более интенсивного обмена между водой и осадком. Дальнейшее ухудшение сохранности происходит при диагенезе (см. ниже).

Данные о влиянии **химизма** вмещающего осадка на сохранность насекомых скудны и противоречивы. Обычно любые факторы, благоприятные для быстрой **минерализации**, должны быть позитивными, но их действие на насекомых в свежих осадках фактически не исследовано, за исключением упоминавшихся исследований в термальных водах. Остатки там иногда минерализуются еще до захоронения (рис. 59). Скорость минерализации сильно зависит от биотических (микробных) изменений химизма осадка и рассматриваются ниже вместе с другими микробными процессами. Быстрое **цементирование** осадка и особенно сингенетическое (раннедиагенетическое) образование конкреций в анаэробных условиях благоприятствует сохранению органических остатков внутри них (Blom, Albert, 1985; Müller, 1985; Baird et al., 1986; Park, 1995; Martínez-Delclòs et al., 2004).

Активная химическая среда имеет, по-видимому, относительно небольшое значение в тафономии насекомых, потому что экзоскелет насекомых устойчив к обычным деструктивным химическим факторам, каким является повышенная кислотность (за исключением редкого случая кальцифицированных остатков). С другой стороны, гиперсалинные условия, вероятно, неблагоприятны для сохранности насекомых. А.В. Гаряинову (1974, 1978) не удалось найти остатки насекомых в прибрежных осадках гиперсалинного озера, несмотря на высокую концентрацию тел погибших насекомых на поверхности земли. Здесь опять-таки одни и те же факторы действуют по-разному в условиях танато- и тафотопа. Механизм разрушения насекомого в гиперсалинных осадках не изучен; вероятно, это скорее физический, чем химический процесс, при котором кристализация соли механически разрушает хрупкий экзоскелет насекомого. Соленосные отложения могут содер-



Рис. 59. Минерализованная нимфальная шкурка современной веснянки из родника с сильно минерализованной водой, Аршан, Бурятия в Забайкалье (ПИН 5259/1; фото А.П. Расницына).

жать микрофоссии насекомых (щетинки, чешуйки, фрагменты кутикулы), образующиеся в результате такого процесса (Mani, 1945, 1947; George, 1952). Тем не менее, комплексы ископаемых насекомых известны и в некоторые соленосных отложениях, например, в олигоцене Франции и Нахичевани в Азербайджане (Quievreux, 1935; Ermisch, 1936; Богачев, 1940). Возможно, дело в том, что исследования Гаряинова ограничены мелководной прибрежной зоной и не приложимы к глубоководным гиперсалинным условиям.

Роль **биотических факторов**, действующих в тафотопе, велика. Процесс осадконакопления и характер осадков находятся под сильным биологическим контролем, и биогенные компоненты (биокласт) часто составляют важную часть полного объема осадка. В глубоководных областях, где перенос терригенных частиц в норме низкий или незначительный, биокласты могут доминировать над другими компонентами. Биологическая эволюция влияет на осадконакопление различными путями, и некоторые типы осадков приурочены к определенным геологическим временам. Например, диатомиты, один из палеоэнтомологически наиболее благоприятных типов осадков, образуются в море, начиная с юры, а в не морских условиях не ранее позднего мела.

Кроме того, поверхность донных осадков сама по себе никогда не бывает биологически инертной. **Микробная активность** является, по-видимому, ключевым фактором раннего химического преобразования захороненного органического материала (Berner, 1971, 1976, 1980, 1981; Martínez-Delclòs et al., 2004). Негативный тафономический эффект микробного разложения, включая химическую деградацию и физическое истончение кутикулы, расчленение склеритов, и т.д., вполне очевиден. Даже наиболее устойчивые части могут быть до некоторой степени подвержены разложению и мацерации. Например, на отпечатках крыльев жилки иногда оказываются удвоенными в результате расслаивания мембраны и сдвига слоев (рис. 60). Однако в тафотопе распад (гниение) менее разрушителен, чем в танатотопе, потому что разобщенные склериты, даже сдвигаясь друг относительно друга внутри жидкого ила, остаются поблизости, если только не произойдут более серьезные нарушения (рис. 61). Иногда такие расчлененные остатки демонстрируют важные морфологические детали, недоступные на целых отпечатках. А.Г. Пономаренко (в Арнольди и др., 1977) отмечает для мезозойских жужелиц подсемейства Trachypachinae, что на целых отпечатках удлиненный задний тазик часто не виден или почти неразличим на фоне брюшка, но хорошо заметен, когда брюшко отделено от заднегруди.

Существует немного актуалистических наблюдений за процессом гниения артропод, хотя хитинолитические бактерии, наиболее интересные в тафономии насекомых как потенциальные разрушители, широко распространены в разнообразных наземных, пресноводных и морских условиях. Химическое разложение хитина и кутикулярных белков в экзоскелете членистоногих в полуестественных условиях под водой происходит довольно быстро и с наибольшими потерями в первые несколько недель (Stankiewicz et al., 1998b). Некоторые экспериментальные исследования показывают, что кутикула членистоногих в пресной воде разлагается мед-

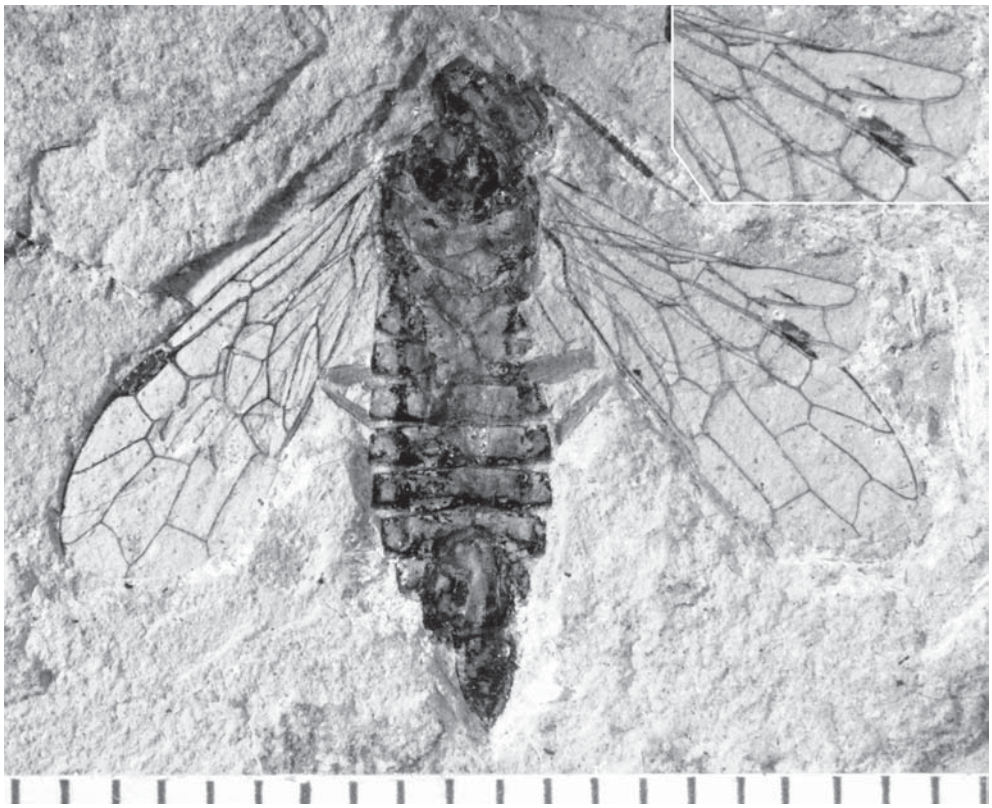


Рис. 60. Отпечаток пилильщика *Chaetoxyela* sp. (Xyelidae) из нижнего мела Байсы в Забайкалье (ПИН 3064/1917) с жилками правого заднего крыла, удвоенными в результате расхождения двух слоев мембраны (см. врезку; фото А.П. Расницына).

леннее, чем в морской (Stankiewicz et al., 1998b, Briggs et al., 1998a), однако эти интересные данные основаны на немногих наблюдениях и нуждаются в подтверждении. Находка химически сохранившегося хитина в остатках насекомых из олигоценовых озерных отложений Эншпеля в Германии (Stankiewicz et al., 1997a) и большой разброс данных по содержанию хитина в остатках субфоссильных жуков (Stankiewicz et al., 1998b) показывают, что время сохранения кутикулы скорее контролируется тафономическими условиями, чем возрастом. К сожалению, потенциал сохранности хитина в разных тафотопах не известен.

В тех случаях, когда удается идентифицировать химически сохранившийся хитин, его абсолютное содержание коррелирует с толщиной кутикулы (Briggs et al., 1998b). Химический состав изученных образцов демонстрирует отчетливые различия между кутикулой из разных отложений и даже внутри одних и тех же отложений, которые трудно объяснить одними только различиями исходного состава ку-

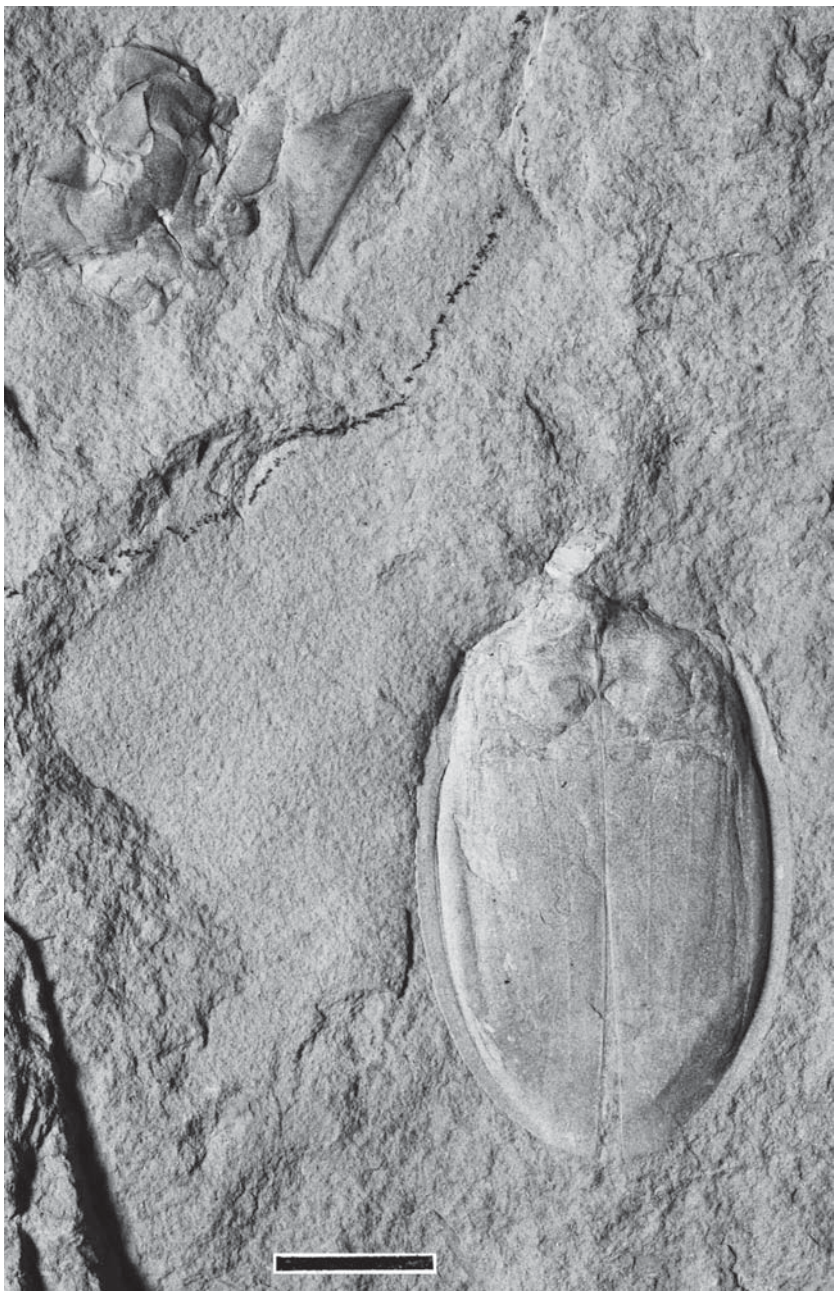


Рис. 61. Части тела жука, разобщенные в результате гниения при подвижности полужидкого осадка (Coptoclavidae gen. sp., ПИН 4626/498; Черновские Копи в Забайкалье, верхи юры или низы мела; фото А.В. Мазина).

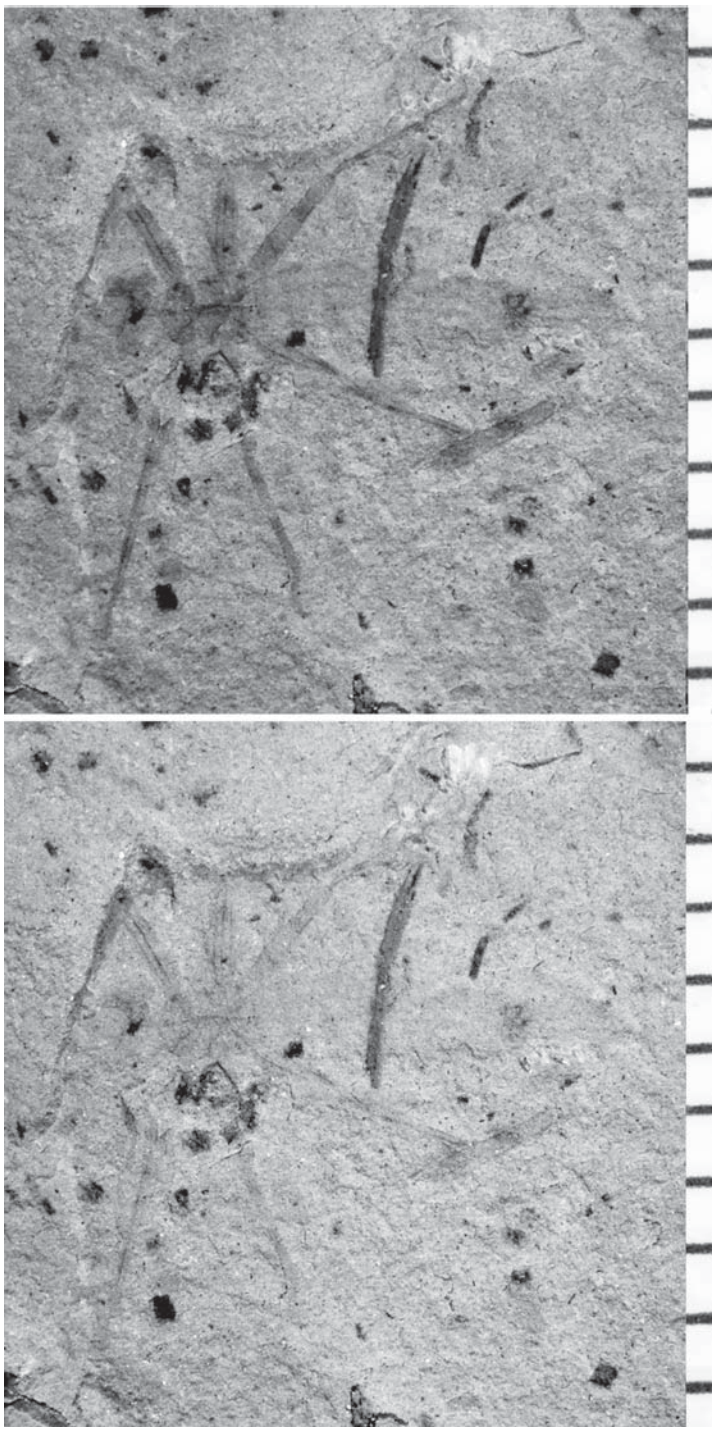


Рис. 62. Отпечаток нимфы веснянки из верхнего триаса Гаражовки на Украине в обычном (слева) и поляризованном свете (ПИН 3320/63; фото А.П. Расницына).

тикулы или избирательностью сохранности. Он показывает также довольно сложные изменения кутикулы, включая вторичную реполимеризацию биомолекул (Briggs et al., 1998a, Stankiewicz et al., 1998d, Briggs, 1999). Сканирующий электронный микроскоп демонстрирует микроструктурные изменения ископаемой кутикулы, указывающие на разную скорость разложения разных компонентов, подобно тому, что отмечено в актуалистических экспериментах (McCobb et al., 1998). В образцах, лучше всего сохранившихся химически, сохранность микроструктуры также исключительная, очевидно благодаря тому, что хитиновые волокна остаются включенными в протеиновый каркас, как в свежей современной кутикуле (Stankiewicz et al., 1997a). Однако простой корреляции между макроструктурной и химической сохранностью не существует, и химически сильно измененные остатки могут иметь великолепную морфологическую сохранность (McCobb et al., 1998).

Следует отметить, что имеющиеся химические и микроструктурные данные ограничены материалом из нескольких местонахождений ископаемых насекомых, главным образом тех, где остатки обладают визуально хорошей сохранностью и слабо измененной кутикулой. Однако визуальные наблюдения показывают, что уровень сохранности чрезвычайно изменчив, и существуют многочисленные специфические случаи, нуждающиеся в детальных исследованиях. Оказывается, даже высокая степень разложения органического материала не обязательно тафономически фатальна. Кутикула насекомых часто хорошо видна в поляризованном свете, даже если при нормальном освещении органика не заметна. Например, в триасовых отложениях Гаражовки (Украина) некоторые остатки насекомых, чрезвычайно нечеткие и даже невидимые при обычном освещении, в поляризованном свете демонстрируют неплохую сохранность (рис. 62).

Во многих местонахождениях толстая кутикула выглядит явно углефицированной, правда, это никогда не изучалось химически. Такие находки приурочены главным образом к некоторым вулканическим и угленосным формациям. Эти два типа отложений тафономически различны, и углефикация происходила там вероятно в сильно различающихся тафотопических условиях, что может быть проиллюстрировано на двух контрастных меловых дальневосточных местонахождениях. И в туффитах еманринской свиты (Громов и др., 1993), и в аркагалинской свите, содержащей экономически важные угленосные слои, собрано много насекомых с сильным доминированием жуков и домиков ручейников. Другие насекомые с толстой кутикулой (например, тараканы, цикадки и крупные жалоносные перепончатокрылые) встречаются в относительно небольшом числе, но мембранозные (не элитризованные) крылья и насекомые с тонким экзоскелетом не сохранились (рис. 63).

В еманринской свите углефицированные остатки ограничены несколькими довольно тонкими (до нескольких сантиметров) слоями тонкослойчатых мелкозернистых туффитов; имеются также другие слои с ископаемыми, но с иной сохранностью. Остатки целых жуков доминируют, что предполагает быстрое захоронение при низкой или незначительной интенсивности разложения в тафотопе. В этом случае углефицирование было, вероятно, вызвано непосредствен-

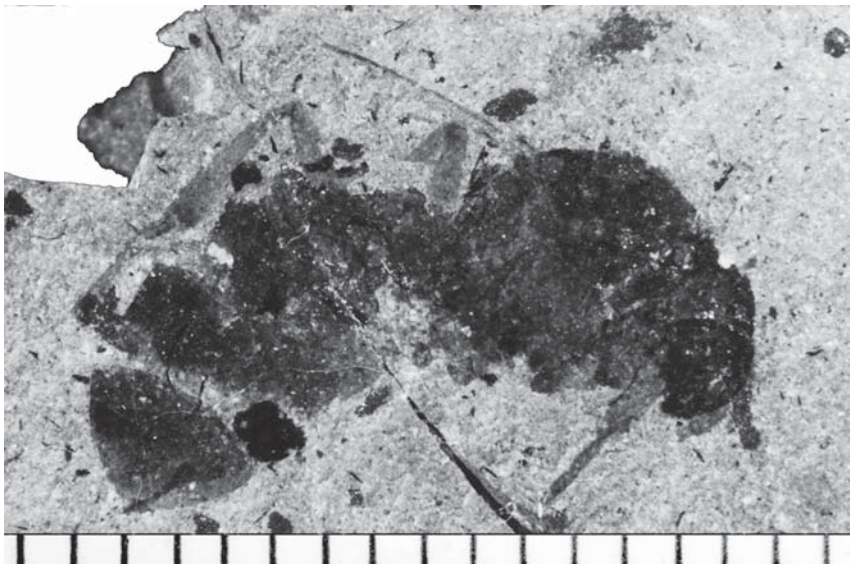


Рис. 63. Архаичный муравей *Armania pristina* Dlussky, 1999 из Хетаны (верхи нижнего мела Приохотья) с жилкованием, не сохранившимся из-за агрессивного химизма вод в бассейне захоронения (голотип, фото А.П. Расницына).

но горячим пеплопадом, а стадия танатотопа была, вероятно, пропущена из-за катастрофических условий захоронения, когда накопление осадка произошло практически мгновенно. В других вулканогенных отложениях сходные эффекты обычно менее выражены, что позволяет предполагать, что хотя скорость захоронения была так же высока, как в еманринской свите, температура пепла была значительно ниже. Например, в позднемеловой ольской свите в том же регионе и в верхнеюрской удинской свите в Забайкалье углефикация менее заметна, насекомые с тонкой кутикулой довольно многочисленны, а мембранозные крылья хорошо сохраняются. Мелкозернистые пепловые фракции обычно выпадают на значительном расстоянии от источника, и следует ожидать, что температура пепла значительно уменьшается во время переноса по воздуху. Действительно, крупнозернистые пепловые отложения арзамасовской свиты на Дальнем Востоке, вероятно сформированные близ вулкана, содержат углефицированные остатки жуков и домики ручейников, сходные с таковыми в еманринской свите, но хуже сохранившиеся (Жерихин, 1978).

В отличие от еманринских отложений, в аркагалинской свите картина сохранности довольно однообразна по разрезу, где остатки насекомых встречаются в нескольких довольно мощных слоях (до 1–1,5 м, в лучшем случае слабослоистых, залегающих как ниже, так и выше экономических угольных слоев). В одном слое материал кажется несколько менее углефицированным, и только в этом слое было собрано небольшое количество слабее склеротизованных остатков (например, кры-

лья прямокрылых и сетчатокрылых). Целые жуки очень редки (не более 1–2%), а фрагменты, вероятно принадлежащие одним и тем же особям жуков, иногда удалены на 2–3 см друг от друга. Даже брюшные сегменты часто разобщены. Такой характер сохранности предполагает полное разрушение соединительных мембран и, следовательно, распад экзоскелета на отдельные склериты при низкой скорости осадконакопления в лесных, болотных условиях. Другие мезозойские угленосные отложения часто демонстрируют сходную картину расчленения и избирательной углефикации только наиболее склеротизованных частей скелета, но по неизвестным причинам аркагалинский ориктоценоз исключителен в отношении обилия насекомых.

Есть свидетельства того, что внешне сходная сохранность остатков из разных отложений в действительности может быть не столь сходной. Так, в отличие от предыдущих примеров надкрылья жуков из нижнемеловой огневской свиты (бухта Сындаско, Таймыр), выглядящие углефицированными, не видны в поляризованном свете. Палеозойская ситуация, как показывают многочисленные находки крыльев насекомых в карбоновых и пермских угольных пластах, по-видимому, отличается от мезозойской. Действие разных палеоусловий, в особенности тафотопических, на угольную петрографию хорошо изучено (Teichmüller, 1989), поэтому сравнительные исследования сохранности насекомых в генетически разных угленосных отложениях должны быть очень продуктивны в тафономии насекомых.

Химические исследования субфоссильных и ископаемых насекомых, цитированные выше, имели дело главным образом с картиной деградации хитина. Другие важные аспекты химической сохранности исследованы еще меньше. Это особенно справедливо в отношении пигментов насекомых. Контрастная картина из темных и бледных пятен часто хорошо заметна на ископаемых остатках, включая самые древние (рис. 64). Нужны специальные исследования, чтобы понять, в какой мере сохранение окраски обусловлено различием в плотности кутикулы и ее толщины, в какой — химически сохранившимися меланинами или продуктами их распада, а в какой — с белковыми инкрустами, связанными с пигментами. Однако даже в случае субфоссильных остатков естественная окраска, отличная от черной и темно-коричневой, обычно утрачена или в лучшем случае сильно изменена. Тем не менее, иногда удается опознать некоторые следы предположительно естественной красной и желтой окраски. Я видел надкрылья субфоссильных божьих коровок (Coccinellidae) все еще с красным фоном (Elias, 1994 отмечает у них только четкий черный и бледный рисунок). На надкрыльях некоторых раннемеловых златок (например, из Байсы в Забайкалье и Оюнь-Хая в Якутии) бледные пятна на свежесобранных экземплярах отчетливо желтые, как у современных видов; эта окраска постепенно исчезает в течение нескольких месяцев или даже больше (например, на голотипе *Metabuprestium oyunchaiense* Alexeev, 2000). Жук Rhipiphoridae из миоцена Чон-Туза (Кыргызстан), собранный в 1936 г., к концу 1960-х гг.в все еще сохранял бледнооранжевое брюшко, как у современных *Metoecus*, хотя и значительно менее интенсивной окраски. Во время механической препаровки надкрылья неопределенного жука из палеоцена тадушинской свиты (Приморье), я был удивлен,



Рис. 64. Древнейшее крылатое насекомое *Delitzschala bitterfeldensis* Brauckmann, Schneider, 1996 из верхов нижнего карбона (нижний намюр) Германии, сохранившее пеструю раскраску крыльев (из Brauckmann, Schneider, 1996). Длина переднего крыла 11 мм.

обнаружив отчетливое светлокрасное апикальное пятно. Красная окраска исчезла в течение четверти часа, несомненно, из-за быстрого окисления пигмента, оставив на этом месте бледное поле. Описанные эффекты вероятно обязаны сохранению каротиноидных пигментов, нестойких к свету и/или кислороду.

Другой интересный случай постоянно наблюдался во время сборов ископаемых на Байсе. На только что найденных экземплярах некоторых насекомых (главным образом крупных нимф стрекозы *Hemeroscopus baissicus* Pritykina, но иногда также имаго поденок *Ephemeropsis melanurus* Cockerell и клопов-гладышей *Clypostemma xyphiale* Popov) довольно часто видны более или менее отчетливо розовые глаза, постепенно блекнущие в течение нескольких дней после расщепления породы. На остатках линочных шкурок такого эффекта никогда не наблюдалось. По-видимому, в данном случае наблюдалось сохранение и последующее разрушение родопсина. Такая уникальная сохранность окраски, характерная для тонкослоистых светлосерых мергелей, никогда не наблюдалась ни на темных или желтоватых слоистых мергелях, ни на массивных мергелях любой окраски, ни на любой другой породе в разрезе, включая битуминозные сланцы. Интересно, что я никогда не видел остатков насекомых, ископаемых или даже субфоссильных, с зеленой пигментной окраской, обычной среди современных кузнечиков, саранчевых или листоблошек: вероятно, зеленый пигмент насекомых менее устойчив к химическому разложению, чем красный и желтый. Спорадические наблюдения окраски ископа-

емых показывают, что они могли бы представлять собой интересную дополнительную информацию о тафотопических условиях. Больше внимания следует уделить изменению цвета на свежих экземплярах, а разработка метода быстрой консервации цвета могла бы расширить поле деятельности палеобиохимии насекомых.

Еще один интересный аспект — сохранение структурной металлической окраски, связанной с оптической интерференцией в тонких структурах эндокутикулы. Этот тип окраски довольно обычен у современных насекомых, особенно у некоторых жуков, бабочек и стрекоз. Остатки субфоссильных жуков также часто имеют металлическую окраску, либо естественную, либо несколько измененную (Elias, 1994), но в материалах из разных местонахождений наблюдаются большие различия. Изменения могут быть вызваны механическими деформациями, структурными изменениями в процессе химического разложения, или и тем и другим. Дальнейшее изучение ультраструктуры должны выяснить относительную роль возможных механизмов изменения, и тогда сохранность металлической окраски, вероятно, можно будет использовать в качестве индикатора тафотопических условий. Некоторые авторы полагают, что металлическая окраска, которая часто встречается на остатках ископаемых жуков из нескольких местонахождений, может быть естественной или лишь слегка измененной (Lutz, 1990). Это мнение требует подтверждения данными исследования ультраструктуры кутикулы из-за возможности ее диагенетического сдавливания.

Следует заметить, что этот особый тип сохранности почти полностью ограничен немногими местонахождениями (Гейзельталь, Мессель, Энштпель), где состояние сохранности ископаемых остатков во многих отношениях исключительно, и только в одном из этих местонахождений (Энштпель) продемонстрирована уникальная химическая и микроструктурная сохранность кутикулы насекомых (Stankiewicz et al., 1997a). В других отложениях металлическая окраска встречается очень редко. Я видел уникальный экземпляр жужелицы из мергельного слоя в Байсе с металлически синей кутикулой. Его кутикула была черзвычайно тонкая, вероятно, из-за значительного сжатия или разложения, так что первоначальная окраска вряд ли могла здесь сохраниться неизмененной. К сожалению, в противоположность другим совместно найденным ископаемым, кутикула этого остатка не сохранилась: она быстро расслоилась и распалась после контакта с воздухом и при высушивании. В палеоценовой озерной тадушинской свите Приморья не определенный хальцидоидный наездник сохранил металлически зеленую окраску, как у многих современных Chalcidoidea. Интересно, что это ископаемое было найдено в тех же отложениях, где и упоминавшееся пигментированное надкрылье жука.

Микробная активность контролирует не только разложение органического материала, но и общую химию осадков и поровых вод, как напрямую, так и опосредованно (Redfield, 1958; Кузнецов и др., 1962; Кузнецов, 1970; Sieburth, 1979; Suess, 1979; Ehrlich, 1981; Schink, 1989). Этот фактор также играет важную роль на ранних стадиях диагенеза, включая образование конкреций на поверхности осадка (Berner, 1968; Tyler, Buckney, 1980; Raiswell, 1987, 1988), а также при минеральном замещении органического материала (Кузнецов, 1970; Berner, 1981; Lucas, Prevot,

1985; Wilby, 1993). В анаэробных условиях разложение обычно происходит медленнее и менее разрушительно, чем в аэробных, хотя дефицит кислорода не является ни необходимым, ни достаточным условием для хорошей сохранности. Некоторые насекомоносные породы интерпретируются как отложения донных цианобактериальных матов (например, юрские литографские сланцы в Германии: Barthel, 1970, 1972; Barthel et al., 1990), и исключительная сохранность ископаемых, включая сохранность структуры мягких тканей, часто является результатом фоссилизации бактерий, а не самих тканей (Wüttke, 1983; Martill, 1987; Willems, Wüttke, 1987; J. Gall, 1990; Martínez-Delclòs et al., 2004). Более толстые и массивные водорослевые строматолиты в пресноводных отложениях могут содержать многочисленные домики ручейников (Bertrand-Sarfati et al., 1966; Синица, 1993; Paik, 2005), но обычно немного остатков других насекомых. Эти находки необычны в двух отношениях: во-первых, домики имеют здесь трехмерную сохранность, что предполагает чрезвычайно быструю кальцификацию их мягкого шелкового каркаса, и, во-вторых, домики, которые потенциально легко переносятся донными течениями, здесь несомненно, эвавтохтонны (захоронились прямо на месте питания водорослеядных ручейников).

Минерализация насекомых лучше всего документирована в случае иногда сохраняющихся трехмерных остатков. Однако даже в этих необычных ископаемых минеральное замещение точно определено лишь в нескольких случаях, и сообщения о них в старой палеоэнтомологической литературе должны быть ревизованы, поскольку они никогда не подвергались подробным химическим исследованиям. Данные о минеральном составе наиболее обычных уплощенных остатков также довольно скудны. Несмотря на это, в трехмерных и плоских остатках определен целый ряд минералов, включая различные варианты кальцита (карбонат кальция), гипса (сульфат кальция), апатита (фосфат кальция), кварца (двуокись кремния), пирита (сульфид железа) и лимонита (гидроокись железа), а также анальцит (алюмосиликат натрия) и другие цеолиты, сидерит (карбонат железа), целестин (сульфат стронция) и другие (Zeuner, 1931; Franz, 1942; Leakey, 1952; Palmer et al., 1957; Britton, 1960; Doberenz et al., 1966; Dorf, 1967; Bachmayer et al., 1971; Rundle, Cooper, 1971; Grimaldi, Maisey, 1990; Park, 1995; Duncan et al., 1998; Peñalver, 1998; Martínez-Delclòs et al., 2004). Состав аутигенных минералов представляет собой важную информацию о тафотопических условиях. В частности, минералы окисного железа говорят об окислительных, а сидериты и пириты — о восстановительных условиях.

Минерализация может происходить на различных стадиях тафономического процесса от танатотопа до захоронения, как обсуждалось выше, но особенно в тафотопе, и микробные процессы часто играют важную роль в этом процессе, хотя это не всегда хорошо изучено. Обычно только прочные скелетные части минерализованы, тогда как мягкие ткани насекомых, особенно внутренние органы, сохраняются довольно редко (например, Palmer et al., 1957). Это указывает, что минерализация обычно происходит во время или после разложения трупа. Немногие отложения, содержащие минерализованных насекомых, были тщательно исследованы тафономичес-

ки, включая палеоцен-эоценовые морские лондонские глины с пиритизированными ископаемыми насекомыми (Allison, 1988), и раннедиагенетические миоценовые конкреции из озерной свиты Барстоу в Калифорнии с необычайно богатым комплексом включенных минералов при доминировании целестина и кварца (Park, 1995). В лондонских глинах численно доминируют насекомые-ксилофаги, их минерализация по крайней мере частично могла происходить в специфическом микротафотопе внутри пиритизированной древесины. Однако в других отложениях эти процессы происходили иначе, например, в морских миоценовых отложениях тархана с пиритизированными насекомыми на Керченском полуострове Крыма (рис. 65).

Минерализация остатков насекомых в карбонатных осадках более подробно рассмотрена Мартинес-Делклосом с соавторами (Martínez-Delclòs et al., 2004).

Кроме своей химической активности, бактериальные и водорослевые пленки стабилизируют донную поверхность, уменьшая уровень физических нарушений (Holland et al., 1974; Rhoads et al., 1978; Yingst, Rhoads, 1978; Henle, 1992). В целом, влияние микробной активности в тафотопе кажется наиболее существенным в области тафономии насекомых. Специальные исследования в этом направлении в будущем смогут решить многие нерешенные проблемы. Особенно важны сравнительные исследования гидрохимически, термально и трофически различающихся водо-

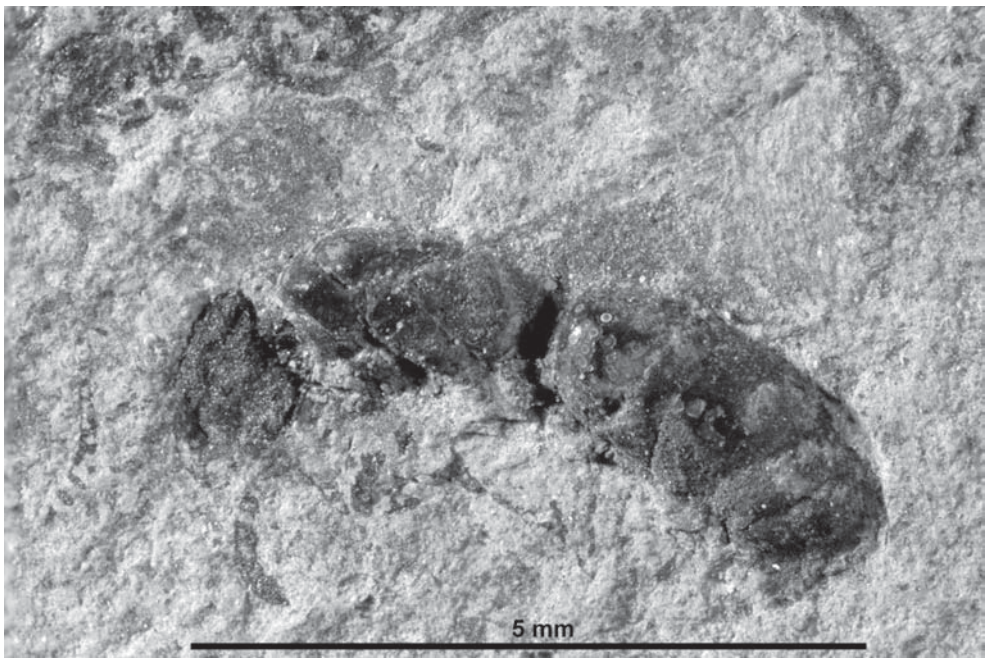


Рис. 65. Трехмерно сохранившийся пиритизованный муравей *Dolichoderus tauricus* Dlussky, 1981 из морских среднемиоценовых отложениях тархана на Керченском полуострове Крыма (голотип; фото А.П. Расницына).

емов. Однако нельзя исключить, что в прошлом основные типы стоячих водоемов отличались от современных по важным гидрохимическим и трофическим характеристикам, поэтому актуалистические модели могут оказаться лишь ограниченно применимыми. В частности, кайнозойские глубоководные озерные битуминозные сланцы часто содержат хорошо сохранившихся насекомых, тогда как в мезозое в сходных фациально условиях сохранность насекомых обычно плохая.

Инфаунная бентосная активность тафономически негативна, но ее значение зависит как от обилия, так и таксономического состава бентоса. Существуют полезные обзоры актуалистических данных по активности беспозвоночных в пресноводных осадках (Fisher, 1982; McCall, Tevesz, 1982). Тафономически наиболее важные негативные действия бентоса это некрофагия, биотурбация (прямое нарушение осадка) и воздействия, косвенно способствующие разрушению осадка через увеличение его пористости и нарушение бактериальной и водорослевой пленки. Другое тафономически негативное влияние биотурбационных процессов состоит в том, что под их действием остатки остаются на поверхности, где нарушения наиболее интенсивны (Fisher, 1982; McCall; Tevesz, 1982). Возможные позитивные эффекты ограничены и включают главным образом стабилизацию осадка при накоплении фекальных пеллет беспозвоночных. Однако взаимоотношения между фауной беспозвоночных и микробиальными процессами в осадках все еще слабо изучены, особенно в неморских условиях, и нельзя исключать существование других непрямых тафономически позитивных феноменов. В пресноводных тафотопах наиболее вредны, вероятно, крупные фильтраторы и особенно двустворчатые моллюски, а влияние более мелких бентосных животных (например, олигохет и хирономид) сильно зависит от их плотности и пространственного распределения. Следует еще раз подчеркнуть, что донная аноксия не является необходимым условием низкой бентосной активности. Например, в районах низкой биологической продуктивности нарушения осадка, производимые бентосными беспозвоночными, минимальны даже в присутствии кислорода в воде (Cohen, 1984). Ихнологические находки показывают, что колонизация внутренних вод инфаунным бентосом была очень медленным процессом (Buatois et al., 1998), и, соответственно, его тафономическая роль должна быть разной в разные геологические интервалы. В частности, в допермских неморских отложениях роющие беспозвоночные были редки; глубина биотурбации по-видимому существенно возрастает в юре.

Субаэральные (наземные, subaerial**) тафотопы** обычно менее тафономически благоприятны, чем водные (subaquatic) из-за интенсивной абиотической и биотической эрозии и выветривания, за исключением некоторых специфических ситуаций, например, в вечной мерзлоте. Субфоссильные насекомые встречаются, иногда в большом количестве, в различных наземных палеоусловиях, включая захороненные почвы, натеки смолы, археологические местонахождения, ледяные щиты и органические отложения, заполняющие трещины, пещеры и норы позвоночных. Такие отложения неустойчивы и практически ограничены четвертичным периодом. Отложения небольших временных луж и ручьев, несмотря на расположение под во-

дой, напоминают наземные места захоронения и в этом отношении сходны с субаэральными. В частности, до неогена они практически отсутствуют.

Палеопочвы и эоловые отложения более устойчивы и известны с палеозоя, но они неблагоприятны для долговременной сохранности органических остатков. Дочетвертичные насекомые представлены в таких условиях исключительно ихнофоссилиями (следами жизнедеятельности), которые иногда многочисленны и высоко разнообразны. Карстовые отложения представляют собой важное исключение, так как они спорадически встречаются на различных стратиграфических уровнях и могут содержать ископаемых насекомых, иногда великолепной трехмерной сохранности. Это заставляет предполагать высоко специфические тафотопические условия с быстрой, вероятно микробной, минерализацией. Подробных исследований тафотопических факторов, влияющих на сохранность насекомых в наземных условиях, не существует. Отложения с насекомыми наземного происхождения подробнее обсуждаются ниже (Раздел 2.3.3.3).

2.3.2.1.4. Постбуриальные факторы

Процесс фоссилизации включает разнообразные физические (заполнение осадками, уплощение, раздавливание, перекашивание) и химические процессы (разложение органического материала и минерализация), изменяющие органические остатки. В действительности физические и химические изменения начинаются очень рано, поэтому нет резкой границы между тафотопическими и диагенетическими факторами. Диагенетические факторы условно ограничены здесь той стадией тафономического процесса, когда прямое влияние живых организмов на изменение осадка незначительно. Ранние диагенетические процессы, протекающие на фоне доминирующих биотических факторов, рассмотрены выше среди тафотопических факторов. Однако эти стадии может разделять и довольно длительный перерыв, когда осадок еще не литифицирован, а биологическая активность в нем уже незначительна, и перекрывающие отложения не очень мощны. Ранняя литификация (например, вызванная формированием конкреций на ранних стадиях диагенеза) может исключать остатки из биологического круговорота даже на поверхности осадка. Если литификация медленная, накопление перекрывающих осадков является наиболее важным фактором, контролирующим прямое действие биоты. Глубина захоронения, блокирующая биотический фактор, весьма изменчива, но в донных осадках она редко превышает 10–15 см.

Все процессы в толще осадка, как тафотопические, так и ориктотопические (или диагенетические в строгом смысле), обычно рассматриваются как ***ранний диагенез***. Они включают механическое сжатие и уплотнение осадка, его цементирование и различные другие химические модификации. Это последняя стадия тафономического процесса, когда какие-либо изменения (особенно быстрая цементация) могут еще быть тафономически благоприятными. Позже любые изменения породы могут только ухудшить степень сохранности ископаемых, и чем меньше происходящее изменение, тем лучше тафономический результат. Тафономическая литература

по диагенетическим факторам довольно обширна, но имеется лишь несколько специальных исследований по насекомым (см. Martínez-Delclòs et al., 2004).

После изоляции осадочного слоя от прямого биологического воздействия, единственно важным тафономически позитивным типом изменений, предотвращающим дальнейшую физическую деформацию включенных органических остатков, остается быстрое цементирование осадка, включая локальное цементирование внутри слоя, ведущее к образованию конкреций. Степень деформации ископаемых насекомых сильно различается, и некоторые ее свидетельства иногда сохраняются. Может различаться характер сохранности насекомых в одном слое, особенно в случае разной толщины кутикулы, и между слоями одной последовательности при различной скорости литификации. Часто остатки оказываются полностью уплощенными, когда на поверхности раскола одновременно видны покровы обеих сторон тела, а нередко и склеротизованные внутренние структуры (трахеи, провентрикулус, сперматеки, яйца) и даже содержимое кишечника (рис. 66). Такое наложение

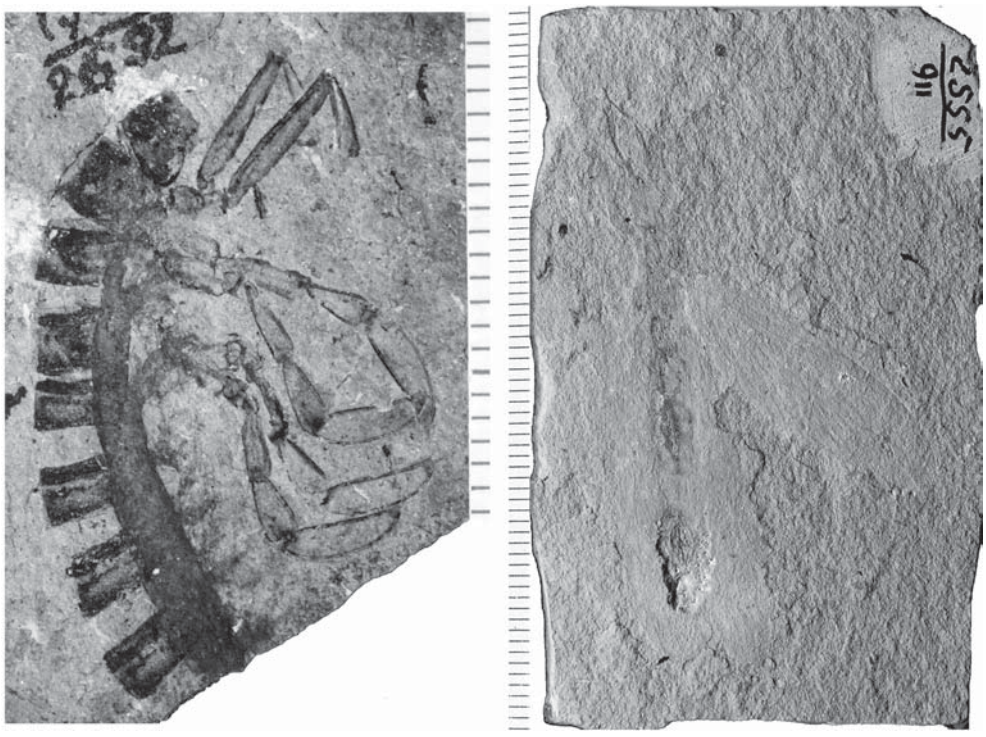


Рис. 66. Гриллоблаттидовое *Parastenaropodites fluxa* Storozhenko из среднего-позднего триаса Джайлоучо в Кыргызстане с остатками пищи в кишечнике (справа; ПИН 2555/911) и личинка жука *Coptoclava longipoda* Ping из раннего мела Байсы в Забайкалье (слева; ПИН 1989/2692) с видимыми сквозь покровы мощными трахейными стволами и отходящими от них пучками трахей (фото А.П. Расницына).

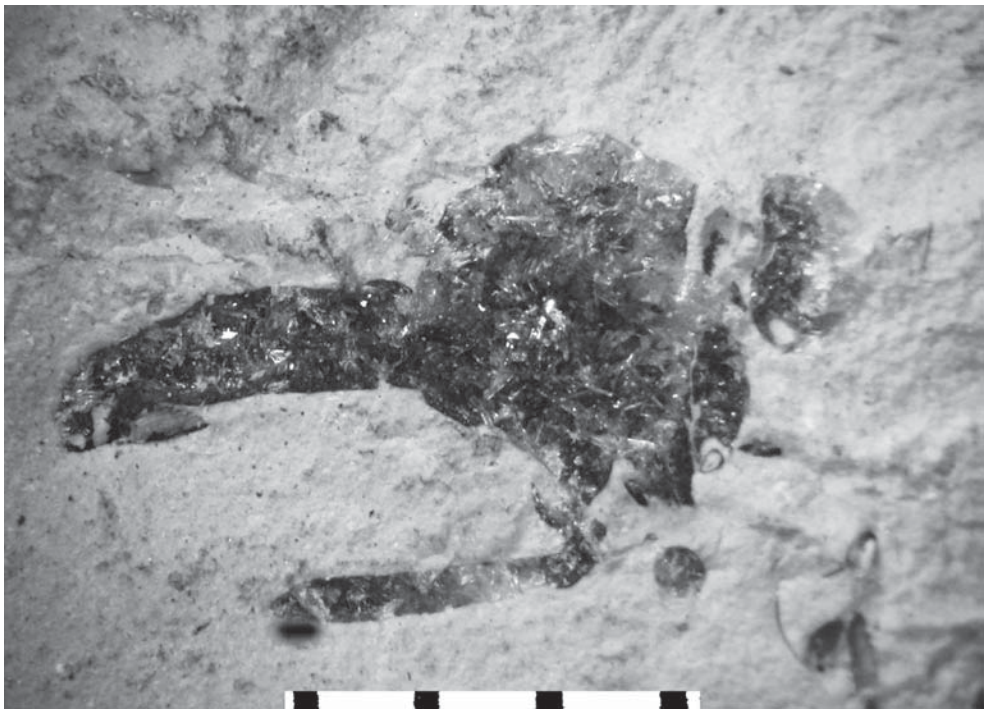


Рис. 67. Минерализованная трехмерно сохранившаяся муха, вероятно, Rhagionidae (In.10042, Музей естественной Истории, Лондон) в эоцен-олигоценовом известняке Bembridge Marls, о-в Уайт, Юж. Англия (фото А.П. Расницына).

иногда приводит к серьезным ошибкам в интерпретации строения насекомых. Сильное сжатие влияет также на скульптуру кутикулы и иногда даже вызывает ее полное исчезновение. В результате конспецифичные экземпляры из разных слоев и тем более местонахождений могут выглядеть по-разному; это еще один важный источник ошибок.

Иногда почти не деформированный трехмерный остаток ископаемого встречается или как минерализованный инклюз (рис. 67), или как полость в породе (рис. 68). В первом случае имела место быстрая минерализация остатка, обычно связанная с тафотопической бактериальной активностью (см. выше), во втором критическим фактором является скорость литификации осадка. Трехмерные полости точнее сохраняют оригинальную форму, но они часто менее удобны для изучения, особенно когда они, как обычно, заполнены осадком или кристаллами. Однако в отсутствие внутренних наполнителей тонкие структурные детали легко наблюдать, а латексные или пластиковые реплики с таких полостей оказываются очень точными копиями ископаемого (рис. 69). Актуалистические исследования деформации насекомых под давлением перекрывающего осадка не известны.

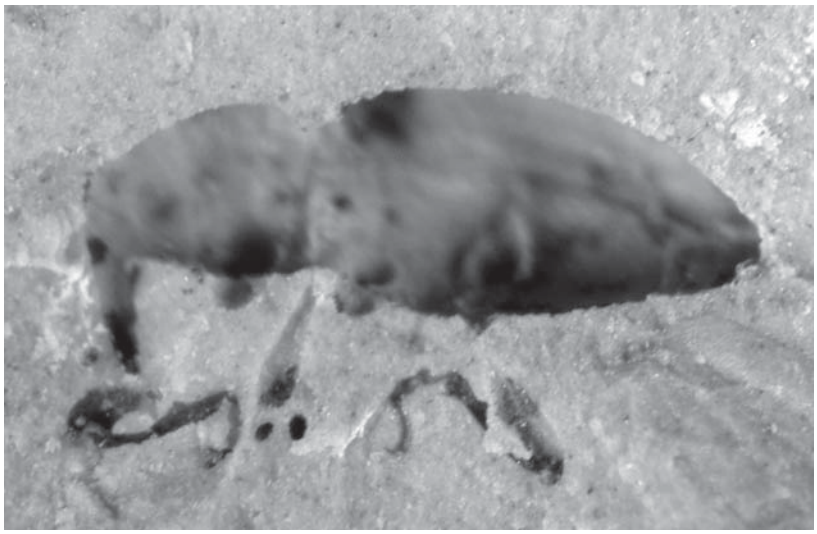


Рис. 68. Жук-долгоносик (Coleoptera: Curculionidae), сохранившийся как недеформированная трехмерная полость в эоцен-олигоценовом известняке Bembridge Marls, о-в Уайт, Юж. Англия (Музей естественной Истории, Лондон, фото А.П. Расницына).

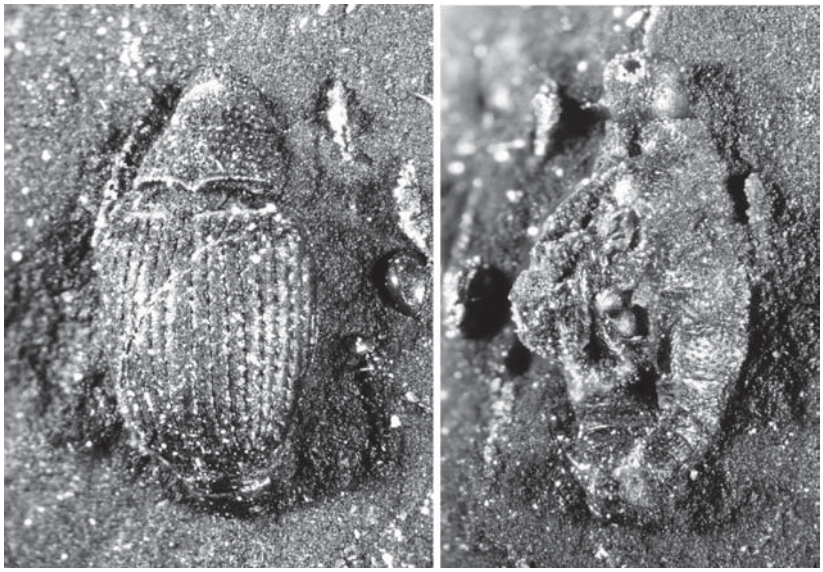


Рис. 69. Пластиковый слепок (верхняя и нижняя половина) долгоносика *Ceutorhynchus* (Coleoptera, Baridіdae: Ceutorhynchinae), сохранившегося недеформированным как трехмерная полость в породе; олигоцен Изарра (Izarra) в Испании (экз. 040, фото А.П. Расницына); длина долгоносика 2,5 мм.

Четвертичные ископаемые показывают, что нет простой универсальной корреляции между возрастом осадка и степенью деформации насекомых, однако некоторые авторы (например, Назаров, Ковалюх, 1993; Зиновьев, 1997) полагают, что картина сохранности микроскульптуры кутикулы жуков может быть использована для определения возраста. Значение толщины кутикулы и склеротизации очевидно: наиболее склеротизованные жуки из четвертичных отложений почти не деформированы, даже когда насекомоносный слой перекрыт более молодыми осадками мощностью в несколько метров (рис. 70). Мягкотелые личинки насекомых и шелковые основания домиков ручейников наименее устойчивы к давлению, и даже в тех ориктоценозах, где другие насекомые сохранились более или менее трехмерными, они обычно вполне плоские. Трехмерная сохранность таких остатков представляет хороший индикатор очень ранней (тафотопической) минерализации (рис. 71). Явно раздавленными ископаемые насекомые оказываются редко; это позволяет предполагать, что уплотнение осадка и искажение первоначальной формы тела насекомого обычно происходит постепенно.

Любое перемещение и разобщение частей ископаемого насекомого возможно только в жидком илу. Однако другие деформации возможны даже в литифицированной породе под влиянием динамического метаморфизма. Если литифицированная порода сохраняет некоторую пластичность, тектоническая деятельность может привести к ее деформации и соответствующему искажению остатков насекомых. В некоторых случаях это искажение может быть довольно сильным, так что ископаемые даже приобретают причудливую форму, как в триасовых отложениях Джайлоучо в Кыргызстане (рис. 72). Метод восстановления первона-

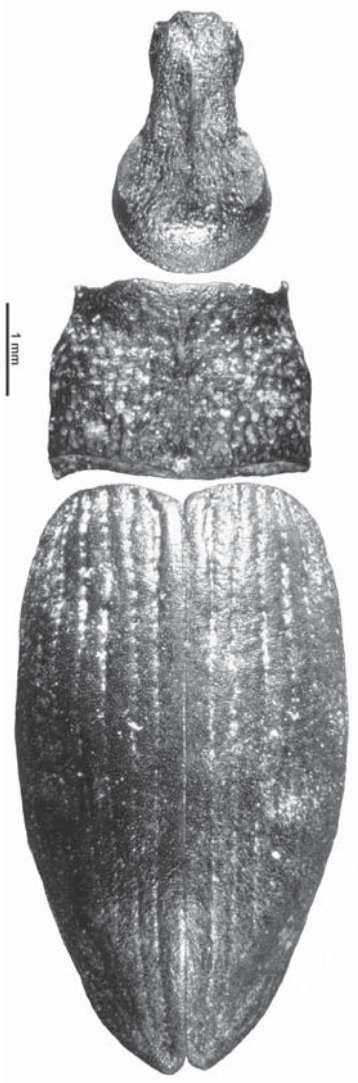


Рис. 70. Хорошо сохранившиеся субфоссильные остатки долгоносика *Stephanocleonus eruditus* Faust (Coleoptera, Curculionidae) из четвертичных (позднеплейстоценовых) отложений Дуванного Яра на Колыме (образец P08-03, фото А.П. Расницына). Разные части тела долгоносика не обязательно принадлежат одному и тому же экземпляру.



Рис. 71. Трехмерная сохранность домиков ручейника *Indusia tubulata* Brongniart; индузийный известняк; ранний миоцен Condailly Pit в Сент.-Жеран-ле-Пюи, Франция (ПИН 4615/1, фото А.П. Расницына).

чальной формы искаженных ископаемых был предложен достаточно давно (Sdzuy, 1962; см. также Пономаренко, 1969). Когда порода очень твердая, те же факторы вызывают хрупкую деформацию с заметным сдвигом частей остатка (рис. 73). Впрочем, под достаточно высоким давлением течет любая порода, поэтому пластическая деформация в принципе возможна на любой стадии литификации и особенно обычна в областях с активной вулканической деятельностью и в зонах коллизии литосферных плит.

Природа вмещающих отложений также значительно влияет на состояние сохранности. При прочих равных условиях, чем более тонкозернистой является порода, тем лучше сохранность тонких структур. Отсюда микриты различной природы (аргиллиты, микритовые известняки и туффиты, диатомиты и т.д.) часто содержат прекрасной сохранности насекомых, тогда как в песчаниках насекомые сохраняются намного хуже. Плохо отсортированные породы также неблагоприятны для хорошей сохранности насекомых.

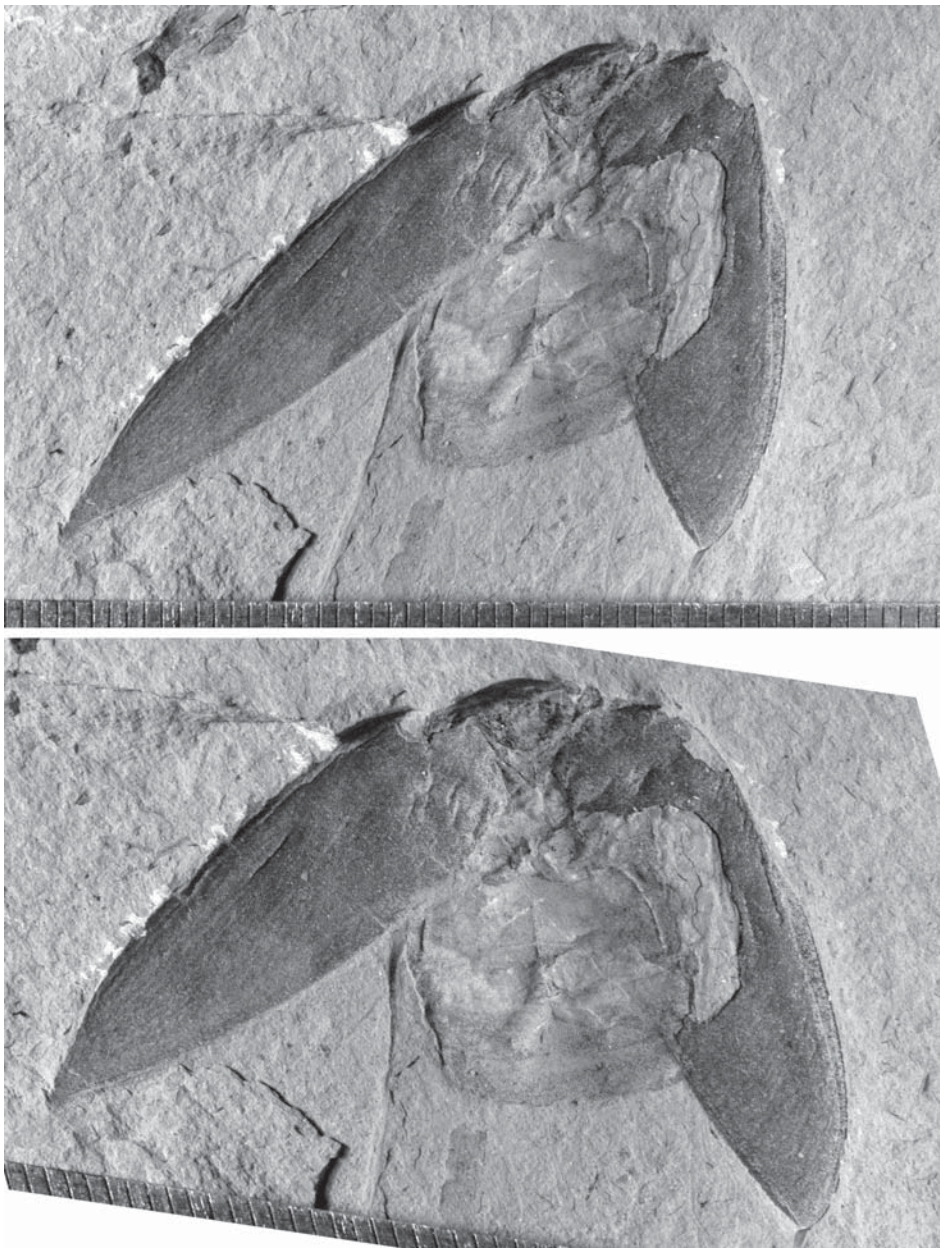


Рис. 72. Жук *Hadeocoleus gigas* Ponomarenko, 1969, (Schizophoridae) из среднего-позднего триаса Джяйлоучо в Кыргызстане (ПИН 2555/1722), сохранившийся в едва литифицированном илу, подверженном пластической деформации: вверху в естественном виде, внизу — компьютерная реконструкция прижизненной формы (фото А.П. Расницына).

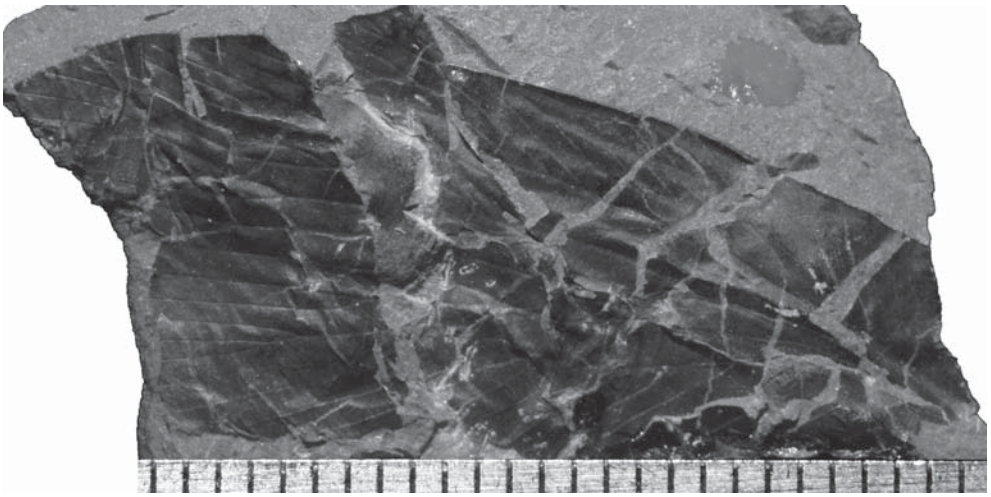


Рис. 73. Переднее крыло таракана, поврежденное при деформации породы (голотип *Miaroblatta balachonensis* Becker-Migdissova, Phyloblattidae, из позднего карбона Желтого Яра в Сибири; фото А.П. Расницына).

Как обсуждалось выше, первоначальный (прижизненный) состав кутикулы в норме изменен уже на ранней стадии диагенеза в тафотопе, и этот процесс продолжается во время литификации. Минеральное замещение разрушенного органического материала под влиянием химических процессов в породе представляет обычный феномен, широко обсуждаемый в тафономической литературе (см. например Martínez-Delclòs et al., 2004). Однако диагенетическое изменение кутикулы членистоногих в ориктотопических условиях остается мало изученным. Термальный диагенез может быть особенно разрушительным. Остатки насекомых в гореликах (породе, измененной в процессе горения соседних угленосных пластов) обычно лишены следов кутикулы, и в целом их сохранность несовершенна, хотя нередко сохраняются тонкие детали (например, в местонахождении Черновские Копи в Забайкалье; Синиченкова, 1998а). Однако умеренно термально метаморфизированные породы могут содержать хорошо сохранившихся насекомых, например, в триасовой группе Мине (Mine Group) в Японии, где состояние углистого материала указывает на нагревание более чем до 160°C (Aizawa, 1991). Остатки насекомых описаны из метаморфизированных карбоновых пород Аргентины (Monetta, Pereyra, 1986).

Кристаллы во внутренней полости некоторых ископаемых насекомых, так же как редко встречающиеся минеральные псевдоморфы, возникают под влиянием минеральных растворов, которые медленно просачиваются внутрь породы. Их влияние на сохранность насекомых в целом негативно, но в деталях не исследо-

вано. В верхней юре Зольнгофена, например, кристаллы кальцита могут совершенно уничтожать объемные остатки. Тем не менее известны включения насекомых в кристаллах (см. ниже в разделе о контейнерах).

Гипергенез пород с ископаемыми является, несомненно, очень негативным тафономическим фактором. Скорость эрозии сильно различается в различных породах и в разных условиях экспозиции. На этой стадии абиотические факторы обычно доминируют, хотя биологическое выветривание, например, проникновение корней в толщу породы, также может играть важную роль. Иногда разрушение происходит настолько быстро, что оно заметно во время сборов. Так, в богатой солями влажной породе, особенно характерной для аридных районов, кристаллизация солей при высыхании может быть быстрой и весьма разрушительной. Чаще, однако, разрушение происходит более медленно и постепенно, так что более или менее выветрелые, но еще узнаваемые остатки могут сохраняться на поверхности породы в течение нескольких лет и более.

Прямое биологическое разрушение ископаемых обычно не играет большой роли. Однако я наблюдал на камнях значительный рост плесени, разбирая коллекцию диатомитов с остатками насекомых из Большой Светловодной (Приморский край), собранную и упакованную в условиях высокой влажности.

В ориктотопе возможно также **загрязнение** посторонними, в том числе современными фрагментами породы и органическими остатками (2.3.4).

С другой стороны, некоторые из самых устойчивых органических остатков из выветриваемых отложений могут пережить разрушение породы и **переотложение** в более молодых отложениях. В отличие от костей позвоночных, раковин и ископаемой древесины, прямое переотложение насекомых происходит, по-видимому, чрезвычайно редко, и его тафономическое значение незначительно. С.А. Кузьмина (личное сообщение) в современном аллювии реки Керемесит на севере Якутии наблюдала фрагменты жуков, которые не известны в местной современной фауне, и, очевидно, были принесены из расположенных недалеко четвертичных отложений. Это показывает, что наиболее механически устойчивые остатки насекомых могут быть переотложены после нескольких сотен лет захоронения. Переотложение минерализованных ископаемых насекомых в более молодые отложения также возможно. Во всяком случае, пиритизованные остатки жуков из палеоцен-эоценовых лондонских глин неоднократно собирались на современном пляже (Venables, Taylor, 1963) и, следовательно, могли быть вторично захоронены в пляжных отложениях. Однако единственным механизмом переотложения, имеющим реальное значение для тафономии насекомых, является их непрямое переотложение в контейнерах (гл. 2.3.2.2).

Наиболее важное общее тафономическое значение эрозии состоит в том, что само сохранение породы очень селективно. Этот аспект проблемы подробнее обсуждается ниже (гл. 2.3.3.4).

Обобщенную схему (рис. 74) прямого захоронения в осадочных породах (в применении к карбонатным осадкам) предложили Мартинес-Делклос с соавторами (Martínez-Delclòs et al., 2004, fig. 4).

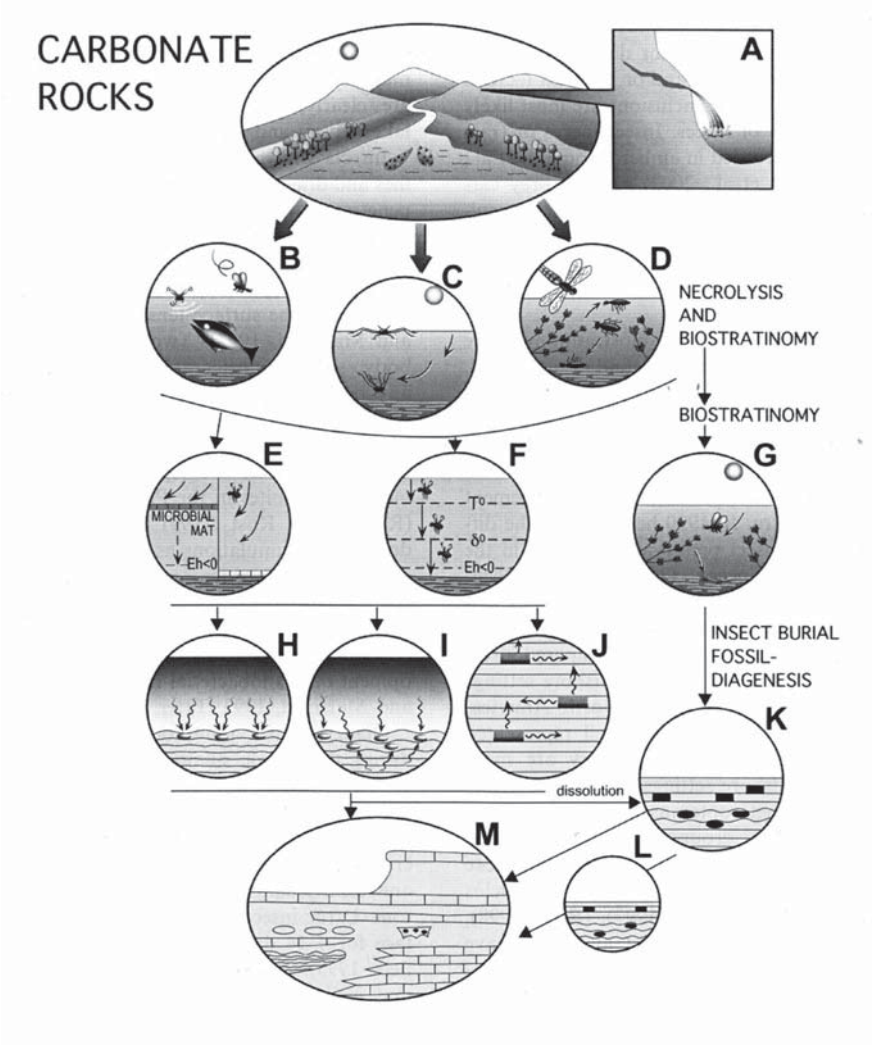


Рис. 74. Обобщенная схема прямого захоронения в карбонатных осадках (Martínez-Delclòs et al., 2004). Условные обозначения: A — травертины формируются в условиях текучей воды высокой щелочности, в них сохраняются водные организмы. B–D — в карбонатных породах сохраняются наземные, околоводные и водные организмы: в отличие от последних, наземные и околоводные должны преодолеть пленку поверхностного натяжения воды. E — при погружении труп может быть захвачен микробиальным матом, подвешенным в столбе воды или лежащим на поверхности осадка, или он может оказаться покрыт пленкой водорослей или грибов, которая предотвратит его распадение на части. F — погружение может быть приостановлено на термо- и галоклине (уровне изменения плотности воды из-за изменения ее температуры либо солености с глубиной). G — травертины могут возникать и под водой, но там обычно сохраняются расте-

2.3.2.1.5. Технические факторы

Технические факторы сбора ископаемых редко специально обсуждаются в тафономической литературе, и коллекции часто считают по крайней мере приблизительно эквивалентными ориктоценозам. О.В. Амитров (1989) одим из немногих обсуждал проблемы искажений, связанных с составлением коллекций, и сравнимости последних. Он выделяет три основных типа технических искажений: случайные (стохастические), связанные с методами сбора и условиями работы, и связанные с неравномерным распределением ископаемых внутри отложений. Искажения первого типа могут быть оценены стандартными методами статистики. Последние две группы более трудны для формального анализа и требует краткого обсуждения. При этом методы и условия сбора материала следует рассматривать порознь, потому что природа вызываемых ими искажений существенно различна.

Наличие пород с ископаемыми существенно ограничивает возможности коллектирования. Лишь очень небольшая часть пород, сохранивших ископаемые, выходит на дневную поверхность и доступна для тщательного изучения. В этом отношении наиболее благоприятны бэдленды, тогда как в районах с богатой растительностью часто доступны только небольшие обнажения вдоль водотоков. Именно поэтому пустыни Средней Азии, Монголии и Северного Китая или Большой Бассейн Северной Америки столь урожайны на ископаемых насекомых. Породы, недоступные в естественных обнажениях, могут быть вскрыты искусственными раскопками, шахтами и т.д., и их палеоэнтомологическая продуктивность зависит от уровня индустриальной активности в регионе. Не только активные, но и заброшенные шахты могут быть полезными в этом плане. Например, в заброшенных медных рудниках Каргалы (Оренбургская область), интенсивно эксплуатировавшихся в 1840–1860 гг. и заброшенных после 1913 г. (Черных, 1997), богатая коллекция позднепермских насекомых была собрана из шахт и отвалов в 1930 г. В то же время местонахождения могут быть и полностью разрушены при коммерческих раскопках.

Ископаемые встречаются также в буровых кернах. Материалы, извлеченные при бурении, часто особенно важны для детальной стратиграфии, особенно если они включают материалы многих буровых скважин из одного района. Однако их репре-

---

ния и водоросли, а не насекомые. H — сразу после погружения труп может быть минерализован с образованием диагенетических минералов, таких как кальцит и пирит. I — труп может подвергнуться разложению, или раннедиагенетические минералы могут раствориться, оставив полость, где могут осаждаться, образуя слепок, другие минералы.J — под действием давления и температуры подвижные составляющие органических структур могут быть потеряны, а первичные органические соединения диагенетически преобразованы. K — в травертинах органическое вещество сохраняется редко, ископаемые обычно представлены слепками. L — полость, оставшаяся после разложения трупа, может быть или не быть заполнена вторым поколением минералов. M — карбонатные осадки с ископаемыми насекомыми обычно отлагаются в континентальных и мелководных морских условиях.

зентативность относительно низка, по крайней мере в отношении макрофоссилий, и обычно они дают не более чем общее представление о доминирующих компонентах фауны. Исключение могут представлять долго и интенсивно разрабатываемые месторождения полезных ископаемых, такие как Печорский угольный бассейн (Расницын и др., 2005).

Любые отложения из областей, покрытых в настоящее время морем или ледяными щитами, довольно редко доступны для палеоэнтомологических сборов. Подобный недостаток данных иногда оказывается болезненным, как в случае обширных четвертичных морских регрессий, когда обнажались громадные территории современного континентального шельфа. Эти древние прибрежные районы могли играть роль важных фаунистических рефугиев в покрытых ледником регионах, но их биота практически неизвестна, за исключением скудных данных морских бурений (S.S. Elias et al., 1992a, 1996; Bauch et al., 2003). Даже информация о донных осадках современных крупных озер фрагментарна (Picard, High, 1981). Упомянутое выше различие между самыми обычными четвертичными и более древними комплексами насекомых можно объяснить, по крайней мере частично, недостатком материалов из четвертичных открытых водоемов.

Техника сбора и изучения ископаемых изменялись исторически. Методы сбора становятся более и более сложными и делают доступными больше источников палеонтологической информации. Однако в палеоэнтомологии они применяются все еще очень ограничено (ср. Раздел 2.1.2). Все же теперь при исследовании ископаемых насекомых все больше привлекаются такие методы, как изучение микрофоссилий и хемофоссилий (см. Раздел 2.3.3.5), а в отношении макрофоссилий — микроструктурный и палеобиохимический методы. Тем не менее, у нас не возникло ничего сравнимого с революционным развитием палинологии и изучением кутикулы в палеоботанике, за исключением использования некоторых микрофоссилий (главным образом головных капсул личинок хирономид) в четвертичной палеоэнтомологии. Это не означает, что нет значительного прогресса в практике сбора насекомых. Просто этот прогресс вызван в основном ростом коллективного научного опыта, общего знания ископаемых насекомых и закономерностей их распространения, а не развитием новых технологий.

Тафономические наблюдения — это в действительности наиболее сильный рабочий инструмент, позволяющий минимизировать потерю информации и сделать сборы более представительными и сравнимыми. Отсюда наиболее важный негативный технический фактор в палеоэнтомологии в настоящее время — это скудная информация о палеоэнтомологии в стандартных курсах палеонтологии для студентов и в обычных учебниках по ископаемым для любителей-коллекторов. Обычно они проиллюстрированы немногими фотографиями стрекозы из Зольнгофена или других впечатляющих крупных и целых ископаемых, тогда как обычные мелкие или фрагментарные остатки почти никогда даже не упоминаются. В результате не только любители, но и многие профессиональные палеоботаники и специалисты по ископаемым позвоночным в поле не обращают на них внимания просто потому, что никогда их не видели и не имеют представления об их важно-

сти. Мой собственный опыт показывает, что местонахождение, в котором геолог или палеонтолог, не имевший прежде контактов с палеоэнтомологами, нашел пятьдесят экземпляров насекомых, скорее всего будет очень богатым. Чтобы сократить безвозвратные потери бесценных палеоэнтомологических данных, информация по ископаемым насекомым должна быть включена в образовательные программы и стать доступной для публики. К сожалению, популярных книг по ископаемым насекомым в России пока нет [единственная прекрасно написанная и оформленная небольшая книжка Д.Е. Щербакова «За палеозойскими насекомыми на Сояну» (Архангельск, 2007, 48 с.), к сожалению издана крохотным тиражом и в продажу не поступала. — *Прим. ред.*].

2.3.2.2. Непрямое захоронение в ископаемых контейнерах

Ископаемые насекомые или следы их деятельности довольно часто встречаются в составе других ископаемых объектов, которые могут быть названы ***ископаемыми контейнерами***. В случае ***первичного контейнера*** танато-, мero- или ихноценоз был первоначально образован на или внутри других организмов, как мертвых, так и еще живых, и тогда, чтобы сохранить остатки насекомых или следы, эти организмы или их части (или выделения) должны быть захоронены. В этом случае вероятность захоронения и сохранность насекомых зависит как от их собственных свойств, так и от свойств контейнера, а они могут быть достаточно различными. Таким образом, тафономические процессы здесь более сложные, чем в случае прямого захоронения. Некоторые типы контейнеров более устойчивы механически, чем остатки насекомых. Это делает обычным переотложение ископаемых насекомых вместе с контейнером даже на большие расстояния. Эволюция организмов, образующих контейнеры, и их коэволюционные взаимоотношения с захоранивающимися в них организмами весьма важны, поскольку тафономия контейнеров более изменчива во времени, чем тафономия прямого захоронения в осадке.

Когда породы с ископаемыми разрушаются, их фрагменты (галька, конкреции, эрратические валуны, кристаллы и т.д.) могут рассматриваться как ***вторичные контейнеры*** ископаемых, первоначально захороненных непосредственно в осадочных породах. В этом случае в дополнительном рассмотрении нуждается только тафономия контейнера, а не насекомого. Иногда и первичный контейнер может быть переотложен во вторичном контейнере.

2.3.2.2.1. Ископаемые смолы

Многие растения производят жидкие секреты, которые могут служить липкими ловушками для разнообразных мелких объектов, включая насекомых. Часто эти секреты невелики по объему или водорастворимы (например, полисахаридные камеди) и потому не сохраняются в ископаемом состоянии. Напротив, смолы имеют огромное тафономическое значение как наиболее важный тип ископаемого контей-

нера в палеоэнтомологии из-за их широкого распространения и обеспечения уникальной сохранности.

Экологический, таксономический, физиологический и биохимический аспекты выделения смолы обсуждаются в многочисленных работах (Howes, 1949; Nicholas, 1963, 1973; Пигулевский, 1965; Weissmann, 1966; Pridham, 1967; Langenheim, 1969, 1990; Clayton, 1970; Thomas, 1970; Dell, McComb, 1978; Fahn, 1979, и др.). Смола продуцируется паренхимными клетками и накапливается главным образом в специализированных протоках и полостях в различных тканях и органах многочисленных хвойных и покрытосеменных растений. Смола может выделяться и собираться либо схизогенно (в межклеточных пространствах), либо лизигенно (с разрушением секреторных клеток), или в комбинации того и другого. Продукция смолы различна в разных таксонах растений и иногда достигает десятков килограмм в одном натеке. Часто продукция значительно увеличивается при механическом или термальном повреждении растения; некоторые бактериальные и грибные инфекции также вызывают усиленное выделение смолы.

Химически смолы состоят из сложной смеси разнообразных терпеноидов, а именно, моно-, ди-, три- и полимерных соединений изопрена:

$$\begin{array}{c} CH_3 \\ | \\ -CH_2-C=CH-CH_2- \end{array}$$

Химический состав смол широко варьирует как между, так и внутри видов растений, а также между различными органами одного и того же растения.

Ископаемые смолы известны с позднего палеозоя, но до раннего мела они присутствуют либо в виде внутренних включений в растительных тканях, либо как мелкие наружные крупинки. С раннего мела и далее ископаемые смолы становятся широко распространенными и разнообразными по физическим свойствам и химическому составу (Tschirch, Stock, 1936; Langenheim, Beck, 1968; Langenheim, 1969; Vávra, Vycudilik, 1976; Савкевич, 1980; Schlee, 1984, 1990; K. Anderson et al., 1992; K. Anderson, Botto, 1993; Lambert et al., 1993; Vávra, 1993; K. Anderson, 1994, 1995; Krumbiegel, Krumbiegel, 1996a,b; C. Beck, 1999; Kosmowska-Ceranowicz, 1999; Zherikhin, Eskov, 1999; Martínez-Delclòs et al., 2002; Franceschi, Ploëg, 2003; Nel et al., 2004a; Perrichot, 2004). Следует подчеркнуть, что недавно были ревизованы и пересмотрены некоторые случайные упоминания, разбросанные в геологической литературе (например, McLachlan, McMillan, 1976; Gomez et al., 2002, о находках в поздней юре и раннем мелу Южной Африки, Sainfeld, 1952 в олигоцене Туниса, R. Johnston, 1888 в палеогене Тасмании, Пищикова, 1992 в миоцене Крыма). Эти упоминания заслуживают внимания палеоэнтомологов: возможно, что все ископаемые смолы, кроме тех, что представлены внутренними смоляными образованиями или лишь небольшими фрагментами, содержат хотя бы редкие органические инклюзы. Недавно были опубликованы список известных местонахождений ископаемых смол и карты распространения важнейших из них (Martínez-Delclòs et al., 2004). Авторы этой публикации, правда, менее оптимистичны относительно возможности найти инклюзы в достаточном количестве почти любой ископаемой смолы.

Ископаемые смолы часто называют ***янтарем***, хотя это слово обычно ассоциируется с хорошо известными декоративными камнями, и применять его к хрупкой субстанции, скорее напоминающей канифоль, может быть некорректно. Поэтому лучше делать различие между настоящим янтарем — твердым и вязким, годным в качестве декоративного камня (балтийский, саксонский, украинский (ровенский), румынский, сицилийский, бирманский и сахалинский янтарь типа румынита, мексиканский и доминиканский янтарь), и ***янтареподобными смолами***. Однако некоторые из последних также традиционно относят к янтарям как в популярной, так и в научной литературе (например, ливанский, канадский и ньюджерсийский «янтарь»). Ископаемые смолы, иные чем настоящий янтарь, иногда определяют как ***ретинит*** или ***резинит***, однако эти термины четко не определены. В старой минералогической литературе предложено большое число специфических названий для смол различного происхождения, с разными химическими и физическими свойствами (сукцинит, геданит, глессит, беккерит и кранцит для различных балтийских смол, бирмит и харцин для бирманских смол, симетит для сицилийского янтаря, румынит для румынского янтаря, чемавинит и цедарит для меловых смол Канады, айкаит для меловой смолы из Венгрии, вальховит для чешской меловой смолы, плафеит для раннепалеогеновой смолы из Швейцарии и т.д. (обзор см. Tschirch, Stock, 1936). Однако в современной минералогии смолы не рассматриваются больше как минералы из-за их нестабильного химического состава, и, таким образом, их номенклатура не устоялась. Субфоссильные смолы обычно называются ***копалами***. Этот термин был некорректно применен также к некоторым ископаемым смолам, и напротив, некоторые четвертичные смолы (например, из Колумбии) иногда неправильно определяются как янтарь.

Начиная с публикаций Дж. Лангенгайм и К. Бека (Langenheim, Beck, 1965; Langenheim, 1966, 1969), многие авторы пытались определить ботанический источник ископаемых смол на основании их химии. Результаты часто получаются противоречивыми из-за диагенетических изменений смолы и биохимической эволюции продуцентов. Поэтому ботаническое происхождение ископаемых смол едва ли может служить надежной основой их классификации, и чисто химический подход, по-видимому, более адекватен (K. Anderson et al., 1992; K. Anderson, Botto, 1993; K. Anderson, 1994, 1995; C. Beck, 1999). Современная классификация ископаемых смол (K. Anderson, Crelling, 1995) носит провизорный характер и требует дальнейшей разработки.

Обобщенную схему захоронения в янтаре и далее захоронения самого янтаря (рис. 75) предложили Х. Мартинес-Делклос с соавторами (Martínez-Delclòs et al., 2004, fig. 6). Для захоронения в смоле живой или мертвый объект должен попасть в свежую, еще жидкую смолу растения, и затем этот натек должен захорониться в осадочных отложениях. Первая из этих стадий высоко специфична по автотафономическим, экологическим и тафотопическим факторам захоронения.

Существует ряд публикаций по составу включений в разных ископаемых смолах (см. Poinar, 1992a и приведенную там библиографию; из других важных публикаций последних десятилетий см. Kohring, Schlüter, 1989; Grimaldi, 1996a,b; Wichard,

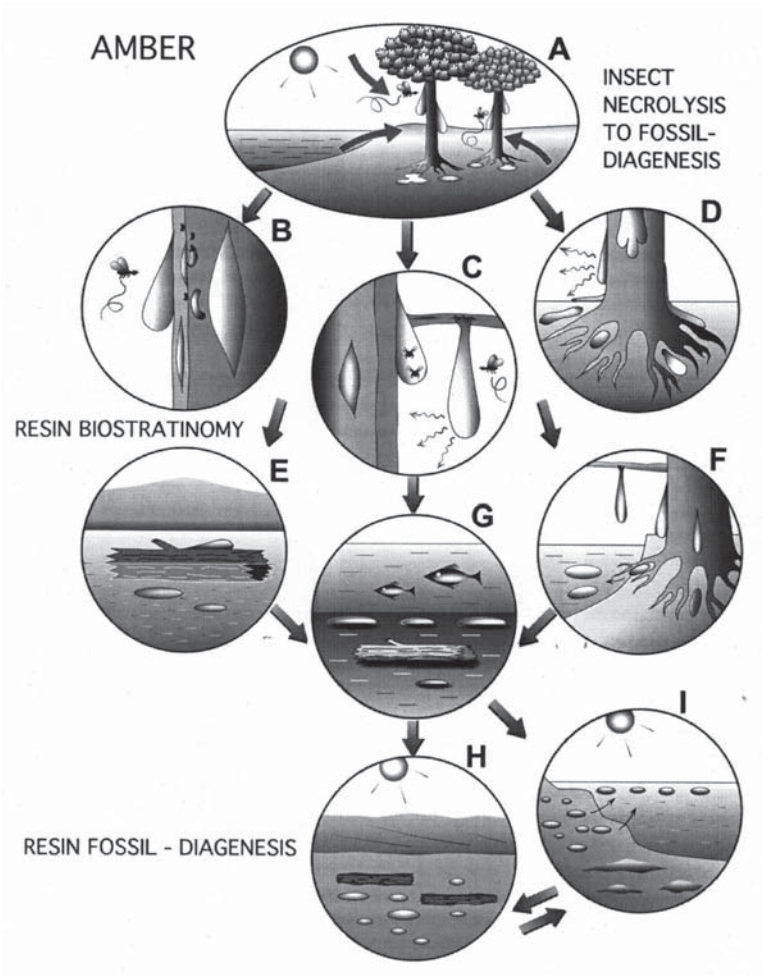


Рис. 75. Обобщенная схема захоронения в янтаре и дальнейшего захоронения самого янтаря (Martínez-Delclòs et al., 2004). Условные обозначения: A — наземные, водные и подземные организмы попадают в смоляную ловушку. B — смола может накапливаться внутри дерева в трещинах и карманах, или же под корой и внутри ее. C — вытекающая смола может образовывать сосульки, капли и струйки, куда влипают мелкие организмы. На воздухе смола теряет летучие компоненты. D — под землей вокруг ствола также могут образовываться натеки смолы, выделяемой как корнями, так и надземными частями дерева. E — обычно остается неизвестным, транспортируется ли смола к месту захоронения вместе с деревом или отдельно от него. F — смола попадает в воду прямо с дерева или из почвы после ее эрозии. G — первичное захоронение смолы обычно происходит в осадках, богатых органикой. H — диагенез смолы начинается при ее захоронении, однако предиагенетические процессы, влияющие на включения, трудно отличить от диагенетических. I — янтари часто переотлагаются и образуют не строго одновозрастные скопления.

Weitschat, 1996; Azar, 1997; A. Ross, 1998; Weitschat, Wichard, 1998; Poinar, Poinar, 1999; Alonso et al., 2000; Grimaldi, Shedrinsky, 2000; Rasnitsyn, Ross, 2000; Perrichot, 2004; Perkovsky et al., 2007). Ряд авторов специально обсуждает разнообразные аспекты тафономии включений в смолах (Корнилович, 1903; Lengerken, 1913; Brues, 1933; Petrunkevitch, 1935; Voigt, 1937; Schlüter, Kuhne, 1974; Mierzejewski, 1976, 1978; Жерихин, Сукачева, 1989, 1992; Poinar, Hess, 1985; Henwood, 1992a,b; 1993a,b; Pike, 1993; Grimaldi et al., 1994b, 2000; Austin et al., 1997; Stankiewicz et al., 1998; Martínez-Delclòs et al., 2004; Perrichot, 2004). Общий обзор образования отложений ископаемой смолы дан Х.-Г. Дитрихом (Dietrich, 1976). К сожалению, существует удивительно мало актуалистических наблюдений над образованием инклюзов животных в современных смолах (Skalski, 1975; Жерихин, Сукачева, 1989, 1992).

2.3.2.2.1.1. Автотафономические факторы

Захоронение в смолах высоко избирательно, его избирательность специфична и весьма отлична, а иногда и противоположна тому, что характерно для прямого захоронения в осадках (гл. 1.4.2.1).

Во-первых, необычна **экологическая избирательность** смоляного тафоценоза. В комплексах инклюзов доминируют наземные насекомые, главным образом виды, населяющие стволы и ветви продуцирующих смолу деревьев или, по крайней мере, регулярно их посещающие. Водные таксоны представлены преимущественно летающими имаго, иногда экзувиями, оставленными последней нимфальной стадией, перелинявшей на прибрежной растительности (Larsson, 1978; Wichard, Weitschat, 1996). Находки водных стадий редки и заставляют предполагать подводное смолоотделение или падение в воду капель смолы прямо с растения-продуцента (Martínez-Delclòs et al., 2004). Некоторые из таких находок могут принадлежать насекомым, обитающим в водных микроводоемах на деревьях (фитотельматах) (Andersen, 1999; Poinar, Poinar, 1999).

Комплексы отражают почти исключительно фауну территории с густым лесом, и различия между разными комплексами инклюзов сильно зависят от типа леса, обычно прибрежного либо болотистого (Жерихин, Сукачева, 1992; Zherikhin, Eskov, 1999). Важно также положение тафотопа внутри леса. В частности, актуалистические данные показывают, что обитатели травяного яруса слабо представлены даже в образцах смол, собранных с изолированных деревьев на лугу, но виды, населяющие кустарниковый ярус, и обитатели деревьев, не продуцирующих смолу, достаточно обычны (Жерихин, Сукачева, 1989, 1992). Фауна почвы и камней обычно слабо представлена, за исключением видов, населяющих скопление органического детрита в полостях деревьев и под корой или под мхом, растущим на стволе и ветвях. Однако натеки смолы иногда могут достигать основания ствола и покрывать землю вместе с находящимися там организмами, что особенно характерно для некоторых меловых янтарей Франции (Perrichot, 2004); нередко наблюдается также подземное выделение смолы корнями (Martínez-Delclòs et al., 2004). Несколько экземпляров предполагаемых обитателей почвы, заключенные в балтийском янтаре, такие как цепочка рабочих муравьев, по-видимому, накрытая упавшей каплей смо-

лы, могут представлять именно такие случаи (Bachofen-Echt, 1949). Более подробно была изучена сходная группа муравьев в доминиканском янтаре (Wagensberg, Brandao, 1998). Авторы нашли, что муравьи были покрыты смолой одновременно и что их случайно ориентированные антенны показывают, что при падении смолы большая группа рабочих обычным путем двигалась по своей дорожке. Оказалось также, что фауна муравьев субфоссильного колумбийского копала больше напоминает значительно более древние комплексы доминиканского янтаря, чем современную фауну Колумбии (DuBois, LaPolla, 1999). Это подтверждает высокую и специфическую селективность смоляного ориктоценоза, способную перекрыть влияние эволюционных и экологических различий исходных сообществ.

Янтарные захоронения обнаруживают также **размерную избирательность**, потому что смола представляет эффективную ловушку лишь для небольших организмов. Верхний предел размеров инклюзов различен в разных смолах: некоторые из них, например, мексиканский и доминиканский, иногда содержат даже мелких позвоночных длиной тела около 10 см, тогда как в сибирских меловых смолах инклюзы крупнее 5–6 мм практически отсутствуют. Максимальный размер инклюза положительно коррелирует с размером куска смолы, однако даже в тех смолах, откуда известны относительно крупные организмы, они отчетливо более редки, чем в исходных сообществах, просто потому что большинство из них способны освободиться из смоляной ловушки. В этом отношении комплексы инклюзов радикально отличаются от ориктоценозов осадочных пород.

Для насекомых существуют и другие пути избежать смоляную ловушку, например, **автотомия**. Изолированные ноги комаров-долгоножек достаточно обычны в смолах, чтобы предположить, что сами насекомые избежали смерти ценой потери конечностей. Находки многочисленных чешуек бабочек в некоторых кусках смолы (Schlüter, 1978) показывают их аналогичную функцию. В осадочных захоронениях роль автотомии, по-видимому, незначительна. С другой стороны, некоторые автотафономические признаки, важные для прямого захоронения в осадках, имеют в лучшем случае небольшое значение для захоронения в смолах. В особенности это относится к толщине и механической прочности кутикулы, поскольку в смоле прекрасно сохраняются даже самые мягкотелые насекомые. Способность к полету также имеет относительно небольшое значение, так что нелетающие насекомые и другие членистоногие довольно обычны в инклюзах смол. Таковы рабочие муравьи и термиты, которые практически отсутствуют в осадочных захоронениях и доминируют во многих смолах, как ископаемых, так и современных (Жерихин, Сукачева, 1989, 1992). Однако это касается только тех нелетающих насекомых, которые посещают деревья, производящие смолу. Крылатые тли, представленные в комплексах смол, легко могут принадлежать видам, населяющим другие растения-хозяева, чем продуценты смолы, но найденные там бескрылые морфы скорее всего обитали именно на последних. С этой точки зрения интересный анализ вероятных отношений тлей балтийского янтаря с растениями-хозяевами дан О. Хейе (Heie, 1967). При прочих равных условиях насекомые, трофически или топически связанные с деревьями-продуцентами, должны быть лучше представлены в комплексах смол. Здесь речь

идет не только о прямых, но и об опосредованных связях, например, о трофических связях с тлями, питающимися на продуценте смолы, отмеченных для муравьев в саксонском янтаре (Перковский, 2006) и вероятных для наездников Aphidiinae в сахалинском (рис. 76), или о форезии ложноскорпионов на жуках-платиподидах в доминиканском янтаре (Poinar et al., 1998).

Теоретически возможно, что некоторые из организмов, обитающих на смоловыделяющих растениях, приспособились к избеганию смоляной ловушки, например, высоко устойчивы к токсинам смолы. Это может объяснить, например, отсутствие некоторых важных современных обитателей хвойных в богатой и хорошо изученной фауне балтийского янтаря. Однако многие таксоны, не представленные в балтийском янтаре (пилильщики Xyelidae, короеды Ipinae, тли Lachnidae), обнаружены в образцах современной смолы, так что их отсутствие в балтийском янтаре вряд ли тафономически обусловлено (Жерихин, Сукачева, 1989, 1992). С другой стороны, смолы современных хвойных часто содержат потребителей покрытосе-

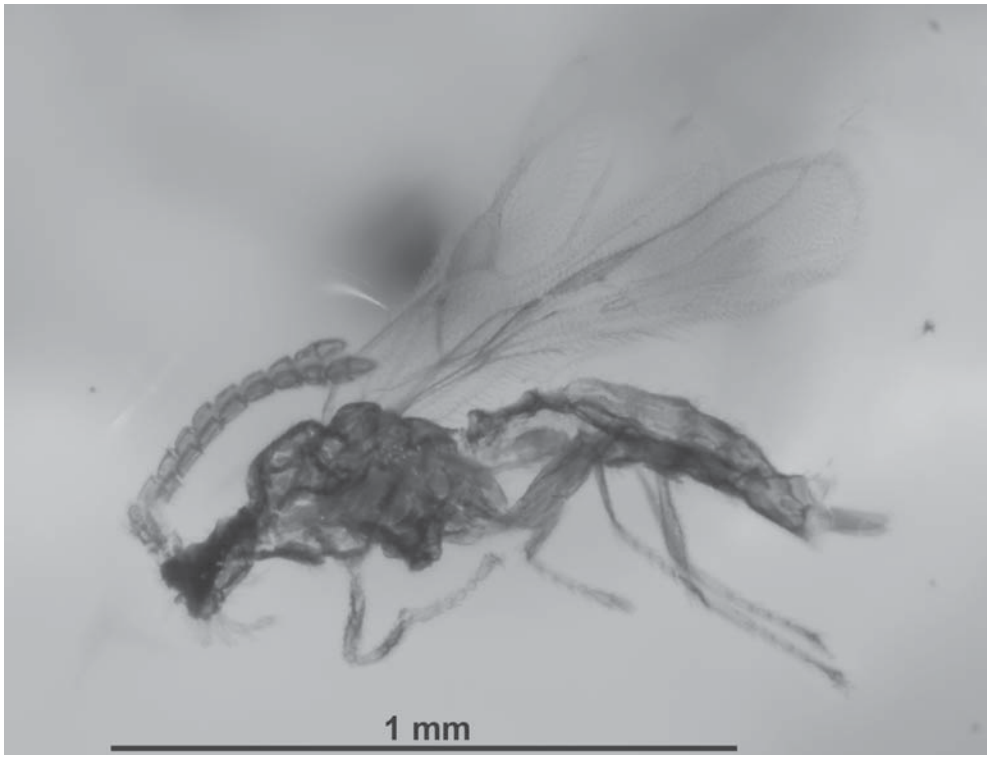


Рис. 76. Наездник из подсемейства Aphidiinae (Braconidae) в палеоценовом сахалинском янтаре (ПИН 3387/79). Афидиины являются специализированными паразитами тлей: обе эти группы относятся к числу самых обычных в сахалинском янтаре (фото А.П. Расницына).

менных растений, например, долгоносика *Betulapion simile* Kirby, развивающегося на березе, или листоедов *Phratora* Chevr. и *Chrysomela* L., питающихся на иве и ольхе. Поэтому даже повторные находки в смоле не обязательно означают какие-либо тесные взаимоотношения с продуцентами смолы, а лишь свидетельствуют об обилии этих насекомых в биотопе и, в случае их растительноядности, о значительной роли соответствующих растений в сообществе. Доминирующие в балтийском янтаре короеды рода *Phloeosinites* Hagedorn близко родственны современному *Phloeosinus* Chapius, связанному с Cupressaceae. Кипарисовые действительно были обычны в эоценовых «янтарных» лесах, что подтверждается их многочисленными инклюзами в балтийском янтаре (Czeczott, 1961; Larsson, 1978). Как кипарисовые, так и *Phloeosinites* представлены в балтийском янтаре многочисленными видами, и трофическая связь между ними кажется вполне вероятной. Однако многочисленные находки растительноядных форм с низкой расселительной способностью (например, малоподвижные нелетающие тли рода *Germaraphis* Heie) или с a priori малой вероятностью захоронения из-за относительно крупных размеров (долгоносики рода *Electrotribus* Hustache, усачи рода *Notorrhina* Redtb. и личинки палочников рода *Pseudoperla* Pictet в балтийском янтаре) скорее указывают на продуцента смолы как на растение-хозяина.

Возможность захоронения в смоле зависит также от **поведения** насекомого и от его **физиологии**. Смола является репеллентом для многих насекомых и аттрактантом для других, а некоторые ее компоненты могут быть токсичными. Поэтому попытка Ч.Т. Брюса (Brues, 1933) интерпретировать фауну балтийского янтаря, сравнивая ее с комплексом насекомых, пойманных на липкую бумагу в современном лесу, не вполне корректна: соответствующие субстанции слишком различны по своим привлекающим и отталкивающим свойствам для насекомых. Реакции насекомых на смолы довольно хорошо изучены для многих видов лесных вредителей, где они часто видоспецифичны, но для других таксонов информация скудна. Следует подчеркнуть, что биоксилофаги (древогрызы, заселяющие живые деревья) не слишком обычны и в ископаемых, и в современных смолах. В современных лесах они обычно избегают здоровых деревьв с высоким уровнем выделения смолы, но могут интенсивно нападать на них во время массового размножения: отсутствие массовых захоронений этих насекомых в ископаемых смолах может свидетельствовать в пользу редкости вспышек численности вредителей в естественных условиях.

Некоторые пчелы (особенно Meliponini и Anthidiini) являются **собирателями смолы**, которую они используют в качестве липкого связующего и одновременно фунгицидного материала в своих гнездах (Wille, Michener, 1973; Pasteels, 1977; Wille, 1983; Frohlich, Parker, 1985; Howard, 1985; Messer, 1985). Сбор смолы описан также для некоторых роющих ос подсемейства Pemphredoninae, которые закрывают вход в свои норки смоляной пробкой (Mudd, Corbel, 1975). Такой тип поведения, вероятно, благоприятен для захоронения, и действительно, безжальные пчелы мелипонины обычны во многих янтарях (сицилийском, аппенинском, доминиканском и мексиканском) и в субфоссильных копалах (американском, аф-

риканском и южноазиатском). Дж. Пойнар (Poinar, 1992b) исследовал 750 экземпляров *Proplebeia dominicana* Wille, Chandler в доминиканском янтаре и нашел, что 21 экземпляр из них имел довольно крупные комки смолы на задних голенях, но ни один не содержал каких-либо зерен пыльцы на своих корзиночках. Рабочие мелипонины меняют свои гнездовые функции в течение жизни, и сбор смолы обычно их последняя обязанность (Wille, 1983). По-видимому, особи, собирающие пыльцу, очень редко ловятся смолой, и безжальные пчелы представлены в смоляных тафоценозах главным образом собирателями смолы. Преобладание особей, не несущих никакого взятка, можно объяснить их влипанием в смолу во время отчаянной борьбы, часто происходящей между сборщиками смолы (Howard, 1985). Следует, однако, упомянуть, что Д. Гримальди (Grimaldi et al., 1994b) описывает комочки пыльцы как обычные на задних ногах и брюшке безжальных пчел в доминиканском янтаре.

Осы пемфредонины также нередки в различных ископаемых смолах, но в данном случае их присутствие здесь может быть дополнительно связано с гнездованием в древесине. В доминиканском янтаре найдены также нимфы клопов Apiomerinae (Reduviidae) со смолой на передних ногах (Poinar, 1992b): известно, что некоторые из этих клопов покрывают ноги свежей смолой, что помогает им ловить свою жертву (Usinger, 1958). Однако пчелы Anthidiinae, часто собирающие смолу для своих гнезд, редки в ископаемых смолах, но они обычно слишком крупные, чтобы часто влипать в смолу.

Другие поведенческие черты также могут влиять на возможность быть пойманным. Я иногда наблюдал рабочего муравья, контактирующего со свежей каплей очень жидкой смолы. После того, как его антенна первый раз коснулась капли, насекомое немедленно останавливается и начинает ее чистить. Вскоре муравей пачкает ногу, пытается ее чистить, пачкает другую ногу, и минут через 10 он уже частично покрыт смолой. Подобные полевые наблюдения насекомых на стволах деревьев без сомнения могут выявить и другие особенности поведения, влияющие на вероятность захоронения в смоле.

В настоящее время некоторые двукрылые, например, несколько родов Syrphidae и Anthomyiidae, развиваются непосредственно в смоляных натеках (Мамаев, 1971), и их пупарии часто встречаются в образцах современной смолы (Жерихин, Сукачева, 1989). Странным образом их нет в ископаемых смолах, что может означать либо исключительную молодость такого поведения, либо низкую сохранность поврежденных кусков смолы.

В регионах с сезонным климатом **сезонная активность** также может влиять на вероятность захоронения (Larsson, 1978). В частности, отсутствие в балтийском янтаре крылатых морф *Germaraphis*, наиболее обычного там рода тлей, Ларсон объясняет вылетом крылатых тлей в период минимального смолоотделения. Возможная роль фенологии в составе фауны янтаря обсуждалась также А. Скальским (Skalski, 1992). **Суточная активность** также должна быть важной из-за зависимости между окружающей температурой и ловчей способностью смолы, однако прямые данные на этот счет не известны.

Биология хозяина важна для тафономии постоянных эктопаразитов. Например, блохи, изредка встречающиеся в балтийском и доминиканском янтаре, вероятно, паразитировали на древесных хозяевах. Уникальные находки яиц вшей на волосах неизвестных млекопитающих в балтийском янтаре (Voigt, 1952; Weitschat, Wichard, 1998) и червецов на побеге в меловой смоле из Нью Джерси (Grimaldi et al., 2000) представляют собой редкий пример захоронения «контейнера в контейнере».

Из всего сказанного следует, что характер захоронения в смолах и в осадочных породах радикально различны и, следовательно, их ориктоценозы скорее взаимодополнительны, чем сравнимы. К сожалению, они практически никогда не встречаются в одних и тех же отложениях (см. ниже). Некоторые тафономические различия существуют и между ориктоценозами различных смол, например, в доле водных таксонов, как это обсуждается ниже. Однако в сравнении с осадочными комплексами фауны смол значительно более однородны, поскольку их исходные местообитания более сходны, а «уловистость» разных смол, по-видимому, варьирует не слишком сильно.

2.3.2.2.1.2. Экологические факторы

Экологические факторы, влияющие на насекомых, имеют ограниченное значение с точки зрения их захоронения в смолах. Танатотоп и первоначальный тафотоп в этом случае обычно совпадают: как правило, в смолу попадают живые насекомые, так что смерть и захоронение — это одно и то же событие. Иногда натек смолы может покрывать мертвое насекомое на или под корой; в этом случае трупы насекомых перед захоронением подвергаются в основном тем же механическим и биологическим деструктивным влияниям, что и в наземных условиях. Несколько факторов смерти могут в какой-то мере влиять на возможность захоронения. Остатки насекомых, окруженные паутиной, нередки в ископаемых смолах и иногда кажутся «высосанными», но эти же виды часто встречаются в той же смоле вне связи с паутиной (Wunderlich, 1988). С. Ларссон (Larsson, 1978) предполагал, что некоторые водные стадии насекомых могли быть случайно включены в смолу во время катастрофических наводнений в лесных областях, но это, конечно, очень редкий феномен. Чаще дело просто в смолоотделении в воду или над ней (Martínez-Delclòs et al., 2004).

Экологические факторы, влияющие на продукцию смолы, являются тафотопическими по отношению к инклюзам, и поэтому обсуждаются ниже.

2.3.2.2.1.3. Тафотопические факторы

Из-за того, что смола не только убивает, но и обволакивает пойманных насекомых, изолируя их от внешних воздействий, она может рассматриваться как первичный тафотоп включенных объектов. Действительно, в смоле изоляция от абиотических и биотических внешних факторов значительно более эффективна, чем это обеспечивается осадочным слоем сходной толщины. Даже частично открытый инклюз может сохраниться (рис. 77), хотя в этом случае сохранность будет низкой из-за диагенетического окисления (см. ниже).

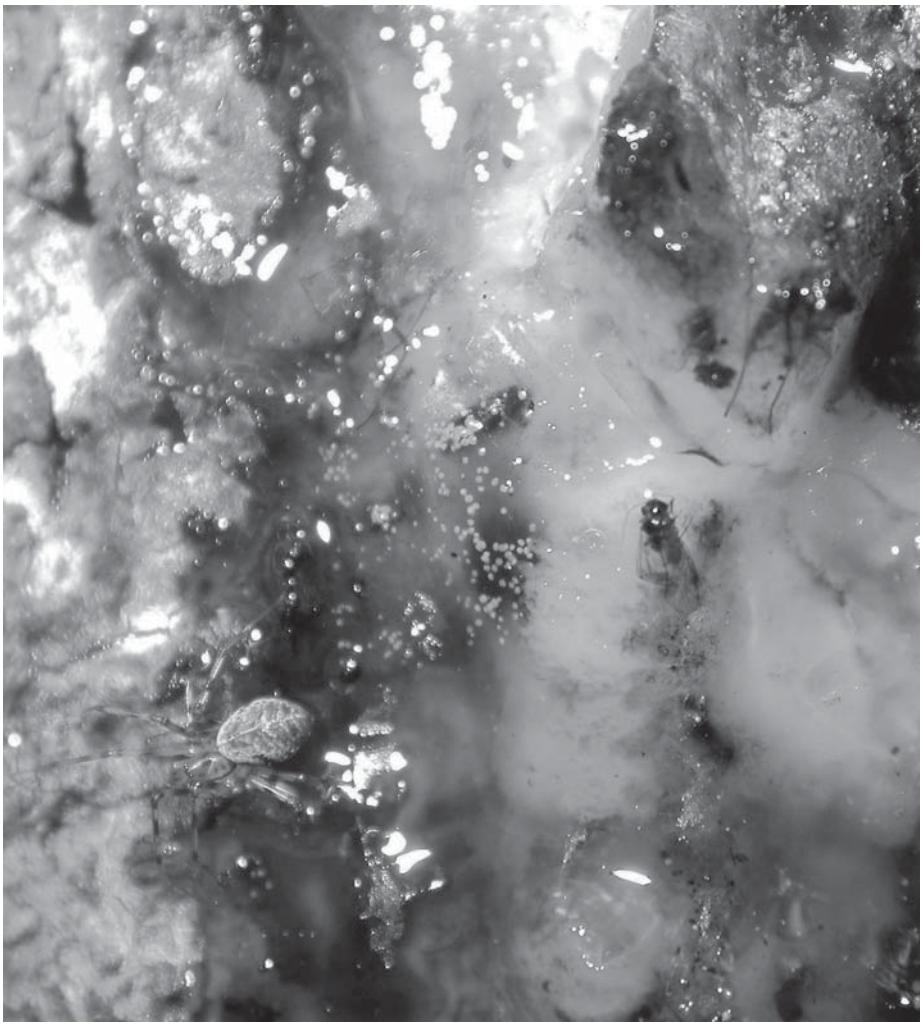


Рис. 77. Смоляная ловушка на стволе ели обыкновенной с членистоногими, только прилипшими к смоле (паук внизу слева), частично еще открытыми (сеноед правее центра) и полностью погруженными в смолу (муха: видны только ноги выше и правее сеноеда). Московская обл., Вороново (фото А.П. Расницына).

Наличие смолы в местообитании зависит от **распространения и обилия** ее **продуцентов** и от ее **продукции**. При прочих равных условиях, чем больше роль продуцентов смолы в локальной и региональной растительности и чем выше уровень продукции смолы каждым индивидуальным продуцентом, тем больше вероятность захоронения насекомых. **Анатомия и физиология продуцентов** смолы может также влиять на эту вероятность. При всей обширной литературе по секреции

смолы (прежде всего в условиях ее промышленной добычи), доступная информация противоречива и позволяет сделать лишь ограниченные выводы (Henwood, 1993b). Выделение смолы часто связано с механическим повреждением или патогенным действием, что может быть тесно связано. Однако некоторые деревья, например, современные Araucariaceae, демонстрируют наружное выделение смолы даже в отсутствие каких-либо заметных повреждений, и здоровые растения часто производят значительно больше смолы, чем больные или ослабленные. Модель сукциноза (патологического состояния, вызывающего аномально высокое выделение смолы; Conweniz, 1890) ныне почти никем не считается необходимой для объяснения происхождения огромных отложений балтийского янтаря. Погодные и почвенные условия несомненно влияют на выделение смолы, так же как лесные пожары и различные биологические агенты, и их влияние, по-видимому, различается не только между видами деревьев, но и между популяциями и, возможно, разными генетическими линиями одних и тех же видов. Индивидуальная продукция смолы может широко варьировать. Например, годовая продукция *Dipterocarpus kerrii* колеблется от 0,5 до 40 л на одно подсеченное дерево (Gianno, Kochummen, 1981). А. Хенвуду не удалось получить свежую смолу подсечкой *Hymenaea courbaril* на Панаме во время двухмесячных исследований (Henwood, 1992c), хотя этот вид хорошо известен как продуцент смолы, и в области, где проводилась работа, затвердевшие натеки смолы на деревьях попадались, хотя не очень часто.

Многие современные хвойные и покрытосеменные выделяют смолу, то же известно для нескольких вымерших групп палеозойских и мезозойских голосеменных. Однако их продукция часто ограничена и не имеет реального значения для тафономии насекомых, хотя микроскопические органические инклюзы упоминаются из очень небольших обломков триасовых смол (G. Poinar et al., 1993). Интересно, что крупные наружные натеки смолы не описаны ни для каких вымерших отрядов растений. Теоретически некоторые инклюзы насекомых могут быть найдены даже в небольших дисперсных кусочках смолы и в смолах, выполняющих внутренние каналы и полости в древесине, но вероятность таких находок чрезвычайно низка. Фактически только наружное выделение смолы имеет реальное значение, и кусочки смолы меньше 1,5–2 мм не представляют практического интереса.

Частота инклюзов сильно варьирует. В смоле из бегичевской свиты (альб-сеноман Таймыра), средняя концентрация инклюзов примерно 1 экземпляр на 1 кг смолы, тогда как в образце сеноманской смолы из Юхары Агджакенда в Азербайджане весом около 179 г было найдено 100 насекомых и их фрагментов (Жерихин, 1978). Хранящиеся в Музее естественной истории в Лондоне образцы бирманского янтаря (In.19102–19123), происходящие из одного куска первоначальным диаметром вероятно около 10 см, содержат более 450 включений (Rasnitsyn, Ross, 2000). Основываясь на собственном опыте, могу сказать, что примерно 1 кг образцов смолы обычно достаточно для нахождения хотя бы одного инклюза.

Изменчивость частоты инклюзов свидетельствует о различной **потенциальной уловистости** разных смол. Существует несколько сравнительных исследований содержания инклюзов в различных современных смолах. Выявляются некоторые меж-

видовые различия, например, насекомые по-видимому более обычны в смоле ели, чем в смоле лиственницы (личное наблюдение), но в целом разброс данных высок, и надежных статистических оценок сделать пока не удалось. Частота инклюзов по-видимому зависит от сложного сочетания факторов. Низкая частота иногда может быть обусловлена низкой фактической численностью насекомых или коротким сезоном активности, как в случае смолы современной лиственницы в бассейне Хатанги на Таймыре (Жерихин, Сукачева, 1989). Все же частота инклюзов больше зависит от способности смолы улавливать насекомых, и в особенности от ее вязкости, скорости затвердевания и частоты повторных натеков. Чтобы быть эффективной ловушкой, смола должна быть очень текучей, т.е. либо достаточно свежей, либо вторично размягченной прямыми солнечными лучами.

В разных ископаемых смолах наибольшее содержание инклюзов встречается, как правило, в кусках, состоящих из многочисленных последовательных слоев смолы (Schlauben в немецкой литературе: Klebs, 1910; Bachofen-Echt, 1949) и особенно в сосульках (Жерихин, Сукачева, 1973; Pike, 1993). Это естественно по двум причинам: во-первых, полная ловчая поверхность многослойного образца во много раз больше, чем у монолитной смолы такого же объема; во-вторых, перекрывающие натеки смолы дополнительно защищают инклюзы. Когда смола не очень богата инклюзами, монолитные куски содержат настолько мало инклюзов, что просмотр их часто не имеет смысла (Жерихин, Сукачева, 1973).

Физические свойства смолы также до некоторой степени влияют на захоронение. Более жидкие смолы должны быть более эффективными ловушками для более мелких насекомых, тогда как более вязкие смолы могут, вероятно, ловить более крупные объекты (Henwood, 1993c). Вязкость смолы и время, необходимое для затвердения, зависит от ее химического состава, а более всего от скорости потери летучих компонентов. Очень жидкие смолы собирают больше детрита и легче могут попасть на лесную подстилку и вобрать так много мусора, что смола становится грязной и непрозрачной. Такой непрозрачный «землистый янтарь» довольно обычен в неогене Южной Азии (Tschirch, Stock, 1936; Durham, 1956; Hillmer et al., 1992a,b; Schlee, Phen, 1992) и найден также в середине мела (поздний альб) Франции (Perrichot, 2004). Он содержит инклюзы насекомых, которые, однако, плохо видны в целом куске, пока он не разбит или разрезан на пластинки. Другие тафономические аспекты, связанные с химией смолы (ее привлекающее и отпугивающее действие и токсичность для насекомых) упоминались выше.

Янтарные инклюзы издавна знамениты как замечательная форма сохранности, обязанная исключительному консервирующему потенциалу природных смол. В значительной, если не в полной мере это связано с антибиотическим эффектом смол и с быстрой дегидратацией тканей, которые в сочетании могут подавить или даже остановить процессы разрушения включенных организмов (Henwood, 1992b). Анаэробные условия, вероятно, менее существенны, так как даже полимеризованный янтарь не полностью непроницаем для воздуха, хотя изредка наблюдаемая пиритизация инклюзов свидетельствует о возможности локального дефицита кислорода. Процесс дегидратации в смолах подробно не изучен, но он кажется сложнее, чем просто ре-

зультат осмоса (Henwood, 1992b). Сравнительное значение антибиотических и дегидратационных свойств смолы не изучено, но оба эти свойства должны варьировать в зависимости от химии смолы, физического окружения (например, температуры) и автотафономических признаков включенного объекта. Состояние инклюзов действительно сильно различается для разных смол и разных таксонов насекомых. Разбитые инклюзы часто демонстрируют, что мы имеем дело с точным слепком, заполненным лишь остатками тонкой и хрупкой кутикулы (рис. 78). В других случаях внутри можно можно видеть хорошо сохранившуюся кутикулу (рис. 79) и остатки внутреннего скелета и мускулатуры (рис. 80). Инклюзы со следами разложения нередки, например, в сеноманских смолах Азербайджана. Некоторые смолы почти всегда более или менее замутнены, например, сеноманские смолы из Франции и Азербайджана; рис. 81). Для некоторых смол, особенно для доминиканского янтаря, характерен обильный рост плесневых грибов по инклюзу. Очевидно, это происходило вскоре после попадания органического остатка в смолу.

Часто инклюзы оказываются частично или, реже, полностью покрыты белым ореолом, скрывающим морфологические структуры (рис. 82). Сходный ореол на-

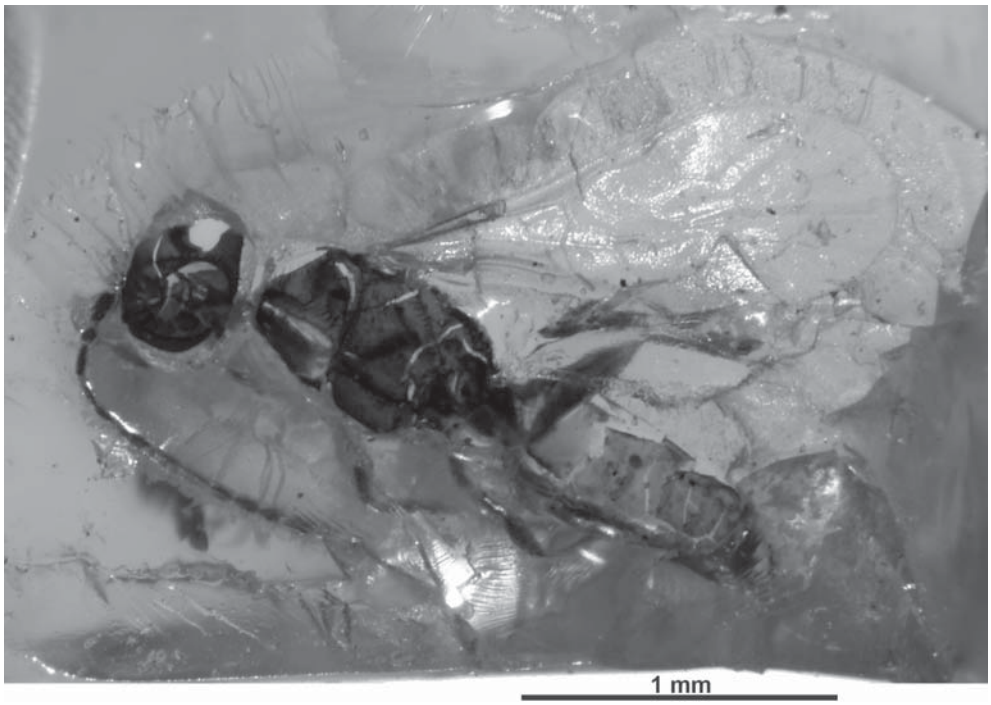


Рис. 78. Разбитый инклюз наездника *Prodinapsis* sp. (Megalyridae) в балтийском янтаре; видна кутикула, сохранившаяся в форме тонкой, частично разрушенной пленки (ПИН 964/651, фото А.П. Расницына).

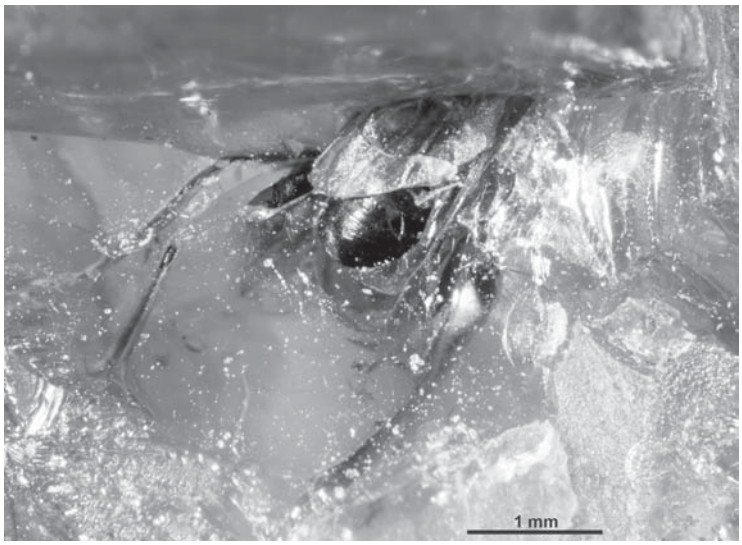


Рис. 79. Дорожная оса (Pompilidae) в верхнеэоценовом балтийском янтаре: инклюз частично вскрыт, демонстрируя кутикулу удивительно хорошей сохранности (ПИН 363/136, фото А.П. Расницына).

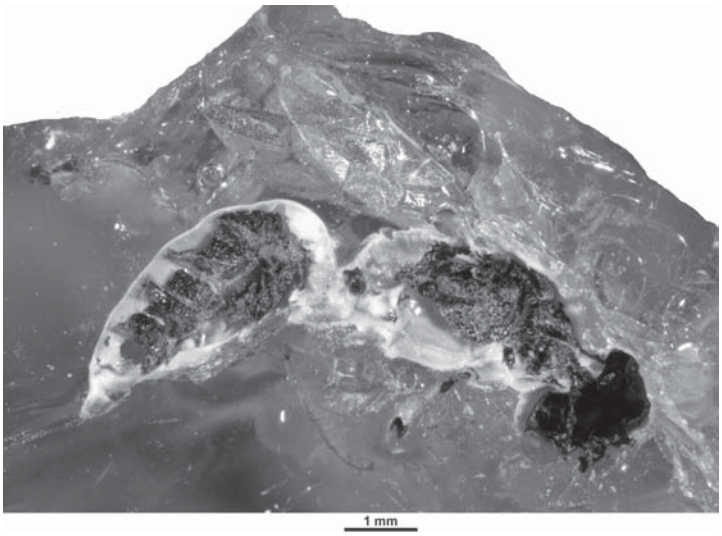


Рис. 80. Оса *Protomutilla* sp. из верхнеэоценового балтийского янтаря: инклюз расколот и открывает фрагменты толстой черной кутикулы и прилегающий к ней слой белого янтаря (результат взаимодействия смолы с влагой, вытекавшей из трупа насекомого). На кутикуле брюшка сохранились более светлые фрагменты мускулатуры (ПИН 363/134, фото А.П. Расницына).

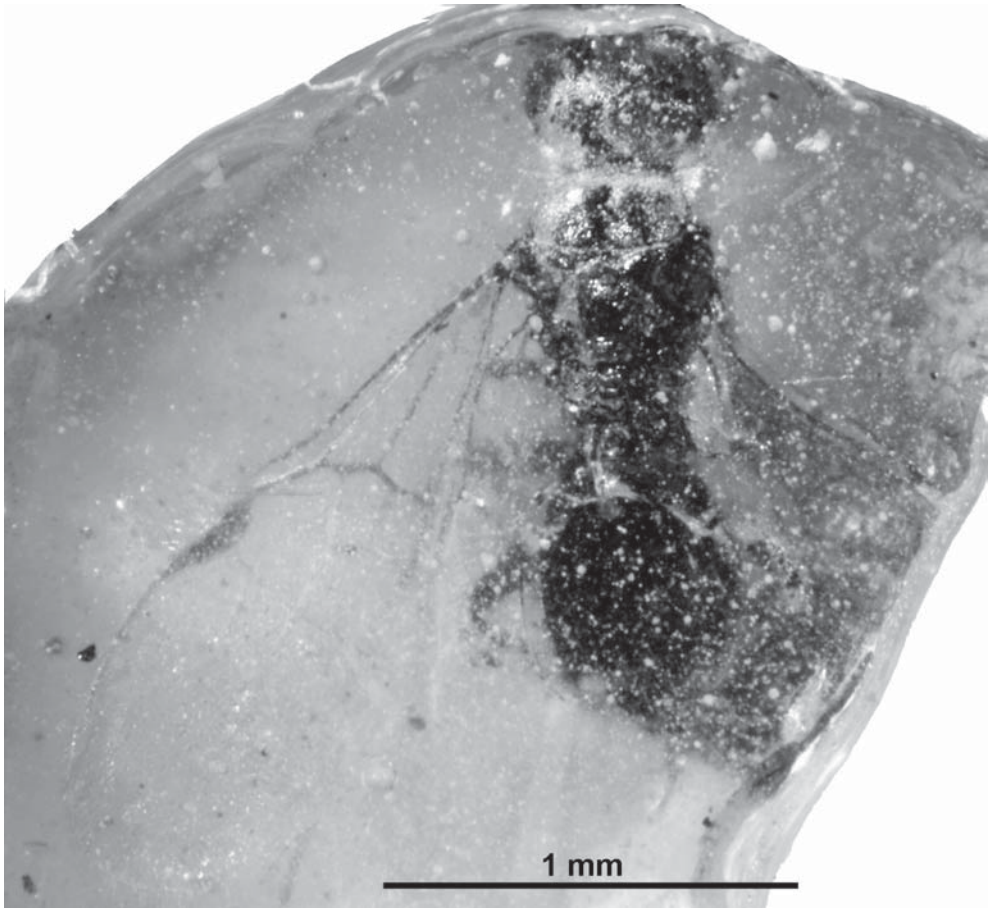


Рис. 81. Наездник *Cretodinapsis caucasica* Rasnitsyn, 1977 (Megalyridae), сохранившееся в мутной янтароподобной смоле; поздний мел (сеноман) села Агджакенд в Азербайджане (голотип; фото А.П. Расницына).



Рис. 82. Оса *Protomutilla rasnitsyni* Leley, 1986 из верхнеэоценового балтийского янтаря (голотип, фото А.П. Расницына). Инклюз был почти целиком покрыт белой пленкой, которая после длительного воздействия проникшего внутрь касторового масла была на небольшую глубину растворена, что сделало возможным идентификацию и описание насекомого. Образовавшаяся тонкая щель между кутикулой и янтарем хорошо видна в области стебелька.

блюдается и вне связи с инклюзами, особенно в балтийском янтаре, где много частично или полностью беловатых кусков, называемых соответственно бастард и костяной янтарь (Tschirch, Stock, 1936). Замутнение образуется огромным числом чрезвычайно мелких пузырьков и говорит о смешивании свежей жидкой смолы с водой или другими жидкостями (Савкевич, 1970). По-видимому, оно было вызвано жидкостью, выступившей из трупа, что свидетельствует о дегидратации свежепойманных объектов. Помутнение часто расположено на одной стороне инклюза: предполагается, что это результат гомогенизации смолы при нагревании на солнце, так что мутные участки сохраняются только на теневой стороне (Schlüter, Kohring, 1974). П. Межеевский (Mierzejewski, 1978) оценивал частоту помутнения, связанную с различными инклюзами в балтийском янтаре, и не нашел никакой корреляции ни с размером тела, ни с толщиной кутикулы. Вероятно, помутнение может исчезать во время диагенеза (см. ниже).

Химический анализ показывает, что органический материал изменился не только в янтарных инклюзах, но и во включениях насекомых в молодом (около 2 тысяч лет) субфоссильном копале. Однако судя по наличию в последнем хитина и протеинов, наибольшая деградация должна происходить позже в процессе диагенеза смолы (Stankiewicz et al., 1998c). Имеются указания на присутствие в инклюзах не рацемизированных аминокислот (Bada et al., 1994; X. Wang et al., 1995; H. Poinar et al., 1996), что свидетельствует об удивительно долгой химической сохранности. В связи с этим следует упомянуть недавние попытки выделить фрагменты ДНК из инклюзов. Сообщалось о выделении ДНК из насекомых и растений в доминиканском и балтийском янтаре, а также из жука, сохранившегося в раннемеловой ливанской смоле (Cano et al., 1992a,b, 1993; DeSalle et al., 1992, 1993; H. Poinar et al., 1993; DeSalle, 1994; Grimaldi et al., 1994b; Howland, Hewitt, 1994; Poinar, 1994a, 1999a; Pawlowski et al., 1996a,b). Однако эти результаты не удалось повторить в тщательных и обширных исследованиях Остина и др. (Austin et al., 1997). Эти авторы использовали несколько методов и различные условия выделения и обнаружили, что последовательности ДНК иногда могут быть амплифицированы, но эти результаты не удавалось воспроизвести, и более того, фрагменты ДНК определялись даже в янтаре, не содержавшем макроскопических инклюзов. Такие же результаты были получены и на материале субфоссильного копала. Природная смола очевидно является плохой средой для сохранения ДНК, и предыдущие сообщения основывались, вероятно, на экспериментальных артефактах (Lindahl, 1997; Walden, Robertson, 1997; Stankiewicz et al., 1998c). Данные по изучению разложения ДНК в телах насекомых, заключенных в современные смолы, отсутствуют.

Все перечисленные выше данные показывают, что химическое разложение и гниение, вероятно, нормальны для насекомых, попавших в смолу. С другой стороны, недавние ультраструктурные исследования показывают прекрасную сохранность структуры не только склеротизованных тканей: некоторые инклюзы содержат мумифицированные мягкие ткани, включая мышцы, части пищеварительного тракта, экскреторную и репродуктивную системы, дорсальную аорту и нервные ганглии (Henwood, 1992b; Grimaldi et al., 1994b). Иногда видны даже некоторые внутрикле-

точные структуры, такие как клеточное ядро, митохондрии и, возможно, рибосомы и липидные капли (Poinar, Hess, 1982, 1985; Henwood, 1992a). Количественных данных нет, но кажется, что включения с хорошо сохранившейся внутренней анатомией более обычны в доминиканском, чем в балтийском янтаре (Grimaldi et al., 1994b; Martínez-Delclòs et al., 2002). Инклюзы в меловых сибирских смолах (личное наблюдение) и в смолах Нью Джерси (Grimaldi et al., 2000) обычно пустые, но ткань яичников была обнаружена у долгоносика из раннемеловой ливанской смолы (Cano et al., 1993).

Смола как первичный тафотоп должна быть в свою очередь захоронена, чтобы не быть утрачена вместе со всеми инклюзами: не захороненные смолы подвергаются окислению и бактериальному разложению (Langenheim, 1969), а иногда и разрушению живущими в смоле личинками насекомых (Мамаев, 1971). Сильно выветрелые старые натеки смолы часто видны на стволах деревьев. Время сохранения не захороненной смолы никогда точно не определялось и, вероятно, различается в зависимости от состава смолы и окружающих условий (температура, влажность, освещенность), но вряд ли превышает десятки лет.

Тафотопы смол могут быть подводными (subaquatic) и воздушными (subaerial). Воздушные захоронения смолы встречаются в субфоссильных и ископаемых почвах, подводные — в различных текучеводных, озерных, болотных и прибрежноморских отложениях. Общие механизмы захоронения там те же, что выше обсуждались для прямого захоронения в осадках, но, конечно, автотафономические признаки смолы во многих отношениях иные. **Фоссилизация смолы** это медленный процесс, зависящий от тафотопических и диагенетических условий, но его ранние стадии слабо изучены. В частности, нет сравнительных данных по химическому изменению смолы в разных тафотопах. Анаэробные условия, вероятно, важны, потому что окисление разрушает смолу; роль других факторов неясна.

Среди настоящих водных растений, как ископаемых, так и современных, продуценты смолы неизвестны, поэтому автохтонное захоронение смолы (среди смолоносного древостоя) возможно в основном в субаэральных условиях. Субфоссильные автохтонные отложения в почвах, по-видимому, довольно обычны и широко распространены. Высококачественный копал для лаковой промышленности в разных странах добывался из почвы в течение многих десятилетий. Это указывает, что полное количество захороненной смолы в почвах чрезвычайно велико (Tschirch, Stock, 1936; Howes, 1949; Thomas, 1969; Whitmore, 1980; Schlüter, Gnielinski, 1987). Не исключен значительный вклад корней растений в формировании почвенных запасов смолы (Henwood, 1993a, Martínez-Delclòs et al., 2004), однако доступные данные по фауне насекомых в копале показывают, что часто смола первоначально располагалась над поверхностью земли. Смолы в почве подвержены гниению и химическому разложению, но эти процессы в действительности не изучены. Имеются некоторые отчетливые различия в устойчивости к гниению у смол разных растений (Langenheim, 1969). По крайней мере некоторые смолы могут сохраняться сотни и даже тысячи лет глубоко в почве. Так, каури копал (субфоссильная смола хвойных рода *Agathis*) добывался в Новой Зеландии для промышленных целей в XIX и в

начале XX в. в местонахождениях, где его продуцент исчез задолго до появления европейцев (Tschirch, Stock, 1936; B. Thomas, 1969). Для некоторых отложений каури копала существуют радиометрические датировки по ^{14}C до 37000 лет (Lambert et al., 1993; к сожалению, приведенные данные не дают полной уверенности, что исследованный материал происходит непосредственно из почвенных отложений). Почвенный профиль, перекрывающий отложения смолы, может превышать 2 м (Howes, 1949), и смолы иногда встречаются на нескольких разных уровнях в пределах профиля (Tschirch, Stock, 1936). Субфоссильный копал явно тверже, чем смола, долго экспонировавшаяся на воздухе, и покрыт более или менее заметной поверхностной коркой, свидетельствующей о химическом изменении смолы. Полимеризация и другие химические процессы в захороненных смолах вероятно зависят от химии почвы, но эта проблема слабо изучена. Смолы иногда сопровождаются остатками стволов, но как правило скорость гниения древесины в лесных почвах намного выше, чем у смолы. Комплексы инклюзов содержат больше наземных и меньше водных насекомых, потому что смолы происходят в основном из внутренних частей лесных массивов (Жерихин, Сукачева, 1989, 1992).

Некоторые современные хвойные, например, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) и болотный кипарис (*Taxodium distichum*) населяют болотистые местообитания. Ископаемые смолы также довольно широко распространены в угленосных озерных и болотистых отложениях некоторых районов, например, в палеогене Сибири, Казахстана и Российского Дальнего Востока (Zherikhin, Eskov, 1999). Такие отложения должны также рассматриваться как **автохтонные в широком смысле** (хотя смола сама по себе выделяется над уровнем воды), или как **паравтохтонные**, если растительный материал со смолой перемещается течениями в пределах водоема. Картина сохранности смолы в подводных условиях даже менее документирована актуалистическими наблюдениями, чем в воздушных. Субфоссильные смолы иногда встречаются автохтонно или паравтохтонно в торфяных отложениях; некоторые из них кратко описаны и даже названы (phylloretine, fichtelite, quickbornite: Tschirch, Stock, 1936), но имеющаяся информация скудна. Они ассоциируются со стволами, главным образом сосновыми, и часто похожи на более или менее выветрелые современные натеки смолы, что указывает на низкую степень полимеризации.

Ископаемые автохтонные подводные местонахождения ограничены угленосными отложениями и нередко содержат высокую концентрацию смол. Уровень полимеризации смолы в углях различна, но ее высокая степень обусловлена скорее поздними диагенетическими, чем тафономическими изменениями. Фауна таких смол обогащена водными насекомыми, развившимися в стоячих водоемах (Жерихин, Сукачева, 1989, 1992). В противоположность этому, в паравтохтонных отложениях смолы рассеяны, встречаются редко и не представляют большого интереса для палеоэнтомолога. Ископаемая древесина в этих отложениях также спорадична.

Первичные аллохтонные отложения содержат смолы, принесенные на стволах деревьев, ветвях или коре, которые попали в воду прямо с подмытых водой берегов. Самый обычный механизм их формирования это перенос речным течением, и самая высокая концентрация смолы встречается в этом случае в многочислен-

ных протоках, особенно в дельтовых условиях, где накапливались остатки деревьев (рис. 83). Первичные аллохтонные отложения широко распространены в палеонтологической летописи, но данных о субфоссильных отложениях этого типа немного, а актуалистические наблюдения практически отсутствуют. В противоположность автохтонным отложениям, аллохтонные политопны и содержат смолу, принесенную из разных частей речного бассейна. Хороших индикаторов расстояния переноса нет, потому что смола, принесенная на остатках деревьев, не несет отчетливых признаков окатывания или других механических воздействий. В первичных аллохтонных отложениях смола ассоциирована с обильными остатками древесины и/или коры; их концентрация часто высока, а фауна обогащена насекомыми, развивающимися в реках (Жерихин, Сукачева, 1989, 1992).

Вторичные аллохтонные отложения формируются в результате эрозии и переотложения первичных отложений со смолой как автохтонного, так и аллохтонного характера. Этот процесс приурочен, вероятно, и к тафотопу, и к ориктотопу, т.е касается как свежей и субфоссильной, так и ископаемой смолы. Концентрация смолы может сильно отличаться из-за вторичной сортировки; в отличие от первичных отложений древесины и других остатков растений здесь обычно немного. Вторичные комплексы смолы вероятно политопны, но опознать смолы разного происхождения

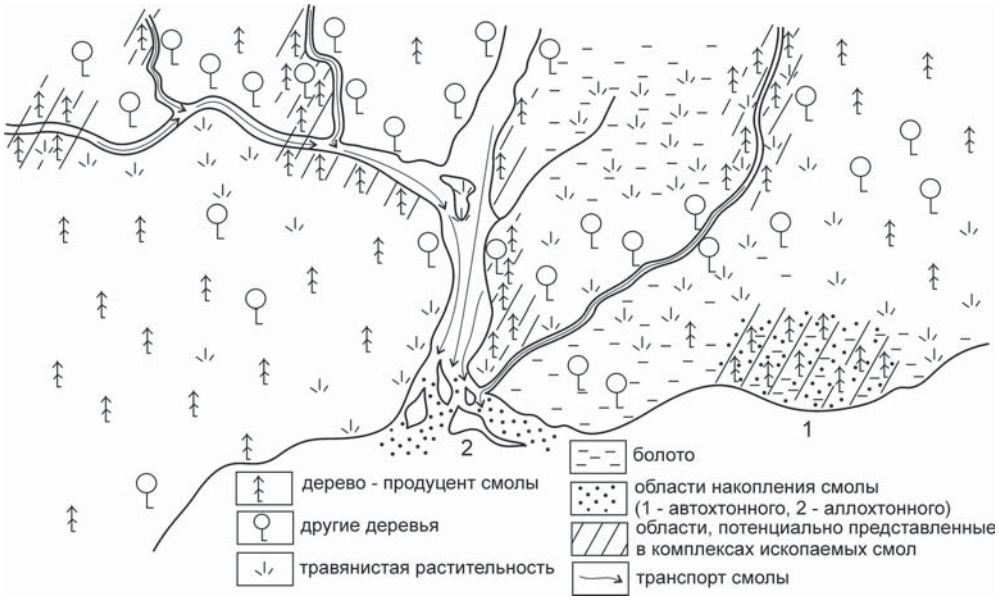


Рис. 83. Схема автохтонного и аллохтонного захоронения в ископаемой смоле (Zherikhin, 2002в).

трудно. Единственный путь для этого, по-видимому, анализ состава **сининклюзов** — совокупности инклюзов в одном куске смолы (Koteia, 1996; Перковский, 2006), однако такой анализ весьма трудоемок.

Смешанные аллохтонные отложения смол возможны в аллювиальных отложениях, где происходит и первичное, и вторичное захоронение. Отложения балтийского янтаря, вероятно, принадлежат этому типу: С.С. Савкевич (1970, 1983) предполагает, что происхождение сукцинита связано с некоторым разложением смолы в первичных автохтонных почвенных отложениях с последующим речным размывом почвы и дальнейшим переотложением. Однако в месторождениях Балтики сукцинит сопровождается геданитом, смолой из группы ретинитов со значительно более низкой степенью полимеризации (в ювелирной промышленности геданит из-за его хрупкости именуется «гнилой янтарь»). Вероятно, как и в случае захороненной кутикулы насекомых, полимеризация смолы — это медленный и сложный процесс, включающий некоторое изменение и деградацию первоначальных химических соединений и последующую реполимеризацию их продуктов. В балтийских отложениях существуют и промежуточные типы смолы, коллективно именуемые гедано-сукциниты. С учетом этих данных представляется правдоподобным, что геданит был первоначально аллохтонно захоронен в речных отложениях, гедано-сукцинит подвергся сравнительно быстрому перемыву из лесной почвы в воду, а сукциниту было предоставлено достаточно времени для созревания в почве. Подтверждением этой гипотезы было бы повышенное содержание реофильных насекомых в геданите (Жерихин, Сукачева, 1989, 1992), но, к сожалению, раздельных данных по фауне химически различных смол Балтики не существует.

В целом, для лучшего понимания деталей тафономических процессов необходимы специальные сравнительные исследования субфоссильных смол, захороненных в различных тафотопических условиях.

2.3.2.2.1.4. Постбуриальные факторы

Смоляные контейнеры защищают включенные объекты от большинства диагенетических факторов. Однако некоторые изменения, возможно, происходят благодаря взаимодействию между инклюзом и смолой во время фоссилизации. К сожалению, имеется очень немного сравнительных исследований степени сохранности инклюзов в субфоссильных и ископаемых смолах. Диагенетические изменения самих смол более очевидны, но также неудовлетворительно изучены. Смолы, даже совсем не полимеризованные, стойки к агрессивным неорганическим химическим агентам. Основное направление их изменений во время диагенеза это, вероятно, постепенная полимеризация. Наружный слой смоляного комка оказывается сильнее измененным и образует особую поверхностную корку, которая отличается у разных смол по цвету, толщине и физическим свойствам, но факторы, влияющие на ее формирование и признаки, слабо изучены. Полимеризация в норме настолько медленная, что некоторые ископаемые смолы остаются чистыми химическими отпечатками их ботанического происхождения. Так, мексиканский и доминиканский янтари почти несомненно были смолой ископаемых древесных бобовых рода

Hymenaea (Langenheim, 1966; Langenheim, Beck, 1965, 1968; C. Beck, 1999). В других случаях различия в химическом составе исходной смолы и продуктов ее полимеризации в результате диагенетических процессов могут быть велики (Савкевич, 1970, 1980, 1983; R. Anderson et al., 1992; Vávra, 1993; Koller et al., 1997). Были попытки использовать степень химического изменения для определения возраста ископаемых смол, но результаты часто оказывались противоречивыми. На таком основании для доминиканского янтаря из разных шахт указывался широкий возрастной спектр от позднего эоцена до раннего миоцена (Lambert et al., 1985). Однако микрофоссилии из янтареносных осадков показывают, что никто из них не старше, чем ранний миоцен (Iturralde-Vincent, MacPhee, 1966). Вероятно, нормальная картина диагенетического «созревания» слишком зависит от различных диагенетических процессов, чтобы ее использовать для датировки ископаемых смол. Нельзя исключить, что сравнительно молодые смолы (вплоть до четвертичных), особенно из тектонически активных и вулканических областей, иногда могут быть полимеризованы в той же степени, что и более древние смолы более спокойных районов.

В дополнение к полимеризации, смола может химически изменяется при взаимодействии с осадками (Савкевич, 1983). Например, может повышаться содержание серы в результате диффузии сероводорода и его последующего окисления (Kosmowska-Ceranowicz et al., 1996).

Медленные изменения в составе смолы, вероятно, имеют ограниченное влияние на инклюзы. Небольшие различия в химизме инклюзов в копале и в доминиканском янтаре могут быть результатом медленных непрерывных изменений, связанных с постепенным разложением кутикулы и полимеризацией компонентов смолы (Stankiewicz et al., 1998c). У инклюзов, открытых во внешнюю среду или расположенных в наружной корке, сохранность всегда плохая и кутикула полностью разрушена. Иногда инклюзы пиритизированы, что обычно во французских сеноманских смолах (Schlüter, 1978), но иногда встречается и в других смолах, включая балтийский янтарь (Baroni Urbani, Graeser, 1987 и личные наблюдения). Время диагенеза и условия пиритизации инклюзов не изучены. Иногда вокруг инклюза можно видеть многочисленные трещинки, вызванные давлением перекрывающих осадков, что могло неправильно интерпретироваться как следы движения насекомого в свежей жидкой смоле (например, Bachopen-Echt, 1949).

В двух случаях ископаемые смолы и инклюзы в них испытывают значительно более быстрые изменения, именно при нагревании и окислении. **Нагревание** при высоком давлении происходит в условиях термального метаморфизма и приводит к очень высокой степени полимеризации. Естественно прогретые смолы распространены главным образом в регионах сдвигов (Карпаты, Апеннины, Малый Кавказ, Сахалин, и т.п.); обсуждается наличие таких образцов в доминиканском янтаре (Wunderlich, 1999). Прогретые смолы особо твердые из-за высокой степени их полимеризации и могут рассматриваться как настоящий янтарь. Они были описаны под разными названиями (румынит, симетит, делатинит, шрауфит, бирмит и т.д.), но сходство этих смол по многим аспектам подтверждает их общее определение как янтари типа румынита (Савкевич, 1980; Kosmowska-Ceranowicz, 1999; Zherikhin,

Eskov, 1999). Все румынитоподобные янтари имеют сходный инфракрасный спектр, но они все еще обладают некоторыми химическими различиями, которые, вероятно, частично связаны с первоначальным составом смолы. Признаки сахалинского янтаря, как они описаны Жерихиным (1978), в действительности применимы ко всем румынитоподобным янтарям и позволяют легко их распознать. Из-за высокой степени полимеризации этот тип более устойчив к органическим растворителям и окислению, чем любые другие ископаемые смолы. Цвет смолы изменяется от жел-



Рис. 84. Неописанная самка муравья (Formicidae: Ponerinae) из палеоцена сахалинского янтаря, подвергшаяся пластической деформации в янтаре (сдавленные грудь и ноги) при высокой температуре в процессе диагенеза (экземпляр 3387/116, фото А.П. Расницына); длина тела 3 мм.

того до темно-красного, но красная разновидность доминирует; свежие экземпляры часто демонстрируют зеленоватую радужность, которая постепенно исчезает. Молочные разновидности редки, вероятно, потому что микроскопические полости заполнены размягченной смолой. Наружная корка тонкая, различной окраски, часто во многих местах трещиноватая, иногда с выдавленным наружу более светлым внутренним веществом, указывающим на плавление под давлением. Метаморфизованные куски характерным образом уплощены и могут напоминать гальку. Другие обычные признаки плавления — это наличие неправильных внутренних красноватых пленок (возможно, результат деформации слоистой исходной структуры смолы) и удлиненных газовых пузырьков, организованных в линейные серии. Перечисленные признаки не универсальны: вероятно, условия метаморфизма не всегда одинаковы. Бирмит и позднемеловой янтарь из Горчу в Азербайджане часто имеют внутренние трещины, которые вторично заполнены кальцитом. Вероятно, здесь смола была недостаточно размягчена и под давлением трескалась, возможно, из-за низкой температуры прогрева или более высокой температуры плавления, которая широко варьирует у разных смол. Оба эти вида янтаря демонстрируют типичный для румынита инфракрасный спектр, что предполагает высокую степень полимеризации (Савкевич, 1980).

Состояние органических инклюзов в янтарях типа румынита всегда своеобразно: они более или менее отчетливо деформированы (рис. 84, см. также рис. 76) и часто бледные, напоминая насекомых, обработанных KOH, а их внутренняя полость обычно заполнена смолой. Деформированные инклюзы обычны в фушунском и сицилийском янтаре (Hong, 1981; Skalski, Veggiani, 1990) и не так многочисленны в бирмите. Г.М. Длусский (1988) предложил метод для графической реконструкции первоначальной формы тела деформированных инклюзов. В экспериментах инклюзы в меловом таймырском ретините оказывались деформированными и просветленными после искусственного нагревания под давлением. Удивительны просветленные и заполненные, но не деформированные инклюзы в балтийском янтаре (рис. 85).

Окисление смолы происходит как катагенетический процесс в обнаженных смоло носных слоях. Окисленные образцы можно легко узнать по их темной (обычно красноватой) окраске и многочисленным трещинам; часто затрагивающим только более или менее толстый наружный слой. Наружные части длительно экспонированных смоло носных отложений всегда содержат более или менее окисленную смолу. Однако характер окисления в природе не исследован, и доступны данные только о смолах, хранящихся в коллекциях. Скорость окисления довольно низка и различна у разных смол; процесс усиливается под действием света. Чем более полимеризована смола, тем медленнее она окисляется, но даже наименее полимеризованные ретиниты, пока они защищены от света, не демонстрируют явных признаки окисления в течение нескольких десятилетий. С другой стороны, старые (80–100 лет) образцы более полимеризованного сукцинита обнаруживают заметное окисление наружного слоя на глубину по крайней мере нескольких миллиметров. Качество инклюзов медленно ухудшается вплоть до полного разрушения, когда смола рассыпается в крошку.

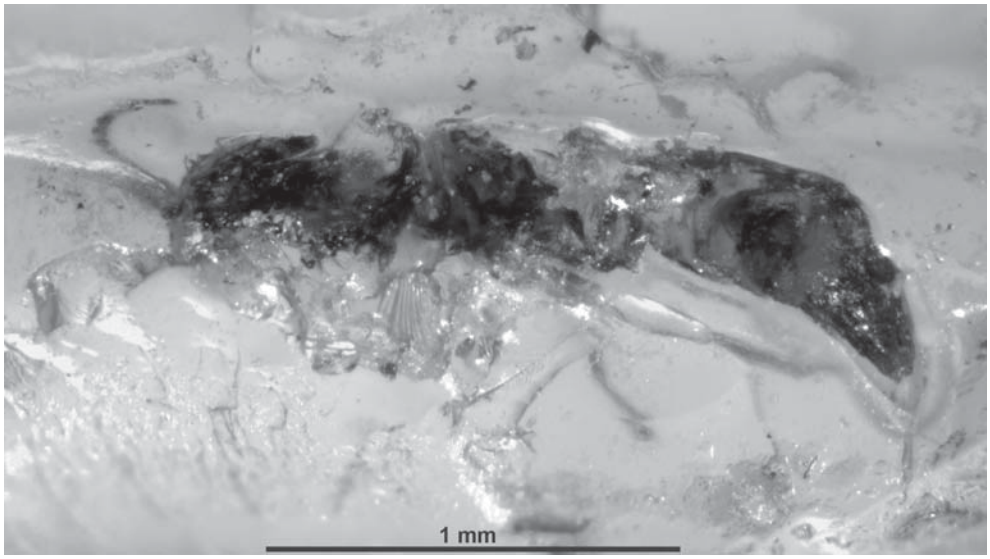


Рис. 85. Оса сем. Bethylidae из позднеэоценового балтийского янтаря: янтарь расколот, демонстрируя заполненный смолой и не деформированный инклюз (ПИН 964/114, фото А.П. Расницына).

В обнаженных слоях ископаемые смолы, вероятно, подвергается действию и других разрушающих агентов, например, температурных колебаний, но их влияние слабо изучено.

Механическая устойчивость смол невелика, но достаточна для их переотложения при размыве исходных отложений. Низкий удельный вес (в пределах от 0,965 до 1,119, но обычно между 1,03 до 1,09; Tschirch, Stock, 1938) облегчает их перенос потоками воды с минимальным истиранием. Однако сильное течение, волны и другие механические воздействия могут разрушать смолу на небольшие кусочки, так что встречаются пески, обогащенные янтарными зернами (Cleve-Euler, Hessland, 1948). Массовое переотложение известно для балтийского янтаря в разных областях Европы (Bachofen-Echt, 1949; Larsson, 1978); в некоторых случаях предполагается повторное, пяти- и даже шестикратное переотложение (Meyn, 1876). В некоторых районах ископаемые смолы известны только в переотложенном виде, например, симетит на Сицилии (Skalski, Veggiani, 1990) и, предположительно, меловые смолы севера Европейской России (Zherikhin, Eskov, 1999). Допускался даже перенос ископаемых смол Гольфстримом от Северной Америки до Исландии и Кольского полуострова (Larsson, 1978), но столь далекий транспорт кажется невероятным. Не только настоящий янтарь, но и хрупкие ретиниты встречаются переотложенными в четвертичных отложениях, иногда в большом количестве (Жерихин, Сукачева, 1973б; Юшкин, 1973; Zherikhin, Eskov, 1999). Иногда переотложенная смола сильно окислена (например, в четвертичных отло-

жениях Губиной Горы близ Хатанги, Таймыр), что позволяет предположить длительное выветривание, но это не безошибочный признак. Морфология переотложенной смолы также не диагностична, хотя некоторые кусочки выглядят окатанными или истертыми.

Переотложение создает значительные проблемы, связанные с возрастом и географическим происхождением переотложенного материала. Некоторые авторы предполагают, например, что украинские, белорусские и польские янтарные отложения в четвертичных осадках произошли благодаря переотложению балтийского янтаря (например, Bachofen-Echt, 1949; Larsson, 1978). Однако изучение янтареносных осадков в Вост. Польше и Зап. Белоруссии показывают, что украинский щит не был районом транспорта янтаря (Kosmowska-Ceranowicz et al., 1990). Состав инклюзов в ровенских янтарях (сев.-зап. Украина и юго-зап. Белоруссия) определенно указывает на их иное происхождение, чем балтийского янтаря (Perkovsky et al., 2007).

В четвертичных отложениях переотложенные смолы можно легко узнать по степени их фоссилизации; в более древних слоях часто трудно определить, одновозрастны ли смолы и включающие их осадки или старше их. Например, бирманский янтарь встречается в эоценовых отложениях, но его фауна содержит большое число таксонов, не найденных больше нигде в кайнозое. Обсуждались две гипотезы — переотложения из более древних (меловых) слоев и длительное переживание меловых реликтов в островных рефугиях (Zherikhin, Ross, 2000). Новейшие данные подтверждают переотложение и меловой (позднеальбский) возраст бирманского янтаря (Cruickshank, Ko, 2003).

Другая дискуссионная проблема — происхождение так называемого саксонского янтаря, встречающегося в раннем миоцене Германии, но содержащего фауну насекомых, очень сходную с таковой балтийского янтаря (Weitschat, 1997; Weitschat, Wichard, 1998; Roschmann, 1999a). В отличие от бирманского янтаря, который сопровождается только тонкими угольными слоями, в Саксонии янтарь встречается в буроугольных отложениях, так что переотложение кажется менее вероятным. Тем не менее последние публикации идентифицируют саксонский янтарь как переотложенный балтийский (Perkovsky et al., 2007).

Во вторичных отложениях могут быть смешаны смолы очень разного возраста. Показано, например, что настоящий янтарь на Балтийском побережье Польши сопровождается так называемым «молодым янтарем» или «колофоном», возраст которого определяется по ^{14}C в пределах между 525±60 и более чем 60000 лет (Kosmowska-Ceranowicz et al., 1996). На Охотском побережье острова Сахалин палеоценовый сахалинский янтарь встречается вместе с мягкой бледной смолой недавнего происхождения (рис. 86). Сходные смешанные комплексы могут встречаться также и в более древних отложениях, но их трудно распознать. Химически различные смолы, встречающиеся вместе, вполне могли быть синхронно продуцированы разными растениями, но в смешанных отложениях возможно их происхождение из разных тафотопов. Возрастные различия в таком случае можно пытаться установить по их фауне, но это скорее всего потребует изучения химического состава каждого куска с инклюзами, что, к сожалению, трудоемко и дорого.

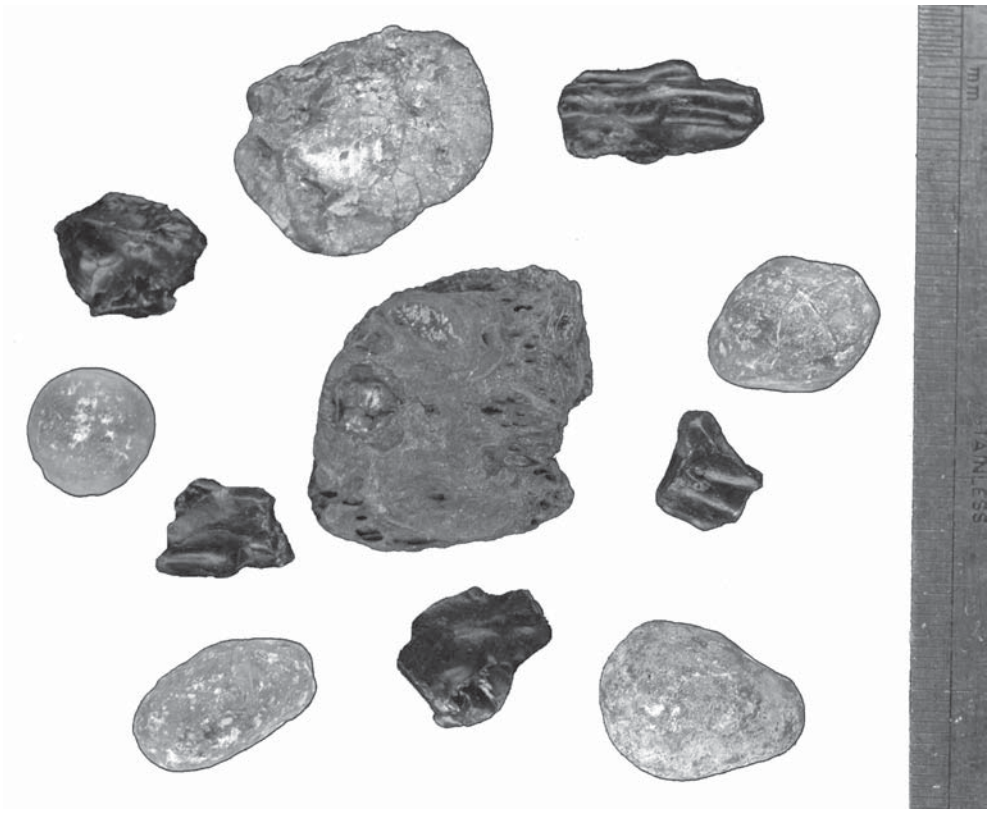


Рис. 86. Сахалинский янтарь (темные куски) и современная смола хвойных (бледные куски), собранные вместе в смешанном комплексе в отложениях современного пляжа на берегу Охотского моря в Стародубском; в центре кусочек древесины с янтарем (фото А.П. Расницына).

2.3.2.2.1.5. Технические факторы

Доступность продуктивных насекомоносных отложений в случае ископаемых смол является еще более важным фактором, чем для отпечатков в осадочных породах. Скрытые смолоносные отложения не имеют практического интереса как источник инклюзов, потому что продуктивность кернов скважин в этом плане ничтожна. Отложения редко бывают достаточно богаты ископаемыми смолами даже для того, чтобы они регулярно указывались из кернов скважин. Исключение представляет Западно-Сибирская позднемеловая покурская свита, в течение долгого времени известная под неформальным названием «янтарная свита». Однако и там инклюзов пока не найдено.

Влияние техники сборов обсуждается Е. Пайком (Pike, 1993), который продемонстрировал, что флотация продуктивнее ручного отбора смолы, потому что в

последнем случае пропускается значительная часть мелких натеков, которые богаче инклюзами. Однако самая серьезная техническая проблема связана с поиском инклюзов в уже отобранной смоле. Даже в прозрачной смоле ее мутная наружная корка скрывает содержимое. Особенно легко пропустить самые мелкие инклюзы. Минимально репрезентативное количество смолы составляет несколько десятков килограмм, т.е. многие тысячи кусков, так что удаление с них корки перед поиском инклюзов практически невозможно, особенно в случае хрупких смол типа ретинита, которые не выдерживают механической обдирки (галтовки). Поэтому определенные искажения в результате пропуска части самых мелких инклюзов неизбежны даже для опытного сборщика. Частично решает проблему просмотр смолы в воде под сильным проходящим светом. В темных, мутных и «землистых» смолах потери особенно велики, но и в самых продуктивных прозрачных слоистых кусках внутреннее отражение света затемняет часть инклюзов. В мутных смолах инклюзы могут быть обнаружены с помощью рентгеновских лучей, но, видимо, только если они пиритизированы (Schlüter, 1975, 1978). [Перспективными выглядят новейшие версии рентгеновского сканирования смол (см. например, Tafforeau et al., 2006). — *Прим. ред.*].

Многие из имеющихся коллекций собраны любителями, либо неопытными, либо не заинтересованными в некоторых типах инклюзов. В таких коллекциях обычно очевиден дефицит либо самых мелких, либо самых обычных включений, таких как мелкие длинноусые двукрылые и муравьи. В результате таксономический состав большинство мировых коллекций инклюзов более или менее сильно искажен по сравнению с составом исходного ориктоценоза (Perkovsky et al., 2007).

Проблемы возникают также из-за коммерческого использования янтаря. Настоящий янтарь используется для ювелирных изделий в течение столетий, и большое его количество поступает на коммерческий рынок; копал долгое время также имел коммерческое значение как сырье для лака. Многие коллекции содержат большое число купленных образцов, особенно коллекции балтийского и доминиканского янтаря, а также единственная до последнего времени коллекция бирмита в Музее Естественной истории, Лондон (Zherikhin, Ross, 2000; но см. Grimaldi et al., 2002). Однако коммерческий материал редко точно этикетирован, а в некоторых старых коллекциях смешаны даже копалы и янтари. В результате некоторые таксоны, описанные якобы из балтийского янтаря, в действительности происходят из четвертичного копала сомнительного географического происхождения (Crosskey, 1966; Hennig, 1966в; Nel, Paicheler, 1993). Современные химические технологии исключают такие грубые ошибки, но не позволяют, например, различить балтийский, саксонский и ровенский сукцинит, а тем более балтийский янтарь из разных мест его распространения. Имеются некоторые данные по фаунистическим различиям между балтийским янтарем с Самландского полуострова и других районов, например, из Литвы и Дании (Klebs, 1910; Larsson, 1978). Поэтому отсутствие точных данных на этикетках во многих музейных коллекциях является огорчительным.

2.3.2.2.2. Другие первичные ископаемые контейнеры

Не только смолы, но и некоторые другие ископаемые органические объекты могут содержать остатки насекомых или следы их деятельности. Для всех их важны тафономические свойства как насекомых, так и этих объектов.

Тафономический потенциал **древесины** высок благодаря ее механической устойчивости и низкой скорости разложения (исключая влажный тропический лес, где она быстро разрушается термитами). Мертвые стволы и фрагменты древесины легко переносятся водой и накапливаются в местах захоронения. Осадочные условия захоронения древесины сильно варьируют, так же как способы фоссилизации, включая образование угля, различные типы минерализации (пиритизация, сидеритизация, окремнение, и т.д.), а иногда и мумификацию (Брезинова, 1977). Иногда даже стоящие деревья могут захораниваться потоками ила или пеплопадом и сохраняться в течение геологического времени (так называемые «ископаемые леса»). Многие насекомые сверлят древесину, и следы их деятельности легко обнаруживаются (рис. 87). Насекомые-ксилофаги относительно редко нападают на живые деревья, но часто многочисленны на мертвых стволах, как стоячих, так и упавших. Однако вероятность сохранения сильно разрушенной древесины уменьшается, так что с палеоэнтомологической точки зрения наиболее тафономически благоприятны ранние стадии разложения. Большинство ксилофагов — наземные насекомые, но некоторые (нимфы поденок, личинки хирономид) точат погруженную древесину. Разложение древесины в осадках может скрывать как ее структуру, так и следы насекомых, а быстрая минерализация древесины может создавать ложные следы, которые могут быть ошибочно приписаны насекомым (Fisk, Fritz, 1984).

Следы сверления насекомых часто встречаются в субфоссильной и ископаемой древесине и часто содержат фекальные массы, но сведения о других органических



Рис. 87. Ходы жуков в ископаемой древесине из верхнего мела (сантона) Янтардаха на Таймыре (ПИН 3130/192, фото А.П. Расницына).

остатках в этих ходах немногочисленны. Изучение субфоссильных (600-4200 тыс. лет) стволов хвойных, главным образом сосны, и пней из торфяного болота Пийлонсуо (Piilonsuo) в Финляндии (Koponen, Nuorteva, 1973; Lekander et al.; 1975) демонстрирует, что в ходах встречаются не только остатки жуков, но и нежные объекты, такие как шкурки личинок жуков, долгоножек и журчалок. Кроме ксилофагов и их инквилинов, найдено несколько видов паразитических перепончатокрылых, так же как некоторые обитатели трутовиков. Найдены были также мелкие поверхностные ямки, иногда даже с коконами жуков, сделанные на погруженной древесине личинками радужницы *Donacia*. Количество остатков было значительным: в ходах отрезка соснового ствола длиной около 3 м найдено не менее 43 остатков короеда *Pityogenes quadridens* Hartm. и по меньшей мере 4 чернотелки *Hypophloeus linearis* F., а также фрагменты наездника *Cosmophorus cembrae* Ruschka, личинки *Hypophloeus*, жук-пестряк *Thanasimus formicarius* и дровосек *Acanthocinus* sp. Срез соснового пня толщиной 10 см содержал семь личинок трех видов жуков-дровосеков. Кроме древесных сверлильщиков, их комменсалов и паразитов, в полостях и щелях в бревнах и пнях, заполненных торфом, найдены многочисленные остатки разнообразных наземных и водных насекомых; те же виды встречаются в большом количестве и в торфяных отложениях вне бревен.

До сих пор Пийлонсуо является единственным местонахождением, где содержимое ходов в древесине изучено подробно. Редкие сообщения о других сходных по сохранности четвертичных находках (например, Buckland et al., 1974; Harding, Plant, 1978; Schott, 1984; Klinger, 1988) заставляют предполагать, что этот тип сохранности не уникален и, вероятно, даже не очень редок, но дочетвертичные находки скудны. Состояние сохранности плиоценовых долгоносиков *Rhyncolus kathrynae* Sleeper, найденных в ходе в сосновой ветке из Фенли (Fernley, Невада, США) почти такое же, как и в четвертичной древесине (Sleeper, 1968). Под названием *Anthribites rechenbergi* описаны ходы и трехмерно сохранившаяся куколка жука Anthribidae из олигоцена Германии (Kolbe, 1888); к сожалению, состояние куколки подробно не описано. Сообщалось о «мумифицированных» остатках насекомых, найденных предположительно в гнездах ос Sphecidae в лигнитизированной древесине из неогена Германии и Венгрии (Roselt, Feustel, 1960; Dudich, 1961). Л.А. Несов (1995) упоминает фосфатизированную оотеку таракана, найденную в трещинах крупной сидеритизированной ветви дерева в позднемеловых лагунных отложениях Узбекистана. Имеющиеся данные показывают, что в ходах сохраняются как ксилобионты (обитатели древесины, включая древесных точильщиков, их хищников, паразитов и комменсалов) и жертвы хищников, гнездящихся в древесине, так и случайные остатки, преимущественно намытые в полости погруженной в воду древесины.

Остатки насекомых в ходах древесины, вероятно, не настолько редки, как это можно предположить по публикациям, но их довольно трудно определить, и из-за их хрупкости поиски не всегда легки. Из-за недостатка информации пока трудно сказать, какие типы сохранности древесины наилучшим образом подходят для палеоэнтомологических исследований.

Следы повреждений насекомыми часто встречаются на различных органах растений, таких как **листья, стволы, семена** и т.д. Они часто легко опознаются на остатках ископаемых растений и представляют собой источник информации о взаимоотношениях насекомых и растений в древних экосистемах (Zherikhin, 2002a). Тафономию растений обсуждает В.А Красилов (1972a).

Существуют указания на находки червецов и пупариев белокрылок на листьях и ветках как в осадочных породах (Pampaloni, 1902; Zeuner, 1938; Rietschel, 1983), так и в ископаемых смолах (Grimaldi et al., 2000). Ископаемые этого типа малозаметны, так что их редкость может быть преувеличена.

Ходы насекомых встречаются также в костях позвоночных. Возможность захоронения костей довольно высока, но только не в кислой среде. Насекомые могут точить только обнаженные кости, и подобные повреждения возникают в основном на расчлененном скелете. Подробно описаны два типа повреждений насекомыми на субфоссильных и ископаемых костях: куколочные камеры предположительно кожеедов, возникшие в наземных условиях на высохшей падали, и ходы роющих нимф поденок, сделанные в воде. В субфоссильных остатках позвоночных часто сохраняются пупарии мясных мух (Gautier, Schumann, 1973; Gautier, 1975; Coope, Lister, 1987; Heinrich, 1988; Vervoenen, 1991; Lister, 1993; Germonpré, Leclercq, 1994, и др.). Их обычно находят в заполнении черепов и внутри рогов крупных млекопитающих (мамонтов, шерстистых носорогов, бизонов), но иногда также в костях птиц (Pierce, 1945a; Gagné, 1982). Единственная дочетвертичная находка относится к пупарию мухи внутри кости *Lophiodon* из эоцена Гейзельталя в Германии (Weigelt, 1935).

Еще один редкий и специфический случай ископаемых контейнеров — это захоронение **паразитических насекомых на или внутри своих хозяев**. Существует несколько сообщений о находках предположительно стилопизированных насекомых (зараженных веерокрылыми) с остатками их паразитов (Lutz, 1990; Kinzelbach, Pohl, 1994). Описана куколка Braconidae внутри фосфатизированного пупария мухи из Керси (Quercy) во Франции (Handschin, 1947). С автотафономической точки зрения в этих случаях решающее значение имеет тафономия хозяина, но сохранность паразитов требует особых тафономических условий, которые обеспечивают исключительное состояние сохранности.

Остатки насекомых нередки в ископаемых **копролитах и погадках позвоночных**, хотя опубликованные сообщения о них немногочисленны (Cockerell, 1925a; Медведев, 1976; Girling, 1977; Hiura, 1982; Твердохлебова, 1984; Kuschel, 1987; Schmitz, 1991; Ansorge, 1993). Возможно, что в некоторых работах связь ископаемых насекомых с копролитами не упоминается, тогда как в других случаях их наличие в копролитах не распознается. Большое число погадок с крыльями насекомых, предположительно принадлежащих птерозаврам, встречаются в поздней юре Каратау в Казахстане (рис. 88). Фекалии активно плавающих хищников с сохранившимися остатками пищи позволяют сравнить характер доминирования насекомых в локальных ориктоценозах с их ролью в озерных экосистемах в целом. Например, копролиты осетровой рыбы *Stychopterus* в раннемеловых озерах Западной

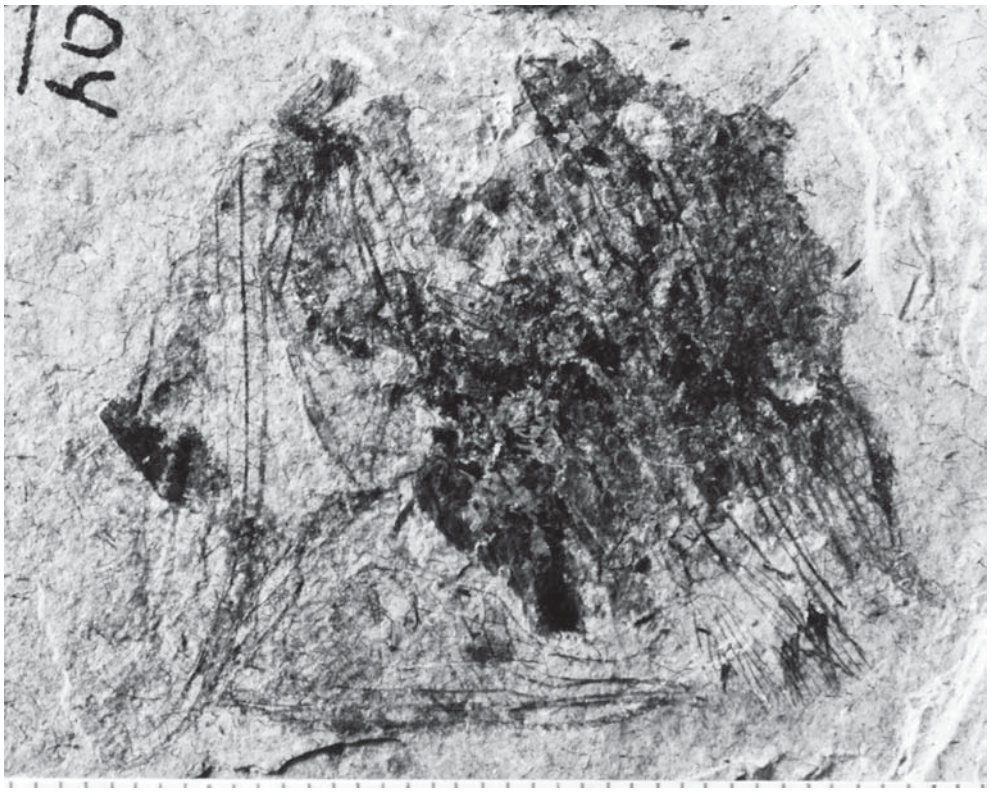


Рис. 88. Предположительно погадка птерозавра с крыльями стрекозы из карабастауской свиты, поздняя юра Каратау в Казахстане (ПИН 2904/3, фото А.П. Расницына).

Монголии содержат много фрагментов клопов Corixidae, что показывает их широкое распространение и обилие в озерах, тогда как в копролитах того же оппортунистичного хищника из других местонахождений доминируют другие организмы (нимфы поденок, домики ручейников, ракообразные и т.д.; Пономаренко, 1986а). Хищник иногда может перемещать остатки жертвы из тафономически неблагоприятных условий в более подходящие. В олигоценовых озерных отложениях Большой Светловодной (Приморье) неполные остатки роющей нимфы поденки в рыбном копролите принадлежит виду, вероятно, населявшему впадавшие в озеро водотоки (McCafferty, Sinitshenkova, 1983). Фрагменты насекомых также иногда встречаются в содержимом желудка ископаемых насекомоядных позвоночных (Franzen, 1984; Richter, Storch, 1980; Richter, 1988; Habersetzer, Storch, 1989), но такие находки предполагают исключительную степень сохранности остатков хищника; важна и физиология пищеварения. Находка всего лишь нескольких фрагментов насекомых среди растительного материала в желудке ископаемого панголина *Eomanis* может указывать на то, что ткани насекомых быстро перевариваются этим специализирован-

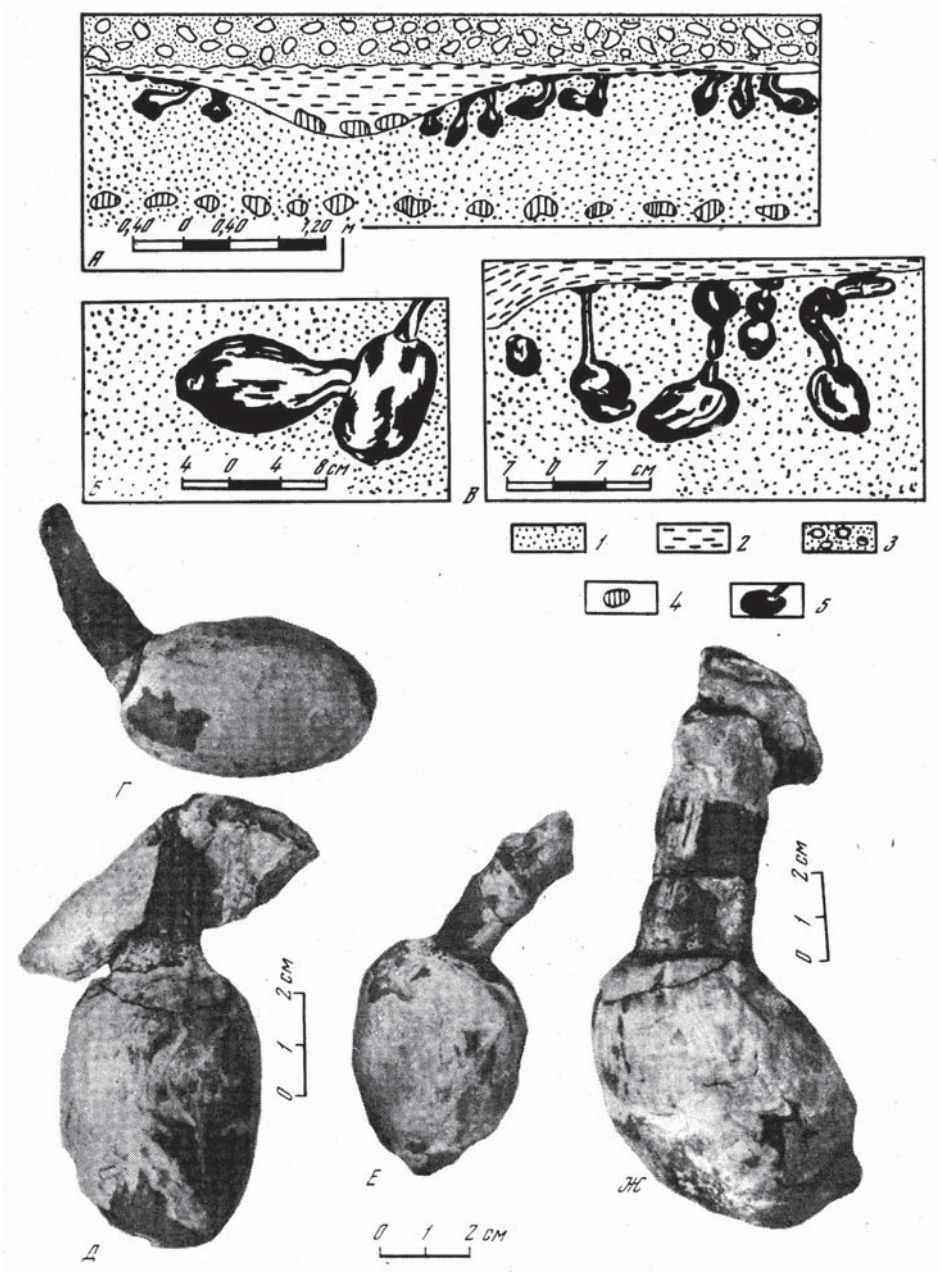


Рис. 89. «Мангровый клубненосный горизонт» в датыхской толще чокрака (средний миоцен) Чечено-Грозненской впадины: вероятно, норки жуков-копрофагов или же прибрежных крабов: А–В — зарисовки обнажения и его фрагментов, показывающие форму и расположение «клубней», Г–Ж — отдельные «клубни» (Холодов, Недумов, 1981).

ным энтомофагом (Storch, 1978). Остатки насекомых в человеческих копролитах из археологических местонахождений показывает значительную роль, в частности, кузнечиков и термитов в диете человека в прошлом (H. Hall, 1977; Stiger, 1977).

Копролиты позвоночных также должны содержать остатки насекомых-копрофагов, однако их тафономический потенциал должен быть невысок, потому что специализированные насекомые копрофаги могут заселять фекалии только в наземных условиях, а поврежденные ими фекальные массы могут захорониться без разрушения только в исключительных случаях. Действительно, имеется лишь очень немного сообщений об остатках насекомых из субфоссильных копролитов (Waage, 1976; Holloway, 1990). Впрочем, нельзя исключить, что описанный Холодовым и Недумовым (1981) мангровый клубненосный горизонт в датыхской толще чокрака (средний миоцен) Чечено-Грозненской впадины (рис. 89) представляет собой горизонт нор жуков-навозников на берегу древнего водопоя, хотя не менее вероятно, что это в действительности норки крабов. Ископаемые следы насекомых в неповрежденных копролитах также чрезвычайно редки (Chin, Gill, 1996); исключение представляют лишь шары навозных жуков, регулярно встречающиеся в некоторых палеопочвах (раздел 2.3.3.3).

2.3.2.2.3. Вторичные ископаемые контейнеры

Существуют немногочисленные указания на насекомых, переотложенных внутри вторичных контейнеров, именно во фрагментах литифицированных и затем эродированных осадков. Двумя основными механизмами переотложения крупных фрагментов породы являются водная и ледниковая эрозия, и оба эти фактора участвуют в переотложении насекомых во вторичных контейнерах. В приречных обнажениях насекомоносных пород в современных речных осадках часто видны довольно крупные фрагменты пород, содержащие остатки насекомых, которые таким образом вполне могут быть вторично захоронены. Так могли возникнуть гальки глин с позднепермскими остатками растений и насекомых в нижнетриасовых аллювиальных отложениях Залазны в Кировской области. В Голландии раннетриасовые насекомые собраны в эрратических валунах, перемещенных четвертичными ледниками (Hucke, Voigt, 1967).

Временной интервал между первичным захоронением и переотложением может широко варьировать. В раннемеловых последовательностях в Байсе в Забайкалье богатая фауна насекомых сохранилась в озерных отложениях, преимущественно в мергелях. Мощная линза конгломератов в нижней части разреза содержит фрагменты мергеля с таким же комплексом насекомых. Вероятно, еще не вполне консолидированные озерные осадки были размыты мощным потоком, ворвавшимся в озеро, и частично переотложены вместе с массой гальки, принесенной извне. В этом случае переотложение произошло во время существования того же озера и, вероятно, не более чем через несколько сотен лет после первичного отложения.

Особый случай ископаемых контейнеров представляют собой кристаллы, содержащие ископаемые остатки. Органические инклюзы в кристаллах редки, а ме-

ханизм их образования плохо известен. Во всяком случае, кристаллизация должна происходить в осадках во время диагенеза, так что кристаллы всегда являются вторичными контейнерами для ископаемых. Наиболее интригующий пример инклюзов насекомых это несколько мелких гусениц, обнаруженных внутри кристалла кварца с Урала (Kawall, 1876). К сожалению, судьбу этого замечательного образца проследить не удалось. Другая интересная находка — крыло насекомого в кристалле селенита (Tillyard, 1922a). В обоих случаях возраст ископаемых не определен. Подробнее описаны включения личинок стрекоз в кристаллах гипса из мессиния (терминальный миоцен) о-ва Альба в Италии (Schlüter et al., 2003). Из того же места упоминаются насекомые в кристаллах каменной соли (Martínez-Delclòs, 1996), однако по крайней мере в этом случае какое-либо переотложение невозможно, потому что контейнер водорастворимый.

Наконец, в качестве вторичного контейнера переотлагаться вместе с породой могут не только остатки сами по себе, но и находясь внутри первичного контейнера. В частности, сахалинский янтарь в современных пляжных отложениях сопровождается угольной галькой, содержащей тот же тип смолы (рис. 86). В свою очередь, этот уголь сходен с углем из палеоценовой нижнедуйской свиты, что и позволило идентифицировать первичные янтареносные отложения.

2.3.3. РЕЗУЛЬТАТЫ ТАФОНОМИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА: ИСКОПАЕМЫЕ НАСЕКОМЫЕ И ИСКОПАЕМЫЕ СЛЕДЫ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ПРОШЛОГО И ТИПЫ ИХ СОХРАННОСТИ

Как отмечалось выше, в любых условиях тафономический потенциал зависит от комплекса тафономических факторов, действующих в разных, часто противоположных направлениях. Цель этого краткого обзора оценить интегральный эффект разных условий прошлого на продуктивность тафономического процесса в отношении насекомых, поскольку конечный результат не всегда ясен из анализа отдельных тафономических факторов. Существует общий обзор встречаемости наземных организмов в осадках разного генезиса (Behrensmeyer, Hook, 1992). Распространение микрофоссилий и хемофоссилий насекомых в разных палеообстановках плохо известны; имеющиеся данные обсуждаются ниже (гл. 2.3.3.5).

2.3.3.1. Морские отложения

Морские отложения, особенно отложения сравнительно мелководных эпиконтинентальных бассейнов, широко распространены, их последовательности обычно относительно полны, и из-за низких значений скорости седиментации они часто охватывают довольно длительные временные интервалы (миллионы лет). Соответственно, палеонтологическая летопись скелетных организмов в морских отложениях полнее, чем где-либо.

Насекомые могут захораниваться в морских осадках как непосредственно, так и в контейнерах (см. Раздел 2.3.3.2). Ископаемые следы насекомых здесь встречаются

редко и представлены почти исключительно древесными точильщиками и следами питания разными органами растений. Домики ручейников, ранее определявшиеся из морского неогена Северного Кавказа, оказались трубочками полихет (Вялов, 1974).

Как правило, находки насекомых в морских отложениях редки. Известно лишь немного лагерштеттов насекомых морского генезиса, и ни один из них не древнее юры, хотя отдельные насекомые встречаются и в более древних морских отложениях. Наиболее известные примеры морских лагерштеттов это немецкие лейасовые отложения, связанные с тоарскими, так называемыми посидониевыми сланцами Германии и прилежащих территорий; позднеюрские литографские известняки Зольнгофена в Баварии, так называемые глины Мо в Дании и северной Германии (конец позднего палеоцена – ранний эоцен), того же возраста лондонские глины Англии, миоцен (бурдигал – лангий) Радобоя в Хорватии, и миоценовые (чокрак – караганские) отложения Ставрополя. Другие заслуживающие упоминания фауны насекомых происходят из морского карбона Северной Америки, из позднетриасовых – раннеюрских отложений Англии, лейасовых Швейцарии (Aargau), эоценовых (Monte Bolca) и позднемиоценовых (например, Monte Castellaro) Италии, и миоценовых (тархан) Керченского полуострова в Крыму. Во всех этих случаях насекомоносные породы тонкозернистые, но их состав сильно варьирует, включая обычные обломочные отложения, обогащенные органикой черные сланцы, водорослевые ламиниты, и иногда диатомиты с многочисленными прослоями вулканического пепла (в глинах Мо: Rust, 1999). В последнем случае насекомые вполне обычны и часто представлены хорошо сохранившимися целыми остатками. Условия осадконакопления меняются от мелководных заливов (например, Monte Castellaro: Gentilini, 1989) до глубин открытого моря (Mo Clay: Bonde, 1974). Распространение по простиранию очень неравномерное, и за пределами основного лагерштетта те же самые слои могут содержать очень мало или вообще не содержать насекомых (например, в сланцах с *Posidonia*). Ориктоценозы разных фаций очень различны по таксономическому составу и едва ли сравнимы друг с другом; однако фауны одних и тех же слоев даже в разных местонахождениях довольно схожи и могут включать большое число общих видов (опять-таки, как в посидониевых сланцах: Ansorge, 1996; Rasnitsyn et al., 2003).

Известно очень мало настоящих морских насекомых, их находки в ископаемом состоянии также очень редки. К ним относятся морские водомерки в кайнозое (Andersen, 1998), и, возможно, некоторые вымершие таксоны (например, насекомые неясного положения Chresmodidae, рис. 90), встречающиеся также в раннемеловых озерах: Nel et al., 2004b). В некоторых местонахождениях (Зольнгофен, Стоунсфилд Слейт) необыкновенно часто встречаются взрослые жуки-коптоклавиды и водные клопы. Есть основания полагать, что они и жили в месте захоронения. Тем не менее, в целом морские ориктоценозы насекомых почти целиком аллохтонны, высоко политопны, и содержат почти исключительно крылатых имаго, принесенных ветром с большой территории суши (исключение составляют ископаемые контейнеры). Благодаря способности к полету насекомые в морских отложениях встречаются чаще других наземных животных.

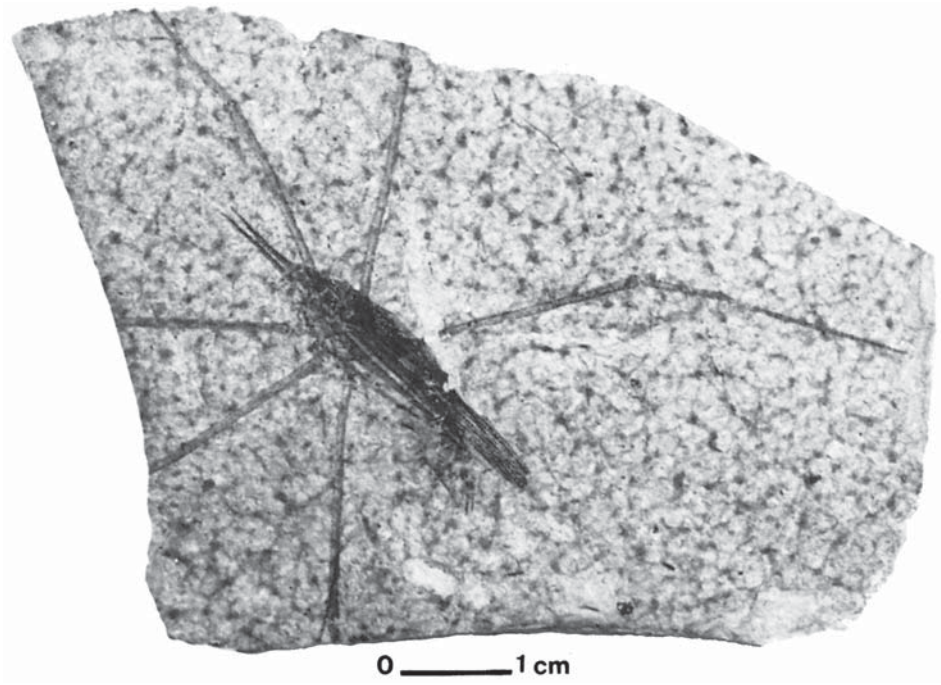


Рис. 90. *Chresmoda aquatica* Martínez-Delclòs, 1989 из нижнемеловых литографских сланцев Сьерра дел Монцек Испании (Martínez-Delclòs, 1989).

За немногими исключениями (например, Зольнгофен), в морских ориктоценозах доминируют небольшие и средних размеров насекомые. Отсутствие водных личинок и их транспортабельных ископаемых следов (домики ручейников и хирономид) указывает на малую роль водного транспорта с суши. Имаго водных насекомых иногда довольно обычны, стрекозы встречаются даже в осадках открытого моря. Повторяющиеся находки взрослых водных жуков и клопов (например, в Зольнгофене и Ставрополе) свидетельствуют об относительной близости земли. В некоторых случаях важную роль может играть массовая миграция. Обилие некоторых (не определенных) бабочек в свите Fur (верхняя часть глин Mo), где их собрано более 100 экземпляров, иногда до 17 экземпляров на одной плите, интерпретируется как результат массовой миграции через море (Rust, 2000). Массовые захоронения стрекоз в морских отложениях могут быть результатом их скопления в районе вертикальных воздушных потоков у берега моря.

Остатки насекомых в морских отложениях обычно фрагментарны и, как правило, представлены изолированными крыльями, однако в некоторых местонахождениях (например, в Зольнгофене) доминируют целые насекомые. Они сохранились в качестве отпечатков или, редко, как трехмерные полости (например, в тархане Керчи) или пиритизированные остатки (в лондонских глинах и в тархане Керчи). Са-

мые богатые морские насекомоносные отложения накапливались в отложениях открытого моря, где нарушение осадка волнами было незначительным, но все же на относительно небольшом удалении от берега (вероятно, до 50-100 км).

Значение донной аноксии во многих тафономических работах, вероятно, переоценено; даже черные посидониевые сланцы могли откладываться в условиях умеренного содержания кислорода (Kauffman, 1979). Актуалистические наблюдения подтверждают, что остатки насекомых встречаются не только в эпиконтинентальных морях и на океаническом шельфе, но и на континентальном склоне (например, в Тихом океане на глубине 600 м близ Калифорнийского побережья: Pierce, 1965). В некоторых слоях тархана в Керчи вместе с насекомыми встречается рыба *Vinciguerria merklini* Danilchenko (Photichthyidae) с хорошо развитыми светящимися органами, характерными для глубоководных организмов (рис. 91). Интересно, что макроостатки не морских растений здесь практически отсутствуют, указывая на значительное расстояние до берега.

Приливная зона неблагоприятна для захоронения насекомых из-за постоянных нарушений в осадке. В то же время, поскольку насекомое имеет ничтожные шансы быть захороненным далеко в море, небольшие острова с их ограниченным населением, к тому же часто включающем много нелетающих видов, вероятно, не имеют большого значения для палеоэнтомологии. Даже пыльца растений с островов пло-

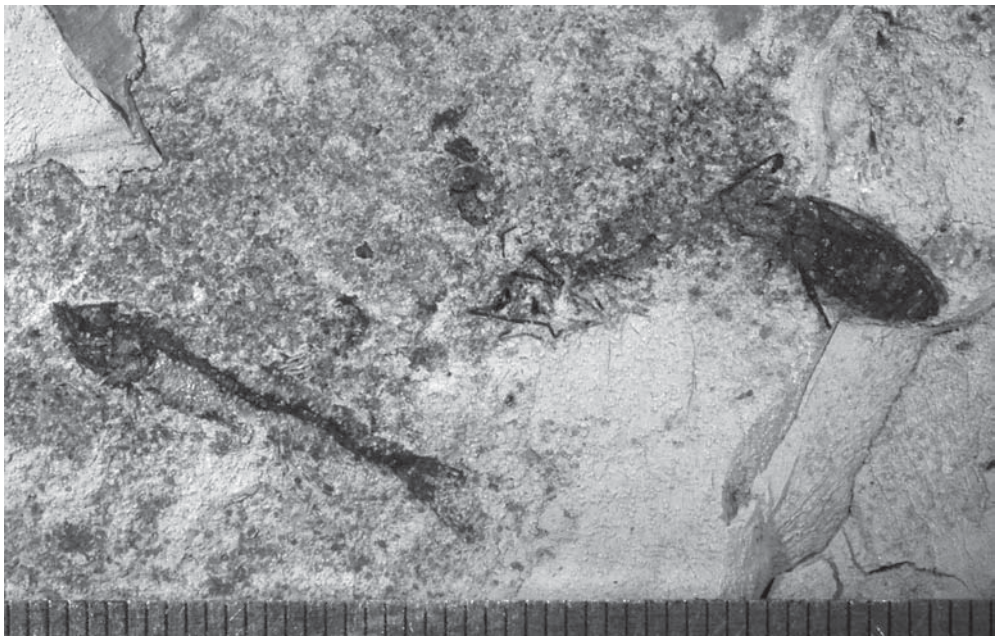


Рис. 91. Навозный жук афодий, захороненный вместе с глубоководной морской фотихтиидной рыбой *Vinciguerria merklini* Danilchenko; ранний миоцен (тархан) Керчи на Украине (фото А.П. Расницына).

щадью менее 4 квадратных миль и высотой не более 20 футов практически отсутствуют в современных осадках (Fosberg, 1969).

Лагунные отложения с тафономической точки зрения занимают более или менее промежуточное положение между морскими и озерными. Лагуны, отделенные от моря естественными барьерами, представляют благоприятные тафотопы для насекомых, так как обеспечивают условия с низкой энергетикой вблизи суши. Деятельность беспозвоночных в лагунах часто также низкая из-за мелководных или гиперсалинных условий.

Существует много важных энтомологических лагерштеттов лагунного происхождения, например ивагорские слои севера европейской части России (Сояна, казанский ярус средней перми), соленосные отложения Эльзаса (конец эоцена — начало олигоцена Франции), олигоценовые отложения южной Франции (Aix-en-Provence, Camoins-les-Bains, Dauphin, Puy-Saint-Jean и др.) и так называемый гидробиевый известняк (Hydrobienkalk) в бассейне Майна (Германия, миоцен). Лагунные палеоусловия связаны постепенными переходами, с одной стороны, с мелководными морскими фациями, с другой — с дельтовыми, эстуарными, маршевыми и другими прибрежными условиями. Поэтому границы между ними в определенной степени условны, и интерпретация, в частности, многих палеозойских местонахождений насекомых в этом плане неопределенна (гл. 2.3.3.2.2). Зольнгофенские литографские известняки накапливались внутри крупного спокойного водоема площадью около 3000 кв. км, отделенного барьерным рифом, который был не настоящей лагуной, а забарьерным бассейном (Barthel, 1970). В позднемиоценовом разрезе Монте Кастейаро в Италии битуминозные сланцы с наземными крылатыми насекомыми отлагались в морском заливе, ближе к берегу они переходят в лагунные мергели свиты Колумбачи (Colombacci) с нимфами стрекоз (Gentilini, 1984, 1989). Для раннемеловой свиты Крато в Бразилии предложена модель химически стратифицированной лагуны (Martill, 1993), но разнообразная фауна водных насекомых позволяет предполагать скорее пресноводные озерные условия, а морское влияние очевидно лишь в перекрывающей свите Сантана. Некоторые насекомоносные олигоценовые отложения на юге Франции (например, Cereste; Lutz, 1984a) вероятно также образовались в приморских соленых озерах, а не в лагунах.

В противоположность отложениям открытого моря, ориктоценозы лагун могут содержать не только крылатых, но и нелетающих наземных членистоногих, иногда в значительном количестве. Так, в Национальном музее естественной истории в Париже хранятся десятки неописанных пауков из Aix-en-Provence. Некоторые насекомые, захороненные в мелководных лагунах, вероятно, автохтонны (например, нимфы стрекоз надсемейства Libelluloidea и куколки Culicidae в олигоценовых и миоценовых отложениях южной Франции и Италии). В этих отложениях насекомые представлены главным образом ископаемыми отпечатками часто хорошей сохранности; обычны целые остатки. Отбор по размеру, вероятно, был слабым. Иногда встречаются трехмерные фосфатизированные остатки, например, в позднем мелу Центральной Азии (Несов, 1995, 1997); субфоссильный фосфатизированный паук указывался из лагунных фосфоритов высокого атолла Науру (Gill, 1955).

Контейнеры с ископаемыми насекомыми в морских и лагунных отложениях представлены ископаемыми смолами, а также повреждениями на ископаемых растениях. Кусочки смолы иногда встречаются в значительном количестве, но обычно ограничены относительно небольшим числом слоев. Иногда они сопровождаются обильными морскими ископаемыми (например, в позднем мелу Шаваршавана, Армения, в эоценовом Corbieres во Франции и в лондонских глинах: Алиев, 1977; Breton et al., 1999; Jarzembowski, 1999a). Однако обычно эти морские комплексы обеднены, указывая, что условия к какой-то мере нарушены (вероятно, понижена соленость). Некоторые отложения интерпретируются как лагунные (например, в мелу Астурии, Испания, и предположительно в миоцене Доминиканской Республики: Arbizu et al., 1999; Caridad, 1999). В других случаях отложения смолы связаны с периферийными областями речной дельты и должны рассматриваться скорее как речные, чем морские (раздел 2.3.3.2.3). Если фауна смолы содержит мало водных организмов, речной транспорт маловероятен. Некоторые смолы переотложены в морских осадках из неизвестных первичных отложений (например, бирмит: Zherikhin, Ross, 2000). Другие типы контейнеров в морских отложениях редки. Вероятно, некоторые пиритизированные насекомые в лондонских глинах были первоначально захоронены в древесине, впоследствии разрушенной.

Находки насекомых в морских отложениях важны прежде всего со стратиграфической точки зрения из-за большей точности их корреляции по сопутствующим морским ископаемым. Следует заметить, что морские отложения часто отражают фауну островов, обедненную и дисгармоничную в сравнении с континентальной биотой.

2.3.3.2. Водные не морские обстановки

2.3.3.2.1. Озерные отложения

Озера — короткоживущие бассейны по сравнению с морями, а скорость осадконакопления в них значительно выше; поэтому временной интервал, документированный озерной летописью, обычно короток — редко более одного миллиона лет, и гораздо больше перерывов осадконакопления. Однако озерные осадки — это основной ресурс палеоэнтомологического материала, и наиболее важные энтомологические лагерштетты (кроме ископаемых смол) связаны по преимуществу именно с ними. Сюда относятся позднекарбоновые отложения Комментри во Франции, ранняя пермь Чекарды на Урале, триасовые протопивская свита на Украине (Гаражовка), мадыгенская свита в Кыргызстане и тологойская свита в Казахстане (Кендерлык), надгруппа Ньюарк на востоке Сев. Америки, юрские джильская и согульская свиты Средней Азии (Согюты, Кызыл-Кия), позднеюрская карабастауская свита в Казахстане (Каратау), почти все высоко продуктивные насекомоносные юрские и раннемеловые свиты Сибири, Монголии и Китая, раннемеловые отложения Монцек и Лас Ойас в Испании, еманринской свиты Приохотья (Хетана), свиты Крато Бразилии (Сантана) и слои с ископаемыми Кунварры (Австралия), позднемеловые отложения российского Дальнего Востока (например, Обещающий), Орапы в Ботс-

ване, палеоценовые отложения Мена (Menat) во Франции и тадушинской свиты Приморья, эоценовые отложения Месселя и Экфельда в Германия, серии Грин Ривер в США, пограничные эоцен-олигоценовые мергели Бембридж в Англии, олигоценовые отложения Энштеля и Зиблоса в Германии, Большой Светловодной в Приморье, ископаемого озера Флориссант, отложений Крида и Кларкии и многочисленных озерных местонахождений Монтаны и Британской Колумбии в С. Америке, миоценовые насекомоносные отложения Испании (Izarra, Bellver de Cerdanya, Ribesalbes, Rubielos de Mora и др.) и Германии (Rott, Randeck, Oeningen), формаций Шаньван в Шаньдуне (Китай) и Барстоу в Калифорнии (США), пограничные миоцен-плиоценовые отложения Центрального Массива во Франции, плиоцен Виллерсхаузена в Германии, плейстоцен Сиобары в Японии, и множество других, менее богатых или менее изученных местонахождений по всему миру.

Многие важные находки насекомых в речных отложениях (включая дельтовые и пойменные) и осадочные комплексы прибрежных равнин также фактически связаны с линзами озерного происхождения. Распространение насекомых внутри речных последовательностей подробно проанализировано для триасовой формации Мольтено в Южной Африке (J. Anderson et al., 1998) и для юрских отложений южной Сибири, северного Казахстана и западной Монголии (Жерихин, 1985б, Жерихин, Калугина, 1985). В обоих случаях наиболее разнообразные и хорошо сохранившиеся ископаемые происходят из отложений, интерпретируемых как старичные (но паводковые осадки в них не описаны).

В озерных отложениях резко доминируют непосредственно захороненные остатки, тогда как роль контейнеров низка; в частности, важные отложения ископаемых смол в озерных отложениях не известны. Ископаемые следы довольно обычны и разнообразны, включая автохтонные следы движения и закапывания, переносные домики (ручейников, комаров-звонцов), а также разнообразные следы на аллохтонных остатках растений. Остатки водных организмов, включая преимагинальные стадии и линочные шкурки, хорошо представлены и часто составляют большинство ископаемых. Аллохтонные наземные насекомые также обычны, но представлены главным образом или исключительно крылатыми стадиями (за исключением гипоавтохтонных обитателей берега озера). Роль аллохтонных водных насекомых, принесенных из притоков, незначительна.

Обычны как целые, так и расчлененные остатки. Отпечатки насекомых обычно доминируют, но во многих местонахождениях встречаются более или менее уплощенные трехмерные остатки, иногда даже практически недеформированные трехмерные полости (например, в Izarra и Bembridge Marls). В некоторых местонахождениях (например, формации Крато и Барстоу, а также в Riversleigh в Австралии) встречаются минерализованные трехмерные инклюзы. Сохранность морфологических деталей часто тонкая, вплоть до электронно-микроскопического уровня (рис. 92, 93). Наилучшее качество ультраструктуры и химической сохранности кутикулы также отмечено в озерных отложениях (Enspel).

Обилие остатков насекомых изменчиво, варьируя от единичных остатков до массовых захоронений, что не обязательно связано с событиями массовой гибели и

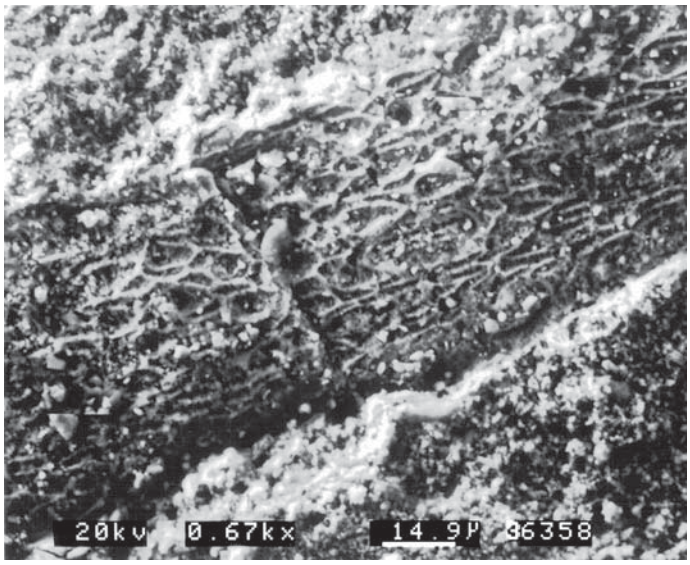


Рис. 92. Сегмент антенны наездника *Cretobraconus robustus* Rasnitsyn & Sharkey (Hymenoptera: Eoichneumonidae) с хорошо сохранившимися структурами, связанными с сенсиллами; ранний мел Байсы в Забайкалье (голотип, SEM by H.H. Basibuyuk, длина линейки 14,9 мкм).

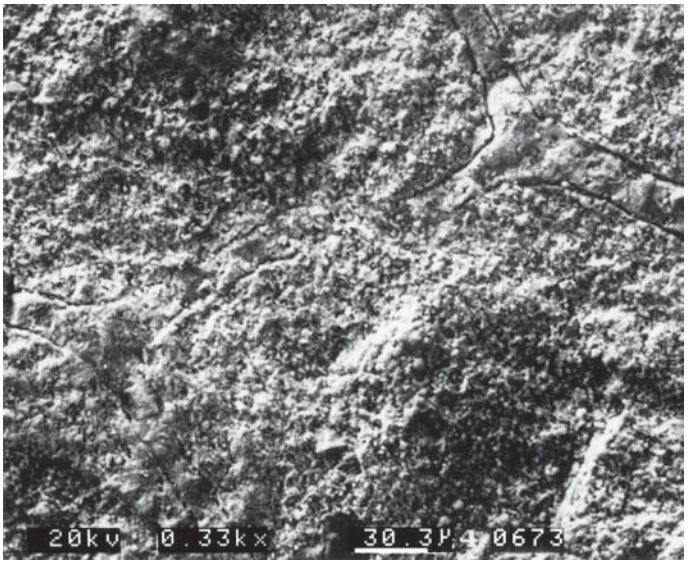


Рис. 93. Детали строения жилок наездника *Tanychora petiolata* Townes (Vespida: Ichneumonidae) из нижнего мел Байсы в Забайкалье (голотип, SEM by H.H. Basibuyuk, длина линейки 30,3 мкм).

может быть результатом простого накопления. Многочисленные хорошо сохранившиеся остатки в основном встречаются в тонко слоистых микритовых породах различного состава, особенно в мергелях, туффитах и диатомитах. В озерных последовательностях обычно много насекомоносных слоев, но в вулканических обломочных отложениях насекомые часто ограничены немногими тонкими пепловыми слоями. Состав комплексов насекомых весьма изменчив как внутри, так и между разрезами. Ориктоценозы небольших озер, например, стариц, обычно содержат много водных и сравнительно немного наземных насекомых, главным образом, среднего размера и крупных. То же характерно для мелководных прибрежных отложений крупных озер. В удаленных от берега частях крупных озер бентосные преимагинальные стадии менее многочисленны или даже отсутствуют, тогда как доля мелких воздушных насекомых возрастает. Различия могут быть очень резкими, вплоть до того, что ориктоценозы оказываются почти несравнимыми. В теплых регионах участки акватории, населенные бентосными насекомыми, сокращаются; отложения разного возраста также различаются в этом отношении.

2.3.3.2.2. Болотные и другие отложения переувлажненных обстановок

В палеонтологической летописи хорошо представлены мелководные биотопы с богатой растительностью; по большей части это различные лигнито- и угленосные отложения. Однако их палеоэнтомологическое значение довольно ограничено. Остатки насекомых нередки в угленосных слоях и в самих углях некоторых типов (например, Pierce, 1961), но состояние их сохранности обычно довольно плохое. В ориктоценозах сильно доминируют наиболее устойчивые фрагменты, такие как надкрылья жуков, тараканов и т.п., а целые остатки в лучшем случае редки. Остатки более или менее сдавлены и обычно углефицированы, скульптура и другие тонкие детали как правило сглажены. Доминируют локальные гипоавтохтонные элементы, жившие непосредственно на болотной растительности, а воздушные стадии насекомых редки, указывая на низкую уловистость танатотопа. В крайних случаях даже довольно большая коллекция может содержать представителей только немногих видов (например, цикадки в Кербо, верхняя пермь Сибири). Ископаемые следы насекомых обычно редки, за исключением повреждений древесины и других остатков растений. Позднемеловые отложения Аркагалинского угольного бассейна в Приморье и эоценовые отложения Гейзельталя (Германия) являются хорошими примерами богатых болотных ориктоценозов насекомых. Гейзельталь особенно важен, потому что это местонахождение является хорошо известным лагерштеттом позвоночных, знаменитым их исключительной сохранностью, иногда вплоть до сохранения мягких тканей. Знаменитые карбоновые угольные почки, содержащие исключительно хорошо сохранившийся растительный материал, практически лишены остатков насекомых. Если сравнительно разнообразные и лучше сохранившиеся комплексы насекомых все же встречаются в угленосных отложениях, то они обычно ограничены слоями, образовавшимися в более открытых озерных условиях и содержащих меньше угля, например, в большинстве палеозойских местонахожде-



Рис. 94. Майский жук (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae), сохранившийся как недеформированная трехмерная полость в образце болотной железной руды; голоцен Протопопово, Кемеровская область в Сибири (фото А.П. Расницына).

ний. Богатые насекомыми юрские отложения Баян-Тэга, угольного карьера с многометровыми слоями угля в Монголии, представляют исключение.

В плиоцене и четвертичном периоде ситуация иная: здесь торфяные отложения являются одним из важных источников палеонтологического материала, за исключением чистого плотного мохового торфа. Больше всего насекомых содержат торфа с примесью минеральной составляющей и аллохтонные (намывные), образованные за счет принесенного водой растительного детрита. В торфяных комплексах также доминируют фрагменты жуков, но степень их сохранности много лучше, чем в более древних отложениях, и фауна включает в основном или (в четвертичных отложениях) почти исключительно современные виды, допускающие уверенное определение на основании имеющихся фрагментов (подробнее см. Elias, 1994).

Редкий случай сохранности представляет трехмерный остаток надкрылья майского жука в болотной железной руде из Протопопова Кемеровской области (рис. 94). Возраст остатка не известен (Залесский, 1961), но он должен быть очень молодым, вероятно, голоценовым.

Наиболее важными типами контейнеров, встречающиеся в болотных отложениях, являются смолы и древесина, содержащие в основном или исключительно гипоавтохтонный материал из окружающего леса. Ископаемые смолы в углях нередки, но этот тип захоронения технически неблагоприятен, так как извлекать смолу из довольно твердого угля трудно. Во многих случаях доля внутренней смолы, не содержащей инклюзов насекомых, может быть высока. Однако имеются некоторые важные местонахождения насекомых, включая первичные отложения палеоценового сахалинского янтаря в бассейне реки Найба, эоценовый фушунский янтарь Китая, и миоценовые смолы Малайзии (Merit-Pila Coalifield, Sarawak). Фауна смолы обеднена из-за однообразия местообитаний, особенно низко разнообразие водных форм.

Единственное важное местонахождение насекомых с древесными контейнерами (Piilonsuo в Финляндии, голоцен; см. 2.3.2.2.2) происходит из торфяного болота; из дочетвертичных отложений не известно ни одной важной находки.

2.3.3.2.3. Речные отложения

Речные отложения очень разнообразны и включают, кроме русловых, осадки, накапливающиеся в покинутых руслах, старицах, пойменных болотах, береговые валы и т.д., и особенно в дельтовых и эстуарных отложениях. Остатки насекомых нередки и иногда обильны, но обычно фрагментарны из-за более или менее длительного переноса и постоянных нарушений осадка в тафотопе. В отличие от болотных отложений, остатки внутри одного речного комплекса отсортированы течением по размеру. Лучше сохранившиеся остатки встречаются в низкоэнергетических условиях, таких как заводи, покинутые русла, старицы и особенно дельты. Самые важные энтомологические лагерштетты в дельтовых отложениях это Мэзон Крик (верхний карбон Иллинойса, США), вольциевый песчаник в Вогезах (средний триас Франции), а также основные местонахождения пурбека и вельда (ранний

мел Англии), но даже здесь целые (не расчлененные) остатки редки. Как отмечалось выше, анализ распределения насекомых показывает, что и в речных комплексах наилучшая сохранность свойственна насекомым в озерных (старичных), а не в собственно речных осадках. Однако разнообразие наземных насекомых возрастает с увеличением речного влияния, потому что комплексы становятся более политопными, например, в юрской черемховской свите в Сибири (Жерихин, Калугина, 1985). В Мэзон Крик насекомые хорошей сохранности встречаются в основном в сидеритовых конкрециях, образовавшихся в заболоченных частях дельты (Baird et al., 1985a,b). Ископаемые следы могут быть нередкими, особенно в пойменных условиях прошлого.

Таким образом, значение речных отложений для прямого захоронения насекомых довольно ограничено. В противоположность этому самые богатые отложения смолы связаны с палеодельтами, где накапливались древесные стволы и их фрагменты, переносимые из различных частей речного бассейна. Таковы все основные сибирские меловые местонахождения, позднемеловые смолы Нью Джерси и основные отложения балтийского янтаря на полуострове Самланд в Калининградской области. Фауна этих смол обогащена водными организмами, включая не только многочисленных водных двукрылых, но и поденок, ручейников и т.д. Особенно это характерно для смол типа ретинита, первоначально захороненных аллохтонно в речных отложениях.

2.3.3.2.4. Родниковые отложения

Родниковые отложения спорадичны и локальны, но они представляют большой интерес в неморской палеонтологии, потому что вода источников часто минерализована и иногда горячая, что благоприятствует быстрой фоссилизации и исключительной сохранности органических остатков. Поэтому родниковые отложения привлекают внимание как лагерштетты по сохранности, даже если остатки насекомых там редки. Ископаемые в отложениях источников могут быть обызвествлены (например, в травертине) или, реже, окремнены, например, в кремнистом известняке (chert). Самые известные местонахождения этого типа — Бёттинген в Германии (Zeuner, 1931) и остров Русинга в Кении (Leakey, 1952), оба миоценового возраста. Другие примеры включают знаменитое девонское местонахождение Райни в Шотландии (Kühne, Schlüter, 1985; именно отсюда описаны ринии — одни из древнейших наземных растений), олигоценовый так называемый полуопал из Лужице в Чехии (Beier, 1952), миоценовые отложения Куми (Kymi) в Греции (Bachmayer et al., 1971), миоценовые пещерные натечные отложения (cave flowstone) Пшеворно в Польше (Galewski, Glazek, 1973, 1977); восточный алебастр (onyx marble) Аризоны, США и Мексики (Pierce, 1950, 1951) неизвестного, возможно третичного возраста, и травертиновые отложения Хобарта в Тасмании (миоцен; R. Johnston, 1888), Веймара в Германия (плейстоцен; Joost, 1984), г. Цецен-Ула в Монголии (предположительно неоген или четвертичный, не опубликовано), и Коби в Грузии (вероятно, голоцен; Залесский, 1961).

Рассматриваемые комплексы в основном аллохтонны, в лучшем случае с немногими водными насекомыми (за исключением некоторых травертиновых отложений, например, Пшеворно и Веймар), и могут отражать фауну местообитаний, плохо представленных в других отложениях. Здесь нередки необычные находки, такие как нелетающие наземные и мягкотелые насекомые. Сохранность иногда трехмерная. Следы и ископаемые контейнеры практически отсутствуют.

2.3.3.3. Субаэральные (не водные) захоронения

Наземные тафоценозы высоко разнообразны, но обычно неустойчивы во времени, вероятность их фоссилизации и долговременной сохранности невысока. Большинство таких захоронений целиком или почти целиком ограничены четвертичным периодом, и только немногие их типы изредка представлены в более древних толщах. Однако они заслуживают особого внимания, представляя уникальную информацию о местообитаниях, мало известных по другим источникам.

Отложения **пещер и карстовых полостей** обычно представлены органическим детритом, обломочным и/или хемокластическим материалом, накапливавшимся в основном в субаэральных условиях, хотя они могут накапливаться и в некоторых стоячих и текучих водоемах. Актуалистические данные показывают, что карстовые полости могут задерживать более 90% насекомых, принесенных водой во время случайных наводнений (Décamps, Laville, 1975). Субфоссильные насекомые встречаются в органических отложениях, включая гуано, человеческие испражнения, навоз наземных ленивцев и органический детрит (Parmalee, 1967; Callen, 1970; Heizer, 1970; Nelson, 1972; Nissen, 1973; Waage, 1976; Worthy, 1984; S.A. Elias et al., 1992b). В таких комплексах доминируют остатки съеденных насекомых и пупарии копрофильных двукрылых; не отмечено ни одного специализированного троглобионта. Уникальное местонахождение в кремнистых натеках, отложенных термальными водами в пещере в мраморизованном известняке, описано из позднего миоцена Пшеворно в Польше (Galewski, Głazek, 1973, 1977). Здесь найдено несколько видов жуков-плавунцов, представленных трехмерными остатками прекрасной сохранности. Это местонахождение необычно как в отношении состояния сохранности, так и присутствия водных насекомых в пещерных отложениях. Имеются указания ископаемых следов насекомых в пещерах, например, четвертичное гнездо пчелы из пещеры в Малайзии (Stauffer, 1979). Остатки насекомых заслуживают большого внимания при палеонтологических и археологических исследованиях пещер.

Карстовые полости и трещины служат ловушками для наземных позвоночных; имеется несколько важных лагерштеттов такого происхождения (Behrensmeyer, Hook, 1992). Необычно высокая концентрация костей влияет на химический диагенез; в частности, могут встречаться неморские фосфоритовые отложения. Знаменитые эоцен-олигоценовые карстовые фосфориты Керси во Франции содержат интересную фауну насекомых (Handschin, 1947). Из нескольких местонахождений в Керси были собраны несколько сотен остатков насекомых. Насекомые сопровождают ископаемых позвоночных также в олигоценовом фосфоритовом карсте Рон-

хайма в Германии (Hellmund, Hellmund, 1996a) и в «среднетретичных» отложениях Австралии (Dunsinane at Riversleigh, Duncan et al., 1998). Вероятно, насекомые составляют обычный, если не универсальный, компонент фауны фосфоритовых карстов, но исследователи позвоночных не всегда их замечают. Фауны фосфоритов представляют собой большой интерес как из-за их хорошей сохранности, так по таксономическим и экологическим причинам. Насекомые здесь фосфатизированы и имеют трехмерную сохранность, однако их остатки часто неполные и почти всегда лишены конечностей. В комплексах доминируют нелетающие наземные насекомые, включая многочисленных личинок и куколок; найдены также другие наземные членистоногие, такие как двупарноногие многоножки. Почти все насекомые либо некрофаги, либо хищники, несомненно, привлеченные падалью позвоночных; причем особенно многочисленны пупарии мух. Описана даже куколка Braconidae внутри пупария мухи Phoridae, это находка — наиболее необычный тип контейнера — насекомое в насекомом. Другие ископаемые контейнеры отмечены не были, хотя вполне возможны находки насекомых внутри костей позвоночных.

Фрагментарные остатки жуков найдены в позднетриасовом заполнении карстовых расщелин в Южном Уэльсе в Великобритании (Gardiner, 1961). Триасовый карст этой области довольно хорошо известен и содержит интересную фауну позвоночных (Halstead, Nicoli, 1971; Benton, 1989; Simms, 1990), но остатки насекомых здесь по-видимому очень редки. Осадки не фосфатизированы, и сохранность насекомых довольно плохая. Фауна тетрапод предположительно интерпретировалась как происходящая с возвышенных областей, но находки морского планктона в содержимом расщелины показывают низкую гипсометрию и близость морского побережья (J. Marshall, Whiteside, 1980). Знаменитое раннемеловое местонахождение Бернисар в Бельгии, откуда происходит динозавр игуанодон и где были также найдены несколько насекомых (Laméere, Severin, 1897), предположительно интерпретировалось как обвалившийся карстовый грунт, что по-видимому неверно (Behrensmeyer, Hook, 1992). В целом, древние карстовые отложения заслуживают большего внимания палеонтологов.

Эоловые отложения практически не содержат остатков насекомых. Отсутствие остатков даже субфоссильных насекомых показывает чрезвычайно низкую вероятность сохранения в этих условиях. Наоборот, ископаемые следы насекомых широко распространены и могут быть обильны. Следы роющих насекомых, особенно ходы термитов, отнесенные главным образом к родам *Psammotermes* и *Hodotermes*, обычны в плейстоценовых (R. Smith et al., 1993) и неогеновых (Senut et al., 1994; Seely, Mitchell, 1986) песках Намибии. В четвертичных известковых песчаных дюнах Канарских островов найдено много гнезд одиночной пчелы (Ellis, Ellis-Adam, 1993); довольно разнообразные ходы насекомых отмечены из сходных четвертичных отложений Багамских островов (Curran, White, 1991). В четвертичных эоловых песках описаны норки навозных жуков (Ahlbrandt et al., 1978; Brussars, Runia, 1984). В четвертичных дюнных и междюнных отложениях Австралии (Tilley et al., 1997) и в позднем мелу Монголии и Северного Китая (P. Johnston et al., 1996; Tilley et al., 1997) иногда обычны коконы куколок жуков. Богатые и разнообразные ихно-

ценозы насекомых обнаружены в юрских эоловых отложениях США (Faul, Roberts, 1951; Ekdale, Picard, 1985) и Бразилии (Fernandes et al., 1990).

Ископаемые почвы (см. Catt, 1987 о терминологических проблемах) довольно часто встречаются в континентальных разрезах разного возраста, начиная с докембрия, но подобно другим субаэральным отложениям более обычны и лучше сохранились в молодых, особенно в четвертичных разрезах (информацию по ископаемым почвам можно найти у Yaalon, 1971; Retallack, 1981a, 1986; Wright, 1986; Catt, 1987). Гидроморфные почвы, свойственные переувлажненным условиям, лучше представлены в летописи, но и толстые коры выветривания, сформировавшиеся на древних водоразделах, также широко распространены. Хорошо сохранившиеся органические остатки в ископаемых почвах редки и представлены в основном костями позвоночных и кремнистыми фрагментами растений (Behrensmeyer, Hook, 1992), а тафономический потенциал насекомых здесь низок. Субфоссильные остатки насекомых указаны из голоценовых почв (Назаров и Карасев, 1992); случайные фрагменты насекомых сохраняются в подземных ходах, например, мандибулы термитов в их ходах (Machdo, 1982, цит. по Nel, Paicheler, 1993). Богатая фауна насекомых известна из четвертичных почв, погребенных под вулканическим пеплом на Аляске и Юконе (Höfle et al., 2000; Zazula et al., 2006) Насекомые здесь отличной сохранности и несут признаки автохтонности: многие скелеты не расчленены, на долгоносиках сохранились волоски и чешуйки.

Фюзенизированные остатки из сгоревшей подстилки вероятно имеют высокую вероятность сохранения, но их распространение и тафономия слабо изучены, а отношение к ископаемым почвам неясно. Растительная подстилка, сохранившаяся in situ, описана в некоторых ископаемых лесах, захороненных под грязевыми потоками и вулканическим пеплопадом, и иногда демонстрирует исключительную сохранность (Taggart, Cross, 1980; Yuretich, 1984; Basinger, 1991). Теоретически такие горизонты фоссилизованной подстилки могут содержать остатки насекомых и потому заслуживают внимания палеоэнтомологов, но опубликованных данных такого рода нет. Наоборот, ископаемые следы широко распространены и часто обычны, в том числе норки насекомых, куколочные камеры, подземные гнезда и запасы пищи (например, навозные шары, растительные остатки). Гнезда со стенками, покрытыми секретами, экскрементами, остатками растений и т.д., имеют повышенный тафономический потенциал (Genise, 2000). Таким образом, ископаемые почвы представляют важный источник информации для ихнологии насекомых.

Как упоминалось, современные почвенные профили могут содержать автохтонно захороненные субфоссильные смолы (копалы) с включениями насекомых. Смолы иногда встречаются и в ископаемых почвах, например, в эоцене Арктической Канады (Eureka Sound Group, Axel Heiberg Is., Tarnocai, Smith, 1991). Фауна этих смол представляла бы большой палеоэкологический интерес, но к сожалению положительных данных на этот счет пока не известно.

Разнообразные органические остатки, включая остатки пищи, паразитов, случайных посетителей, и т.д., могут накапливаться в **норах позвоночных**, которые могут способствовать сохранению их содержимого, составляя важный источник

данных для последнего, относительно краткого временного интервала, измеряемого тысячами лет (Dinesman, 1979, 1992). Норы позвоночных встречаются и в более древних почвах (Behrensmeyer, Hook, 1992), но дочетвертичных остатков насекомых из них пока не зарегистрировано. В субфоссильных комплексах насекомые иногда многочисленны, но слабо изучены, за исключением нор грызунов *Neotoma* spp. на юге США и прилежащих регионах Мексики возрастом от примерно 200 до более чем 43000 лет (Ashworth, 1976; Elias, 1987, 1990, 1994; W. Hall et al., 1988, 1989, 1990; MacKay, Elias, 1992; Van Devender, Hall, 1994), а также нор арктических сусликов (*Spermophilus parryii*), из северо-восточной Сибири и Юкона (Губин и др., 2003; Zazula et al., in press.)

Содержимое упомянутых норок на юге С. Америки цементировано мочой грызунов, обеспечивая часто прекрасную сохранность остатков, кроме их первоначальной окраски. В комплексах резко доминируют формы с наиболее прочным скелетом, в частности, жуки и муравьи, тогда как участие клопов, двукрылых и прямокрылых занижено по сравнению с содержимым современных нор. Захоронение избирательно также с экологической точки зрения, демонстрируя преобладание факультативных инквилинов гнезд, таких как хищники и некрофаги. Паразиты грызунов, например, блохи, на удивление редки. Остатки насекомых в фекальных пеллетах фрагментарны и не определимы. В норах арктических сусликов больше всего содержится остатков пупариев мух и жуков-навозников, только в одной из нор на Юконе найдены остатки блох. А в целом содержание нор напоминает состав энтомофауны из одновозрастных отложений другого генезиса тех же районов, часть остатков возможно попала в норы вместе с породой. Уникальная находка хорошо сохранившейся вши, описанной в качестве нового, вымершего вида *Neohaematopinus relictus*, сделана в плейстоценовой норе суслика (*Citellus*) в бассейне р. Индигирки (Дубинин, 1948). Как вши, так и трупы их хозяев сохранились в вечной мерзлоте.

Информация о субфоссильных насекомых из нор других позвоночных скудна. Они указывались из позднечетвертичных нор барсука в Серебряном Бору в Москве (Панфилов, 1965; Попов, 1968а; Медведев, 1976). В комплексах доминируют жуки; в отличие от фекалий *Neotoma*, копролиты барсука содержат определимые остатки жуков и клопов, которые вероятно жили за пределами нор. В.Ю. Ратников (1988) упоминает многочисленных насекомых, в основном жуков, из позднечетвертичных нор птиц в Змеевке Белгородской обл., но без более точного определения. Он предполагает, что насекомые преимущественно представляют добычу птиц.

Значение **грязевых потоков и оползней** в палеонтологии насекомых, по-видимому, невелико. Сохранность их остатков в этих условиях маловероятна, однако некоторые типы ископаемых следов насекомых могут сохраниться, например, ходы в древесине в ископаемых лесах, захороненных in situ грязевыми потоками.

Существуют указания насекомых и других наземных членистоногих в субаэральных **вулканогенных отложениях**, но их тафономия не ясна. Возможно, в действительности они сохранялись в отложениях горячих источников в областях активной вулканической деятельности. Залесский (1961) упоминает три сегмента, предположительно отнесенные к ногохвостке, найденные в четвертичной вулкани-

ческой брекчии в Иране. Опубликованы изображения трехмерно сохранившихся гусениц с четвертичных лавовых полей в Австралии (Gill, 1955). Минерализованная многоножка описана из вулканической породы в Калифорнии (Pierce, 1945b).

Открытая нефть действует как высоко эффективная ловушка для насекомых, но такие отложения (асфальт, гудрон) нестабильны во времени и ограничены четвертичным периодом. Однако здесь они известны из различных регионов, включая Калифорнию (знаменитые асфальтовые отложения La Brea и McKittrick: S. Miller, 1983), Карпаты (озокеритовые отложения Борислава и Старуни: Łomnicki, 1894; Schille, 1916), Азербайджан (асфальтовые отложения Бинагоды: Богачев, 1939), Тринидад (K. Blair, 1927) и Перу (Talara tar seeps: Churcher, 1966). В комплексах доминируют жуки, но хорошо представлены и другие насекомые, например, прямокрылые, клопы, двукрылые. Нелетающие формы встречаются редко. Степень сохранности часто прекрасная, иногда частично сохранен химический состав кутикулы (Stankiewicz et al., 1998a). Водные группы, представленные исключительно крылатыми имаго, также иногда могут быть обычны, например, водные жуки в Бинагоды. Пупарии мух некрофагов найдены в костяных контейнерах, особенно внутри черепов, в асфальтах Ла Бреа (Pierce, 1945a; Gagné, 1982). Черепа мамонтов, сохранившиеся в мерзлоте, также бывают буквально набиты пупариями.

Крупные и относительно древние ледниковые щиты расположены там, где современные насекомые отсутствуют или почти отсутствуют, а дальний их транспорт маловероятен, но небольшие и сравнительно молодые горные **ледники** иногда содержат субфоссильных насекомых. Несколько ледников в Скалистых Горах известны как уникальные местонахождения многочисленных остатков саранчевых, датированных от 200 до почти 800 лет назад (Lockwood et al., 1988, 1990, 1991, 1992a,b). Их остатки встречаются в большом количестве на нескольких уровнях внутри льда и обнажаются при таянии ледника. Комплекс включает несколько видов, как альпийских, так и обитателей низменных районов. При этом доминант *Melanoplus spretus* (Walsh) является мигрирующим равнинным видом, ныне вымершим. Фрагментарные остатки доминируют даже в материалах из неповрежденных слоев, что показывает, что мертвые насекомые разрушались либо на поверхности снежного танатотопа до захоронения, либо уже в тафотопе в результате проникновения талых вод. Встречаются также целые экземпляры, но ни один из них не сохранил прижизненную окраску. Другие насекомые практически не найдены. Считается, что ледниковые саранчевые тафоценозы образовались в результате массовой гибели на ледниках мигрирующих особей. Актуалистические наблюдения показывают, что во время вспышек численности некоторые виды североамериканских саранчевых, включая *M. sanguinipes* (F.), очень близкий к *M. spretus*, действительно в большом количестве встречаются в горах на снегу (G. Alexander, 1964; Price, 1985). Более древние (около 5000 лет) насекомые недавно указаны в ледниковых буровых колонках из боливийских Анд (Thompson et al., 1998). Горные ледники в различных частях мира заслуживают большего внимания в этом отношении. Ископаемые контейнеры из ледников не известны.

Ледники могут покрывать большие территории вместе с их естественной растительностью. На Земле Эльсмира в Арктической Канаде хорошо сохранившаяся

растительность тундры XV-XVII веков наблюдались вдоль края отступающего ледника (Bergsma et al., 1984). Насекомые там не отмечены, но их остатки могут оставаться в почве, тогда как с поверхности почвы остатки должны были быть смыты талыми водами и либо разрушены, либо переотложены на некотором расстоянии в современных осадках. Последнюю возможность следует принимать во внимание при интерпретации четвертичных комплексов насекомых, захороненных во время отступления ледников.

Остатки насекомых из **археологических материалов** отмечаются различными авторами еще с XIX века (Sieber, 1820; Patterson, 1835; Domaison, 1887; F. Blair, 1908; Alluaud, 1910; Lesne, 1930; Alfieri, 1932; Monte, 1956; см. также Amsden, Boon, 1975). Систематические исследования в этой области начались с 1970-х годов, когда археоэнтомология возникла как особая научная дисциплина (обзоры см. Buckland, 1976; Kenward, 1978; Elias, 1994; Moret, 1996). Условия захоронения насекомых в древних стоянках человека разнообразны. Некоторые из них принципиально не отличаются от не антропогенных захоронений (например, в прудах и пещерах), другие более специфичны, например, культурный слой, образованный антропогенным детритом внутри и вне помещений, могилы, кладовые с запасами и т.д.

Большое число микростаций, созданных человеком, могут действовать как места накопления остатков насекомых, включая дороги, мощенные деревом (Ullrich, 1972), древние тропинки через болота (Buckland, 1979), колодцы (Alvey, 1968; Coope, Osborne, 1968), пещерные жилища индейцев пуэбло (Graham, 1965), погреба (O'Connor, 1979), отхожие места (Moore, 1981; Osborne, 1981), ямы (Buckland et al., 1976), и т.д. Естественные и созданные человеком контейнеры также разнообразны. Деревянные строения, поврежденные насекомыми, иногда могут содержать их хорошо сохранившиеся остатки (Buckland et al., 1974) (рис. 95). Высоко специализированные комплексы потребителей сухого мяса (кожееды, жуки-пестряки рода Necrobia, моли), а также точильщики и другие насекомые, питающиеся сухим растительным материалом, были обнаружены в египетских мумиях (обзор см. Huchet, 1995). Насекомые были собраны с мумифицированных трупов в древних могилах и в других местах, включая Гренландию (J. Hansen, 1989; Bresciani et al., 1983) и Аляску (Horne, 1979), а также с трупов людей, сохранившихся в болотном торфе (Girling, 1986). Иногда насекомые, захороненные с трупами людей, обнаруживаются в древних могилах вместе с человеческими костями (Rothschild, 1973). Наличие артефактов, сделанных из искусственных материалов, например, металлов, может изменять локальный химизм среды и повлиять на сохранность насекомых в их окружении (Beier, 1955). Иногда большое количество насекомых собиралось человеком специально, вероятно, в качестве амулетов или украшений (Schlüter, Dreger, 1985; Levinson, Levinson, 1996). Любопытное археологическое свидетельство фальсификации коммерческого товара представляет находка надкрылий *Cetonia* вместо шпанской мухи (*Lytta vesicatoria*) в грузе голландского корабля (Hakbijl, 1987). Еще один редкий случай находки насекомых, сделанной во время морских археологических исследований — насекомые, повреждавшие зерновой груз древнеримского корабля (Pals, Hakbijl, 1992).



Рис. 95. Субфоссильные остатки долгоносика *Hexarthrum exiguum* Boheman (Coleoptera, Curculionidae), сохранившиеся в ходах во фрагменте деревянной постройки из археологической раскопки в Эребуни в Армении; VIII век до н.э. (ПИН 5260/1; фото А.П. Расницына).

Наилучшая сохранность остатков наблюдается в анаэробных и резко аридных условиях и в вечной мерзлоте. Обычно доминируют жуки и/или пупарии мух как самые прочные остатки. Комплексы обогащены синантропными видами, редкими или не известными в других типах тафоценозов. В антропогенных условиях тафоценозы даже в ординарных условиях могут выглядеть необычно по сравнению с естественными. Так, комплексы из донных осадков древних колодцев в Англии (Osborne, 1969), Испании (Moret, Martín-Cantario, 1996) и на Северном Кавказе (Antipina et al., 1991) содержат большое число жуков-навозников, указывая, что колодцы вероятно использовались для водопоя крупного рогатого скота. Ничего подобного не известно из естественных четвертичных местообитаний. Находки вредителей продовольственных запасов (обзор см. Buckland, 1981, 1991; Kislev, 1991), технических вредителей (Warner, Smith, 1968) и паразитов человека (например, Ewing, 1933; Rothschild, 1973; Fry, 1976; Bresciani et al., 1983; Buckland, Sadler, 1989;

Sadler, 1990) нередки, показывая, что археоэнтомологические исследования могут прояснить историю их распространения с большими подробностями. Некоторые археоэнтомологические данные были использованы для проверки биогеографических гипотез об истории распространения синантропных видов (Teskey, Turnbull, 1979; J. Alexander et al., 1991) или для реконструкции региональной эпидемиологической истории болезней, переносимых насекомыми (Summers, 1967). Однако в целом быстро растущий объем археоэнтомологической информации часто остается неизвестным большинству энтомологов.

Древние рисунки и скульптуры насекомых (см. Latreille, 1819; O. Keller, 1913; Schimetschek, 1978; Ward, 1978; Langer, 1982; Parent, 1987) также имеют археоэнтомологический интерес, так же как сведения о разведении насекомых древними (Crane, Graham, 1985a,b). Такие иллюстрации обычно имеют небольшой возраст, но имеются и сообщения об изображении пещерного прямокрылого (*Troglophilus* sp.), нацарапанного на кости в позднепалеолитическом археологическом материале из Франции (Chopard, 1928, цит. по Zeuner, 1939).

2.3.3.4. Избирательность каменной летописи

Из сделанного обзора видно, что разнообразие обстановок захоронений насекомых, сохранившихся в палеонтологической летописи, максимально в самых молодых отложениях и постепенно уменьшается с их возрастом. Эта закономерность была отмечена еще И.А. Ефремовым (1950), который в дальнейшем предложил особую дисциплину литолевмономию, которая должна исследовать эту форму избирательности. В отличие от тафономии, этот термин не был принят, но сам феномен твердо установлен и рассматривался многими авторами.

Породы, расположенные выше базиса эрозии, подвержены эрозии, скорость которой варьирует в зависимости от локальной и региональной физиографии, климата, растительного покрова и устойчивости субстрата. При прочих равных, более высокие участки ландшафта эродируют быстрее, и продукты их распада покрывают локальные впадины, препятствуя их эрозии. В горных областях с большим высотным градиентом время запаздывания эрозии долин по сравнению с их окружением может быть значительным. В вулканических областях долговременная защита от эрозии может быть гарантирована перекрывающими потоками лавы или мощными отложениями вулканического пепла. Высокая пористость пепловых отложений и определенного типа лав особенно благоприятны, переводя поверхностный сток в подземный и тем минимизируя эрозионное действие водных потоков (Соколов, 1973). Однако единственный механизм, гарантирующий от эрозии, является опускание отложений ниже уровня ее базиса, что выводит их из-под эрозии. Впрочем, низко лежащие породы тоже могут быть вновь подняты до эрозионной зоны. С другой стороны, океанические донные осадки также со временем исчезают из-за субдукции океанической коры.

Отсюда следуют два важных обстоятельства, влияющих на сохранность осадков. Во-первых, чем древнее осадки, тем меньше их сохранившийся относительный объем,

и тем больше площадь, подвергшаяся полной эрозии. Другими словами, геологическая неполнота палеонтологической летописи возрастает со временем. Во-вторых, этот процесс неравномерный, селективный, и разнообразие условий, документированное осадочной летописью, уменьшается в более древних отложениях. Поэтому позднекайнозойская летопись более полна и включает обстановки, редко или никогда не представленные в более древних отложениях. Эпиконтинентальные морские отложения тафономически наиболее благоприятны, так что в палеозойской летописи очень слабо представлены условия, отличные от мелководных морей и их прибрежных районов. Самые древние отложения наиболее сильно искажены с точки зрения представленных там местообитаний. Эта закономерность не может не влиять на концепции эволюции биологического разнообразия, но трудно сказать, в какой мере тенденция роста общего биоразнообразия от палеозоя до наших дней преувеличена тафономией.

2.3.3.5. Микрофоссилии и хемофоссилии насекомых.

Микрофоссилии насекомых несомненно обычны и широко распространены, но слабо изучены. Отложения с большим количеством остатков насекомых должны также содержать большое число разнообразных микрофоссилий, которые, однако, редко заметны. Н.С. Калугина (в Расницын, 1986б) упоминает фарингеальные сфинктеры личинок хаоборид рода *Astrocorethra* Kalugina в раннемеловых озерных отложениях Западной Монголии, в массе встречающиеся на тех же поверхностях напластования, что имаго и куколки этих комаров. Д. Баттен изобразил некоторые микрофоссилии насекомых из вельда Англии (Batten, 1998). Изолированные чешуйки бабочек указывались из раннемеловых ливанских (Whalley, 1978) и позднемеловых французских янтареподобных смол (Schlüter, 1978), а также из палеоценового сахалинского янтаря (Жерихин, 1978). В копролитах рыб в эоцене Месселя (Германия) были найдены многочисленные остатки личинок комаров Chironomidae и Chaoboridae, не найденные вне копролитов (Richter, Wedmann, 2005).

Существуют также указания микрофоссилий насекомых из отложений, где другие остатки насекомых не найдены. Упоминаются микрофоссилии насекомых, включая чешуйки бабочек, и орибатидных клещей в палинологических пробах из раннего мела Украины (Воронова, Воронова 1982; Воронова, 1984, 1985). Чешуйки тонкопрядов (Hepialidae) найдены в позднем эоцене Новой Зеландии (Waikato Coal Measures, Evans, 1931). Чешуйки бабочек отмечены также из кайнозойских туффитов Германии (Schulz, 1927). Разнообразные микрофоссилии (щетинки, чешуйки, небольшие фрагменты кутикулы насекомых и т.д.) известны из эоценовых озерных отложений Южной Австралии (Maslin Bay, Southcott, Lange, 1971), палеоценовых соленосных лагунных отложений Соляного Кряжа в Пенджабе (George, 1952) и органического выполнения расщелин в триасовом известняке на юге Польши (Lipiarski, 1971). Трехмерно сохранившиеся яйца и фюзенизированные микрофоссилии насекомых обнаружены в позднемеловых и эоценовых отложениях органического детрита (L. Gall, Tiffney, 1983; Sellick, 1994; Grimaldi et al., 2000). Один из

самых древних известных остатков насекомых — фрагмент фасеточного глаза из позднедевонских дельтовых отложений Джилбоа в штате Нью Йорк (Shear et al., 1984). Копролиты насекомых, которые следует рассматривать как следовые микрофоссилии, иногда встречаются как непосредственно в осадочных породах, так и в смолах и древесных контейнерах (Jurasky, 1932; Rogers, 1938; Baxendale, 1979; Cichan, Taylor, 1982; Kampmann, 1983; Müller-Stoll, 1989; Sharma, Harsch, 1989; Zhou, Zhang, 1989; De, 1990; Rozefelds, De Baar, 1991, и др.).

В целом, пока находки микрофоссилий носят в основном эпизодический характер, их значение для палеоэнтомологии остается ограниченным. Но и сейчас некоторые находки несут ценную информацию. Чешуйки бабочек, самый известный вид микрофоссилий, могут пролить свет на распространение и обилие чешуекрылых, оставивших непропорционально мало макрофоссилий. Дело в том, что, попав в воду, бабочки погружаются медленнее, чем большинство других насекомых. Бабочки сравнительно легко избегают смоляной ловушки, оставляя на липкой поверхности только слой чешуек. Не исключено, что палеонтологическая история этого отряда в дальнейшем будет в большой мере строиться на материале ископаемых чешуек. Яйца эоценовых палочников (Sellick, 1994) также являются важным дополнением к скудным данным по кайнозойской истории отряда, поскольку морфология яиц в этой группе часто диагностична.

Даже если таксономическая принадлежность микрофоссилий не ясна, они могут быть полезны для стратиграфии и палеоэкологии. Потенциал микропалеоэнтомологии подтверждают впечатляющие результаты современных исследований субфоссильных насекомых в озерных отложениях. До недавнего времени эта область оставалась нетронутой, но сейчас появилось большое количество работ с важными палеоэкологическими и палеоклиматологическими выводами, главным образом, по материалу головных капсул личинок хирономид из различных частей мира (Stark, 1976; Paterson, Walker, 1974; Wiederholm, Erikson, 1979; Warwick, 1980a,b; Binford, 1982; Dévai, Moldován, 1983; Günther, 1983; Hofmann, 1983, 1986, 1990, 1993; Walker, Paterson, 1983, 1985; Schakau, Frank, 1984; Loffler, 1986; Schakau, 1986; Walker, 1987, 1995; Walker, Mathewes, 1987, 1988, 1989a–c; Uutala, 1990; Walker et al., 1991a,b; Masaferro et al., 1993; Reynolds, Hamilton, 1993**;** Brooks et al., 1997; Sadler, Jones, 1997; Quinlan et al., 1998; Lotter et al., 1999; Brodersen, Anderson, 2000).

Хемофоссилии насекомых представляют практически неисследованное поле деятельности, хотя воск кутикулы насекомых имеет высокую вероятность сохранения и должен встречаться в ископаемом органическом материале. Продемонстрировано присутствие длинных цепочек линейных алканов, предположительно возникших отчасти из кутикул насекомых, в голоценовых отложениях Абу Даби, что указывает на возможную роль насекомых как источник углеводородов и в некоторых более древних осадках (Kenig et al., 1994). Подчеркивается также вклад кутикулярного материала артропод в осадках в образовании керогенов (Stankiewicz et al., 1998d). Диагенетическое изменение кутикулярного материала артропод все еще недостаточно изучено; это несомненно довольно сложный химический процесс, включающий вторичную полимеризацию и другие химические изменения (Stankiewicz et al., 1998d; Briggs, 1999).

Ископаемые химические следы также представляют интерес. Значительной может быть роль копролитов насекомых в образовании неморских нефтяных сланцев, например, в многочисленных раннемеловых бассейнах Сибири, Монголии и Китая, а также в эоценовом бассейне Грин Ривер в США (Bradley, Beard, 1969; Iovino, Bradley, 1969; Bradley, 1970; Калугина, 1980б). Присутствие пчелиного воска отмечено в голоценовом торфе в Швеции (Engstrand, 1967). Эфиры, экстрагированные из ходов в позднетриасовой древесине из формации Chinle (Аризона, США), были интерпретированы как возможные следы секрета желез Дюфура, что должно указывать на пчел как обитателей этих ходов (Kay et al., 1997). Правда, совокупность данных по палеонтологической истории перепончатокрылых (Расницын, 1980; Rasnitsyn, 2002) исключают возможность присутствия пчел в триасе. При современном состоянии наших знаний об органической геохимии продуктов насекомых, интерпретация хемофоссилий и ископаемых химических следов требует осторожности. Перспективным направлением является изучение ископаемой ДНК насекомых из четвертичных отложений, особенной районов вечной мерзлоты (Reiss, 2006).

В целом, любые комплексы ископаемых насекомых искажены по сравнению с исходным биоценозом, но искажения сильно различаются в разных палеоусловиях, и в отложениях, бедных остатками насекомых, но представляющих необычную тафономическую ситуацию, остатки насекомых представляют особый интерес.

2.3.4. НАСЕКОМЫЕ КАК ЗАГРЯЗНИТЕЛИ ИСКОПАЕМЫХ КОМПЛЕКСОВ

Многие насекомые активно проникают в субстрат, закапываясь или ползая в его скважинах, либо пассивно попадают туда с просачивающейся водой. Поэтому нельзя исключить присутствия в ископаемых комплексах посторонних остатков, являющихся более поздними контаминантами. За исключением некоторых субфоссильных комплексов, современных загрязнителей можно легко узнать по их сохранности. Это можно проиллюстрировать остатками современных мух каллифорид, найденных в позднемеловом песчанике реки Нижняя Агапа, Северная Сибирь, вместе с янтареподобными смолами (рис. 96), а также нимфальные шкурки современных поденок, найденные в трещинах позднепермских насекомоносных аргиллитов, обнажающихся на уровне воды р. Таймура близ Кербо в Эвенкии (рис. 97). Современные жуки латридииды были найдены в образце палеозойской соленосной породы с Урала (А.Г. Пономаренко, личное сообщение). Фрагменты насекомых и клещей, обнаруженные в палеоценовом боксите из бассейна реки Ангара в Сибири, кажутся очень свежими и могут также представлять современные контаминанты (Жерихин, 1978). Расчлененные остатки муравья вполне современного облика, описанные из нижнемелового керна скважины на северо-востоке Бразилии (Silva, Pereira de Arruda, 1976), очевидно, принадлежат современному насекомому, случайно попавшему в глинистый раствор, используемый при бурении. Особенно часто современные насекомые попадают в образцы из рыхлых чет-



Рис. 96. Остатки современных мух каллифорид *Protophormia terranovae* R.-D. как контаминанты в обнаженном позднемеловом песчанике из реки Нижняя Агапа на Севере Сибири (ПИН 5258/1, фото А.П. Расницына).

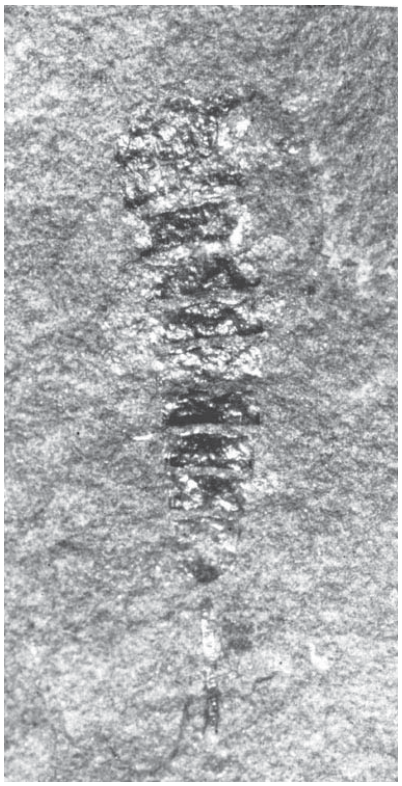


Рис. 97. Линочная нимфальная шкурка (длина сохранившейся части 5 мм) современной поденки, найденная как загрязнение в трещине пермской породы в Кербо в Сибири (фото А.П. Расницына).

вертичных отложений, где могут быть приняты за ископаемых. Отличить их как правило помогает более хорошая сохранность.

Больше проблем может возникнуть, если загрязнение произошло в геологическом прошлом, и речь уже идет об ископаемых, более молодых, чем содержащие их отложения. Такие случаи должны быть редкими, но они могут иметь место, когда отложения уже частично подвергались эрозии, а затем были перекрыты более молодыми осадками. Находка нимфы трипса в нижнедевонских кремнистых породах Райни в Шотландии может свидетельствовать о позднем, вероятно, третичном загрязнении (Crowson, 1985). Существует и другое мнение (Kuhne, Schlüter, 1985), так что этот случай требует дальнейшего анализа.

Некоторые современные следы деятельности насекомых в обнаженных породах могут ошибочно приниматься за ископаемые, как в случае современных пчелиных гнезд, сделанных в докембрийских породах (Sando, 1972). Предполагаемые яйца ископаемых позвоночных из Мьянмы (Бирмы) оказались известковистыми коконами современного жука-дровосека (Barber, 1930). Подобные структуры иногда называются «псевдофоссилии», но правильнее ограничить этот термин для обозначения неорганических структур, имитирующих ископаемые (Monroe, Dietrich, 1990).

2.3.5. ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ НАСЕКОМЫХ КАК ТАФОНОМИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Тафономическое действие насекомых, как и других потребителей, носит негативный характер. Это особенно касается разнообразных и многочисленных деструкторов мертвой органики как в наземных, так и в пресноводных условиях, где большое количество остатков растений и животных исчезает при питании ими насекомых. Скорость разложения органического детрита значительно возрастает в результате деятельности насекомых и других членистоногих. Роль фитофагов и хищных насекомых как экологически негативных тафономических агентов также значительна, как и роль донных насекомых в биотурбации осадка во многих пресноводных экосистемах.

Пчелы рода Xylocopa иногда строят свои гнезда в мумифицированных стволах третичных деревьев, являясь таким образом вредителями памятника ископаемого леса Dunarobba в Италии (Dindo et al., 1992). Некоторые другие насекомые, особенно термиты, могут повреждать археологические местонахождения, нарушая их стратиграфию (McBrearty, 1990), покрывая наскальные рисунки своими галереями или повреждая человеческие кости в местах захоронения (Wylie et al., 1987).

Тафономически положительная деятельность насекомых в форме переноса органического материала к местам консервации также имеет определенное значение. Хорошо сохранившиеся растительные пыльцевые зерна, споры и кутикула растений (рис. 98, 99) обнаружены в содержимом кишечника ископаемых насекомых (Красилов и Расницын, 1982, 1997, 1999; Scott, Taylor, 1983; Caldas et al., 1989; Shear, Kukalová-Peck, 1990; Rasnitsyn, Krassilov, 1996a,b, 2000; Krassilov et al., 1997a,b, 1999) и в копролитах насекомых. Пыльцевые зерна были также определе-

ны на поверхности тела насекомых, как на отпечатках (Lutz, 1993a; Rayner, Waters, 1991), так и в янтарных инклюзах (Willemstein, 1980; Grimaldi et al., 1994b). Растительные и грибные споры, гифы грибов и другие распознаваемые остатки пищи иногда встречаются в копролитах насекомых (Scott, 1977; Baxendale, 1979; Kampmann, 1983; T. Taylor, Scott, 1983; Rex, Galtier, 1986), а грибные споры были обнаружены в специализированных мицетангиях короедов в миоценовом доминиканском янтаре (Grimaldi et al., 1994b). Наличие пыльцы в ископаемом содержимом кишечника демонстрирует необычное состояние сохранности, например, благодаря частичному перевариванию (рис. 98, справа), или смесь зерен на разных стадиях переваривания (рис. 98, слева), что представляет собой ценную палеоботаническую информацию, недоступную в других случаях (Красилов, Расницын, 1982, 1999; Красилов и др., 1999). Исследования таких ископаемых стали возможны лишь недавно, с развитием новой техники, и несомненно дальнейшее развитие этого направления. Хемофоссилии в содержимом кишечника ископаемых еще не исследовались.

Связанные с насекомыми беспозвоночные, как форетические (клещи, ложноскорпионы), так и паразитические (нематоды, волосатики) встречаются вместе с ними в ископаемых смолах (Larsson, 1978; Schawaller, 1981; Poinar, 1977, 1984a,b, 1992a, 1999b; Poinar, Grimaldi, 1990; Poinar et al., 1991, 1994a,b, 1998; Poinar, Poinar, 1999). Там же отмечены и энтомопатогенные грибы (Goeppert, Berendt, 1845; Poinar, Thomas, 1982, 1984). Подобные находки в осадочных породах крайне редки (Voigt, 1938, 1957). Некоторые необычные растительные фоссилии, чрезвычайно редкие в ископаемом состоянии, такие как антеции злаков, были найдены в норках насекомых в ископаемой почве (Thomasson, 1982). Предполагается, что остатки растений также могут сохраняться в ископаемых подземных гнездах термитов (Alidou et al., 1977), но эта модель требует подтверждения. Ходы насекомых в ископаемой и субфоссильной древесине могут содержать опознаваемые остатки грибов (Müller-Stoll, 1936), а также артропод, иных, чем насекомые (Koponen, Nuorteva, 1973), однако их содержимое редко привлекает внимание.

Упоминались даже жизнеспособные споры бактерий в содержимом кишечника одиночной пчелы из доминиканского янтаря (Cano, Borucki, 1995), но подобно другим утверждениям о находке жизнеспособных микроорганизмов в геологически древних отложениях, оно требует подтверждения.

Тафономические последствия деятельности муравьев заслуживают особого упоминания. Некоторые муравьи-жнецы родов *Messor* и *Pogonomyrmex* собирают мелкие ископаемые и артефакты и выкладывают их близ входа в свои подземные гнезда. Такие «коллекции» могут представить интерес для палеонтологов и археологов. Некоторые авторы считали, что эти объекты просто перемещены муравьями из их норок при рытье (Clark et al., 1967), но экспериментальные наблюдения показывают, что сбор с поверхности также существенен (Reynolds, 1991). Наблюдался также сбор муравьем *Messor barbarus* L. скелетных элементов современных мелких позвоночных, что следует учитывать как возможный второстепенный механизм формирования ископаемых комплексов (Shipman, Walker, 1980).

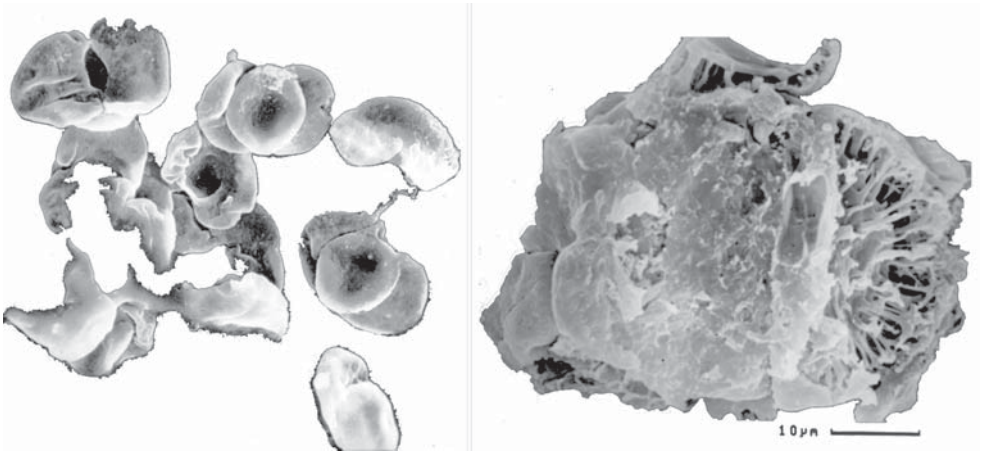


Рис. 98. Хорошо сохранившаяся пыльца голосеменных, выделенная из кишечника ископаемых насекомых: левая — *Pinuspollenites entomophilus* Krassilov из пилильщика *Spathoxyela pinicola* (Xyelidae) из раннего мела Байсы в Забайкалье. Показаны зерна на разных стадиях разложения; правая — *Lunatisporites* sp. из сеноеда *Parapsocidium uralicum* G. Zalessky (ранней перми Чекарды на Урале) с внутренней структурой, частично обнаженной из-за действия пищеварительных энзимов насекомого (SEM фото В.А. Красилова).

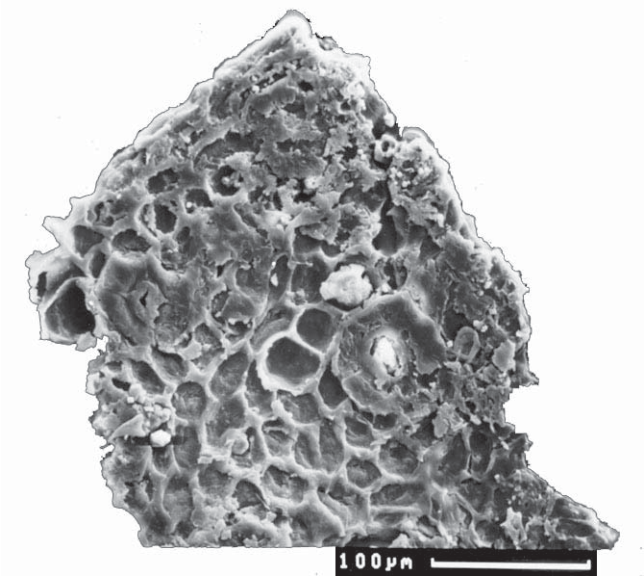


Рис. 99. Хорошо сохранившийся фрагмент листа гнетовых *Brachyphyllum* / *Pagiophyllum* sp., из желудка палочника *Phasmomimoides minutus* Gorochov (Susumaniidae) из поздней юры Каратау в Казахстане (SEM фото В.А. Красилова).

Заканчивая обзор тафономической роли насекомых, следует упомянуть любопытную гипотезу происхождения некоторых отложений смолы. М. Стюарт (Stuart, 1923) привлек внимание к находке современной безжальной пчелы *Trigona laeviceps* Smith в смоле, вероятно, субфоссильной, из Бирмы (ныне Мьянма). *T. laeviceps*, подобно некоторым другим видам безжальных пчел, собирает природные растительные смолы и использует их в строительстве гнезда. Смит предположил, что этот образец, содержащий также большое число других инклюзов, может представлять собой не природный натек, а часть гнезда пчелы. Эта экстравагантная гипотеза невероятна для любых значительных источников ископаемой смолы. Теоретически смола из ископаемого и субфоссильного пчелиного гнезда может быть найдена, но несомненно как чрезвычайная редкость. При этом такая смола вряд ли будет содержать какие-либо неповрежденные инклюзы, кроме самих пчел и, возможно, их гнездовых сожителей.

3. ПРЕДЫСТОРИЯ НАСЕКОМЫХ

3.1. РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

Насекомые — самая молодая из крупных ветвей членистоногих. Тем не менее мы почти ничего не знаем об их происхождении. Гипотезы о происхождении насекомых остаются гипотезами, сравнительно-анатомические данные практически исчерпаны, палеонтологические отсутствуют, а результаты молекулярно-генетических исследований весьма противоречивы (см. 3.2). В этих условиях сведения о происхождении членистоногих, этого крупнейшего таксона органического мира, и изменениях окружающей среды в процессе его формирования и ранних этапов эволюции оказываются весьма важными для понимания истории насекомых. За последнее время объем палеонтологических данных о становлении членистоногих резко вырос, мы не только многое узнали о том, как шел этот процесс, но и приблизились к пониманию основных закономерностей происхождения крупнейших групп организмов. Ниже мы попытаемся рассмотреть различные аспекты возникновения членистоногих как одного из крупнейших эволюционных событий в истории Земли. Это случилось в самом начале фанерозоя. В начале кембрия, около 535 миллионов лет назад, начинается «кембрийский взрыв» — занявшее менее 10 миллионов лет, то есть в геологическом масштабе времени почти одновременное распространение крупнейших таксонов органического мира. Почти одновременно появляется большинство типов животного мира, в том числе и членистоногие. В происходящих событиях они сыграли важнейшую роль: возможно, что их экологическое значение было тогда даже более существенным, чем ныне.

Важно отметить, что появление группы в геологической летописи не обязательно означает ее возникновения именно в это время. Хотя органический мир докембрия состоял преимущественно из прокариот, история эвкариот уходит в глубокую древность. Представление о том, что возникшая более продвинутая группа быстро вытесняет менее продвинутых с жизненной арены, по-видимому, неверно. Мир современного типа с доминированием эвкариот существует лишь около 1/8 истории биосферы, но первые свидетельства существования эвкариот появляются уже около середины этого времени и около последней его четверти имеются свидетельства существования метазоев. Но и после этого мир более миллиарда лет остается главным образом прокариотическим, а продвинутые организмы существовали только в виде редкого минорного элемента. В самом конце криптозоя, в последнем его, вендском периоде появляются весьма многочисленные, хотя и мало разнообразные организмы крупных размеров. Вначале их рассматривали в качестве членов ныне существующих таксонов, но в настоящее время представляется более верным считать их представителями особой, полностью вымершей группы организмов, не имеющей прямых связей с современными. Их строение и систематическое положение однозначно не установлено до настоящего времени. Почти все они вымерли к началу кембрия. Наряду с ними существовали немногочисленные мелкие родственники ныне существующих организмов. Тем самым, «кембрийс-

кий взрыв» был в значительной степени не событием появления, а событием перераспределения экологических ролей. Судя по оставленным следам, задолго до него существовали какие-то животные с опорными элементами — неминерализованным скелетом или целомом. В венде можно видеть следы обскребывания водорослево-бактериального мата какими-то животными, вероятно, похожими на моллюсков-соленогастров. Судя по истории планктона, возникают и какие-то фильтраторы. Однако по-настоящему мир меняется только в кембрии.

3.1.1. «КЕМБРИЙСКИЙ ВЗРЫВ» И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

«Кембрийский взрыв» будет рассматриваться как «артроподизация», как явление, существенно сходное с «маммализацией» — предложенной Л.П. Татариновым (1976) концепцией параллельного преобразования зверообразных пресмыкающихся. Результаты, полученные Татариновым, были воистину революционными. Еще никогда происхождение крупной группы животных не рассматривалось столь детально, причем на реальном палеонтологическом материале. Было показано, что признаки из синдрома млекопитающих неоднократно и независимо возникали во многих ветвях. К сожалению, концепция Татаринова не была оценена по достоинству.

Следует подчеркнуть, что концепция маммализации оказалась даже более мощной, чем она была представлена автором. Не только все крупные группы, по-видимому, происходят подобным способом (эвкариотизация, метазоизация, тетраподизация, рептилизация, орнитизация, ангиоспермизация и т.д.), но и изменения окружающего мира в ходе этого процесса оказываются для соответствующего времени основными эволюционными преобразованиями. Одним из таких процессов и оказалась артроподизация — естественноисторический процесс, связанный с появлением и распространением крупнейшего таксона органического мира — членистоногих. Обычно под артроподизацией понимается просто происхождение членистоногих, но были и попытки употребления его в сходном с указанным выше смысле (Fryer, 1996). Более подробно морфологические процессы артроподизации и ее экологические последствия уже были рассмотрены (Пономаренко, 2004, 2005). Здесь они излагаются для освещения хода эволюции, предшествующей происхождению насекомых, что позволяет воссоздать историческую перспективу этого процесса.

Ныне в морских экосистемах весьма важную роль играют планктонные фильтраторы — ракообразные. Они быстро профильтровывают огромные массы воды, отбирая органическое вещество вместе с минеральной взвесью, и отправляют их на дно в виде упакованных в перитрофическую мембрану фекальных пеллет. В относительно мелководных зонах моря пеллеты достигают дна, но в глубоководной пелагиали они несколько раз отфильтровываются копеподами, и на дно попадает очень мало органики. Попавшие на дно пеллеты разлагаются медленно, в результате чего созданное в течение наиболее благоприятного для развития фитопланктона сезона органическое вещество потребляется практически в течение всего года. Создаются условия для существования долгоживущих организмов.

Одновременно уменьшается дефицит кислорода, который прежде затрачивался на окисление создаваемой фотосинтетиками органики, и улучшаются условия обитания донной фауны. Тем самым пеллетный транспорт разобщает центры потребления и дыхания и в пространстве и во времени, что очень важно для устойчивости экосистемы (Маргалеф, 1992). Увеличивается объем фотической зоны, в воде сохраняется больше кислорода, уменьшается вероятность возникновения заморов при цветении и обеспечивается равномерное и гораздо более полное потребление органического вещества. Степень замкнутости биогеохимических круговоротов увеличивается. Ракообразные-фильтраторы, в первую очередь копеподы и эвфаузииды, — это важнейшая часть биологической составляющей процесса олиготрофикации современного океана. Можно легко представить себе, что возникновение членистоногих животных, способных к пелагической фильтрации, должно было существенно изменить всю обстановку в древних водоемах.

До недавнего времени происхождение членистоногих почти не поддавалось палеонтологическому изучению. Уже в раннем кембрии членистоногие представлялись в виде достаточно продвинутого и разнообразного таксона. Кроме наиболее распространенных трилобитов, были найдены формы, которых считали принадлежащими хелицеровым и ракообразным. Разнообразие раннекембрийских форм требовало, казалось бы, достаточно длительной предшествующей эволюции, так что была сочувственно принята интерпретация некоторых вендских (позднедокембрийских) форм, принадлежащих ранее упомянутой странной группе организмов, в качестве кольчатых червей (например *Dickinsonia*) и членистоногих (*Vendia*, *Spriggina*). Эти интерпретации приобрели широкое хождение, вошли в учебники, и для них был предложен таксон Proarticulata (Федонкин, 1987). Сомнения в их природе, основанные прежде всего на несоответствии их членения сегментации артикулят (Seilacher, 1992), игнорировались. Дальнейшие исследования, однако, показали, что эти формы определенно не принадлежат ни к артикулятам, ни к их предкам, все черты сходства, кроме поперечной членистости, оказались неправильными интерпретациями палеонтологических остатков (рис. 100). Однако такое сосуществование двух совершенно разных интерпретаций продолжается до настоящего времени: достаточно сравнить статьи в сборнике «The Origin and Early Evolution of Metazoa» (Tanabe, Kase, 2003).

Данные по древнейшим фанерозойским членистоногим ограничивались многочисленными трилобитами, известными почти с начала кембрия, и водными хелицеровыми и ракообразными, известными с ордовика. Ископаемые остатки мало что проясняли в филогении: никаких особых промежуточных форм не обнаруживалось, а странные организмы, найденные еще в начале прошлого века в среднекембрийских сланцах Бёджес в Канаде и в некоторых других местонахождениях, как обычно, пытались помещать в существующие таксоны или объединять в явно сборные. Положение существенно не изменилось и к настоящему времени, несмотря на колоссальный рост доступного палеонтологического материала. Объем коллекций особенно сильно возрос после открытия и описания серии нижнекембрийских лагерштеттов, важнейшим из которых является Ченцзян в Южном Китае (Chen et al.,

1996, 1997; Hou, Bergstrom, 2003). Захоронение в этих местонахождениях происходило в тонкослойчатых аноксных отложениях, где остатки сохранялись в виде отпечатков или уплощенных и обугленных тел с частично сохранившейся органикой. Был найден и второй тип лагерштеттов, содержащих фосфатизированные остатки сохранившихся до мельчайших деталей очень мелких организмов, в том числе и личинок (Müller, 1983; Müller, Walossek, 1986; Walossek, 2003). Кембрийские лагерштетты были найдены по всему миру — в Европе, Австралии, Азии. Ныне их число уже приближается к сотне, хотя по-настоящему крупных только два-три. Однако интерпретация собранных ископаемых все еще сильно отстает от богатства коллекций. Попытки кладистической интерпретации представлений о системе этих форм оказались противоречивыми и неоднозначными (см., например, Briggs, Fortey, 1989).

Происхождение членистоногих от аннелид до последнего времени не подвергалось сомнению, однако современные исследования молекулярной филогении (например, Balland et al., 1992; Regier et al, 2005 и многие другие) делают подобную возможность гораздо менее определенной или вообще утверждают «несомненное» существование клада ракообразные+насекомые, противопоставленного хелицеровым и многоножкам. По этим данным аннелиды вместе с брахиоподами, моллюсками и плоскими червями оказываются сестринской группой к объединению членистоногих, круглых червей и приапулид. Всеобщая уверенность в том, что членистоногие — дериват кольчецов, породила недостаточное внимание к тому, что метамерия членистоногих не является в той же степени полной, как у аннелид. Членистое строение тела как один из основных модусов развития двустороннесимметричных животных может появляться неоднократно и независимо в разных группах. У членистоногих она кажется наложенной на тело членистостью покровов. Различается и характер целома кольчецов и членистоногих. Само представление о последних как трохофорных животных базируется только на принимаемом родстве с кольчецами, ведь никаких трохофор у них нет. Утрата членистоногими первичной планктонной личинки весьма интересна, тем более что у ракообразных вторично возникла расселительная личинка науплиус.

Новейшие палеонтологические данные также заставляют по-иному взглянуть на происхождение и ранние этапы эволюции членистых и членистоногих животных. Не было найдено никаких свидетельств родства артропод и аннелид; наоборот, новые открытия дали основания для сближения артропод с круглыми червями и родственными группами. Особую роль в формировании новых представлений о ранней эволюции членистых животных сыграло строение маленьких червеобразных членистых животных, названных палеосколецидами (рис. 101), и лобоподных животных, первоначально описанных как морские онихофоры и впослетствии получивших название ксенузиев (рис. 102). У представителей обеих групп не оказалось глаз, антенн, ротовых крючков, рот был терминальным, у палеосколецид не было и ног, присутствавали только небольшие сосочки, а ксенузии имели лобоподы с коготками или без них. Палеосколециды имели характерное строение покровов с бляшкоподобными утолщениями, часто склеротизованными, а иногда и минерализованными. Необходимо отметить, что по строению покровов они, с одной

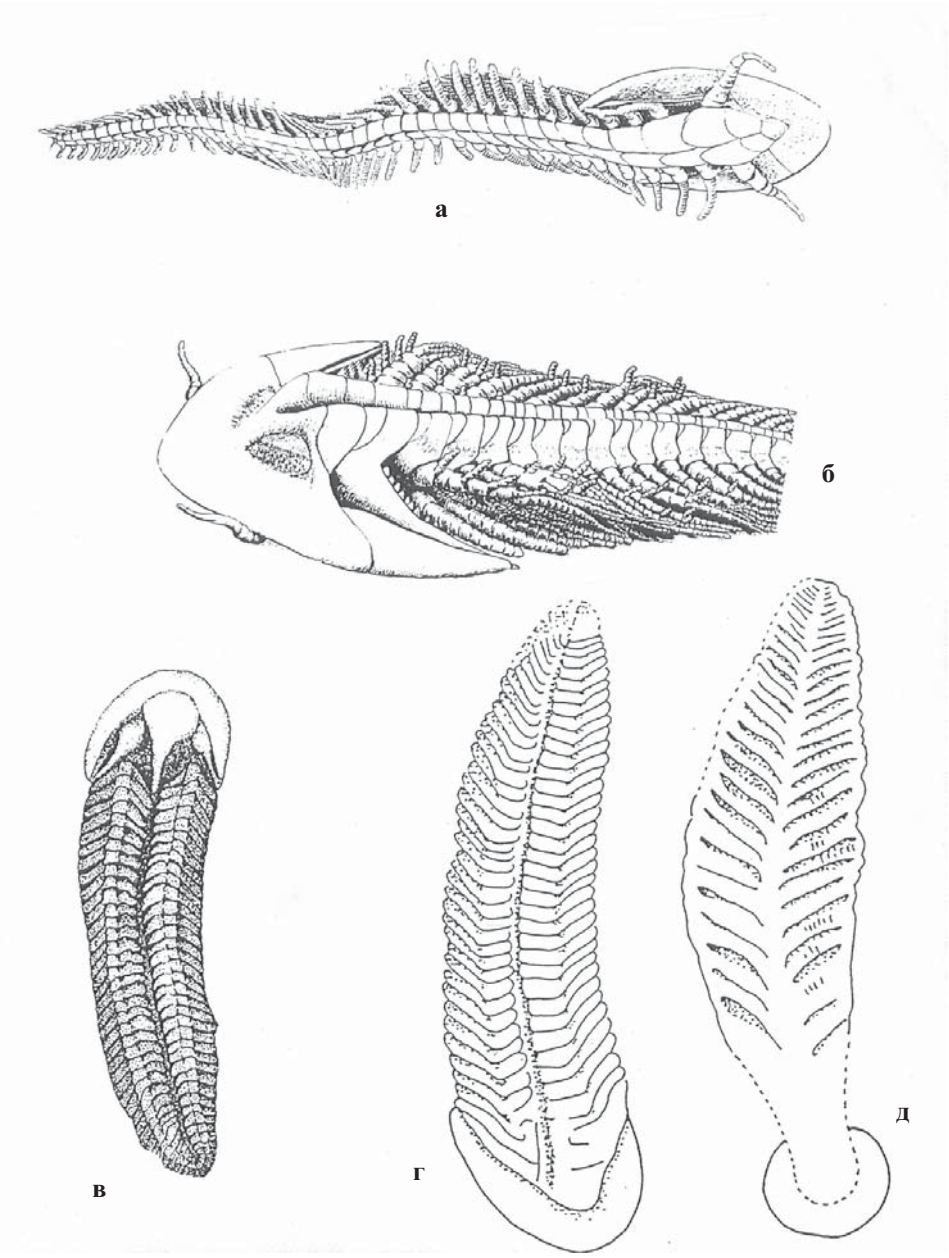


Рис. 100. Вендские «проартикуляты»: а–г — реконструкции *Spriggina*: а–б — по Birket-Smith, 1981, в — Fedonkin, 1998, г — Seilacher et al., 2003; д — петалонама, по Seilacher et al., 2003.

стороны, сходны с кембрийскими животными, которые по характерному строению переднего конца тела были интерпретированы как приапулиды, а с другой стороны с ксенузиями. Эти морские раннепалеозойские животные были весьма многочисленными и разнообразными, причем в нижнекембрийских местонахождениях они несравненно разнообразнее и многочисленнее, чем в среднекембрийских.

К сожалению, эти новые биохимические и палеонтологические данные были интерпретированы слишком определенно, членистоногих и круглых червей теперь объединяют в таксон Ecdysozoa, т.е. линяющие (Aguinaldo et al., 1997). В основание древа членистногих помещают нематод (вернее, сходную с ними мифическую «stem-group ecdysozoans»). Метрового аномалокариса с глазами и членистыми хватательными конечностями относят к аскгельминтам, не задумываясь о том, какой же будет диагноз у такого таксона. Выстраивают филогенетический ряд из онихофор, ксенузий («armored lobopodian»), опабинии, объявляемой лобоподным животным, хотя никаких лобопод у нее нет, и членистоногих. При этом становится непонятным, куда деть палеосколецид с членистым безногим телом. И как быть с тем фактом, что у всех ксенузиев рот не нижний, а конечный, и на переднем конце тела нет никаких органов чувств и ротовых придатков. То есть, фактически, нет и головы, вполне развитой у онихофор, у которых все перечисленные органы присутствуют.

На основании изучения таких раннекембрийских лобоподных животных с терминальным ртом, как *Aysheaia* и *Xenusion*, была выдвинута гипотеза о происхождении членистоногих от приапулид через формы, подобные лобоподным животным (Dzik, Krumbigel, 1989). Подобная интерпретация, однако, встречает значительные трудности. Ныне для билатерий принимается первичным нижнее положение рта. Для червеобразных палеосколецид терминальное положение рта еще можно объяснить приспособлением для обитания в толще субстрата, хотя находки остатков этих животных слишком многочисленны для представителей инфауны. Для ксенузиев, многие из которых имели длинные ноги, такое объяснение не подходит. Можно было бы предположить, что ксенузии унаследовали терминальное положение рта от палеосколецид, но тогда возникают сложности с происхождением от них онихофор и членистоногих, у которых положение рта нижнее. Кроме того, вообще трудно представить себе образ жизни животных с длинными ногами и терминальным ртом при полном отсутствии каких либо заметных органов чувств и ротовых органов. При обсуждении этой проблемы А.П. Расницын предположил, что ксенузии плавали в жидком илу, используя лобоподы для парения, однако их лобоподы совершенно не производят впечатления гребных органов, а сложности с отсутствием органов чувств сохраняются. Таким образом, происхождение от ксенузиев даже онихофор, не говоря уж о собственно членистоногих, можно представить с трудом, для этого придется предполагать вторичное происхождение нижнего положения их рта. Впрочем, появление предротовых органов чувств может рассматриваться как результат сдвига ног вперед. Рот при этом переходит в нижнее положение.

Непонятным осталось и положение таких лобоподных животных, как *Kerygmachela* и *Pandelurion* (Budd, 1998). *Kerygmachela* расположена в средней части кладограммы, составленной по результатам изучения мускулатуры, тогда как ее



Рис. 101. Реконструкция палеоскелециды, ранний кембрий Восточной Сибири, оригинальная реконструкция по многим источникам.

передние придатки, скорее всего, являются производными от состояния *Anomalocaris*, венчающего кладограмму. Результаты изучения обугленной мускулатуры этих форм, найденных в нижнекембрийском местонахождении Сириус Пассет в Гренландии (Budd, 1999), очень интересны, так как удалось продемонстрировать возникновение характерной для членистоногих диагональной мускулатуры в дополнение к существовавшей у лобоподных форм продольной и кольцевой. Этот важнейший признак также возникает здесь параллельно с его появлением у собственно членистоногих.

Следующий участок филогенетического «газона» образует группа, для которой было предложено название Dicephalosomita или Dinocarida («ужасные раки», рис. 103). Среди них действительно были «ужасные», самые крупные хищники своего времени. Размеры некоторых аномалокарид были более метра, а судя по размерам сохранившихся ротовых аппаратов и до двух. На переднем конце у этих животных дорзально расположены крупные членистые хватательные придатки и глаза, у *Opabinia* мно-

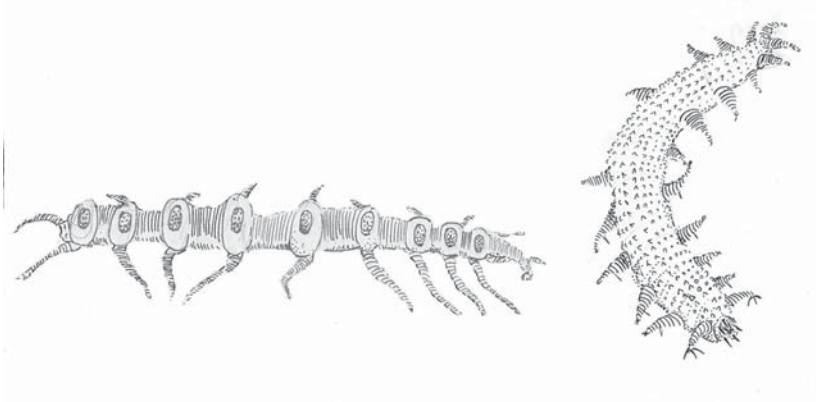


Рис. 102. Реконструкции ксенузиев *Microdyctia* (слева) и *Aysheaia*, ранний кембрий Китая и средний кембрий Канады, оригинальная реконструкция по многим источникам.

гочисленные. Хватательные придатки могут сидеть на лобоподной основе, короткой у *Parapeytoia* или представляющей длинный хобот у *Opabinia*. Гомологизация этого образования с выворачивающейся глоткой полихет (Шаров, 1965; Павлов, 2000) или с хоботом приапулид (Dzik, Krumbigel, 1989) не имеет под собой оснований, так как рот у этого животного расположен за хоботом, а не на его вершине. Других конечностей, ни лобоподных, ни членистых, у этих форм нет, хотя они не раз приписывались аномалокарису, а недавно описаны у *Parapeytoia*. Рот у динокарид нижний, но вместо модифицированных в ротовые органы конечностей в ротовом отверстии находятся четыре мощных склерита, по принципу действия более всего похожее на устройство, удерживающее сверло в дрели. Эти ротовые органы уникальны для членистоногих, и именно их строение заставило Х. Виттингтона (Whittington, Briggs, 1985) возражать против отнесения аномалокариса к членистоногим. Впрочем, помещение его в аскгельминтов кажется еще менее обоснованным, несмотря на сходство его ротового аппарата с таковым приапулид и нематод. По-видимому, здесь мы вновь встречаемся со случаем параллельной артроподизации.

Остальная площадь филогенетического «газона» артроподизации занята формами, которые уже можно считать членистоногими. Эти формы также не образуют отчетливого филогенетического древа. Как обычно, не удается найти никакого «ключевого ароморфоза», о котором так любят рассуждать эволюционисты. Если таковым считать наличие членистых конечностей, то они есть и у динокарид, которые вряд ли относятся к членистоногим. Наоборот, конечности *Fuxianhuia* и близких форм трудно счесть по-настоящему членистыми (рис. 104). Они скорее носят промежуточный характер между лобоподами и суставчатыми конечностями членистоногих. То же можно говорить и о появлении головы с глазами и членистыми придатками, они тоже появляются у динокарид. У *Fuxianhuia* и близких форм голова состоит из двух отдельных сегментов, несущих глаза и антенны, при этом антенны по строению почти не отличаются от ног. Голова из двух отдельных сегментов встречается у самых разнообразных первичных и достаточно продвинутых членистоногих, например, у столь разных форм как кембрийские *Kuamaia*, *Saperion* и триасовый *Euthycarcinus*.

Внутри кембрийских членистоногих нет отчетливых филогенетических деревьев. Тагмозис и расчленение конечностей может быть самым разным, как характерным для трилобитов и трех ныне существующих подтипов, так и совершенно оригинальным, не представленным ни у одного из этих таксонов. Не наблюдается и ключевой апоморфии членистоногих — головы, включающей сегмент глаз и четыре сегмента с придатками, как предположил Д. Валосек (Walossek, 1999; Maas, Walossek, 2001). У эвтикарциноидов и мегахейр (рис. 105) к голове присоединяется еще по одному идиосегменту — у первых он несет большие мандибулы, у вторых хватательную конечность, сходную с таковой динокарид. Сосуществование у кембрийских членистоногих признаков, которые у более поздних форм входят в разные устойчивые синдромы, можно хорошо продемонстрировать случаями с брадориидами и агностидами. Первых всегда считали остракодами, но по результатам

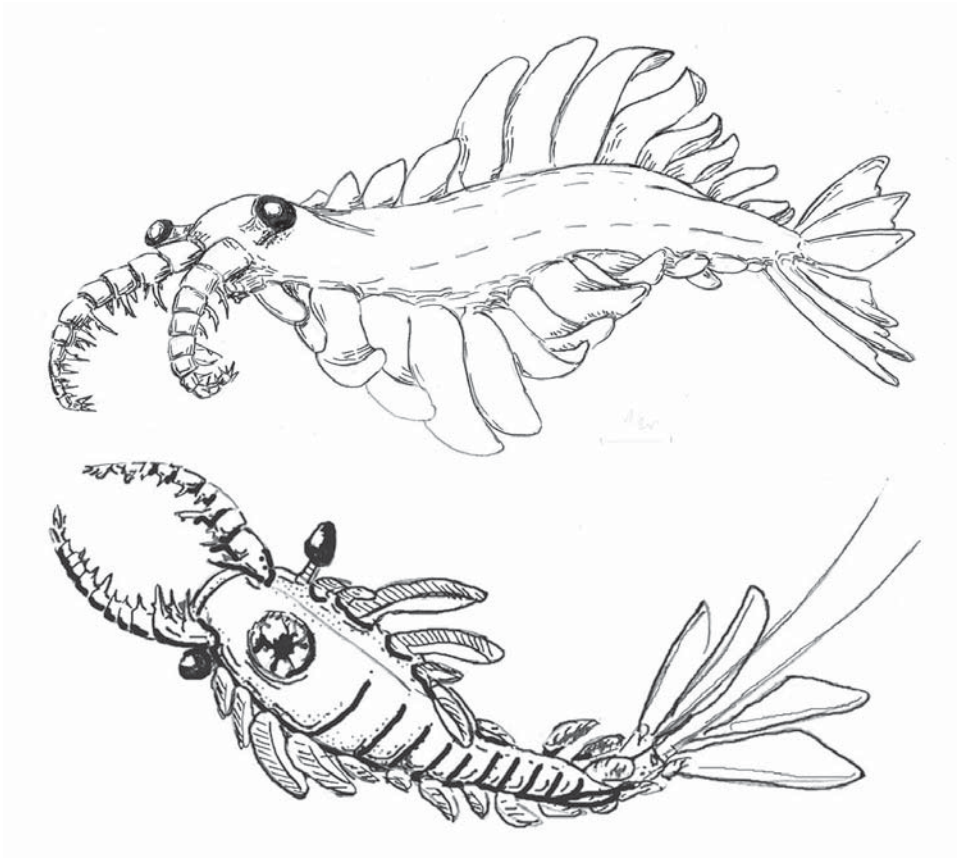


Рис. 103. Реконструкция динокарид *Anomalocaris* (вверху) и *Amplectobuloa*, ранний кембрий Китая, оригинальная реконструкция по многим источникам.

изучения хорошо сохранившихся образцов они были исключены не только из остракод, но и из ракообразных (Müller, 1979; Hou, 1996). Агностид, наоборот, пришлось исключить из трилобитов и сблизить с ракообразными (Müller, Walossek, 1987). Очень похожее строение и здесь параллельно возникает в разных группах.

Попытки ординировать кембрийских членистоногих по степени продвинутости разных признаков дают, как и в случае с динокаридами, противоречивые результаты. У одних и тех же форм часть признаков эволюирует в сторону трилобитов, тогда как другие признаки более характерны для ракообразных и хелицеровых. Признаки, образующие у крупнейших современных групп стойкие синдромы, у кембрийских членистоногих могут присутствовать в любых сочетаниях. Однако никаких признаков, которые можно было бы рассматривать как базальную апоморфию хелицеровых и многоножек, найти не удается.

Представляется, что членистоногие возникают в результате эволюции многочисленных стволов членистых животных, у которых многократно независимо появляются отдельные черты членистоногих. При этом в случае артроподизации ситуация оказывается много более трудной для анализа, чем описанная Татариновым маммализация тероморфных рептилий. Мы имеем две альтернативные гипотезы происхождения членистоногих: традиционные представления, связывающие членистоногих с кольчатыми червями, и гипотезу Дзика и Крумбигеля о происхождении их через ксенузиев от нематоморфных предков. Об одной трудности этих построений, связанной с положением рта, терминального у ксенузиев и нижнего (первично!) у членистоногих, уже говорилось.

Не лучше и положение с конечностями. В.В. Малахов (2004) за последнее время неоднократно высказывал мысль о происхождении всех вторичноротых от книдарий, севших на вегетативный полюс. При этом конечности рассматриваются как прямые преемники щупалец последних: фактически эти представления можно рассматривать как возвращение к цикломерной гипотезе А. Седжвика (см. также Мельников, 1971). С ногами, так же как и со ртом, получается, что они сначала исчезли, а потом появились заново. При этом они впервые возникают у ксенузиев, что кажется неоправданным из-за низкого общего уровня их организации: зачем нужны ноги, если из-за отсутствия каких-либо сенсорных образований нельзя понять, куда идти? В оригинальной работе эти несообразности никак не объяснены, не было предложено никакого эволюционного сценария, который оправдывал бы такие пер-

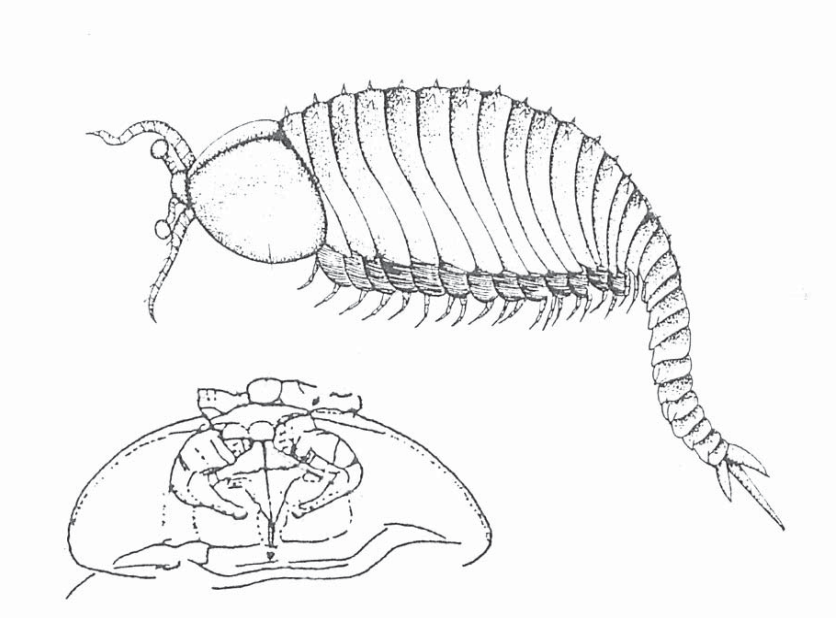


Рис. 104. *Fuxianhuia portensa*: из Hou, Bergstrem, 1997.

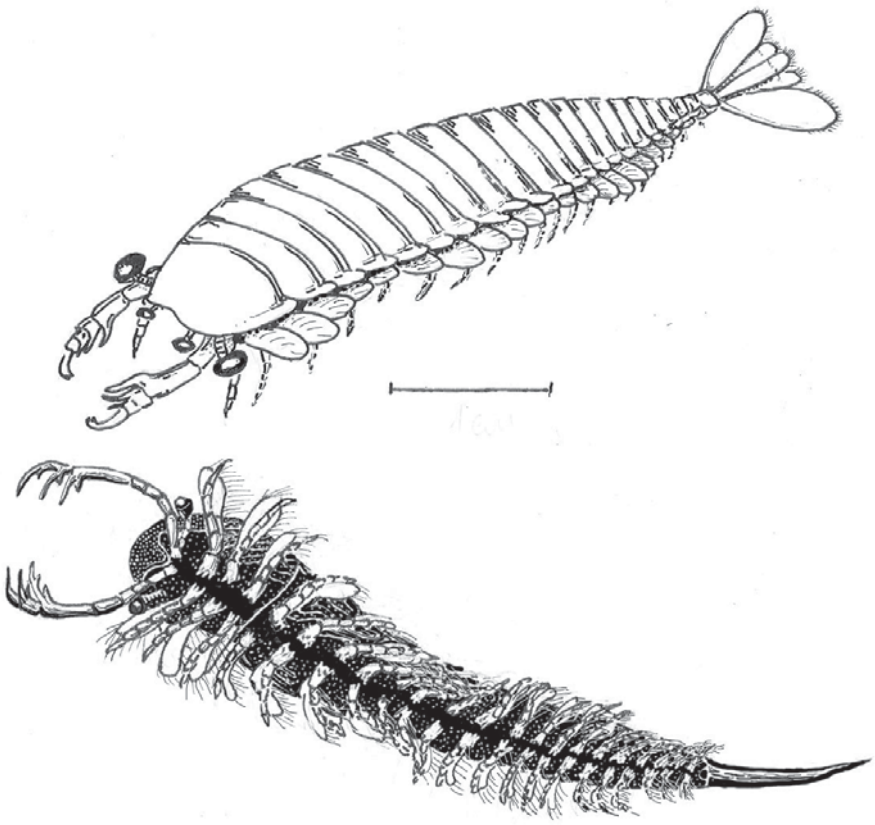


Рис. 105. Реконструкция мегахейр: *Jianfengia* и *Chengjiangocaris*, ранний кембрий Китая, оригинальная реконструкция по многим источникам.

турбации. Все члены предложенного ряда, насколько можно сделать вывод по их морфологии, являются грасперами.

Под давлением молекулярной филогении представления о членистоногих как трохофорных животных в англоязычной литературе более не обсуждаются, но в отечественной гипотеза о происхождении членистоногих от кольчатых червей активно разрабатывалась в последнее время В.Я. Павловым. Он начал со сравнительно-морфологического и экспериментального изучения фильтрационного аппарата ракообразных (1986, 1988), а затем им были предложены развернутые представления об эволюции пищесборного аппарата членистоногих (2000), согласно которым первичными были фильтраторы и от них произошли грасперы. Павлов считал единой группой, первичной для членистоногих, всех кембрийских нетрилобитовых артропод. В эту же группу, а не в ракообразных, он помещал и формы из верхнего кембрия Орстена, которых описавшие их авторы рассматривали в качестве ракооб-

разных (Müller, Walossek, 1986). Павлов называл всех этих животных псевдокрустациями. Вряд ли этих крайне разнообразных животных можно рассматривать в качестве единого таксона, но для удобства будем использовать это название, считая их градой. Павлов выводит псевдокрустаций от неотенических нектохет аннелид. Он не обсуждает молекулярно-генетических филогений, далеко разделяющих членистоногих и аннелид, но следует заметить, что отказ от признания родства аннелид и членистоногих не приводит к существенной модификации его представлений.

Представление о фильтрации как основе происхождения и ранних стадий развития членистоногих кажется весьма привлекательным (рис. 106). Уже безногие динокариды были способны плавать за счет волнообразных движений боковых выростов тела, т.е. фактически у них появляется способность к организации фильтрующего аппарата, подобно таковому ракообразных. Для организации хотя бы самого примитивного фильтрационного аппарата такого типа необходимо лишь одно усовершенствование — появление передо ртом поперечной пластинки, аналогичной верхней губе членистоногих. После этого при поступательном движении за этой пластинкой появляется сагиттальная циркуляция, в возвратной части которой ток воды идет по поверхности тела вперед, транспортируя пищевые частицы ко рту. Первичность фильтрационного образа жизни может объяснить вторичное появле-

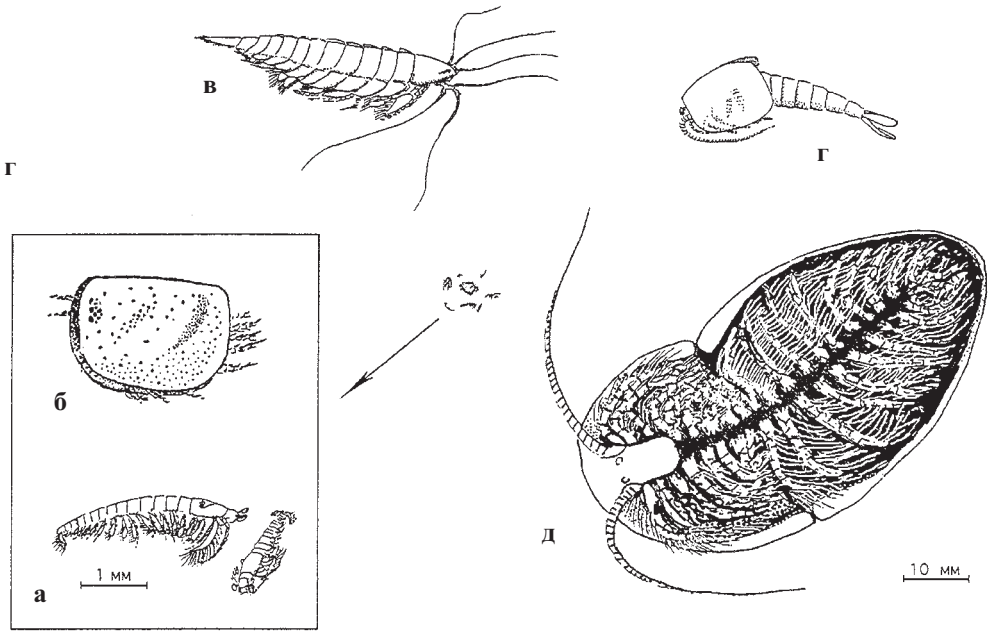


Рис. 106. Типы возможных раннекембрийских фильтраторов. Мезопланктеры: а — *Ercaia*, б — *Kunmingella*; макропланктеры: в — *Leanchoilia*, г — *Chuandianella*, д — *Naraoia*, из Пономаренко (2004).

ние нижнего положения рта, даже если предполагать происхождение членистоногих от круглых червей с терминальным ртом. При терминальном положении рта описанный выше процесс возникновения фильтрационного пищесборного аппарата невозможен, но нижнее положение рта могло быть восстановлено через педоморфоз. Впрочем, подобные построения, по-видимому, излишни. Не следует предполагать, что членистоногие произошли от кольчатых червей, нематод или приапулид. Скорее всего, эти группы возникают независимо в ходе единого процесса метазоизации, происхождения макроскопических животных.

Параллельные морфогенезы, из которых складывался процесс артроподизации, можно видеть в эволюции покровов, мускулатуры, членистости тела, придатков, сенсорных органов, жабр. Более подробно они рассмотрены в другом месте (Пономаренко, 2005).

То же самое можно сказать и об отнесении тех или иных ранне-среднекембрийских членистоногих к определенным подтипам и классам. Как уже говорилось, они не образуют ни явных филогенетических стволов, ни разделенных отчетливыми хиатусами таксонов. Вряд ли следует рассматривать *Sydneya* среди хелицеровых или *Canadaspis* среди ракообразных, как неоднократно делалось. *Cambropodus*, описанный как древнейшая унирамия, близкая к многоножкам (Robinson, 1990), также вряд ли сюда относится. Более вероятна принадлежность к унирамиям *Xanthomyria*, описанной из верхнего кембрия Сибири (Budd, Hogstrom, Gogin, 2001), хотя и здесь принадлежность к многоножкам нельзя считать доказанной, несмотря на значительное внешнее сходство. Это может быть и форма, близкая к эвтикарциноидам. Нет основания и для рассмотрения *Devonohexapodus* (Haas et al., 2003) в качестве прямых предков насекомых просто на основании присутствия трех пар ног: их сегменты слишком сдвинуты вперед и не оставляют места для ротовых органов. Его строение должно быть рассмотрено на фоне других членистоногих, описанных из Хунсрюкских сланцев (Briggs, Bartels, 2001). Особенно велико сходство с *Wingertshellicus*: характерная форма передней части головы с глазами, одноветвистые антенны, три(?) пары конечностей «карапакса». Хунсрюкские членистоногие, несомненно, заслуживают более пристального изучения, что и было обещано, но пока не осуществлено. Однако и сейчас уже понятно, что *Devonohexapodus* не имеет никаких специфических черт, сближающих его с насекомыми. Его три пары ходильных ног явно гомологичны ногам передней тагмы («тагма» употребляется здесь в том смысле, как предлагал В.Я. Павлов (2000), т.е. придаткам головы, а не груди насекомых (также см. ниже, раздел 3.2.1.1.3). Следует учитывать и то, что ко времени существования хунсрюкских членистоногих все основные группы современных, включая, возможно, насекомых, уже существовали, так что хунсрюкских членистоногих нельзя рассматривать в качестве предков каких бы то ни было ныне существующих форм. Это или реликты кембрийского «архаического многообразия» или особая ветвь членистоногих.

Из раннекембрийских псевдокрустаций наиболее близкое отношение к происхождению унирамий имеет *Fuxianhuia* (рис. 104; Chen, Edgecombe и др., 1995), хотя предполагавшаяся прямая связь подобных форм с насекомыми вряд ли реальна.

Существование у *Fuxianhuia* и эвтикарциноидов дипло- и триплотергитов и характер первых сегментов тела также может не свидетельствовать о едином происхождении этих форм: есть все основания предполагать, что диплотергиты такого типа возникали не в результате слияния обычных сегментов тела, а, наоборот, расчленение спинной стороны тела было результатом возникновения межсегментных фрагм как мышечных аподем и ребер жесткости (заметим, что диплотергиты кампекарид и диплопод имеют совсем другую природу, здесь просто один тергит перекрывается другим). Возникновение той или иной синапоморфии с представителями главнейших стволов членистоногих не должно рассматриваться как основание для того, чтобы считать такие формы в качестве предка или члена соответствующего ствола. Другие признаки той же формы оказываются синапоморфиями с представителями уже совсем иной группы. В то же время это сходство может указывать на пути формирования продвинутых форм. Так, сходство в строении *Fuxianhuia* и эвтикарциноидов действительно может показать нам, каким путем возникли унирамийные группы, даже если они и не потомки *Fuxianhuia*.

Практически одновременное появление огромного разнообразия форм в процессе артроподизации позволяет объяснить быстроту преобразований и биоты и всей морской экосистемы в начале кембрия. Такое разнообразие позволяет найти кандидатов на исполнение любых экологических ролей, а возникновение в ходе этих преобразований процессов с положительной обратной связью обеспечивает им исключительно высокую скорость.

К сожалению, проблема функциональной и экологической интерпретации наблюдаемых морфологических структур остается еще слабо изученной. Подобные попытки предпринимались с самого начала исследования кембрийских фаун, но результаты продолжают оставаться недостаточными. Л. Делле-Каве и А. Симонетта в своем обзоре ранних артропод (Delle Cave, Simonetta, 1991) вновь обратили внимание на необходимость функционального подхода, особенно при изучении придатков, связанных с добыванием пищи, и все-таки такой подход последовательно не проводится. И. Боусфильд (Bousfield, 1995) прокламировал, что предлагаемая им классификация ранне- и среднекембрийских членистоногих будет основана на механизмах собирания и переработки пищи, но даже не упомянул о приспособлениях к фильтрации. На эволюции способности к фильтрации основал свою «Периодическую систему членистоногих» В.Я. Павлов (2000), работы которого не привлекли, к сожалению, должного внимания, а для зарубежных исследователей остаются, по-видимому, неизвестными, так что заслуживают здесь более подробного рассмотрения. Описывая происхождение всех членистоногих от псевдокрустаций, Павлов недостаточное внимание уделяет тому, что большинство древних членистоногих составляли формы с простертым (extended) телом, а не формы с висячими (pendant) ногами, характерными для фильтраторов. И в дальнейшем уплощенные трилобиты оказываются распространенными гораздо шире, чем сплющенные с боков пелагические фильтраторы. Важно, что в процессе совершенствования фильтрации конечности должны специализироваться, сериально должны появляться разные идиосегменты, тогда как ноги ранне-среднекембрийских членистоногих прак-

тически гомогенны и крайне сходно построены у разных по тагматизации форм. Существенно разные по строению конечности появляются только у позднекембрийских форм, которые уже могут быть причислены к ракообразным.

Таким образом, можно предположить, что главное экологическое новообразование в процессе артроподизации - формирование подвижных фильтраторов, которые появилось раньше, чем сформировались ракообразные, занимающие эту экологическую нишу ныне. Ноги многих раннекембрийских членистоногих имеют строение, характерное для ракообразных-фильтраторов, но в отличие от последних они имеют практически идентичное строение по всему телу. Найдены и изолированные фильтрационные щетинки, не отличимые от таковых ракообразных (Bitterfield, 1997).

Рассмотрим теперь фон, на котором развернулся процесс артроподизации. Общую картину ранних этапов развития жизни на Земле можно найти в краткой, но весьма содержательной статье Г.А. Заварзина (2002) и в его более ранних работах. Несмотря на весьма раннее появление первых эвкариотических животных (время их появления относят до 2,7 миллиарда лет назад), мир в позднем протерозое оставался существенно прокариотическим. Большая часть органического вещества создавалась фотосинтезирующими прокариотами и перерабатывалась лишь редуцентами. Красивое утверждение о существовании «райских садов Эдиакары» (McMenamin, 1986; Seilacher, 1997), где никто никого не ел, в известной степени справедливо, но только отчасти. Авторы, увлеченные замечательной эдиакарской макрофауной, вовсе забыли о существовании планктона.

В планктоне в позднем протерозое происходят процессы, на которые обратил внимание М.Б. Бурзин (1994). Одноклеточные водоросли, имевшие в раннем протерозое размеры около 16 мкм, в среднем рифее увеличиваются в несколько раз, а затем, в позднем рифее и раннем венде, в десятки раз. Бурзин объяснил это увеличение размеров стремлением выйти из-под пресса хищников. Это построение кажется достаточно правдоподобным, и оно становится еще более убедительным, если обратить внимание на то, что планктонным организмам, особенно не имеющим специальных средств передвижения, увеличение размеров крайне нежелательно: чем крупнее планктеры, тем раньше они начинают тонуть, уходя из фотической зоны, из-за меньшего соотношения поверхность/вес (Sommer, 1989; Shurin et al., 2005). Так что можно предполагать, что близ границы раннего и среднего рифея, сильно огрубляя, 1,5 миллиарда лет назад, возникает некое подобие так называемой «микробной петли», существующей и в современных морях. Хищниками в «микробной петле» выступают в основном протисты, но и появление многоклеточных фильтраторов, типа коловраток, не меняет дело принципиально. Фильтрационные потоки у этих организмов образуются действием ресничек, клеточных органелл, и использующий такой фильтрационный аппарат консумент не может быть большим. Достигнув в позднем рифее размеров, превышающих полмиллиметра, фитопланктон в значительной мере вышел из под пресса хищников. Это даже компенсировало пониженную плавучесть.

Следующий этап эскалации вооружения хищника-жертвы начинается в венде, 650 миллионов лет назад, когда почти все крупные фитопланктеры исчезают, по-

видимому, проиграв соревнование хищникам. Более крупные хищники должны были приобрести какой-то новый тип фильтрационного аппарата. Это могли быть или лофофоры пассивно плавающих форм или пищесборный аппарат активно плавающих фильтраторов, где за счет одного лишь движения обеспечивалась и фильтрация и дыхание. Последний способ играет основную роль в современных морях, и наиболее совершенно он воплощается в ракообразных, использующих и для передвижения, и для образования фильтрационных токов конечности. К сожалению, мы ничего не знаем о том, какие организмы тогда были хищниками. Этому не следует особенно удивляться. Наиболее совершенные современные фильтраторы — эфузииды и копеподы — не оставили никаких следов на страницах геологической летописи, не известно ни одной находки представителей этих групп. Возможно, что на природу данных первичных подвижных фильтраторов прольет свет более пристальное изучение некоторых малопонятных древних животных, таких как, например, *Odontogryphus* (Convey Morris, 1976). На его гребневидный орган, рассматриваемый как поддержка лофофора, очень похож вендский остаток *Redkinia* (Соколов, 1990)

Фильтраторы протерозоя не были совершенными, что следует, в частности, из геохимии углерода. Углеводы из протерозойских отложений в разных частях света происходят главным образом из бактерий, а не из фотосинтезирующих организмов. Биодеградация водорослей была необычно полной, показывая, что органическое вещество медленно тонуло и перерабатывалось сульфоредуцирующими бактериями, формирующими сульфиды. Поглощение кислорода при окислении сульфидов препятствовало его транспорту вглубь океана. Сохранность водорослевых липидов улучшается с начала кембрия, отражая увеличение транспорта их на дно быстро тонущими фекальными пеллетами. Быстрое удаление органики повышает насыщение кислородом поверхностных вод (Logan et al., 1995), увеличивая объем зоны, пригодной для существования животных.

К началу фанерозоя процесс формирования морской экосистемы с использованием консументов-фильтраторов шел уже около миллиарда лет, развиваясь крайне медленными темпами. Он заметно убыстряется с началом кембрия. Всего нескольких миллионов лет хватило для полного преобразования морской гидросферы. Крупные подвижные фильтраторы резко изменили всю организацию водных экосистем за счет фильтрования фотического слоя и создания на дне депо органического вещества фекальных пеллет. Одновременно увеличивалась прозрачность и насыщенность кислородом воды и уменьшилась вероятность заморов. Произошло значительное разобщение центров фотосинтеза и дыхания. В результате всего этого устойчивость водных экосистем значительно увеличилась. Оксифилизация придонных слоев воды дала возможность осуществлять включение карбоната кальция в скелет.

Возможно, что именно монофакторность экологической артроподизации придала взрывной характер дивергенции членистоногих. Возможность карбонатного скелетообразования резко увеличила возможности фильтраторов — и микрофагов (известковых губок, археоциат), и сестонофагов, в первую очередь брахиопод. Уси-

ливается переработка органического вещества, детритофаги и грунтоеды становятся более подвижными, поскольку распределение органики в придонном слое и в грунте становится более мозаичным. Судя по характеру ихнофоссилий, начали осваиваться гораздо более глубокие слои донных осадков (Zhuravlev, Riding, 2001). К концу кембрия среди членистоногих уже можно выделить формы, несомненно связанные с ракообразными и хелицеровыми. Разнообразие морской биоты увеличилось в несколько раз, знаменуя с ордовика начало нового, собственно палеозойского, этапа развития морской фауны и флоры. Более подробно экологическую составляющую процесса артроподизации целесообразно подробнее рассмотреть в другом месте.

Следует отметить, что формирование членистоногих усовершенствовало слагавшуюся систему фильтрации и провоцировало появление все более совершенных фильтраторов; в ходе этого процесса членистоногие утратили в палеозое господствующее положение среди фильтраторов, но потом, в кайнозое, до некоторой степени восстановили его.

3.1.2. ЧЛЕНИСТОНОГИЕ В ФОРМИРОВАНИИ НАЗЕМНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Не меньшую роль сыграли членистоногие и в эволюции континентальных экосистем. Второе важнейшее событие в артроподизации мира — это возникновение многих унирамийных групп и наземных хелицеровых в ходе эволюции почвообразовательного процесса на суше. Унирамийные членистоногие принимаются здесь без онихофор и тардиград, только в составе эвтикарциноидов, «многоножек» и насекомых. Кроме унирамий, одноветвистые конечности имели ксенузии и некоторые из явно не принадлежавших к этой группе морских членистоногих (*Cambropodus*, Robinson, 1990; *Cambronatus*, *Wingertshellicus*, Briggs, Bartels, 2001; *Devonohexapodus*, Haas et al., 2003). Одноветвистые конечности унирамий, скорее всего, первичны, так что здесь предполагается их независимое сохранение, а не возникновение. В континентальных условиях унирамии (эвтикарциноиды и «многоножки») появляются весьма рано. Уже в верхнекембрийских прибрежно-континентальных эоловых отложениях появляются следы каких-то членистоногих (MacNaughton et al., 2002). Скорее всего, они были обитателями водорослево-бактериальных матов уже с позднего кембрия, при этом эвтикарциноиды преимущественно потребляли водоросли с поверхности, а многоножкообразные кампекариды и «многоножки» вместе с малощетинковыми червями были почвообразователями, перемешивающими органику занесенных матов. По тафономическим причинам этот процесс известен плохо, но, судя по раннему появлению специализированных хищников из хелицеровых и губоногих многоножек (Chilopoda), он не был длительным.

Нелишним будет напомнить, что этот процесс обычно рассматривается как «выход жизни на сушу». Так называлась и подборка обзоров докладов Симпозиума по особенностям жизни в силуре и раннем девоне, опубликованная в журнале «Природа» в 1989 г. («Жизнь выходит из воды на сушу»). Эта подборка остается и до

настоящего времени наиболее полной русскоязычной сводкой по проблеме. Однако реально жизнь на суше существовала столько же, сколько существовала суша, то есть с ядер микроконтинентов в глубоком архее. По большей части это были биопленки на твердых субстратах и водорослево-бактериальные маты на плоских, заливаемых водой поверхностях. По-видимому, довольно рано появились эвкариотические одноклеточные водоросли и грибы, но основную биомассу суши, как и в море, долго составляли прокариоты. Они создали весьма совершенную систему, где продуценты и редуценты объединены фактически в симбиотический организм. Именно совершенство этого образования позволяло прокариотам сопротивляться экспансии эвкариотических организмов. Эвкариоты долго существовали в качестве минорных элементов, и биосфера оставалась преимущественно прокариотической.

Ландшафт первичной суши сильно отличался от современного. Даже если не принимать во внимание возможно меньшую высоту рельефа из-за меньшей толщины континентальной коры, рельеф должен был быть более плоским из-за сильной эрозии, не контролируемой растительным покровом. По той же причине химическое выветривание должно было быть слабее, а физическое, наоборот, сильнее. Наклонные рыхлые субстраты отсутствовали, быстро смываемые плащевым стоком. Ныне сильная эрозия возникает только на пахотных землях, в природе она сдерживается растениями. Наиболее яркие примеры природных эродированных ландшафтов можно ныне видеть в пустынях, но и там эрозия намного слабее, так как пустыни возникают из-за дефицита осадков. В общем, ныне эрозия обратно пропорциональна количеству осадков. В древности же эродированные ландшафты должны были возникать и при самом высоком уровне осадков, так что степень эрозии была прямо пропорциональна количеству осадков. Из-за того же отсутствия растительности не было постоянной речной сети и доминировал плащевой сток. Реки не имели сформированных русел, преобладали «блуждающие реки». Разгрузка потоков, часто имевших характер селей, могла происходить практически в любом месте в результате прорыва боковых валов русел. В результате смыва наклонных рыхлых субстратов ландшафт становился корытообразным — широкие плоские равнины, занятые «равнинным пролювием», тянувшиеся на десятки и сотни километров от моря к горам, и почти вертикальные останцы голых коренных пород. Осадки перемывались и стоком, и приливными волнами, и равномерно распределялись на больших площадях, так что мощность осадков была невелика, несмотря на выветривание и эрозию. Именно эта почти горизонтальная поверхность и была занята водорослево-бактериальным матом.

Водорослево-бактериальные маты беззащитны против их захоронения пелитовым материалом, что неизбежно при высокой мутности воды из-за сильной эрозии. Мат в целом погибал, но легко восстанавливался за счет выхода на поверхность подвижных фотосинтетиков типа *Microcoleus* и самосборки, поскольку и другие его компоненты были легко расселяющимися и быстро размножающимися эксплерентами. Захороненное органическое вещество перерабатывалось бактериями-редуцентами или обугливалось и сохранялось в виде лигнитов. И в том и в другом случае энергия и биогены терялись экосистемой. При этом не возникала почва как достаточно гомогенная биокосная система.

Положение изменилось с появлением олигохет и унирамийных членистоногих - эвтикарциноидов, архидесмид, кампекарид, ногохвосток и клещеобразных хелицеровых. Существовали и еще не известные нам червеобразные животные, подобно описанному из карбона Шотландии *Polyurida* (Almond, 1985), которого не удается отнести ни к одной группе животных. Все они начали перерабатывать органику матов, перемешивая ее с продуктами выветривания. Возникшие таким способом древнейшие гидроморфные прапочвы с ходами известны с верхнего ордовика (Retallack, Feakes, 1987). Многоножкоподобные формы известны со среднего силура (Dunlop, Selden, 2004). К позднему силуру уже складывается близкий к современному почвенный коадаптивный комплекс, включавший не только фитодетритофагов, но и высокоспециализированных хищников — многоножек и хелицеровых (Jeram et al., 1990). Для нижнедевонских захоронений характерно значительное увеличение числа и разнообразия детритофагов, в первую очередь ногохвосток и клещей. Это связано, по-видимому, с появлением обильного медленно разлагаемого детрита первых сосудистых растений.

Ранним этапам существования на суше растений посвящено несравненно больше работ, чем животным. Содержательный обзор знаний о ранних растениях (480-360 млн. лет) был опубликован П. Кенриком и П. Крейном (Kenrick, Crane, 1997). Дж. Грей предложила разделить ранний отрезок эволюции наземных растений на три этапа: эоэмбриофит, эотрахеофит и эутрахеофит (Gray, 1985). Эоэмбриофит занял время со среднего ордовика до раннего силура (476–432 млн.л.). Он характеризуется появлением тетрад спор, принадлежавших, скорее всего, печеночникам. Можно предполагать, что уже началось освоение и фиксация растениями рыхлых наклонных субстратов и постепенное вытеснение матов с горизонтальных периодически заливаемых поверхностей. Уже печеночники могут довольно успешно сдерживать эрозию, плотно прирастая к субстрату ризоидами по всему таллому. К этому же времени приурочены и первые находки зигомицет, возможно уже бывших микоризными грибами (Redecker et al., 2000).

В эотрахеофите (ранний силур – ранний девон, 432–402 млн. л.) разнообразие и обилие тетрад уменьшается в пользу одиночных спор антоцеротовых и других мхов, первых сосудистых растений («протрахеофиты», первичные плаунообразные). Начинается активное вытеснение водорослево- бактериальных матов с их прежних местообитаний в экологические неудобья. К этому времени почвенная фауна, состоявшая из бактерий, протозоев (раковинные амебы), грибов и беспозвоночных (олигохеты, эвтикарциноиды, «многоножки», включая олигомерных, клещи и другие паукообразные) была уже практически сформирована, с появлением сосудистых растений почвообразовательный процесс заметно ускорился.

Наконец, в эутрахеофите (ранний девон – середина перми, 398–256 млн. л.) сосудистые растения (Rhyniopsida и плаунообразные) заняли практически все местообитания водорослево-бактериальных матов. С распространением сосудистых растений в экосистемах увеличилось производство трудноразложимого детрита — целлюлозы и лигнина. Столь характерный для наземных экосистем круговорот вещества и энергии с сильным преобладанием детритных цепей над пастбищными (Shurin et al., 2005) начал складываться уже в это время.

Необходимо хотя бы кратко осветить историю эвтикарциноидов, одних из первых наземных фитофагов и возможных предков насекомых (рис. 107). Эти интересные членистоногие явно обойдены вниманием эволюционистов. Эвтикарциноиды были описаны из триаса как копеподы (Handlirsch, 1914) и долго не находили места в системе членистоногих. Оказалось, что это особая унирамийная группа, появившаяся уже в позднем кембрии (Vaccari et al., 2004). Обзор системы эвтикарциноидов был опубликован Я.И. Старобогатовым (1988), который предложил считать их классом в составе «трилобитообразных». Последнему, однако, препятствует наличие двух пар одноветвистых «антенн» (или одной пары двуветвистых) и мандибул. Как мандибулы описываются очень большие, лишенные каких-либо придатков склериты, занимающие почти весь сегмент. Целесообразность включения в эвтикарциноидов агласпид сомнительна, скорее это одна из групп псевдокрустаций. Представляется более правильным считать эвтикарциноидов частью унирамий. Тело их состоит из двусегментной головы и включающего две тагмы туловища. Передняя более широкая тагма несет под каждым тергитом две-три пары конечностей. Эвтикарциноиды не известны из ордовика, но найдены в силуре (McNamara, Trewin, 1993). Именно в этой работе было высказано предположение о происхождении насекомых от эвтикарциноидов. К ним, по-видимому, принадлежит и *Pseudarthron* из силура Шотландии (Selden, White, 1983).

Особенно многочисленными эвтикарциноиды были в девоне, их остатки описаны из вулканогенных кремней Виндифилд близ Райни (L. Anderson, Trewin, 2003), известны местонахождения, буквально набитые изолированными сегментами сброшенных линочных шкурок этих форм. Правда, описаны они были как многоножки *Maldybulakia* (Тесаков, Алексеев, 1992; Edgcombe, 1998). Скорее всего, это не так, и остатки принадлежат эвтикарциноидам. У многоножек все сегменты тела имеют примерно равную ширину, тогда как у малдыбулакий при почти равной длине они отличаются более чем в полтора раза по ширине. Это как раз характерно для эвтикарциноидов, где имеется широкий и узкий отделы тела. Было предположено, что узкие сегменты представляют собой шейный отдел (collar), однако в этом случае узкие сегменты должны встречаться вдесятеро реже, чем широкие, тогда как они встречаются с примерно равной частотой. У двупарноногих многоножек передний тергит из одной пары перекрывает задний, и они имеют совершенно различное строение. На изолированных сегментах малдыбулакий такое строение должно было бы быть хорошо видно, но все сегменты в коллекциях, включающих сотни экземпляров, по строению одинаковые. Наконец, в коллекции Палеонтологического института имеется образец из типового местонахождения, состоящий из четырех связанных сегментов. Перекрытия тергитов на нем нет, и последний сегмент примерно в полтора раза уже предыдущих, то есть его тело определенно имело характерное для эвтикарциноидов, но не для диплопод разделение на широкую и узкую тагмы. В карбоне существовали более узкие и многочлениковые формы, похожие на многоножек (*Sottyxerxes*, *Kottyxerxes*) (Schram, 1971; Schram, Rolfe, 1982; Wilson, Almond, 2001). Они еще присутствовали в перми (Schneider, 1983) и триасе; (Gall, Grauvogel, 1964; Schram, 1971), в более молодых отложениях их остатки неизвестны.

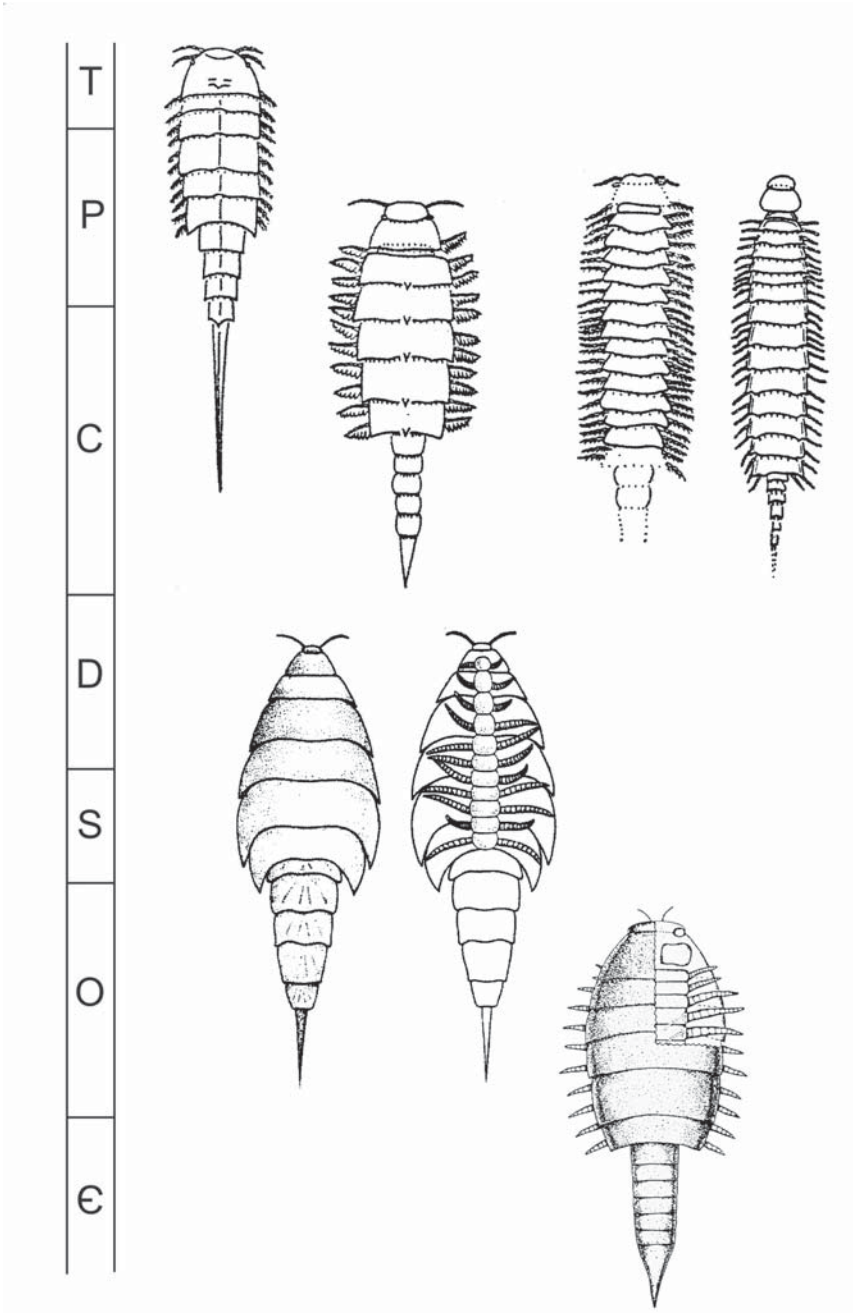


Рис. 107. Эвтикарциноиды, коллаж, изображающий эволюцию группы, по многим источникам.

Систематическое положение большинства палеозойских животных, называемых многоножками (рис. 108), неясно. Они действительно имеют длинное многочленистое тело, по большей части с двумя парами ног на сегменте. Таких многоножек считают диплоподами, однако лишь для немногих из них установлено присутствие характерного перекрывания тергитов. У большинства, включая гигантских артроплевр, две пары ног находятся под одним тергитом, как у эвтикарциноидов. У палеосоматид структуры, интерпретируемые как про- и метазониты (Hannibal, Krzeminski, 2005), не выглядят подобными про- и метазонитам диплопод. Они больше похожи на единый склерит. Строение и сегментарный состав головы для большинства форм неизвестны. Наоборот, для кампекарид, не принадлежащих диплоподам, показано перекрывание тергитов, как это можно видеть на приобретшей широкое хождение, хотя и не опубликованной официально, реконструкции Дж.Е. Олмонда. Представляется, что среди палеозойских «многоножек» присутствуют животные, весьма разные по строению, а возможно и по происхождению.

Ранние этапы эволюции насекомых проходили на фоне исключительного обилия хелицеровых (рис. 109). Мечехвосты, бывшие в палеозое несравненно мельче, чем ныне, становятся в конце палеозоя преимущественно пресноводными животными, а частично могли жить и на суше. Известны находки мечехвостов, «замаскированных» опавшими листьями лепидофитов. Подобным образом, и эвриптериды передвигаются из морей в пресные воды, а в позднем карбоне и перми — и на сушу, насколько можно судить по очень длинным задним ногам. Также и скорпионы из морских становятся пресноводными, а затем и наземными, с карбона мы встречаем исключительно наземных скорпионов с характерными для них парными коготками. Во всех этих группах мы видим постепенный переход к обитанию в пресных водах и на суше. Иной была история паукообразных. Уже в позднем силуре мы встречаемся с полностью сформированными тригонотарбами, в раннем девоне с клещами современного типа и пауками. К этому времени паукообразные уже прошли достаточно длительный период почвенного существования и были полностью сформированными наземными животными. В девоне и карбоне тригонотарбы были наиболее массовыми паукообразными. Они не имели таких специальных приспособлений, как паутинные бородавки и ядовитые хелицеры, и скорее всего были всеядными формами.

Следует обратить внимание на одну общую особенность палеозойских захоронений членистоногих. В них необыкновенно много находок остатков групп, практически не встречающихся в мезозойских и кайнозойских местонахождениях, хотя они существуют доныне и часто весьма многочисленны, как например диплоподы, клещи и пауки. В девоне и нижнем карбоне много местонахождений, в которых обильны и разнообразны высшие ракообразные, животные весьма стенобионтные. Обычны и ныне строгие оксифилы синкариды, хотя в этих местонахождениях их остатки часто встречаются в черных аргиллитах, отложившихся в явно аноксных условиях. Эти необычные захоронения встречаются именно в том интервале геологического времени, когда остатки насекомых исключительно редки. Крылатые насекомые появляются только в самом конце нижнего карбона, в намюре А, но появ-

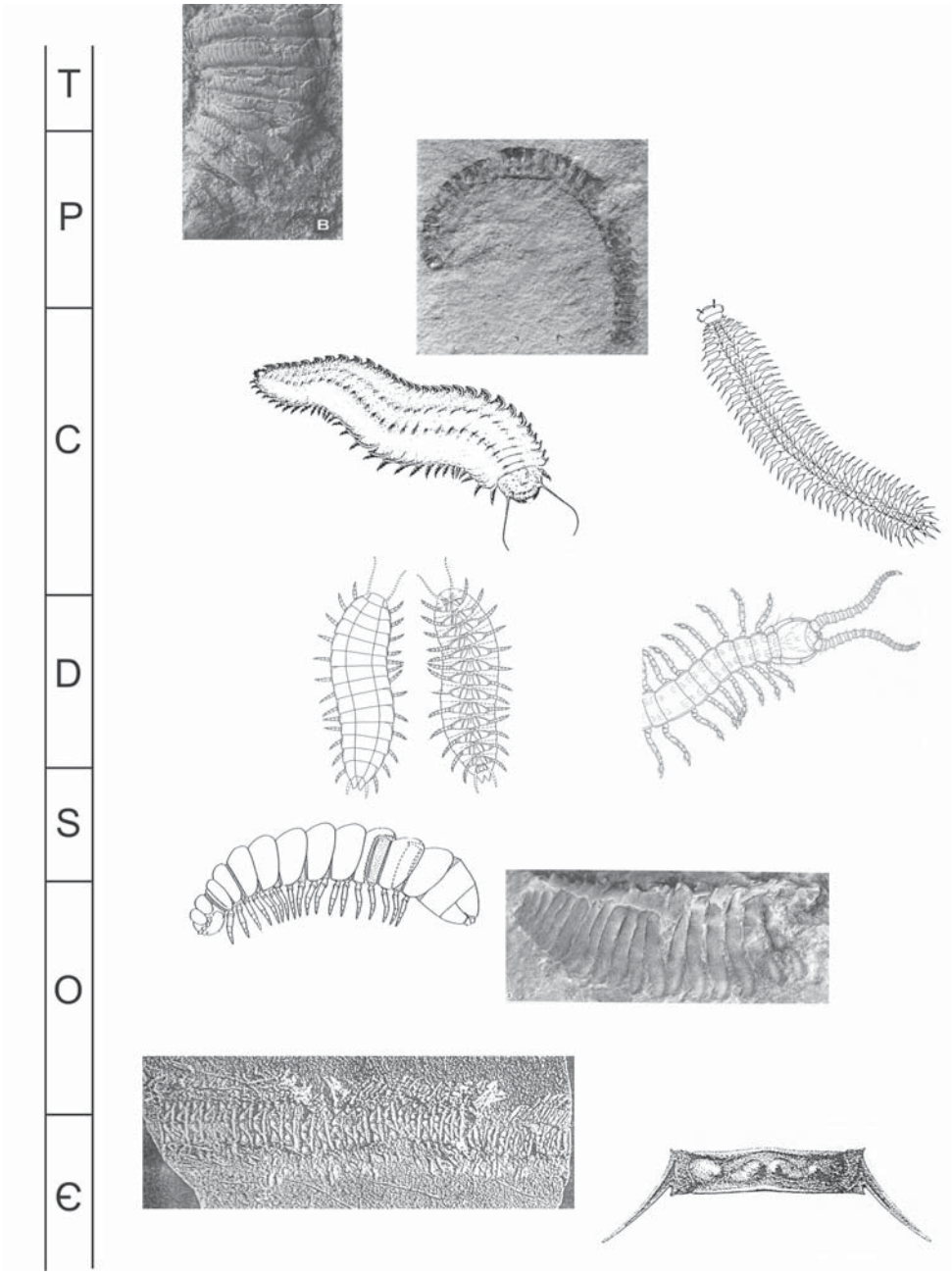


Рис. 108. «Многоножки», коллаж, изображающий эволюцию группы, по многим источникам.

ляются они в уже вполне сформированном виде. Самое древнее известное крылатое насекомое высоко специализировано — это совершенно нормальная палеодиктиоптера (рис. 64). Почти любая из гипотез о происхождении крылатых насекомых предполагает, что они возникли в условиях, весьма благоприятных для захоронения. Тем не менее, остатков именно крылатых насекомых нет в местонахождениях, где многочисленны остатки многоножек и хелицеровых, для которых априорная вероятность попадания в захоронение несравненно ниже, чем для крылатых насекомых. Тафономия таких местонахождений должна была иметь какие-то особенности, которые мы не понимаем.

В карбоновых и нижнепермских местонахождениях часто встречаются остатки паукообразных, двупарноногих многоножек и первичнобескрылых насекомых-монур. Они встречаются и в верхней перми, а затем практически исчезают из геологической летописи, хотя вряд ли их реальное разнообразие и численность при этом уменьшились. Остается предположить, что в палеозое они имели иной образ жизни, обеспечивавший бóльшую вероятность их захоронения. Р. Гофман (Hoffmann, 1969) полагал, что палеозойские многоножки были водными или полуводными. Захоронение насекомых в водоемах обычно происходит довольно далеко от берега, а поверхностные течения вряд ли могли переносить быстро тонувших бескрылых насекомых и тем более — крупных тяжелых многоножек. Следовательно, должны были существовать крупные плавающие объекты, осуществлявшие этот транспорт.

Процесс артроподизации начинается как единый и для моря, и для суши, поскольку изначально почти наверняка связан с широкой переходной полосой между ними, существовавшей в докембрии и постепенно сокращавшейся в течение палеозоя. Существование этой полосы связано как с особенностями тектоники — малой толщиной континентальных плит и, соответственно, малой глубиной океанических впадин, так и с несравненно большей мощностью эрозии, поскольку единственные тогда обитатели суши, водоросли, не могли закрепиться на рыхлых наклонных субстратах и тем более закрепить их. Однако дальнейший процесс пошел по-разному. Задача преобразования морского ландшафта была проще, поскольку не требовала существенных геоморфологических преобразований и могла осуществляться и сверху, из фотической зоны, и снизу, за счет развития сестонофагов, первоначально подвижных, лучше приспособленных к нестабильности условий (сидячие сестонофаги оказались основными в следующей, палеозойской фауне, начавшейся с ордовика).

Процесс артроподизации суши был более трудным и занял больше времени. Водорослево-бактериальные маты ни сами по себе, ни вместе с включившимися в переработку органического вещества червеобразными животными, не были способны воздействовать на наиболее вредный для экосистемы фактор — высокую мутность воды плащевого стока при нерегулируемой эрозии. Водоросли и лишайники, обитавшие на твердых субстратах, только увеличивали эту мутность за счет усиления химического выветривания. Ситуацию изменило только формирование почвы и расселение сосудистых растений. Именно это обстоятельство затя-

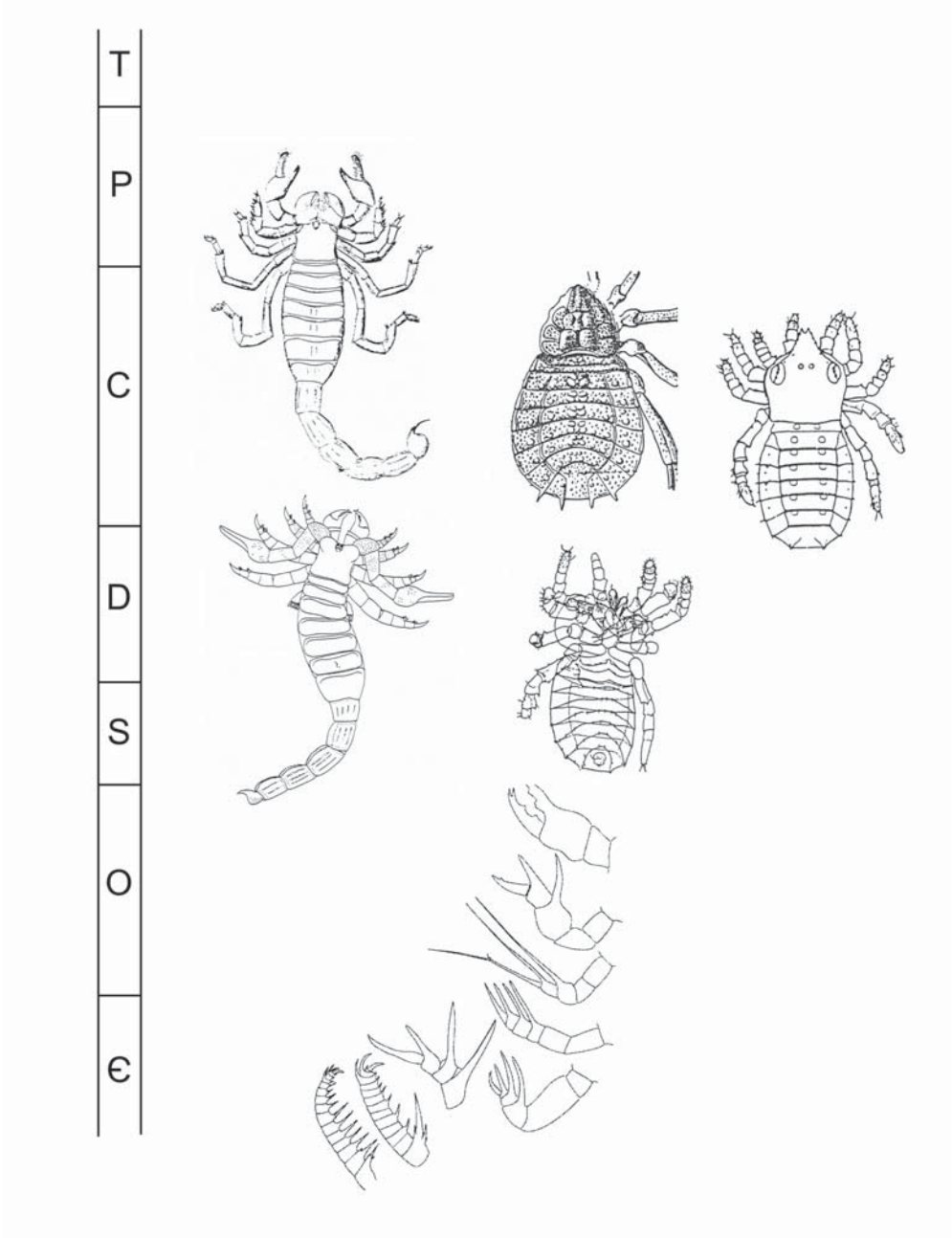


Рис. 109. Хелицеровые, коллаж, изображающий эволюцию группы, по многим источникам.

нуло артроподизацию животных суши минимум на два периода (около сотни миллионов лет) по сравнению с артроподизацией животных моря.

Можно предположить, что различие в рассмотренных процессах зависит и от разной связности экосистем моря и суши: суша фрагментирована, а система морей существенно едина и может эволюировать только целиком. Вывод совпадает с выводом из сравнения эволюции разнообразия на суше и море: в море вымирания гораздо сильнее и более резкие, чем на суше. Конечно, реальный процесс был несравненно сложнее, и предложенная гипотеза рассматривает только часть действовавших биотических и абиотических факторов.

3.2. ПРОИСХОЖДЕНИЕ НАСЕКОМЫХ

В современной (конец XX – начало XXI вв.) литературе четко выделяется два типа реконструкций филогенеза — традиционные и компьютерные. К первым я отношу все то, что сейчас называют интуитивными методами, включая и «старомодную кладистику» (manual, или pen-and-paper cladistics) самого В. Геннига и наиболее строгих его последователей, отрицающих компьютерный кладизм (у нас это прежде всего Н.Ю. Клюге, см. Клюге, 2000). Для этого метода характерен анализ индивидуальных признаков и построение кладограммы шаг за шагом в соответствии с выявленными преобразованиями конкретных признаков в конкретных узлах и на конкретных ребрах кладограммы. Исследователь реконструирует процесс эволюции и в частности генезис конкретных групп (клад) в терминах преобразования конкретных признаков. Этот метод можно было бы обозначить как генетический, если бы термин уже не был преоккупированным. Поэтому уточняющим термином пришлось выбрать «гипотезу о генезисе».

Альтернативный, ныне популярный подход можно назвать филометрией («исчислением родства») по аналогии с таксометрией («исчисление таксономического сходства» как метод построения фенетической системы, см., например, Расницын, 1972). Сюда относится компьютерный кладизм и молекулярные методы филогенетики. Общим для них является построение кладограммы сразу по всей совокупности используемых признаков, так что генезис таксонов в указанном выше смысле приходится восстанавливать постфактум по готовой кладограмме.

3.2.1. ТРАДИЦИОННЫЕ ГИПОТЕЗЫ (ГИПОТЕЗЫ О ГЕНЕЗИСЕ)

Подавляющее большинство традиционных гипотез исходит из монофилии шестиногих и их происхождения от многоножек. Многие авторы ограничиваются выяснением взаимоотношений отрядов шестиногих друг с другом, другие дополнительно выясняют отношения общего предка шестиногих с таксонами многоножек. Некоторые авторы анализируют происхождение насекомых в более широком контексте. Здесь не предполагается дать полный исторический очерк вопроса: приведены только некоторые более характерные примеры.

3.2.1.1. Гипотезы единства Atelocerata и монофилии Hexapoda

Ф. Брауэр (Brauer, 1869) предполагал происхождение насекомых от Onychophora через Chilopoda и далее через Diplura (от *Campodea*-подобного предка). Р.Дж. Тильярд (Tillyard, 1930) также предполагал происхождение насекомых от Opistogoneata (Chilopoda) с последовательным ответвлением Collembola (протоморфы), Protura (анаморфы), Diplura (эпиморфы), Ectotrophi (= Ectognatha, т.е. Thysanura s.l.) и, наконец, Pterygota. Р.Е. Снодграсс (Snodgrass, 1938) выводит шестиногих из Progoneata (Symphyla + Pauropoda + Diplopoda), а всех неполноусых — от ракообразных (см. Sharov, 1966: 55). О.В. Тигс (Tiegs, 1947) и вслед за ним С.М. Мэнтон (Manton, 1960) поделили Atelocerata на Dignatha (Pauropoda + Diplopoda) и Trignatha, с выделением в последних Labiata (все кроме Chilopoda).

В. Генниг (Hennig**,** 1969) также считал, что имеет смысл обсуждать только вопрос отношения насекомых с многоножками: то ли они как целое образуют сестринскую группу насекомых, или же таковыми являются какие-то определенные многоножки. Сам Генниг принимает монофилию многоножек и их сестринские отношения с шестиногими, а всех неполноусых — с ракообразными.

А.Г. Шаров (Sharov, 1966) выводил неполноусых из ракообразных и делил их на Monomalata (все многоножки, кроме Symphyla, т.е. все с функциональной нижней губой на первом постмандибулярном сегменте) и Dimalata (Symphyla и сестринские к ним насекомые, у которых ротовая полость прикрыта сзади конечностями второго постмандибулярного сегмента). При этом энтогнаты не монофилетичны ни сами по себе, ни с эктогнатами — все отряды происходят независимо от протосимфил.

Г.Б. Будро (Boudreaux, 1979) считает многоножек монофилетичными и сестринскими к шестиногим, а неполноусых (Myriapodomorpha) — сестринскими к ракообразным, но делит многоножек на Collifera (Pauro- + Diplopoda) и Atelopoda (Symphyla + Chilopoda). Н.Ю. Клюге (2000) также считает Atelocerata сестринской группой раков, а шестиногих — таковой многоножек, но последних он делит иначе: Chilopoda + (Symphyla + Collifera). Н.П. Кристенсен (Kristensen, 1991) также принимает монофилию шестиногих и сближает их с многоножками, а неполноусых в целом — с ракообразными, но в детали не вдается. Я. Кукалова-Пек (Kukalová-Peck, 1991) в целом занимает сходную позицию, но при этом в качестве сестринской группы эктогнат принимает только Diplura, так что энтогнаты у нее оказываются парафилетическими (позже Кукалова-Пек приняла монофилию энтогнат как сестринской группы эктогнат, Kukalová-Peck, 1998). Многоножки у нее выступают как целое в качестве сестринской группы шестиногих. Дж. Моура и М.Л. Кристоферсен (Moura, Cristoffersen, 1996), подобно ряду других исследователей, считают шестиногих сестринской группой многоножек-прогонеат, которые уже совместно образуют сестринскую группу Chilopoda, но следующей сестринской группой у них оказываются ракообразные Remipedia. Таким образом, неполноусые здесь укоренены глубоко внутри ракообразных.

Существуют и другие схемы отношений многоножек и энтогнат по отношению к эктогнатам: Chilopoda + (Symphyla + (Diplopoda + Pauropoda)) + Hexapoda) (Dohle, 1980); (((Protura + Collembola) + Campodeina) + Japigina) + Ectognatha (Štys, Bilinski, 1990); (((Protura + Collembola) + Campodeina) + (Japigina + Ectognatha) (Štys et al., 1993).

3.2.1.2. Другие (не мириаподные) гипотезы

Г.Дж. Гансен (Hansen**,** 1893) и далее Г. Крэмптон (Crampton**,** 1924) выводили насекомых через эктогнатных аптеригот типа *Machilis* из высших раков (Isopoda – Cumacea – Tanaidacea). Близкие позиции занимали и другие авторы (G.H. Carpenter, 1903; Borner, 1909). Более радикальную идею выдвинул А. Гандлирш (Handlirsch**,** 1906–1908, 1926). Он предположил прямой переход от трилобитов к палеодиктиоптерам, которых считал предками всех насекомых, а первичнобескрылых считал неотенически произошедшими вероятно от поденочной ветви. Здесь следует напомнить, что в те времена палеодиктиоптеры принимались как группа древних примитивных многожилковых насекомых, не обнаруживающих ясных связей с лучше известными отрядами. О колющем хоботке и других специализациях палеодиктиоптер тогда еще не было известно (кроме *Eugereon* Dohrn, которого Гандлирш именно по этому признаку исключил из палеодиктиоптер и выделил в отдельный отряд Protohemiptera). Гипотеза предполагала водный образ жизни непосредственных предков насекомых.

О.А. Мельников (1974) в своих построениях исходит из наблюдения, что метатрохофоральная стадия эмбриогенеза, отражающая организацию расселительной планктонной стадии предка перед его оседанием на субстрат, у насекомых (Ectognatha) организована иначе, чем у других членистоногих (есть сходство только с хелицеровыми, но оно вероятно конвергентное, рис. 110). Отсюда сделан вывод об отделении насекомых от других членистоногих задолго до выхода предка насекомых на сушу. У ракообразных и особенно у многоножек (+ Diplura) развитие иное, выраженной метатрохофоральной стадии нет, что свидетельствует о более ранней эмбрионизации многоножек и, соответственно, об их раннем выходе на сушу. Невозможность выведения насекомых (в узком смысле, т.е. эктогнат) из многоножек (включая энтогнат) Мельников дополнительно обосновывает в другой работе (Melnikov, Rasnitsyn, 1984). По его данным, организация головы и в частности головного мозга многоножек и энтогнат глубоко и сходным образом специализирована (прото- и дейтоцеребрум отогнуты далеко назад и лежат на стомодеуме, рис. 111) и не допускает выведение Ectognatha из Myriapoda + Entognatha.

Согласно Д.Е. Щербакову (Shcherbakov, 1999; Shcherbakov in Rasnitsyn, Quicke, 2002: 67–68), Hexapoda представляют сестринскую группу к Crustacea Syncarida, возможно непосредственно к Palaeocaridacea (карбон–пермь), а внутри шестиногих энтогнаты и многоножки происходят от предка, близкого к Archaeognatha. Гомономность тела многоножек вторична (адаптация к движению внутри субстрата), а большую роль в преобразованиях внутри Mandibulata играли гомеотические процессы, преимущественно связанные с семейством HOX-генов. Экологически пере-

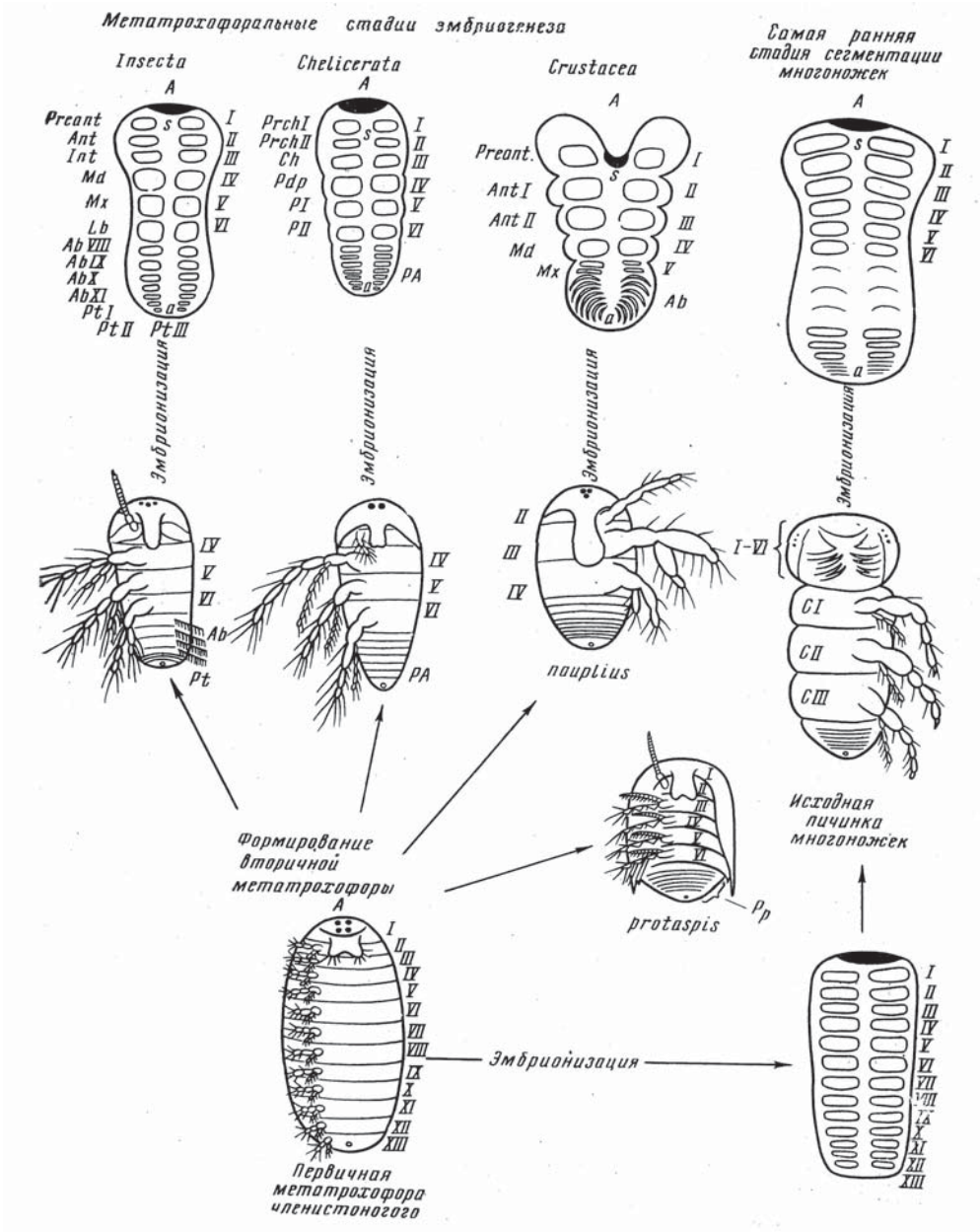


Рис. 110. Метатрохофоральная стадия в эволюции и эмбриогенезе членистоногих: гипотеза Мельникова (1974). Нижний ряд — первичная, средний — вторичная, верхний — эмбрионизованная метатрохофора (из Мельникова, 1974).

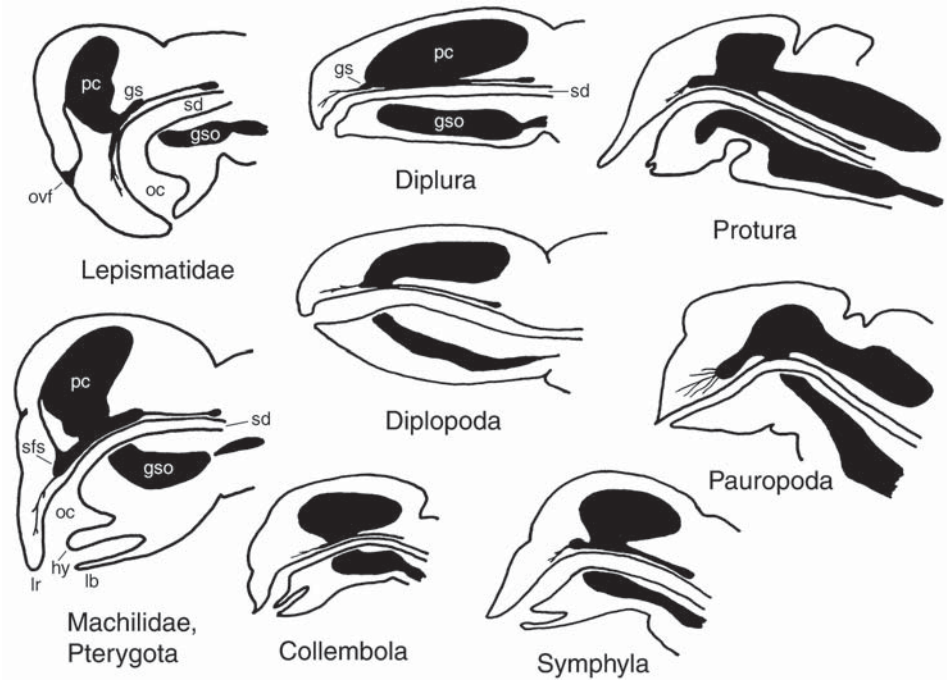


Рис. 111. Организация головы и в частности головного мозга многоножек и энтогнат (Мельников из Rasnitsyn, Quicke, 2002).

ход от ракообразных к насекомым проходил в береговых выбросах волноприбойной зоны древних морей в соответствии с гипотезой В.Б. Чернышева (1997), использовавшего амфипод Talitridae в качестве модели.

В.Я. Павлов (2000) в своем детальном морфофункциональном анализе пищедобывающего аппарата ракообразных обнаружил далеко идущую регулярность преобразования организации членистоногих, которую он описал в качестве периодической системы членистых. В частности, им выделено четыре основных уровня организации, на каждом из которых реализуется сходная система жизненных форм, причем переходы между уровнями предполагаются имевшими место однократно в каждом случае (каждый уровень монофилетичен) и обусловленными неотенией. В рамках этой гипотезы предполагается полифилетическое происхождение неполноусых от разных групп ракообразных, так что крылатые насекомые оказываются монофилетичными с эвкаридами, первичнобескрылые и симфилы с перакаридами, синкаридами и копеподоидами, остальные многоножки — с филло- и цефалокаридами, филлоподами и хелицеровыми. Предложенная схема не учитывает большой объем противоречащих ей морфологических данных по неполноусым и в таком виде на может быть принята, но сам подход очень интересен и при более тонкой

адаптации к тому, что нам известно о насекомых и многоножках, может оказаться продуктивным. Важным нововведением Павлова представляется интерпретация понятия тагмы, которую он определяет не через объединение собственно сегментов, а через сходную функциональную специализацию их конечностей.

3.2.1.3. Сравнительная оценка гипотез о генезисе

Приведенные данные позволяют заключить, что наиболее популярные в прошлом и, отчасти, теперь гипотезы происхождения насекомых в узком смысле (эктогнат) от многоножек через энтогнат встречаются с наибольшими трудностями (синапоморфия двух последних групп по строению головного мозга и обоснованная Д.Е. Щербаковым вторичность гомономной метамерии тела многоножек). Однако и альтернативные гипотезы не вполне убедительны. Гипотеза А. Гандлирша остроумна в предположении о неотеническом происхождении первичнобескрылых шестиногих, но и только: прямых подтверждений их неотенической природы с тех пор не появилось, зато палеодиктиоптеры оказались высоко специализированной группой, далекой от предка Pterygota (Rasnitsyn, Quicke, 2002). В роли гандлиршевых палеодиктиоптер теперь выступают протоптеры (Paoliida), но и они не обнаруживают никаких признаков, сближающих их с трилобитами и другими морскими членистоногими. К тому же предположение о водном образе жизни непосредственных предков крылатых насекомых само по себе вызывает весьма серьезные возражения (Rasnitsyn, 2003).

Гипотеза Щербакова о происхождении неполноусых от ракообразных — синкарид, а многоножек — через энтогнатного шестиногого предка от гипотетической субэнтогнатной формы, которая дала также и эктогнат, также встречает трудности. Во-первых, предполагаемая предковая группа ракообразных (Palaeocaridacea), подобно крылатым насекомым, достоверно известна приблизительно с середины карбона, тогда как энтогнатные шестиногие (Collembola) фиксируются с раннего девона (*Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik, 1926; Райни, Шотландия), а многоножки еще значительно древнее (по меньшей мере с позднего силура, см. раздел 3.1). При этом заведомо водный образ жизни и обычно более прочный скелет ракообразных дает им по крайней мере не меньше шансов на сохранение в геологической летописи, чем у древних, предположительно водных многоножек, и гораздо больше, чем у мягкотелых и далеко не столь тесно связанных с водой ногохвосток. Кроме того, предполагаемый водный образ жизни как отдаленных, так и непосредственных предков насекомых должен был бы давать повышенные шансы на отражение этого процесса в летописи — если только выход на сушу не происходил строго в тафономически неблагоприятных условиях вроде волноприбойной зоны моря, как это предполагают В.Б. Чернышев и Д.Е. Щербаков. В принципе этого нельзя исключить, но столь строгое ограничение экологии предка и потомка все-таки не кажется реалистичным.

Гипотеза Мельникова о полной независимости насекомых в узком смысле от других основных групп членистоногих, так что их предка нужно искать на архаичном, возможно, кембрийском уровне, трудна для анализа из-за недостатка позитив-

ных данных. Мы не имеем никаких указаний, как мог бы выглядеть отдаленный предок насекомых, кроме весьма общей характеристики метатрохофоральной стадии насекомого (сегменты мандибул, максилл и нижней губы увеличены по сравнению с лежащими и впереди, и позади их). Не больше информации и о других промежуточных этапах эволюции предка. Правда, нельзя исключить, что некоторые древние ископаемые, в особенности *Devonohexapodus bocksbergensis* Haas, Waloszek, Hartenberger (2003) из нижнедевонских сланцев Хунсрюк в Германии, в какой-то мере соответствует одной из таких стадий, поскольку его организация кажется близкой к постулированной Мельниковым метатрохофоральной стадии эволюции (рис. 112).

Действительно, мы видим здесь длинное тело с многочисленными, сериально расположенными, висячими (pendant), одноветвистыми, членистыми, дифференцированными по длине тела конечностями, но без явственной сегментации самого тела. Сегменты иногда намечены, особенно в задней части тела, но их соответствие конечностям далеко не всегда очевидно. Рот явно не конечный, хотя самого ротового отверстия и его несомненных придатков обнаружить не удается. На остатке более или менее уверенно идентифицируются: на переднем конце огромные глаза и длинные, вероятно членистые, очевидно сенсорные придатки, скорее всего соответствующие первым антеннам. Ничего подобного лабруму не просматривается: ротовое отверстие и лабрум вероятно невелики и заслонены глазами. Далее следует короткая тонкая шейка без придатков, за которой начинается плотная серия довольно разнообразных конечностей и кажущийся полым широкий внутренний объем тела (кишка?), резко сужающийся только на уровне последних висячих конечностей и продолжающийся далее хорошо заметным узким проходом почти до заднего конца тела. Короткое сужение полости наблюдается и в шейке, но оно далеко не достигает возможного уровня рта и даже не отклоняется вентрально, ко рту.

Серия конечностей позади шейки начинается короткой парой, за которой следуют три пары самых длинных ног, и далее — длинный ряд однообразных конечностей того же размера, что и первые, или немного более длинных. Вероятно, все конечности членистые, возможно с 3–4 (короткие ножки) или 5–6 (три длинные пары) члениками. Три длинные пары явственно сужаются к приостренной вершине и производят впечатление способных к ходьбе и/или к манипуляции. Основная масса последующих конечностей выглядит мясистыми, цилиндрическими, более или менее равномерной толщины, с округленной вершиной, и напоминают эмбриональные конечности членистоногих (в меньшей степени также брюшные ножки древней щетинохвостки *Dasyleptus* в интерпретации Rasnitsyn, 2000). Две предвершинные пары конечностей, обозначенные авторами как гоноподы, более длинные и, в отличие от других, направлены назад: их соответствие гоноподам кажется правдоподобным. Апикальный придаток не обнаруживает четких следов парности и вполне может соответствовать, например, парацерку насекомых. Между его основанием и задней парой гонопод (?) имеется заметный промежуток, занимающий 2–3 «сегмента». Не исключено наличие еще одной, самой задней пары конечностей, прижатых к парацерку (церки?).

Описанную организацию можно представить себе как еще не эмбрионизованную, свободноживущую раннюю стадию далекого предка насекомых, с головным концом приблизительно на метатрохофоральной стадии по Мельникову, а в остальном приблизительно на полиподной стадии онтогенеза насекомого, исключая по-

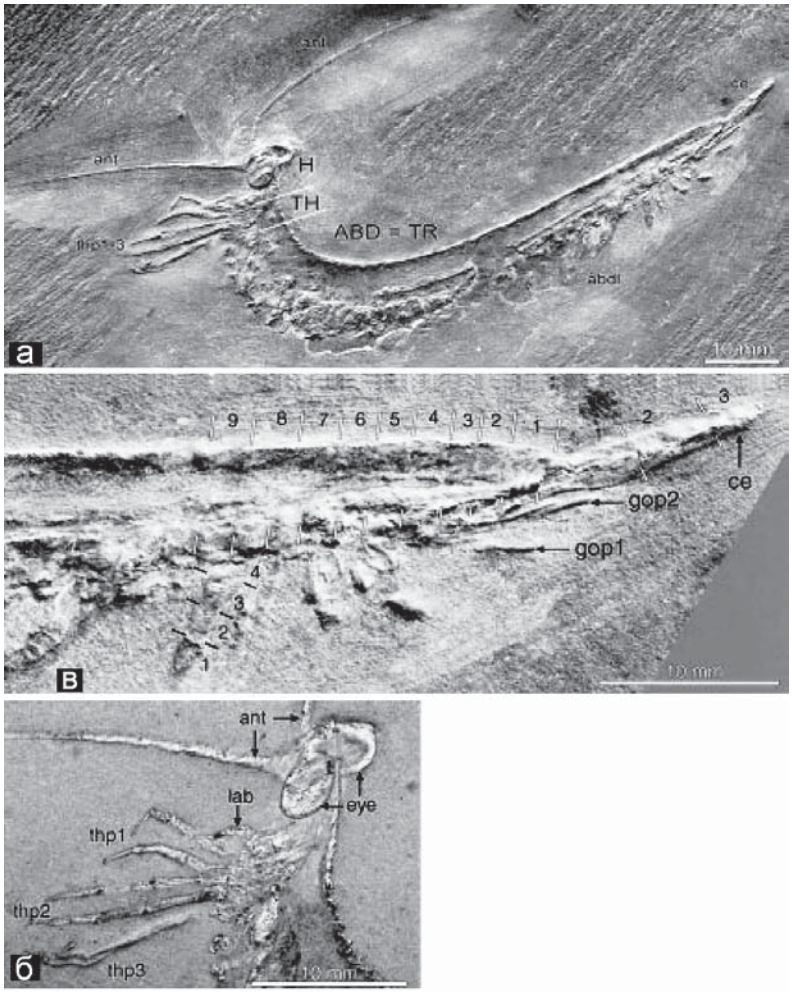


Рис. 112. *Devonohexapodus bocksbergensis* Haas, Waloszek, Hartenberger из нижнего девона сланцев Хунсрюк, Германия: а — общий вид, б — передний, в — задний конец тела. Обозначения: H — «голова», передние головные сегменты; TH — «грудь», вероятно задние головные сегменты; ABD+TR — тело (позади головы); ce — церки или (и) парацерк; ant — антенна (I); eye- глаза?; lab — «лабиум», вероятно антенна II; thp1–3 — «грудные ноги», вероятно мандибулы и две пары максилл; gop 1-2 — возможно, гоноподы (из Haas, Waloszek, Hartenberger, 2003).

давленную дифференциацию грудных сегментов и ускоренную — задних. Судя по наличию гонопод (если это они), это могла бы быть онтогенетически поздняя, может быть даже взрослая стадия, если бы не отсутствие ротового аппарата и недифференцированный, эмбриональный характер основной массы конечностей. Последние черты можно было бы ожидать у животного, только что выведшегося их яйца, но остается непонятным, как это можно согласовать с весьма крупными для членистоногого размерами (более 10 см) и предполагаемым наличием пусть еще не вполне оформленных гонопод.

В итоге загадочный девоногексаподус оказывает достаточно неопределенную поддержку гипотезе Мельникова, которая остается привлекательной, но еще весьма далекой от того, чтобы принять ее как приемлемо обоснованную.

Девоногексаподус не одинок среди ископаемых, которых с большими или меньшими основаниями прочили на роль если не предков насекомых, то их ближайших родственников. Наиболее перспективными в этой роли представляются эвтикарциноиды (McNamara, Trewin, 1993; Edgecombe, Morgan, 1999), известные с позднего кембрия до триаса, которые подробнее обсуждаются в разделе 3.1.2; заслуживает внимания и раннекембрийская Fuxianhuia (Chen, Edgecombe и др., 1995), о которой см. также в разделе 3.1.1. Однако их морфология известна совершенно недостаточно, чтобы обсуждать в деталях пути становления насекомых и их отношения с этими ископаемыми.

Находки предполагаемых насекомых в узком смысле до середины карбона не только редки, но и крайне фрагментарны и не вполне убедительны в качестве Insecta s.str. Двухмыщелковые мандибулы *Rhyniognatha* Tillyard из нижнего девона Райни в Шотландии действительно соответствуют челюстям современных крылатых насекомых (Engel, Grimaldi, 2004), *Liverhulmia* Anderson et Trewin, 2003 из того же местонахождения с тремя коготками на лапке тоже указывает на насекомых (L. Anderson et Trewin, 2003), так же как кутикула фасеточного глаза из позднего девона Джилбоа (штат Нью-Йорк, США, Shear et al., 1984). Смятая кутикула головы и груди *Gaspea* Labandeira, Beall et Hueber из нижнего девона Гаспе в Канаде описана как принадлежащая щетинохвостке (Labandeira et al, 1988). Однако во всех этих случаях девонский материал слишком фрагментарен, чтобы быть уверенным в его принадлежности именно к эктогнатным насекомым, и во всяком случае он не помогает прояснить отношения насекомых к другим группам членистоногих.

3.2.2. ФИЛОМЕТРИЧЕСКИЕ ГИПОТЕЗЫ

Как уже упоминалось, результаты филометрического анализа допускают продуктивный анализ только в отношении деталей использованных методов (которые здесь нас интересуют меньше и которые можно уяснить в соответствующих цитированных публикациях), а сами по себе кладограммы могут только интерпретироваться a posteriori. Поэтому их обсуждение будет по необходимости кратким.

Характерную особенность современных филометрических исследований членистоногих составляет широкое распространение, наряду с морфологическими и моле-

кулярными, комбинированных кладограмм, построенных с помощью одновременного учета морфологических и молекулярных признаков. В результате обычно получаются деревья, промежуточные по структуре между морфологическими и молекулярными кладограммами, а поскольку, как мы увидим, разнообразие филометрических деревьев очень велико, комбинированные кладограммы не столько помогают выбрать оптимальную форму древа, сколько увеличивают их и без того избыточное разнообразие. Поэтому здесь приведены только «чистые» кладограммы — морфологические или молекулярные.

3.2.2.1. Морфологическая филометрия

Компьютерный кладистический анализ морфологии членистоногих долгое время был ориентирован преимущественно на таксоны низкого и умеренно высокого ранга, а когда (к концу XX века) появились публикации интересующего нас таксономического уровня, инициатива очень быстро была перехвачена молекулярными методами. Поэтому число гипотез, рассматриваемых в этом разделе, оказалось неожиданно мало.

М.Дж. Эмерсон и Ф.Р. Шрам (Emerson, Schram, 1998) представили серию довольно сходных кладограмм, где неполноусые оказываются сестринскими по отношению ко всем остальным членистоногим — либо как единая ветвь (их fig. 7.2C, 7.3A,C), либо (fig. 7.3B) последовательно прогонеатные многоножки, затем губоногие и наконец шестиногие (Protura + (Diplura + Ectognatha)), либо наоборот, ближайшая сестринская группа это шестиногие, а далее в том же порядке многоножки (fig. 7.4). Сходный результат с первым из этих трех ранее получили на совсем ином наборе признаков М.А. Уиллс с соавторами (Wills et al., 1995).

У.К. Уиллер (Wheeler, 1998, fig. 8.3) получил кладограмму Chelicerata + (Crustacea + (Chilopoda + (Progoneata +((Diplura + (Protura + Collembola)) + Ectognatha)))), подтверждающую классическую гипотезу Arthropoda = Chelicerata + Mandibulata (= Crustacea + Atelocerata). Другая одновременно опубликованная кладограмма (Zrzavý et al., 1998, fig. 9.3a), напротив, показывает неполноусых ((Chilopoda +Progoneata) + ((Protura + Collembola) + (Campodeina + Japigina + Ectognatha))) как сестринскую группу к объединению ракообразных и хелицеровых. Вариации на ту же тему представляют кладограммы У.К. Уиллера с соавторами (Wheeler et al., 2001, fig. 10: Crustacea +(Chilopoda +Progoneata) + ((Protura + Collembola) + (Campodeina + Japigina) + Ectognatha))) и П.Дж. Мэйхью (Mayhew, 2002: (Protura + Collembola) + (Diplura + Ectognatha)).

О. Краус (Kraus, 1998), анализируя неполноусых (с ракообразными в качестве внешней группы), показывает многоножек и энтогнат парафилетичными (Crustacea + (Chilopoda + ((Symphyla + (Diplopoda + Pauropoda) + ((Protura + Collembola) + (Diplura + Ectognatha))). Сходную кладограмму, но с существенно меньшим разрешением, позже опубликовали Г. Джирибет с соавторами (Giribet et al., 2004, fig. 1).

Таким образом, морфологическая филометрия не обнаруживает альтернативы гипотезе единства неполноусых, однако устойчиво определить их положение на древе членистоногих не может.

3.2.2.2. Молекулярная филометрия

Принципиально иную картину рисуют молекулярные методы. Более ранние публикации (Erenisse, 1998, figs. 5.1, 5.2; Spears, Abele, 1998, figs. 14.9-14.11; Wheeler, 1998, fig. 8.4; Giribet, Ribera, 2000) демонстрируют молекулярные кладограммы с большим количеством «шума» (таксонов заведомо не на своем месте, например, двукрылые, коллемболы и *Heterojapix*, рассеянные среди ракообразных, олигохеты, головоногие и перипаты внутри членистоногих, и т.п.). Однако несмотря на «шум», уже там довольно четко выделяется положение многоножек, в разных кладограммах выступающих как сестринская группа либо к хелицеровым, либо к объединению ракообразных с шестиногими, но никогда не к шестиногим. Этот парадоксальный результат, не наблюдающийся при использовании других методов, устойчиво сохраняется практически во всех молекулярных кладограммах с участием хелицеровых: добавляется только вариант, когда многоножки образуют сестринскую группу ко всем прочим членистоногим (Zrzavý et al., 1998, fig. 9.2a; Aleshin, Petrov, 1999; F. Anderson et al., 2004, fig. 1; Kjer, 2004; Pisani et al., 2004; Rieger et al., 2005, fig. 1; Hassanin, 2006, fig. 3). Теперь уже довольно часто говорят о делении членистоногих на Pancrustacea Zrzavý, Stys, 1997 (ракообразные и шестиногие) и Myriochelata Pisani et al., 2004 (= Paradoxopoda Mallatt et al., 2004) (многоножки и хелицеровые). Естественно, в отсутствие хелицеровых схема получается более традиционной (Crustacea +((Chilopoda +Diplopoda) + ((Protura + Diplura) + (Collembola + Ectognatha))); Wheeler et al., 2001, fig. 12A).

Молекулярные филогенетики склонны считать свои методы единственно прямыми способами познания кровного родства, а результаты — самыми надежными, прежде всего потому, что конвергенция на геномном уровне считается крайне маловероятной, а также потому, что на низких таксономических уровнях метод молекулярных часов дает неплохие результаты. Однако есть основания полагать эту аргументацию не бесспорной. Действительно, существует не менее прямой, чем молекулярная филогения, источник информации об эволюционном процессе — палеонтологическая летопись, поэтому можно ожидать, что кладограмма, лучше других отражающая филогенез некоей группы, будет обнаруживать и меньше противоречий с этой летописью. Однако первые попытки проверить эту гипотезу оказались не в пользу молекулярной филометрии (Расницын, 2006). Конечно, отсутствие решающих преимуществ у молекулярного метода — это тоже гипотеза, требующая серьезной проверки, но по крайней мере до такой проверки не следует злоупотреблять доверием к молекулярной филометрии и игнорировать результаты, полученные другими методами.

3.2.3. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный обзор гипотез происхождения насекомых, конечно, не охватывает все публикации, имеющие отношение к делу, но можно надеяться, что он отражает основные точки зрения. Как можно видеть, эти гипотезы крайне разнообразны и

занимают почти весь спектр мыслимых возможностей (кроме, пожалуй, происхождения насекомых прямо от хелицеровых). При этом каждая гипотеза в свое подтверждение ссылается на реальные наблюдения, но ни одна не может продемонстрировать своего бесспорного преимущества. Более важно, однако, другое: на данный момент мы не имеем ни одной перспективной модели предка насекомого, существенно более примитивной, чем известные нам первичнобескрылые эктогнаты (щетинохвостки в широком смысле, т.е. Archaeognatha, включая Monura, и Zygentoma) и при этом морфологически достаточно близкой к ним, чтобы сколько-нибудь уверенно судить о признаках исходного плана строения (ground plan) класса. Поэтому при реконструкции ранних этапов эволюции насекомых в следующих книгах этой серии нам, видимо, придется ограничиться моделью предковой щетинохвостки в качестве такого исходного плана строения.

ЛИТЕРАТУРА

Агаджанян А.К. 2003. Вопросы ранней радиации млекопитающих // Палеонтол. журн. № 1. С. 78–91.

Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. 2001. Эволюция таксономического разнообразия. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5. М.: Геос. 126 с.

Алиев О.Б. 1977. Новые данные о возрасте копалоносной свиты на Малом Кавказе // Изв. АН АзССР. Сер. наук о Земле. № 1. С. 3–10.

Амитров О.В. 1989. О степени полноты фаунистических комплексов // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени // Стратиграфия и палеонтология / Соколов Б.С. (ред.). М.: Наука. С. 78–84.

Антипина Е.Е., Назаров В.И., Маслов С.П. 1991. Насекомые из колодца на винодельне поселения «Чайка» // Памятники железного века в окрестностях Евпатории / Щапова Ю.Л. (ред.) М.: МГУ. С. 155–161.

Аристотель. Биомедгиз. 1937. 220 с.

Арнольди Л.В., Жерихин В.В., Никритин Л.М., Пономаренко А.Г. 1977. Мезозойские жесткокрылые // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 161. М.: Наука. 204 с.

Бараш М.С., Харин Г.С., Емельянов Е.М. 1970. Асфальтовое озеро на острове Тринидад // Природа. № 2. С. 65–69.

Бекетов А.Н. 1860. Гармония в природе // Русский вестник. № 30. С. 197–240, 534–558.

Беккер-Мигдисова Е.Э. 1985. Ископаемые насекомые псилломорфы // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 206. Москва: Наука. 94 с.

Беклемишев В.Н. 1964. Проморфология. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных Т. I. М., Наука. 441 с.

Белокрыс Л.С. 1984. Спирорбины причерноморского миоцена // Палеонтол. журн. № 2. С. 26–39.

Беляев Д.К. 1974. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора. История и теория эволюционного учения, Вып. 2. Л.: Наука: 76–84.

Берман Д.И. 2001. Беспозвоночные животные. Заключение // Холодные степи Северо-Восточной Азии / Берман Д.И. (ред.). Магадан: Ин-т биол. Проблем Севера СВНЦ ДВО РАН. С. 96–167.

Бидашко Ф.Г. 1987. Комплексная методика сбора остатков насекомых с использованием флотации керосином и некоторые рекомендации по подготовке остатков насекомых к определению // Зоол. журн. Т. 66. № 7. С. 1086–1089.

Богачев А.В. 1940. Ископаемая *Forficula* из соленосных отложений Нахичеванской АССР // Изв. Азерб. фил. АН СССР № 5. С. 66–68.

Богачев В.В. 1939. Бинагады — кладбище четвертичной фауны на Апшеронском полуострове. Баку, Азербайджанский филиал АН СССР. 84 с.

Бурзин М.Б. 1994. Основные тенденции в историческом развитии фитопланктона в позднем докембрии и раннем кембрии // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы / А.Ю. Розанов, М.А. Семихатов (ред.). Вып. 1. М.: Недра. С. 51–62.

Бурзин М.Б. 2001. Эволюция бентосной растительности в позднем докембрии //Палеонтол. журн. № 5. С. 78–86.

Бурчак-Абрамович Н.И., Джафаров Р.Д. 1955. Бинагодинское местонахождение верхнечетвертичной фауны и флоры на Апшеронском полуострове // Тр. естеств.-истор. музея им. Г. Зардаби. Т. 10. С. 89–146.

Вахрамеев В.А., Котова И.З. 1977. Древнейшие покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отлдожений Забайкалья // Палеонтол. журн. № 4. С. 101–109.

Вейсман А. 1905. Лекции по эволюционной теории. М.: Изд-во М. и С. Сабашниковых. Т. 1. 505 с.

Виноградов Б., Стальмакова В. 1938. О скоплениях остатков животных в нефтяных лужах. Природа № 5. С. 104–106.

Воробьева Э.И. 1992. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука. 344 с.

Воронова М.А. 1984. Некоторые альбские членистоногие Украины и их роль в становлении энтомофилии // Следы жизнедеятельности и динамика среды в древних биотопах. Тр. 30-й сессии Всес. палеонтол. о-ва и 7-й сессии Украинск. палеонтол. о-ва. Львов. С. 11–12.

Воронова М.А. 1985. Следы древнейшего процесса энтомофилии в альбский век // Доклады Академии наук Украинской ССР. Т. 5. Вып. 5. С. 11–15.

Воронова М.А., Воронова Н.Н. 1982. К вопросу о развитиии энтомофилии у раннемеловых растений // Система и эволюция древних растений Украины. Киев: Наукова думка. С. 107–111.

Вялов О.С. 1974. О трубочках червей *Pectinariopsis* Andrusov. Палеонтол. сборн. Львов: Львовский гос. ун-т. С. 42–52.

Вялов О.С., Сукачева И.Д. 1976. Ископаемые домики личинок ручейников (Insecta, Trichoptera) и их значение для стратиграфии // Палеонтология и биостратиграфия Монголии. Тр. Совм. Сов.-Монг. палеонтол. экспед. Вып. 3. С. 169–230.

Гаряинов В.А. 1974. О захоронении насекомых в современных солеродных озерах аридной зоны // Тафономия, ее экологические основы. Следы жизни и их интерпретация. Тезисы докл. XX сессии ВПО. 4–9 февраля 1974 г. Л. С. 11–13.

Гаряинов В.А. 1978. К проблеме формирования местонахождения современных насекомых в солеродных озерах аридной зоны // Вопросы стратиграфии и палеонтологии. Т. 3. Саратов. С. 99–100.

Горохов А.В. 1995. Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Часть 1, 2. // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 260. СПб.: Наука. 260 + 213 с.

Грант В. 1980. Эволюция организмов. М.: Мир. 480 с.

Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северное А.С., Соломатин В.М. 1983. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ. 194 с.

Гродницкий Д.Л. 2000. Две теории биологической эволюции. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН. 180 с.

Гродницкий Д.Л. 2002. Две теории биологической эволюции. 2-е изд. Саратов: Научная книга. 160 с.

Громов В.В., Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В., Лебедев Е.Л., Пономаренко А.Г., Расницын А.П., Сукачева И.Д. 1993. Меловые энтомофауны бассейна р. Ульи (Западное Приохотье) // Мезозойские насекомые и остракоды Азии. Тр. Палеонтол. ин-та РАН / Пономаренко А.Г. (ред.). М.: Наука. С. 5–60.

Губин С.В., Занина О.Г., Максимович С.В., Кузьмина С.А., Зажигин В.С. 2003. Реконструкция условий формирования отложений ледового комплекса по результатам изучения позднеплейстоценовых нор грызунов // Криосфера Земли. Т. 3. С. 13–22.

Гусев О. 1971. Озеро Байкал — гигантская ловушка для насекомых // Наука и жизнь № 3. С. 135–137.

Давиташвили Л.Ш. 1964. К вопросу о классификации ценозов // Общие вопросы эволюционной палеонтологии. Т. 1. Тбилиси: Мецниереба. С. 5–18.

Дарвин Ч. 1991. Происхождение видов путем естественного отбора. СПб.: Наука. 540 с.
Деятельность межсекционного семинара по проблемам эволюции с октября 1965 г. по апрель 1966 г. 1967 // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 72. Вып. 4. С. 136–138.
Динесман Л.Г. 1979. Изучение истории биогеоценозов по норам млекопитающих // Общие методы изучения истории современных экосистем / Соколов В.Е., Динесман Л.Г. (ред.). М.: Наука. С. 76–101.
Динесман Л.Г. 1992. Реконструкция истории рецентных биогеоценозов по долговременным убежищам млекопитающих и птиц // Вековая динамика биоценозов. Докл. на 10-м Ежегодном чтении памяти В.Н. Сукачева. М.: Наука. С. 4–17.
Длусский Г. М. 1988. Муравьи сахалинского янтаря (палеоцен?) // Палеонтол. журн. № 1. С. 50–61.
Дмитриев В.Ю., Жерихин В.В. 1988. Изменения разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых / Пономаренко А.Г. (ред.). М.: Наука. С. 208–215.
Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1994. Разнообразие организмов геологического прошлого. Состояние проблемы // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука. С. 12–19.
Дубинин В.Н. 1948. Нахождение плейстоценовых вшей (Anoplura) и нематод при исследовании трупов индигирских ископаемых сусликов // Докл. АН СССР Т. 62. С. 417–420.
Ефремов И.А. 1950. Тафономия и палеонтологическая летопись // Тр. Палеонтол.ин-та АН СССР. Т. 24. 177 с.
Жегалло В.И., Каландадзе Н.Н., Кузнецова Т.В., Раутиан А.С. 2001. Судьба мегафауны Голарктики в позднем антропогене / Мамонт и его окружение: 200 лет изучения. М.: ГЕОС. С. 287–306.
Жерихин В.В. 1978. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 165. М.: Наука. 200 с.
Жерихин В.В. 1980. Особенности захоронения насекомых // Историческое развитие класса насекомых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР / Родендорф Б.Б., Расницын А.П. (ред.). Т. 175. М.: Наука. С. 7–18.
Жерихин В.В. 1985. Насекомые // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР / Расницын А.П. (ред.).Т. 213. М.: Наука. С. 100–131.
Жерихин В.В. 1987. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–12.
Жерихин В.В. 1992. Историческое изменение разнообразия насекомых // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. Материалы конференций БИН РАН и ЗИН РАН (Ленинград, 14–15 февраля и 14–15 мая 1990 г.) / Юрцев Б.А. (ред.). СПб.: Зоол. ин-т РАН. С. 53–65.
Жерихин В.В. 1993. История биома тропических дождевых лесов // Журн. общ. биол. Т. 54. С. 659–666.
Жерихин В.В. 1997. Тафономические особенности насекомых // Тафономия наземных организмов / Очев В.Г., Твердохлебова Г.И. (ред.).Саратов: Саратов. ун-т. С. 34–46.
Жерихин В.В., Калугина Н.С. 1985. Ландшафты и сообщества // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР / Расницын А.П. (ред.). Т. 213. М.: Наука. С. 137–183.
Жерихин В.В., Расницын А.П. 1980. Биоценотическая регуляция эволюции. Микро- и мак-

роэволюция. Материалы симпозиума. Кяэрику. 2–5 сент. 1980. Тарту. С. 77–81.
Жерихин В.В., Сукачева И.Д. 1973. О меловых насекомоносных «янтарях» (ретинитах) севера Сибири // Вопросы палеонтологии насекомых. Док. на 24-м Ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского (1–2 апреля 1971) / Нарчук Э.П. (ред.). Л.: Наука. С. 3–48.
Жерихин В.В., Сукачева И.Д. 1989. Закономерности захоронения насекомых в смолах // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология / Соколов Б.С. (ред.). М.: Наука. С. 84–92.
Жерихин В.В., Сукачева И.Д. 1992. Тафономия включений в смолах // Материалы по методам тафономических исследований. Межвузовский научный сборник / Кулева Г.В., Очев В.Г. (ред.). Саратов: Саратов. ун-т. С. 74–80.
Жизнь выходит из воды на сушу. 1989 // Природа. № 5. С. 17–26.
Заварзин Г.А. 1987. Особенности эволюции прокариот // Эволюция и биоценотические кризисы / Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). М.: Наука. С. 144–158.
Заварзин Г.А. 2002. Развитие жизни на Земле // Бактериальная палеонтология / Розанов А.Ю. (ред.). М.: ПИН РАН. С. 179–182.
Залесский Ю.М. 1961. Редкие формы сохранности палеонтологических остатков насекомых из миоцена Закарпатья и других мест // Геол. сборник Львовск. геол. о-ва. Львов. Т. 7–8. С. 467–470.
Зиновьев Е.В. 1997. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Ин-т экологии растений и животных Ур. отд. РАН. Екатеринбург. 17 с.
Историческое развитие класса насекомых. 1980. // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР / Родендорф Б.Б., Расницын А.П. (ред.). Т. 175. М.: Наука. 270 с.
Иванов В.Д. 1988. Строение палеозойских ручейников семейства Microptysmatidae (Insecta) // Палеонтол. журн. № 3. С. 64–70.
Иванова Л.С. 1978. Сравнительное изучение партеногенетических долгоносиков (Coleoptera, Curculionidae) Сибири: Автореф. дис ... канд. биол. наук. Новосибирск: Биол. ин-т СО АН СССР. 18 с.
Ильинская И.А. 1958. Ископаемые монотопные и политопные смолы и комплексы // Докл. АН СССР. Т. 119. С. 797–799.
Иорданский Н.Н. 1977. Неравномерность темпов макроэволюции и ключевые ароморфозы // Природа. № 6. С. 36–46.
Иорданский Н.Н. 1979. Основы теории эволюции. М.: Просвещение. 190 с.
Калугина Н.С. 1980. Насекомые в водных экосистемах прошлого // Историческое развитие класса насекомых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР / Родендорф Б.Б., Расницын А.П. (ред.). Т. 175. М.: Наука. С. 224–240.
Карташев Н.Н., Крыжановсктий О.Л. 1954. О массовом захоронении насекомых на берегах соленых водоемов Западного Узбоя // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 59. № 2. С. 31–32.
Киселев С.В. 1981. Позднекайнозойские жесткокрылые Северо-Востока Сибири. М.: Наука. 116 с.
Клюге Н.Ю. 2000. Современная систематика насекомых. Часть I. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. СПб.: Лань. 336 с.
Козлов М.В. 1988. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда Papilionida // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых / Пономаренко А.Г. (ред.). М.: Наука. С. 16–69.
Копп Ф., Маркьянович Е. 1950. О разрушающих хитин бактериях в Черном море // Докл.

АН СССР. Т. 75. С. 859–861.
Красилов В.А. 1969. Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики: Материалы симпоз. Владивосток. С. 12–30.
Красилов В.А. 1972. Палеоэкология наземных растений (основные принципы и меттоды). Владивосток. 212 с.
Красилов В.А., Жерихин В.В., Расницын А.П. 1997. Пыльца в желудке ископаемых насекомых как свидетельство коэволюции // Докл. РАН. Т. 354. Вып. 1. С. 135–138.
Красилов В.А., Расницын А.П. 1982. Уникальная находка: пыльца в кишечнике раннемеловых пилильщиков // Палеонтол. журн. № 4. С. 83–96.
Криволуцкая Г.О., Нечаев В.А. 1963. Вулканический пеплопад // Природа № 9. С. 82–85.
Кузнецов С.И. 1970. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука. 440 с.
Кузнецов С.И, Иванов М.В., Ляликова Н.Н. 1962. Введение в геологическую микробиологию. М.: Изд-во АН СССР. 239 с.
Курочкин Е.Н. 2006. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. Т. 85. С. 283–297
Ливингстон Д., Ливингстон С. 1956. Путешествие по Замбези с 1858 по 1864 гг. М.: Географгиз. 393 с.
Любищев А.А. 1923. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те. Т. 2. Вып. 3. С. 99–110. (см. также в кн.: Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 1982. С. 24–36).
Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 280 с.
Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
Малахов В.В. 2004. Происхождение билатерально-симметричных животных (Bivalvia) // Журн. общ. биол. Т. 65. С. 371–388.
Мамаев Б.М. 1971. Использование насекомыми смолы хвойных деревьев как среды обитания (с обзором насекомых-резиниколов) // Журн. общ. биол. Т. 32. С. 501–597.
Мамкаев Ю.В. 1968. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общей биол. Т. 29. С. 48–55.
Маргалеф Р. 1992. Облик биосферы. М.: Наука. 213 с.
Мартынов А.В. 1938. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Часть I. Palaeoptera и Neoptera-Polyneoptera // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 7. Вып. 4. М.-Л.: АН СССР. 148 с.
Мартынова О.М. 1948. Материалы по эволюции Mecoptera // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 14. Вып. 1. 76 с.
Мартынова О.М. 1953. Наставление для сборов ископаемых насекомых. М.: Изд-во АН СССР. 16 с.
Медведев Л.Н. 1976. О составе энтомокомплексов из голоценовых копролитов барсука в Подмосковье // История развития растительного покрова центральных областей европейской части СССР в антропогене / Сукачев В.Н. (ред.). М.: Наука. С. 183–193.
Мейен С.В. 1983. Сравнение принципов систематики современных и ископаемых организмов // Математика и ЭВМ в палеонтологии. Кишинев: Штиинца. С. 10–25.
Мейен С.В. 1987. Основы палеоботаники. М.: Недра. 402 с.
Мейен С.В. 1989. Введение в теорию стратиграфии. М.: Наука. 215 с.
Мейен С.В. 1990. Палеоботаническая таксономия и номенклатура: необходимость нового подхода // Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука. С. 49–76.
Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. 1988. М.: Наука: 230 с.

Мельников О.А. 1971. О первичной гетерономии сегментов тела Articulata // Журн. общ. биол. Т. 32. С. 597–612.

Мельников О.А. 1974. К вопросу о числе передних ларвальных сегментов тела членистоногих в связи с проморфологией и эволюцией этих животных // Журн. общ. биол. Т. 35. С. 858–873.

МКБН 2000: International Code of Botanical Nomenclature. Electronic version of the original English text. http://www.bgbm.org/iapt/nomenclature/code/SaintLouis.

МКЗН 1988: Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 3. Л.: Наука. 1988. 205 с.

МКЗН 2000: Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4. СПб.: Наука. 2000. 221 с.

Назаров В.И. 1984. Реконструкция ландшафтов северо-востока Белоруссии в антропогене по палеоэнто-мологическим данным // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 205. М.: Наука. 96 с.

Назаров В.И., Карасев В.П. 1992. Голоценовая энтомофауна погреьенных почв // Фауна и флора кайнозоя Белоруссии. Минск: Навука и техника. С. 5–11.

Назаров В.И., Ковалюх Н.Н. 1993. Датирование палеоэкологических событий по хитину насекомых // Докл. АН Белоруси. Т. 37. № 3. С. 92–94.

Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. 1986 // Тр. совм. советско-монгольской палеонтол. эксп. АН СССР. Т. 28. М.: Наука. 214 с.

Невесская Л.А., Гончарова И.А., Ильина и др. 1986. История неогеновых моллюсков Паратетиса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 220. М.: Наука. 208 с.

Несов Л.А. 1995. Динозавры Северной Евразии: новые данные о составе комплексов, экологии и палеобиогеографии. СПб.: СПб. ун-т, Ин-т земной коры. 156 с.

Несов Л.А. 1997. Неморские позвоночные мелового периода Северной Евразии. СПб.: СПб. ун-т, Ин-т земной коры. 218 с.

Новокшонов В.Г. 1997. Ранняя эволюция скорпионниц. М.: Наука: 140 с.

Новокшонов В.Г., Расницын А.П. 2000. Новый вид насекомых отряда Palaeomanteida = Miomoptera из нижней перми Чекарды (Пермская область) // Вестн. Пермск. ун-та, Геология. Вып. 6. С. 41–47.

Очев В.Г. 1997. Об истоках и современной структуре тафономии // Тафономия наземных организмов / Очев В.Г., Твердохлебова Г.И. (ред.). Саратов: И-во Саратовского ун-та. С. 14–27.

Пономаренко А.Г. 1975. *Coptoclava* (Coleoptera) — своеобразный раннемеловой водный жук из Восточной Азии // Тр. Совместн. Советско-Монгольск. палеонтол. экспедиции. Вып. 2. С. 122–139.

Пономаренко А.Г. 1993. Основные события в эволюции биосферы // Проблемы доантропогеновой эволюции биосферы / А.Ю. Розанов (ред.) М.: Наука. С. 15–25.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1967. К методике ориентировочной оценки разнообразия локальных фаун прошлого // Палеонтол. журн. № 3. С. 98-105.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. Т. 50. № 1. С. 5–14.

Павлов В.Я. 1986. Планы строения пищедобывательных аппаратов водных членистоногих. Питание морских беспозвоночных в естественных условиях. М.: ИОАН. С. 101–113.

Павлов В.Я. 1988. Жизненные формы свободноживущих ракообразных и система членистых (Articulata). Количественное и качественное распределение бентоса: кормовая база бентосоядных рыб. М.: ВНИРО. С. 154–170.

Павлов В.Я. 1988. Основные этапы развития пищедобывательной функции членистоногих. Структурно-функциональные исследования морского бентоса. М.: ИОАН. С. 95–104

Павлов В.Я. 2000. Периодическая система членистых. М.: Изд-во ВНИРО. 185 с.

Панфилов Д.В. 1965. О субфоссильных остатках насекомых из Серебряного Бора // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 70. Вып. 5. С. 115–116.

Панфилов Д.В. 1968. Эколого-ландшафтная характеристика юрской фауны насекомых Каратау // Юрские насекомые Каратау / Родендорф Б.Б. (ред.). М.: Наука. С. 7–22.

Перковский Е.Э. 2006. Встречаемость синанклюзов муравьев (Hymenoptera, Formicidae) и тлей (Homoptera, Aphidinea) в саксонском и ровенском янтарях // Палеонтол. журн. № 2. С. 72–74.

Пищикова Т.И. 1992. Среднемиоценовые остракоды Равнинного Крыма. Автореф. дисс. … к.г.-м.н. М.: МГУ. С. 1–24.

Полянский В.И. 1956. О виде низших водорослей // Комаровские чтения. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 73 с.

Полянский Ю.И. 1957. О внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших // Вестн. ЛГУ. № 21. С. 45–64.

Пономаренко А.Г. 1969. Историческое развитие жесткокрылых – архостемат // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 125. М.: Наука. 239 с.

Пономаренко А.Г. 1976. Новое насекомое из мела Забайкалья — возможный паразит летающих ящеров // Палеонтол. журн. № 3. С. 102–106.

Пономаренко А.Г. 1985. Жесткокрылые из юры Сибири и западной Монголии //Юрские насекомые Сибири и Монголии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 211. М.: Наука. С. 47–87.

Пономаренко А.Г. 1986 Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии // Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. Тр. совместн. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. / Расницын А.П. (ред.). Вып. 28. М.: Наука. С. 183–201.

Пономаренко А.Г. 1997. Особенности тафономии органических остатков в континентальных озерных и вулканогенных формациях // Тафономия наземных организмов / Очев В.Г., Твердохлебова Г.И. Саратов: И-во Саратовского ун-та. С.108–116.

Пономаренко А.Г. 2004. Артроподизация и ее экологические последствия. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М., ГЕОС. 2004. С. 7–22.

Пономаренко А.Г. 2005. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих. Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира / Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). М.: Т-во научных изданий КМК. С. 146–155.

Пономаренко А.Г., Калугина Н.С. 1980. Общая характеристика насекомых местонахождения Манлай // Раннемеловое озеро Манлай. Тр. совместн. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. / Калугина Н.С. (ред.) Вып. 13. М.: Наука. С. 69–82.

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1971. О фенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. Т. 50. № 1. С. 5–14.

Пономаренко Н.Г. 1981. Новые перепончатокрылые насекомые семейства Dryinidae из позднего мела Таймыра и Канады // Палеонтол. журн. № 1. С. 139–143.

Попов Ю.А. 1968. Настоящие полужесткокрылые (Heteroptera) из голоценовых копролитов барсука // История развития растительного покрова центральных областей европейской части СССР в антропогене / Сукачев В.Н. (ред.). М.: Наука. С. 129–132.

Попов Ю.А. 1971. Историческое развитие полужесткокрылых инфраотряда Nepomorpha (Heteroptera) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 129. М.: Наука. 230 с.

Поппер К. 1983. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс. 606 с.

Притыкина Л.Н. 1977. Новые стрекозы из нижнемеловых отложений Забайкалья и Монголии // Фауна, флора и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. эксп. АН СССР. Т. 4. М.: Наука. С. 81–96.

Притыкина Л.Н. 1986. Стрекозы. Libellulida (= Odonata) // Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. эксп. АН СССР / Расницын А.П. (ред.). Т. 28. М.: Наука. С. 165–166.

Разумовский С.М. 1971. О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор // Бюлл. ГБС АН СССР. Т. 82. С. 43–51.

Раннемеловое озеро Манлай. 1980. / Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. эксп. АН СССР. Т. 13. М.: Наука. 92 с.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 123. М.: Наука. 196с.

Расницын А.П. 1971. К вопросу о причинах морфофункционального прогресса // Журн. общей биол. Т. 32. № 5. С. 549–556.

Расницын А.П. 1975. Высшие перепончатокрылые мезозоя // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука. Т. 147. 134 с.

Расницын А.П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 174. М.: Наука. 192 с.

Расницын А.П. 1986а. Инадаптация и эвадаптация // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–7.

Расницын А.П. 1986б. Паратаксон и параноменклатура // Палеонтол. журн. № 3. С. 11–21.

Расницын А.П. 1987. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С. 46–64.

Расницын А.П. 1988а. Филогенетика / Современная палеонтология. Т. 1. М.: Недра. С. 480–497.

Расницын А.П. 1988б. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых / А.Г. Пономаренко (ред.). М.: Наука. С. 191–207.

Расницын А.П. 1989.Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценотического кризиса // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология / Б.С. Соколов (ред.). М.: Наука. С. 35–40.

Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Русск. энтомол. о-ва. Т. 73. СПб. 107 с.

Расницын А.П. 2005. Избранные труды по эволюционной биологии. М.: КМК. 347 с.

Расницын А.П. 2006. Летопись и кладограмма // Эволюция биосферы и биоразнообразия / Рожнов С.В. (ред.). М.: КМК. С. 39–48.

Расницын А.П., Длусский Г.М. 1988. Принципы и методы реконструкции филогенезов // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука. С. 5–15.

Расницын А.П., Красилов В.А. 1996 Первая находка пыльцы в кишечнике нижнепермских насекомых // Палеонтол. журн. № 3. С. 119–124.

Расницын А.П., Красилов В.А. 2000. Первое подтверждение филлофагии домеловых насекомых: листовые ткани в кишечнике верхнеюрских насекомых из Каратау (Казахстан) // Палеонтол. журн. № 3. С. 73–81.

Расницын А.П., Сукачева И.Д., Аристов Д.С. 2005.Пермские насекомые воркутской серии Печерского бассейна и их стратиграфическое значение // Палеонтол. журн. № 4. С. 63–75.

Расницын А.П., Хованов Г.М. 1972. Уточненный метод оценки объема локальных фаун // Палеонтол. журн. № 3. С. 162–167.

Расницын С.П. 2000. Будущее энтомологической систематики // Занимательные очерки о

деятельности и деятелях противочумной системы России и Советского Союза. Вып. 10. М.: Информатика. С. 189–196.

Ратников В.Ю. 1988. Верхнечетвертичные герпетофауны Белгородской области //Палеонтол. журн. № 3. С. 119–122.

Раутиан А.С. 1988. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра. С. 76–118.

Родендорф Б.Б. 1946. Эволюция крыла и филогенез длинноусых двукрылых Oligoneura (Diptera, Nematocera) // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 13. Вып. 2. М.: Наука. 108 с.

Родендорф Б.Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 100. М.: Наука. 310 с.

Родендорф Б.Б. 1977. О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии // Палеонтол. журн. № 2. С. 14–22.

Родендорф Б.Б., Жерихин В.В. 1974. Палеонтология и охрана природы // Природа № 2. С. 82–91.

Рустамов А.К. 1947. Некоторые данные о фаунистических изменениях на Западном Узбое // Докл. АН СССР. Т. 55. № 9. С. 885–888.

Савкевич С.С. 1970. Янтарь. Л.: Недра. 191 с.

Савкевич С.С. 1983. Процессы превращения янтаря и некоторых янтареподобных ископаемых смол в связи с условиями их образования и нахождения в природе // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 12. С. 96–106.

Сапунов В.Б. 1990. Количественный подход к оценке репрезентативности палеонтологической летописи // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 3. С. 420–426.

Северцов С.А. 1941. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 316 с.

Сергеев В.Н. 2002. Окремненные микрофоссилии // Бактериальная палеонтология / А.Ю. Розанов (ред.). М.: ПИН РАН. С. 91–97.

Симпсон Дж. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит. 358 с.

Синица С.М. 1993. Юра и нижний мел Центральной Монголии (остракоды, стратиграфия и палеореконструкция) // Тр. Совм. советско-монгольской палеонтол. эксп. Вып. 42. М.: Наука. 240 с.

Синиченкова Н.Д. 1985. Юрские веснянки Южной Сибири и сопредельных территорий. Юрские насекомые Сибири и Монголии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР / Расницын А.П. (ред.). Т. 211. М.: Наука. С. 148–171.

Синиченкова Н.Д. 1987. Историческое развитие веснянок // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 221. М.: Наука. 143 с.

Синиченкова Н.Д. 1998. Новые верхнемезозойские веснянки из Центрального Забайкалья (Insecta, Perlida = Plecoptera) // Палеонтол. журн. № 2. С. 64–69.

Скобло В.М. 1968. Ископаемые озера в юрских вулканогенных толщах Западного Забайкалья // Мезозойские и кайнозойские озера Сибири / Жузе, А.П., Флоренсов Н.А. (ред.). М.: Наука. С. 9–21.

Соколов Б.С. 1990. Вендские Polychaeta // Вендская система / Соколов Б.С., Ивановский А.В. (ред.). Т. 1. Палеонтология. С. 244–246.

Соколов И.А.1973. Вулканизм и почвообразование. М.: Наука. 224 с.

Старобогатов Я.И. 1988. О системе эвтикарциноидов (Arthropoda Trilobitoidees *sic!*) // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 63. Вып. 3. С. 65–74.

Стороженко С.Ю. 1998. Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida). Владивосток: Дальнаука. 208 с.

Сукачева И.Д. 1982. Историческое развитие отряда ручейников // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 197. М.: Наука. 112 с.

Татаринов Л.П. 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.

Твердохлебова Г.И. 1984. Копролиты позднепермских тетрапод как возможные индикаторы палеосреды // Следы жизни и динамика среды в древних биотопах. Тезисы докладов XX Сессии ВПО. 23–27 января 1984 г., Львов. С. 69–70.

Тесаков А.С., Алексеев А.С. 1992. Многоножкоподобные членистоногие из нижнего девона Центрального Казахстана // Палеонтол. журн. № 3. С. 15–19.

Туров С.С. 1950. Жизнь птиц. М.: Изд-во МОИП. 147 с.

Федонкин М.А. 1987. Бесскелетная фауна венда и ее место в эвлюции Metazoa // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 226. М.: Наука. 176 с.

Федонкин М.А. 2000. Холодная заря животной жизни // Природа. № 9. С. 3–11.

Ферсман А.Е. 1924. О характере гипергенных процессов в местностях с пустынным климатом // Докл. РАН Сер. А. (июль-сентябрь). С. 97–98.

Холодов В.Н., Недумов Р.И. 1981. Литология и геохимия среднего миоцена Восточного Предкавказья // Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 358. 204 с.

Цвелев Н.Н.1993. Гибрридизация как один из факторов увеличения биологического разнообразия и геномный критерий рода у высших растений // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: Зоол. ин-т РАН. С. 193–201.

Чайковский Ю.В. 2003. Эволюция // Ценологические исследования. Вып. 22. М.: Центр системных исследований – ИИЕТ РАН. 472 с.

Черных Е.Н. 1997. Каргалы. Забытый мир. М.: Нокс. 175 с.

Шапошников Г. Х. 1961. Специфичность и возникновение адаптации к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidodea) в процессе естественного отбора (экспериментальное исследование) // Энтомол. обозр. Т. 40. № 4. С. 739–762.

Шапошников Г. Х. 1965. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (Homoptera, Aphidinea) // Энтомол. обозр. Т. 44. № 1. С. 3–25.

Шапошников Г. Х. 1966. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида // Энтомол. обозр. Т. 45. № 1. С. 3–35.

Шапошников Г.Х. 1978. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция // Журн. общ. биол. Т. 39. № 1. С. 15–33.

Шаров А.Г. 1957. Своеобразные палеозойские бескрылые насекомые нового отряда Monura (Insecta, Apterigota) // Докл. АН СССР. Нов. сер. Т. 115. № 4. С. 795–798.

Шаров А.Г. 1968. Филогения ортоптероидных насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 118. М.: Наука. 217 с.

Шаров А.Г. 1973. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер. // Вопросы палеонтологии насекомых. Доклады на 24-м Ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского (1–2 апреля 1971) / Нарчук Э.П. (ред.). Л.: Наука. С. 49–63.

Шарп Д. 1910. Насекомые. СПб.: Брокгауз-Ефрон. 1054 с.

Шварц Е.А. 2004. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: КМК. 112 с.

Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.

Шенборн В. 1987. О первичном биотопе животного мира // Журн. общ. биол. Т. 47. № 1. С. 27–40.

Шер А.В. 1997а. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становлении современных экосистем (Сообщение 1) / Криосфера Земли. Т. 1. № 1. С 21–29.

Шер А.В. 1997б. Природная перестройка в Восточно-Сибирской Арктике на рубеже плейстоцена и голоцена и ее роль в вымирании млекопитающих и становлении современных экосистем (Сообщение 2) // Криосфера Земли. Т. 1. № 2. С. 3–11.

Шишкин М.А. 1984. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. Т. 15. № 2. С. 115–136.

Шишкин М.А. 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. С. 76–124.

Шишкин М.А. 1988а. Эволюция как эпигенетический процесс // Современная палеонтология. Т. 1. М.: Недра. С. 142–169.

Шишкин М.А. 1988б. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология. Т. 1. М.: Недра. С. 169–209.

Шишкин М.А. 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. № 37. С. 179–198.

Эшби У.Р. 1964. Конструкция мозга. М.: Мир.

Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. 1985. // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 213. М.: Наука. 200 с.

Юшкин Н.П. 1973. Янтарь арктических областей. Серия препринтов «Научные доклады». Коми отд. АН СССР. Сыктывкар. 45 с.

Abderhalden E., Heyns K. 1933. Nachweis von Chitin in Flügelresten von Coleopteren des oberen Mitteleozäns (Fundstelle Geiseltal) // Biochem. Zeitschr. Bd. 259. P. 320–321.

Adamus P.R., Gaufin A.R. 1976. A synopsis of Nearctic taxa found in aquatic drift // Amer. Midl. Natur. Vol. 95. P. 198–204.

Aguinaldo A.M.A., Turbeville J.M., Linford L.S., Rivera M.c., Garey J.R., Raff R.A., Lake J.A. 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other mouilting animals // Nature. Vol. 387. P. 489–493.

Ahlbrandt T.D., Andrews S., Gwynne D.T. 1978. Bioturbation in aeolian deposits // J. Sediment. Petrol. Vol. 48. P. 839–848.

Aizawa J. 1991. Fossil insect-bearing strata of the Triassic Mine Group, Yamaguchi Prefecture // Bull. Kitakyushu Mus. Nat. Hist. Vol. 10. P. 91–98 (in Japanese, with English summary).

Alberch P. 1980. Ontogenesis and morphological diversification // Amer. Zool. Vol. 20. P. 653–667.

Aleshin V.V., Petrov N.B. 1999. Evolution and phylogenetic implication of the Arthropoda 18S rRNA gene // Bolletino de la Sosiedad Entomológica Aragonesa. Vol. 26. P. 177–196.

Alexander G. 1964. Occurrence of grasshoppers as accidentals in the Rocky Mountains of Northern Colorado // Ecology. Vol. 45. P. 77–86.

Alexander J.B., Newton J., Crowe G.A. 1991. Distribution of Oriental and German cockroaches, *Blatta orientalis* and *Blattella germanica* (Dictyoptera) in the United Kingdom // Med. Veter. Entomol. Vol. 5. P. 395–402.

Alexeev A.V. 2000. On Mesozoic buprestids (Coleoptera: Buprestidae) from Russia, Kazakhstan, and Mongolia // Paleontological Journal. Vol. 34 (Supplementary Issue 3). P. S323–S326.

Alfieri A. 1932. Les insectes de la tombe de Toutankhamon // Bull. Soc. entomol. Egypte. Vol. 24. P. 188–189.

Alidou S., Hang J., Hugas G. 1977. Sur un role possible joué par les termites dans la fossilisation des restes végétaux // Sci. geol. Bull. Vol. 30. No. 3. P. 203–206.

Allison P.A. 1986. Soft-bodied animals in the fossil record: the role of decay in fragmentation during transport // Geology. Vol. 14. No. 12. P. 979–981.

Allison P.A. 1988. The role of anoxia in the decay and mineralization of proteinaceous macrofossils

// Palaeobiology. Vol. 14. P. 139–154.
Alluaud C. 1910. Notes sur les coléopterès trouvés dans les momies d'Egypte // Bull. Soc. entomol. Egypte (1908). Vol. 1. P. 29–36.
Almond J. E. 1985. A vermiform problematicum from the Dinantian of Foulden, Berwickshire, Scotland. Trans. Roy. Soc. Edinburgh: Earth Sci. Vol. 76. P. 41–47.
Alonso J., Arillo I., Barron E., Corall J.C., Grimalt J., Lopez R., Martínez-Delclòs X., Ortuño V., Penalver E., Tricao, P.R. 2000. A new fossil resin with biological inclusions in Lower Cretaceous deposits from Sierra de Cantabria (Alava, Northern Spain, Basque-Cantabrian Basin) // J. Paleontol. Vol. 74. No. 1. P. 158–178.
Alvey R.C. 1968. Beetle remains: a Roman well at Bunning, Nottinghamshire // Trans. Thoronton Soc. Notts. Vol. 71. P. 5–10.
Amsden A.F., Boon G.C. 1975. C.O. Waterhouse's list of insects from Silchester (with a note on early identifications of insects in archaeological contexts) // J. Archaeol. Sci. Vol. 2. No. 2. P. 129–136.
Andersen N.M. 1998. Water striders from the Paleogene of Denmark with a review of the fossil record and evolution of semiaquatic bugs (Hemiptera, Gerromorpha) // Biol. Skr. Dansk Vid. Selsk. Vol. 50. P. 1–157.
Andersen N.M. 1999. *Microvelia polhemi*, n.sp. (Heteroptera: Veliidae) from Dominican amber: the first fossil record of a phytotelmic water strider // J. New York Entomol. Soc. Vol. 107. No. 2–3. P. 135–144.
Anderson F.E., Cordoba A.J., Thollesson M. 2004. Bilaterian Phylogeny Based on Analyses of a Region of the Sodium–Potassium ATPase a-Subunit Gene // J Mol. Evol. Vol. 58. P. 252–268.
Anderson J.M., Anderson H.M. Cruickshank R.I. 1998. Late Triassic ecosystems of the Molteno. Lower Elliot biome of Southern Africa // Palaeontology. Vol. 41. No. 3. P. 387–421.
Anderson L.I., Trewin N.H. 2003. An Early Devonian arthropod fauna from the Windfield chert, Aberdeenshire, Scotland // Palaeontology. Vol. 46. P. 467–509.
Anderson K., Botto R.E. 1993. The nature and fate of natural resins in the geosphere — III. Re-evaluation of the structure and composition of Highgate Copalite and Glessite // Organ. Geochem. Vol. 20. No. 7. P. 1027–1038.
Anderson K.B. 1994. The nature and fate of natural resins in the geosphere. — IV. Middle and Upper Cretaceous amber from the Taimyr Peninsula, Siberia — evidence for a new form of polylabdanoid of resinite and revision of the classification of Class I resinites // Organ. Geochem. Vol. 21. No. 2. P. 209–212.
Anderson K.B. 1995. New evidence concerning the structure, composition and maturation of Class I (polylabdanoid) resinites / Anderson, K.B., Crelling, J.C. (eds.). Amber, Resinite, and Fossil Resins. AMC Symposium Series 617. American Chem. Society, Washington, DC. P. 105–129.
Anderson K.B., Crelling J.C. 1995. Introduction / Anderson K.B., Crelling J.C. (eds.). Amber, Resinite, and Fossil Resins. AMC Symposium Series 617 // American Chem. Society, Washington, DC. P. 11–17.
Anderson K.B., Winans R.E., Botto R.E. 1992. The nature and fate of natural resins in the geosphere. — II. Identification, classification and nomenclature of resinites // Organ. Geochem. Vol.18 No. 6. P. 829–841.
Anderson N.H., Lehmkuhl D.M. 1968. Catastrophic drift of insects in a woodland stream // Ecology. Vol. 49. No. 2. P. 198–206.
Ansorge J. 1993. Bemerkenswerte Lebensspuren und ?*Cretosphex catalunicus* n. sp. (Insecta;

Hymenoptera) aus den unterkretazischen Plattenkalken del Sierra del Montsec (Provinz Lerida, NE-Spanien) // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Monatshefte Vol.190. P. 19–35.
Ansorge J. 1996. Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland). Neue Paläontol. Abhandl. Vol. 2. P. 1–132.
Arbizu M., Bernárdez E., Peñalver E., Prieto M.A. 1999. El ámbar de Asturias (España) // Estud. Mus. Cienc. Natur. Alava. Vol. 14 (Núm. Espec. 2). P. 245–254.
Ashlock P.D. 1971. Monophyly and associated terms // Syst. Zool. Vol. 20. P. 63–69.
Ashmole N.P., Ashmole M.J. 1988. Insect dispersal on Tenerife, Canary Islands: High altitude fallout and seaward drift // Arctic and Alpine Res. Vol. 20. No. 1. P. 1–12.
Ashmole N.P., Nelson J.M., Shaw M.R., Garside A. 1983. Insects and spiders on snowfields in the Cairngorms, Scotland // J. Natur. Hist. Vol. 17 . P. 599–613.
Ashworth A.C. 1976. Fossil insects from the Sonoran Desert, Arizona // Amer. Quatern. Assoc. Abstr. 1976. P. 122.
Austin J.J., Ross A., Smith A., Fortey R., Thomas R. 1997. Problem of reproducibility — does geologically ancient DNA survive in amber-preserved insects? // Proc. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 264. P. 467–474.
Azar D. 1997. L'ambre du Crétacé inférieur du Liban. Analyse paléoenvironmentale. Systématique et phylogénie des Insectes Diptera Psychodoidea et Heteroptera Enicocephalidae. Diplome d'Études Approfondies, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris. P. 34 p.
Bachmayer F., Symeonidis N., Theodoropoulos D. 1971. Einige Insektenreste aus den Jüngtertiören Süsswasserablagerungen von Kumi (Insel Euboea, Griechenland) //Ann. Géol. Pays Hellénique. Vol. 1. Ser. 23. P. 165–174.
Bachofen-Echt A. 1949. Der Bernstein und seine Einschlusse. Springer-Verlag, Wien: 204 p. (Re-issued: 1996. Jörg Wunderlich Verlag, Straubenhardt: 230 p.)
Bada J.L., Wang S.X., Poinar H.N., Pöbo S., Poinar G.O., Jr. 1994. Amino-acid racemization in amber-entombed insects — implications for DNA preservation // Geochim. Cosmochim. Acta. Vol. 58. P. 3131–3135.
Baer K.E., von. 1828. Über Entwickelungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Bd. 1. Königsberg: Gebr. Borntrager. 271 S.
Baird G.C., Shabica C.W., Andersen J.L., Richardson E.S., Jr. 1985a. Biota of a Pennsylvanian muddy coast: habitats within the Mazonian Delta Complex, northeast Illinois // J. Paleontol. Vol. 59. P. 253–281.
Baird G.C., Sroka S.D., Shabica C.W., Beard T.L. 1985b. Mazon-Creek-type fossil assemblages in the U.S. midcontinent Pennsylvanian: their recurrent character and paleoenvironmental significance. Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 311. P. 87–99.
Baird G.C., Sroka S.D., Shabica C.W., Kuecher G.J. 1986. Taphonomy of Middle Pennsylvanian Mazon Creek area fossil locality d13 C northern Illinois: significance of exceptional fossil preservation in syngenetic concretions // Palaios. Vol. 1. P. 271–285.
Ballard J.W.O., Olsen G.J., Faith D.P., Odgers W.A., Rowell D.M., Atkinson P.W. 1992. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods // Science. Vol. 258. P. 1345–1348.
Barber C.T. 1930. Note on the alleged occurrence ôf fossil eggs at Yenangyaung, Upper Burma. Rec. Geol. Surv. India. Vol. 62. P. 454–455.
Baroni Urbani C., Graeser S. 1987. REM-Analysen an einer pyritisierten Ameise aus Baltischem Bernsteins // Stuttg. Beitr. Naturk. Vol. 133. P. 1–16.
Barthel K.W. 1970. On the deposition of the Solnhofen lithographic limestone (Lower Tithonian, Bavaria, Germany) // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl. Vol. 135. No. 1. P. 1–18.

Barthel K.W. 1972. The genesis of the Solnhofen lithographic limestone (Lower Tithonian, Bavaria, Germany): further data and comments // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Monatshefte Vol. (3). P. 133–145.

Barthel K.W., Swinburne N.H.M., Conway Morris S. 1990. Solnhofen. A Study in Mesozoic Palaeontology. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 236 p.

Basinger J.F. 1991. The fossil forests of the Buchanan Lake Formation (Early Tertiary), Axel Heiberg Island, Canadian Arctic Archipelago: preliminary floristics and palaeoclimate // Tertiary Fossil Forests of the Geodetic Hills, Axel Heiberg Island, Arctic Archipelago. Geol. Surv. Canada Bull. / Christie R.L., McMillan N.J. (eds.) Vol. 403. P. 39–65.

Batten D.J. 1998. Palaeoenvironmental implications of plant, insect and other organic-walled microfossils in the Weald Clay Formation (Lower Cretaceous) of southeastern England // Cretaceous Res. Vol. 19. No. 3–4. P. 279–315.

Bauch H.A., Kassens H., Kuzmina S., Polyakova Y. I., Taldenkova E., Meyer H., Niessen F., Thiede J. 2003. Drilled sediments from the Arctic Ocean margin as archive of palaeoenvironmetal change since the last glaciation. EGS - AGU - EUG Joint Assembly, Abstracts from the meeting held in Nice, France, 6–11 April 2003. Abstract 10170.

Baxendale R.W. 1979. Plant-bearing coprolites from North American Pennsylvanian coal balls // Palaeontology. Vol. 22. No. 3. P. 537–548.

Bechly G. 1998. Phylogeny and Systematics of Fossil Dragonflies (Insecta: Odonatoptera), with Special Reference to Some Mesozoic Outcrops. Dissertation zur Erlangung des Grades eines Doctor der Naturwissenschaften. Eberhard-Karls-Univ. Tubingen: 755 p.

Bechly G., Nel A., Martínez-Delclòs X., Flec G. 1998. Four new dragonfly species from the Upper Jurassic of Germany and the Lower Cretaceous of Mongolia (Anisoptera: Hemeroscopidae, Sonidae and Proterogomphidae fam. nov.) // Odonatologica. Vol. 27. No. 2. P. 149–187.

Beck A.L., Labandeira C.C. 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas // Palaeogeogr., Palaeocli., Palaeoec. Vol. 142. P. 139–173.

Beck C.W. 1999. The chemistry of amber.// Estud. Mus. Cienc. Natur. Alava. Vol. 14 (Num. Espec. 2). P. 33–48.

Behrensmeyer A.K., Hook R.W. 1992. Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes // Terrestrial Ecosystems through Time. Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals / Behrensmeyer A.K., Damuth J.D., DiMichele W.A., Potts R., Sues H.-D., Wing S.L. (eds.). Univ. Chicago Press, Chicago – London. P. 15–136.

Beier M. 1952. Miozäne und Oligozäne Insekten aus Österreich und den unmittelbar angrenzenden Gebieten // SB. Österr. Akad. Wiss., mathem.- naturwiss. Klasse Abt. 1. Bd. 161. H. 2–3. S. 129–134.

Beier M. 1955. Insektenreste aus der Halstattzeit // SB Österr. Akad. Wiss., mathem.-naturwiss. Kl. Abt. 1. Bd. 164. H. 9. S. 747–749.

Benton M., Hitchin R. 1997. Congruence between phylogenetic and stratigraphic data on the history of life // Proc. R. Soc. (Lond.) Ser. B. Vol. 264. P. 885–890.

Benton M.J. 1989. Fossil reptiles from the ancient caves // Nature. Vol. 337. P. 309–310.

Berger L.P. 1992. Causes of migrations of Lepidoptera in the Palaearctic // 19 Internat. Congr. Entomol., Beijing, June 28 – July 4, 1992. Proc.: Abstracts. Beijing. P.192.

Bergsma B.M., Svoboda J., Freedman B. 1984. Entombed plant communities released by a retreating glacier at central Ellesmere Land, Canada // Arctic. Vol. 37. No. 1. P. 49–52.

Berner R.A. 1968. Calcium carbonate concretions formed by decomposition of organic matter // Science. Vol. 159. P. 195–197.

Berner R.A. 1971. Principles of Chemical Sedimentology. McGraw Hill, New York, 240 p.
Berner R.A. 1976. The benthic boundary layer from the viewpoint of a geochemist // The Benthic Boundary. Plenum / McCave I.N. (ed.). New York. P. 33–55.
Berner R.A. 1981. Authigenic mineral formation resulting from organic matter decomposition in modern sediments // Fortschr. Mineral. Vol. 59. No. 1. P. 117–135.
Berry R.E., Taylor L.R. 1968. High-altitude migration of aphids in marine and continental climates // J. Anim. Ecol. Vol. 37. No. 3. P. 713–722.
Bertrand-Sarfati J., Freytet P., Plaziat J.-C. 1966. Les calcaires concrétionnés de la limite Oligocène – Miocène des environs de Saint-Pourcain-sur-Sioule (Limagne d'Allier): role des algues dans leur édification, analogie avec les stromatolites et rapports avec la sédimentation // Bull. Soc. geol. France. Ser. 7. Vol. 8. P. 652–662.
Binford M.W. 1982. Ecological history of Lake Valencia, Venezuela: Interpretation of animal microfossils and some chemical, physical, and geological features // Ecol. Monogr. Vol. 52. P. 307–333.
Blair F.E. 1908. Some ancient beetles from Egypt and Mesopotamia // Proc. R. Entomol. Soc. Lond. Vol. 10. 19 p.
Blair K.G. 1927. Insect remains from oil sand in Trinidad // Trans. R. Entomol. Soc. London Vol. 75. No. 1. P. 137–141.
Bloch D. 1779. Beiträg zur Naturgeschichte des Kopals // Beschäft. Ges. Naturf. Fr. Berlin Bd. 2. S. 91–196.
Blom C.D., Albert, N.R. 1985. Carbonate concretions: an ideal sedimentary host for microfossils // Geology. Vol. 13. No. 3. P. 212–215.
Bonde N. 1974. Palaeoenvironment as indicated by the «Mo-Clay Formation» (Lowermost Eocene of Denmark) // Tertiary Times. Vol. 2. P. 29–36.
Bonde N. 1984. Primitive features and ontogeny in phylogenetic reconstructions // Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren. Vol. 145. P. 219–236.
Boness M. 1975. Arthropoden im Hochwassergenist von Flüssen // Bonn. zool. Beitr. Vol. 26. P. 383–401.
Boness M., Stary P. 1988. Aphid parasitoids in river flood debris // Entomol. Gener. Vol. 13. No. 3/4. P. 251–254.
Börner C. 1909. Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden // Zoologischer Anzeiger. Vol. 34. P. 100–125.
Boudreaux H.B. 1979. Arthropod Phylogeny with Special References to Insects. John Wiley, Sons, New York etc. 320 p.
Bournaud M., Thibault M. 1973. La dérive des organismes dans les eaux courantes //Ann. hydrobiol. Vol. 4. No. 1. P. 11–49.
Bousfield E.L. 1995. A contribution to natural classification of Lower and Middle Cambrian arthropods: food-gatering and feeding mechanisms // Amphipacifica. Vol. 2. P. 3–34.
Bowden J., Johnson C.G. 1976. Migrating and other terrestrial insects at sea // Marine Insects / Cheng L. (ed.). North-Holland Publ. Co., Amsterdam. P. 97–117.
Bradley W.H. 1970. Green River oil shale — concept of origin extended, an interdisciplinary problem being attacked from both ends // Geol. Soc. America Bull. Vol. 81. No. 4. P. 985–1000.
Bradley W.H., Beard M.E. 1969. Mud Lake, Florida; its algae and alkaline brown water // Limnol. Oceanogr. Vol. 14. No. 6. P. 889–897.
Brauer F. 1869. Vervandlung der Insekten im Sinne der Descendenz-Theorie // Verh. zool.-bot. Ges. Wien. Bd. 19. S. 299–318.

Bresciani J., Haarlov N., Nansen P., Moller G. 1983. Head louse (*Pediculus humanus* subsp. *capitis* de Geer) from mummified corpses of Greenlanders, A.D. 1460 (±50) // Acta Entomol. Fenn. Vol. 42. P. 24–27.

Breton G., Gauther C., Vizcaino D. 1999. Land and freshwater microflora in Sparnacian amber from the Corbiére (South France): first observations // Estud. Mus. Cienc. Natur. Alava. Vol. 14 (Num. Espec. 2). P. 161–166.

Brezinova D. 1977. Palaobotanische Zugehorigkeit und Fossilisationsmöglichkeiten versteinerter Hölzer // Fundgrube. Vol. 13. No. 3–4. P. 79–95.

Briggs D.E.G. 1999. Molecular taphonomy of animal and plant cuticles: selective preservation and diagenesis // Philos. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 354. P. 7–17.

Briggs D.E.G., Bartels Ch. 2001. New arthropods from the Lower Devonian Hunsruslate (Lower Emsian, Rhenish Massif, Western Germany) // Palaeontology. Vol. 44. P. 275–303.

Briggs D.E.G., Fortey R.A. 1989. The Early Radiation and Relationships of the Major Arthropod Groups // Science. Vol. 246. P. 241–243.

Briggs D.E.G., Evershed R.P., Stankiewicz B.A. 1998a. The molecular preservation of fossil arthropod cuticles // Ancient Biomolecules. Vol. 2. P. 135–146.

Briggs D.E.G., Stankiewicz B.A., Meischner D., Bierstedt A., Evershed R.P. 1998b. Taphonomy of arthropod cuticles from Pliocene lake sediments, Willershausen, Germany // Palaios. Vol. 13. P. 386–394.

Britton E.B. 1960. Beetles from the London Clay (Eocene) of Bognor Regis, Sussex // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol. Vol. 4. No. 2. P. 27–50.

Brodersen K.P., Anderson N.J. 2000. Subfossil insect remains (Chironomidae) and lake-water temperature inference in the Sisimiut-Kangerlussuaq region, southern West Greenland // Geol. Greenland Surv. Bull. Vol. 186. P. 78–82.

Brooks S.J., Lowe J.J., Mayle F.E. 1997. The Late Devensian Lateglacial palaeoenvironmental record from Whitrig Bog, SE Scotland. 2. Chironomidae (Insecta: Diptera) // Boreas. Vol. 26. P. 297–308.

Brothers D.J. 1975. Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae // Univ. Kansas Sci. Bull. Vol. 50. P. 483–648.

Brues C.T. 1933. Progressive changes in the insect population of forest since the Early Tertiary // Amer. Natur. Vol. 47. P. 385–405.

Brussard L., Runia L.T. 1984. Recent and ancient traces of scarab beetle activity in sandy soils of the Netherlands // Geoderma. Vol. 34. No. 3–4. P. 229–250.

Buatois L.A., Magnano M.G., Genise J.F., Taylor T.N. 1998. The ichnologic record of the continental invertebrate invasion: Evolutionary trends in environmental expansion, ecospace utilization, and behavioural complexity // Palaios. Vol. 13. P. 217–240.

Buckland P.C. 1976. The use of insect remains in the interpretation of archaeological environments // Geoarchaeology: Earth Science and the Past / Davidson D.A., Shackley M.L. (eds.).Westview Press, Boulder, Colorado. P. 360–396.

Buckland P.C. 1979. Thorne Moors: A palaeoecological study of a Bronze Age site //Univ. Birmingham Dept. Geogr. Occas. Publication. Vol. 8. P. 1–173.

Buckland P.C. 1981. The early dispersal of insect pests of stored products as indicated by archaeological records. // J. Stored Product Res. Vol. 17. P. 1–12.

Buckland P.C. 1991. Granaries stores and insects. The archaeology of insect synanthropy. La preparation alimentaire des cereales (PACT 26). Bruxelles. P. 69–81.

Buckland P.C., Greig J.R.A., Kenward H.K. 1974. York: an early medieval site // Antiquity. Vol. 48. P. 25–33.

Buckland P.C., Holdsworth P., Monk M. 1976. The interpretation of a group of Saxon pits in Southampton // J. Archaeol. Sci. Vol. 3. P. 61–69.

Buckland P.C., Sadler J. 1989. A biogeography of the human flea, *Pulex irritans* L. (Siphonaptera: Pulicidae) // J. Biogeogr. Vol. 16. P. 115–120.

Budd G.E. 1999 (for 1998). The morphology and phylogenetic significance of *Kerygmachela kierkegaardi* Budd (Buen Formation, Lower Cambrian, N. Greenland). Trans. Roy. Soc. Edinburgh: Earth Sci. Vol. 89. P. 249–290.

Budd G.E., Högström A.F.S., Gogin I. 2001. A myriapod-like arthropod from the Upper Cambrian of East Siberia // Paläontol. Zeischr. Vol. 75. S. 37–41.

Budd G.E. 1998.Arthropod body-plan evolution in the Cambrian with an example from anomalocaridid muscle // Lethaia. Vol. 31. P. 197–210.

Burke H.R., Amos A.F., Parker R.D. 1991. Beach-drifted insects on Padro Island National Seashore, Texas. Southwest // Entomol. Vol. 16. No. 3. P. 199–203.

Butterfield N.J. 1997, Plankton ecology and the Proterozoic-Phanerozoic transition // Paleobiology. Vol. 23. P. 247–262.

Caldas M.B., Martins-Neto R.G., Lima-Filho F.P. 1989. *Afropollis* sp. (polen) no trato intestinal de vespa (Hymenoptera: Apocrita: Xyelidae) no Cretaceo da Bacia do Araripe. Atas II Simpos. Nacion. Estud. Tectonico, Soc. Brasil. Geologia. P. 195–196.

Callen E.O. 1970. Diet as revealed by coprolites // Science in Archaeology / Brothwell, D., Higgs, E. (eds.). Praeger, New York. P. 235–243.

Cano R.J., Borucki M.K. 1995. Revival and identification of bacterial spores in 25 to 40 million year old Dominican amber // Science. Vol. 268. P. 1060–1064.

Cano R.J., Poinar H., Poinar G.O., Jr. 1992a. Isolation and partial characterisation of DNA from the bee *Proplebeia dominicana* (Apidae: Hymenoptera) in 25–40 million year old amber // Med. Sci. Res. Vol. 20. P. 249–251.

Cano R.J., Poinar H.N., Pieniazek N.J., Acra A., Poinar G.O., Jr. 1993. Amplification and sequencing of DNA from a 120–135 million-year-old weevil // Nature. Vol. 363. P. 536–538.

Cano R.J., Poinar H.N., Roubik D.W., Poinar G.O., Jr. 1992b. Enzymatic amplification and nucleotide sequencing of portions of the 18S rRNA gene of the bee *Proplebeia dominicana* (Apidae: Hymenoptera) isolated from 25-40 million year old Dominican amber. // Med. Sci. Res. Vol. 20. P. 619–622.

Caridad J. 1999. Ambar dominicano. Estud. Mus. Cienc. Natur. Alava. Vol. 14 (Num. Espec. 2). P. 141–147.

Carpenter F.M. 1992. Treatise on Invertebrate Palaeontology. Pt. R. Arthropoda 4. Vol. 3. Superclass Hexapoda. Geol. Society of America, Boulder, Colorado, and Univ. of Kansas, Lawrence, Kansas. 655 p.

Carpenter F.M. 1930. The fossil ants of North America // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Coll. Vol. 70. No. 1. P. 1–66.

Carpenter G.H. 1903. On the relationships between the classes of Arthropoda // Proc. R. Irish Acad., Dublin. Vol. 24 (B). P. 320–360.

Carson H.L.T. 1975. The genetics of speciation at the diploid level // Amer. Natur. Vol. 109. P. 83–92.

Catt J.A. 1987. Palaeosols // Progr. Phys. Geogr. Vol. 11. No. 4. P. 487–510.

Caussanel C., Dia A.T., Nel A., Ould Bouraya I., Thibaud J.-M. 1997. Prospection préliminaire de la biodiversité des insectes des sables littoraux de Mauritanie // Bull. Soc. entomol. France. Vol. 102. No. 1. P. 67–72.

Cavallo O., Galletti P.A. 1987. Studi di Carlo Sturani su Odonati e altri insetti fossili del Messiniano

albese (Piemonte) con descrizione di *Oryctodiplax gypsorum* n.gen. n. sp. (Odonata, Libellulidae) // Boll. Soc. paleontol. ital. Vol. 26. P. 151–176.
Chaney R.W. 1938. The Deschutes Flora of Eastern Oregon // Carnegie Inst. Washington Publ. Vol. 476. P. 1–105.
Chen Jun-yuan, Edgecombe G.D., Ramskold L., Zhou Gui-qing. 1995. Head segmentation in Early Cambrian *Fuxianhuia*: implication for arthropod evolution // Science. Vol. 268. P.1339–1343.
Chen Jun-yuan, Zhou Gui-qing, Ramsköld L. 1995. The Cambrian lobopodian *Microdictyon sinicum.* // Bull. Nat. Mus. Nat. Sci. P. 1–93.
Chen Jun-yuan, Zhou Guiqing, Zhu MY, Yeh KY. 1996. The Chengjiang biota A unique Window of the Cambrian explosion. Nat. Mus. Nat. Sci. Taiwan, Taichung. 222 pp.
Chen Junyuan, Zhou Guiqing. 1997. Biology of the Chengjiang fauna // Bull. Nat. Mus. Nat. Sci. Vol. 10. P. 11–103.
Cheng L. 1982. Beach and coastal inscets. Encyclopedia of Beach and Coastal Environments. Hutchinson Ross, Philadelphia. P. 489-492.
Cheng L., Birch M.C. 1977. Terrestrial insects at sea // J. Marine Biol. Assoc. U.K. Vol. 57. P. 995–997.
Cheng L., Birch M.C. 1978. Insect flotsam: an unstudied marine resource // Ecol. Entomol. Vol. 3 No. 2. P. 87–97.
Chin K., Gill B.D. 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: participants in a Cretaceous food web // Palaios. Vol. 11. P. 280–285.
Churcher C.S. 1966. The insect fauna from the Talara tar-seeps, Peru // Canad. J. Zool. Vol. 44. P. 985–993.
Cichan M.A., Taylor T.N. 1982. Wood-borings in Premnoxylon: plant-animal interactions in the Carboniferous // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 39. P. 123–127.
Clagg H.B. 1966. Trapping of air-borne insects in the Atlantic-Antarctic area // Pacif. Insects. Vol. 8. No. 2. P. 455–466.
Clark J., Beerrower J.R., Kietzke K. 1967. Oligocene sedimentation, stratigraphy and palaeoecology and palaeoclimatology in the Big Badlands of South Dakota // Field. Geol. Vol. 5. P. 1–58.
Clayton R.B. 1970. The chemistry of non-hormonal interactions: terpenoid compounds in ecology // Chemical Ecology / Sandheimer, E., Simeone, J.B. (eds.). Academic Press, New York. P. 235–280.
Cleve-Euler A., Hessland I. 1948. Vorläufige Mitteilung über eine neuentdeckte Tertiaräblagerung in Süd-Schweden // Bull. Geol. Inst. Uppsala. Vol. 32. P. 155–182.
Clifford E., Coram R., Jarzembowski E.A., Ross A. 1994. A supplement to the insect fauna from the Purbeck Group of Dorset // Proc. Dorset Nat. Hist. Archaeol. Soc. Vol. 115. P. 143–146.
Cockerell T.D.A. 1908. Florissant, a Miocene Pompeii // Pop. Sci. Monthly. Vol. 73. P. 112–126.
Cockerell T.D.A. 1925. Tertiary insects from Argentina // Proc. U.S. Nation. Mus. Vol. 68. No. 1. P. 1–5.
Cohen A.S. 1984. Effect of zoobenthic standing crop on laminae preservation in tropical lake sediment, Lake Turkana, East Africa // J. Paleontol. Vol. 58. No. 2. P. 499–510.
Collins N. 1980. Population ecology of *Ephydra cinerea* Jones (Diptera: Ephydridae), the only benthic metazoan of the Great Salt Lake, U.S.A. // Hydrobiologia. Vol. 68. P. 99–112.
Conway Morris S. 1976. A new Cambrian lophophorate from the Burges Shale of British Columbia // Palaeontology. Vol. 19. P. 199–122.
Conwentz H. 1890. Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Danzig. 151 S.
Coope G.R. 1986. Coleoptera analysis // Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology / Berglund, B.E. (ed.). John Wiley, Sons, New York. P. 703–713.

Coope G.R., Lister A.M. 1987. Late Glacial mammoth skeletons from Condover, Shropshire, England // Nature. Vol. 330. P. 472–474.
Coope G.R., Osborne P.J. 1968. Report on the coleopterous fauna of the Roman well at Barnsley Park, Gloucestershire // Trans. Bristol and Gloucestershire Archaeol. Soc. Vol. 86. P. 84–87.
Cope E.D. 1904. The primary factors of organic evolution. Chicago: Open Court Publ. Co. 547 p.
Cracraft J. 1974. Phylogenetic models and classification // Syst. Zool. Vol. 23. P. 71–90.
Crampton G.C. 1924. Phylogeny and classification of insects // J. Ent. Soc. Claremont. Vol. 5. P. 153–157.
Crane E., Graham A.J. 1985a. Bee hives of the Ancient World. 1 // Bee World. Vol. 66. No. 1. P. 23–41.
Crosskey R.W. 1966. The putative fossil genus *Palexorista* Townsend and its identity with *Prosturmia* Townsend (Diptera: Tachinidae) // Proc. R. Entomol. Soc. London. Ser. B. Vol. 35. P. 133–137.
Crowson R.A. 1985. Comments on Insecta of the Rhynie Chert // Entomol. Gener. Vol. 11. P. 97–98.
Cruickshank R.D., Ko K. 2003. Geology of an amber locality in the Hukwang Valley, northern Myanmar // J. Asian Earth Sciences. Vol. 21. P. 441–455.
Curran H.A., White B. 1991. Trace fossils of shallow subtidal to dunal ichnofacies in Bahamian Quaternary carbonates // Palaios. Vol. 6. No. 5. 498 p.
Czeczott H. 1961. Sklad i wiek flory bursztynów baltyckich. Częsc pierwsza. Prace Muz. Ziemi. Vol. 4. P. 121–145.
De C. 1990. Upper Barakar lebensspuren from Hazaribagh, India // J. Geol. Soc. India. Vol. 36. No. 4. P. 430–438.
Décamps H., Laville H. 1975. Invertébrés et matiers organiques entrainés lors des crues a l'entrée et a la sortie du systeme karstique du Baget // Ann. limnol. Vol. 11. No. 3. P. 287–296.
Delettre Y. 1990. Aerial drift of Chironomidae (Diptera) above terrestrial habitats: preliminary results. 2nd Internat. Congr. Dipterology, Bratislava, Aug. 27 – Sept. 1, 1990, Abstract Volume. Bratislava. 48 p.
Dell B., McComb A.B. 1978. Plant resins — their formation, secretion and possible functions // Adv. Botan. Res. Vol. 6. P. 275–316.
Delle Cave L., Simonetta A.M. 1991. Early Palaeozoic arthropods and problems of arthropod phylogeny: with some notes on taxa of doubtful affinites // The early evolution of Metazoic and the significance of peroblematic taxa / Simonetta A.M., Conwey Morris S. (eds.). Cambridge Univ. Press. Cambrige. P. 189–244.
Dendy J.S. 1944. The fate of animals in stream drift when carried into lakes // Ecol. Monogr. Vol. 14. P. 334–357.
DeSalle R. 1994. Implications of ancient DNA for phylogenetic studies // Experientia. Vol. 50. P. 543–550.
DeSalle R., Barcia M., Wray C. 1993. PCR jumping in clones of 30 million-year-old DNA fragments from amber preserved termites (*Mastotermes electrodominicanus*) // Experientia. Vol. 49. P. 906–909.
DeSalle R., Gatesy J., Wheeler W., Grimaldi D. 1992. DNA sequencing from a fossil termite in Oligo-Miocene amber and their phylogenetic implications // Science. Vol. 257. P. 1933–1936.
Dévai G., Moldován J. 1983. An attempt to trace eutrophication in a shallow lake (Balaton, Hungary) using chironomids // Hydrobiologia. Vol. 103. P. 169–175.
Dietrich H.-G. 1976. Zur Entstehung und Erhaltung von Bernstein-Lagerstätten. — 2: Bernstein-Lagerstätten im Libanon // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl. Bd. 152. H. 2. S. 222–279.

DiMichele W.A., Phillips T.L. 1994. Paleobotanical and paleoecological constraints of models of peat formation in the Late Carboniferous of Euramerica // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 106. P. 39–90.

Dindo M.L., Campadelli G., Gambetta A. 1992. Note su *Xylocopa violacea* L. e *Xylocopa valga* Gerst. (Hym. Anthophoridae) nidificanti nei tronchi della foresta fossile di Dunarobba (Umbria) // Boll. Ist. Entomol. «G. Grandi» Univ. Bologna. Vol. 46. P. 153–160.

Dioli P. 1992. Esame del popolamento degli eterotteri (Insecta, Hetroptera) negli strati bassi dell'atmosfera sul Delta del Po // Boll. Mus. civ. Stor. natur. Venezia. Vol. 41 (1990). P. 183–205.

Doberenz A.R., Matter P., III, Wyckoff R.W.G. 1966. The microcomposition of some fossil insects of Miocene age // Bull. S. Calif. Acad. Sci. Vol. 65. No. 4. P. 229–236.

Dohle W. 1980. Sind die Myriapoden eine monophyletische Gruppe? // Abh. Naturwiss. Ver. Hamburg. Vol. 23. P. 45–104.

Domaison L. 1887. [Untitled note] // Ann. Soc. entomol. France. Ser. 6. T. 7. Bull.: CCIV.

Dorf E. 1967. Cretaceous insects from Labrador. 1. Geological occurrence // Psyche. Vol. 74. P. 267–268.

Drake V.A., Farrow R.A. 1988. The influence of atmospheric structure and motion on insect migration. Annu. Rev. Entomol. Vol. 33. P. 183–210.

Drake V.A., Farrow R.A. 1989. The «aerial plankton» and atmospheric convergence Trends Ecol. Evol. Vol. 4. P. 381–385.

Drake V.A., Gatehouse A.G. (eds.). Insect Migration: Tracking Resources in Space and Time. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 478 p.

Drake V.A., Gatehouse A.G., Farrow R.A. 1995. Insect migration: a holistic conceptual model // Drake V.A., Gatehouse A.G. (eds.). Insect Migration: Tracking Resources in Space and Time. Cambridge Univ. Press, Cambridge. P. 427–457.

DuBois M.B., LaPolla J.S. 1999. A preliminary review of Colombian ants (Hymenoptera: Formicidae) preserved in copal // Entomol. News. Vol. 110. No. 3. P.162–172.

Dudich F. 1961. Rovarlelet a Szentgáli fás barnakoszénbol (An insect find from the Szentgal lignite) // Földtani Közlöny. Vol. 91. No. 1. P. 20–31 (in Hungarian with German summary).

Duncan I.J., Briggs D.E.G., Archer M. 1998. Three-dimensionally mineralized insects and millipeds from the Tertiary of Riversleigh, Queensland, Australia // Palaeontology. Vol. 41. No. 5. P. 835–851.

Durham J.W. 1956. Insect bearing amber in Indonesia and Philippine Islands // Pan-Pacif. Entomol. Vol. 32. No. 2. P. 51–53.

Duviard D., Roth M. 1973. Utilisation des pièges à eau colorés en milieu tropical. Exemple d'une savanne préforestière de Côte d'Ivoire // Cahiers ORSTOM. Biol. Vol. 18. P. 91–97.

Edgecombe G.D., Morgan H. 1999. *Synaustrus* and the euthycarcinoid puzzle // Alcheringa. Vol. 23. P. 193–213.

Edwards J.S. 1987. Arthropods of alpine aeolian ecosystems // Annu. Rev. Entomol. Vol. 32. P. 163–179.

Edwards J.S., Banko P.C. 1976. Arthropod fallout and nutrient transport: a quantitative study of Alaskan snowpatches // Arctic and Alpine Res. Vol. 8 (3). P. 237–245.

Edwards J.S., Schwartz L.M. 1981. Mount St. Helene ash: a natural insecticide // Canad. J. Zool. Vol. 59. No. 4. P. 714–715.

Eglington G., Logan G.A. 1991. Molecular preservation// Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 333. P. 315–328.

Ehrlich H.L. 1981. Geomicrobiology. Dekker, New York. P. 387 p.

Ekdale A.A., Picard M.D. 1985. Trace fossils in a Jurassic aeolianite, Entrada Sandstone, Utah // Soc. Econ. Paleontol. Miner. Spec. Publ. Vol. 35. P. 3–12.

Eldredge N., Gould S. J. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. // Models in Paleobiology / Schopf T.J.M. (ed.) San Francisco: Freeman. P. 82–115.

Elias S.A. 1987. Palaeoenvironmental significance of Late Quaternary insect fossils from packrat middens in south-central New Mexico. Southwest // Naturalist. Vol. 32. No. 3. P. 383–390.

Elias S.A. 1990. Observations on the taphonomy of Late Quaternary insect fossil remains in packrat middens of the Chihuahuan Desert // Palaios. Vol. 5. No. 4. P. 356–363.

Elias S.A. 1994. Quaternary Insects and Their Environments. Smithsonian Inst. Press, Washington-London. 284 p.

Elias S.A., Mead J.I., Agenbroad L.D. 1992b. Late Quaternary arthropods from the Colorado Plateau, Arizona and Utah // Great Basin Natur. Vol. 52. P. 59–67.

Elias S.S., Short S.K., Philips R.L. 1992a. Palaeoecology of Late Glacial peats from the Bering Land Bridge, Chukchi Sea shelf region, Northwestern Alaska // Quatern. Res. Vol. 38. P. 371–378.

Elias S.S., Short S.K., Nelson C.H., Birks H.H. 1996. Life and time of the Bering Land Bridge // Nature Vol. 382. P. 60–63.

Ellis W.N., Ellis-Adam A.C. 1993. Fossil brood cells of solitary bees on Fuerteventura and Lanzarote, Canary Islands (Hymenoptera: Apoidea) // Entomol. Berichten. Vol. 53. No. 12. P. 161–173.

Elton C.S. 1925. The dispersal of insects to Spitzbergen // Trans. R. Entomol. Soc. London Vol. 73. P. 289–299.

Emerson M.J, Schram F.R. 1998. Theories, patterns, and realities: game plan for arthropod phylogeny // Arthropod relationships. Systematic Association Special Volume Series / R.A. Fortey, R.H. Thomas (eds.). Vol. 55. London etc., Chapman and Hall. P. 67–86.

Emslie S.D., Messenger S.L. 1991. Pellet and bone accumulation at a colony of western gulls (Larus occidentalis) // J. Vertebr. Paleontol. Vol. 11. No. 1. P. 133–136.

Engel M.S., Grimaldi D.A. 2004. New light shed on the oldest insect // Nature. Vol. 427. P. 627–630

Engstrand L.G. 1967. Stockholm natural radiocarbon measurements. VII // Radiocarbon. Vol. 9. P. 387–438.

Erenisse D.J. 1998. Arthropod and annelid relationships revisited // Arthropod relationships. Systematic Association Special Volume Series / R.A. Fortey, R.H. Thomas (eds.). Vol. 55. London etc. Chapman Hall. P. 43–56.

Ermisch K. 1936. Über Versteinerungen im Kali, besonders einen reichen Fossilfund im Tertiärkali des Elsass // Zeitschr. Kali. Vol. 30. P. 31–35.

Eskov K.Yu. 1987. A new archaeid spider (Chelicerata: Araneae) from the Jurassic of Kazakhstan, with notes on the so-called «Gondwanian» ranges of recent taxa // Neues Jb. Geol. Paläeont. Abh. 175. P. 81–106.

Eskov K.Yu. 1992. Archaeid spiders from Eocene Baltic amber (Chelicerata: Araneida: Archaeidae) with remarks on the so-called «Gondwanian» ranges of Recent taxa // Neues Jb. Geol. Paläeont. Abh. 185. P. 311–328.

Eskov K.Yu. 2002. Geographical history of insects // History of Insects. Dodrecht etc., Kluwer Academic Publishers / Rasnitsyn, A.P., Quicke, D.L.J. (eds.). P. 427–435.

Eugster H.P., Hardie L.A. 1975. Sedimentation in an ancient playa-lake complex: the Wilkins Peak Member of the Green River Formation of Wyoming // Geol. Soc. America Bull. Vol. 86. P. 319–334.

Eugster H.P., Surdam R.C. 1973. Depositional environment of the Green River Formation of

Wyoming: a preliminary report // Geol. Soc. America Bull. 84. P. 1115–1120.
Evans W.R. 1931. Traces of a lepidopterous insect from the Middle Waikato Coal Measures. Trans. Proc. New Zeal. Inst. Vol. 62. P. 99–101.
Ewing H.E. 1933. Some peculiar relationships between ectoparasites and their hosts // Amer. Naturalist. Vol. 67. No. 711. P. 365–373.
Fahn A. 1979. Secretory Tissues in Plants. Academic Press, New York. 302 p.
Farrer D.R. 1990. Species and evolution in asexually reproducing independent fern gametophytes // Syst. Bot. Vol. 15. P. 98–111.
Farris J.S. 1979. The information content of the phylogenetic system // Syst. Zool. Vol. 28. P. 483–519.
Farris J.S. 1983. The logical basis of phylogenetic analysis // Advances in cladistics / Platnick N.I., Funk V.A. (eds.) New York: Columbia Univ. Press. Vol. 2. P. 7–36
Farrow, R.A. 1982. Aerial dispersal of microinsects // Proc. 3rd Australasian Conference on Grassland Invertebrate Ecology, Adelaide. P. 51–55.
Farrow R.A. 1984. Interactions between synoptic scale and boundary-layer meteorology on micro-insect migration // Insect Flight: Dispersal and Migration / Danthanarayana W. (ed.).Springer, Berlin – Heidelberg – New York. P. 185–195.
Faul H., Roberts W.A. 1951. New fossil footprints from the Navajo (?) Sandstone of Colorado // J. Paleontol. Vol. 45. P. 781–795.
Fayers S.R., Trewin N.H. 2005. A hexapod from the Early Devonian windyfield chert, Rhynie, Scotland // Palaeontology. Vol. 48. P. 1117–1130.
Fernandes A.C.S., Carvalho I.S., Netto R.G. 1990. Icnofosseis de invertebrados da Formação Botucatu, São Paulo (Brasil) // An. Acad. Brasil. Ciênc. Vol. 62. P. 242–249.
Fisher J.B. 1982. Effects of macrobenthos on the chemical diagenesis of freshwater sediments // Animal-Sediment Relations: The Biogenic Alteration of Sediments. Plenum / McCall P.L., Tevesz M.J.S. (eds.). New York-London. P. 177–218.
Fisk L.H., Fritz W.J. 1984. Pseudoborings in petrified wood from the Yellowstone «fossil forest» // J. Paleontol. Vol. 58. No. 1. P. 58–62.
Fosberg F.R. 1969. Paleobotany of the oceanic Pacific islands / Leopold E.B. Miocene Pollen and Spore Flora of Eniwetok Atoll, Marshall Islands // U.S. Geol. Surv. Prof. Paper 260-II. P. 1140–1163.
Franceschi D., de, Plo¸g G., de. 2004. Origine de l'ambre des faciés sparnaciens (Éocéne inferiér) du Bassin de Paris: le bois de l'arbre producteur // Geodiversitas. Vol. 25. P. 633–647.
Franz E. 1942. Ein verkiestes Insekt aus dem Miozän Rumäniens // Senckenbergiana. Vol. 25. P. 87–90.
Franzen J.L. 1984. Spuren des Lebens im Magen der Fossilien. 50 Millionen Jahre alte Funde in der Grube Messel // Mitt. Deutsche Forschungsgemeinsch. Vol.1. P. 6–9.
Freeman J.A. 1945. Studies in the distribution of insects by aerial currents. The insect population of the air from ground level to 300 feet // J. Anim. Ecol. Vol. 14. P. 128–154.
Fregenal-Martínez M., Martínez-Delclòs X., Melendéz N., Ruiz de Loizaga M.J. 1992. Lower Cretaceous lake deposits from La Sierra del Montsec. La Cabrua Fossil Site, Pyrenees // Catalan J., Pretus J.Ll. (eds.). Mid-Congress Excursions. XXV SIL Congress, Barcelona, Aug. 21–27 1992. Barcelona. P. 12-1 – 12-10.
Frohlich D.R., Parker F.D. 1985. Observations on the nest-building and reproductive behaviour of a resin-gathering bee: *Dianthidium ulkei* (Hymenoptera: Megachilidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol. 78. No. 6. P. 804–810.
Fry G.F. 1976. Analysis of prehistoric coprolites from Utah. Univ. Utah Anthropol. Pap. Vol. 97.

P. 1–45.
Fryer G. 1996. Reflections on arthropod evolution // Biol. J. Linnean Soc. Vol. 58. P. 1–55.
Furniss M.M., Furniss R.L. 1972. Scolytids (Coleoptera) on snow field above timberline in Oregon and Washington // Canad. Entomol. Vol. 104. P. 1471–1478.
Fye R.E. 1983. Impact of volcanic ash on pear psylla (Homoptera: Psyllidae) and associated predators // Environ. Entomol. Vol. 12. P. 222–226.
Gagné R.J. 1982. *Protochrysomyia howardae* from Rancho La Brea, California, Pleistocene, new junior synonym of *Cochliomyia macellaria* (Diptera: Calliphoridae) // Bull. South Calif. Acad. Sci. Vol. 80. No. 2. P. 95–96.
Galewski K., GlazekJ. 1973. An unusual occurrence of the Dytiscidae (Coleoptera) in the siliceous flowstone of the Upper Miocene cave at Przeworno, Lower Silesis // Acta Geol. Polon. Vol. 23. No. 3. P. 445–461.
Galewski K., Glazek J. 1977. Upper Miocene Dytiscidae (Coleopter) from Przeworno (Lower Silesia) and the problem of Dytiscidae evolution // Bull. Acad. Polon. Sci., ser. sci. biol. Cl. 2. Vol. 25. No. 12. P. 781–789.
Gall J.-C. 1983. Ancient Sedimentary Environments and the Habitats of Living Organisms. Introduction to Palaeoecology. Springer-Verlag, Berlin etc. 219 p.
Gall J.-C. 1990. Les voiles microbiens. Leur contribution à la fossilisation des organismes au corps mou // Lethaia. Vol. 23. No. 1. P. 21–28.
Gall L.F., Tiffney B.H. 1983. A fossil noctuid moth egg from the Late Cretaceous of Eastern North America // Science. Vol. 219. P. 597–509.
Gardiner B.G. 1961. New Rhaetic and Liassic beetles // Palaeontology. Vol. 4. No. 1. P. 87–89.
Gatehouse A.G. 1997. Behaviour and ecological genetics of wind-borne migration by insects // Annual Rev. Entomol. Vol. 42. P. 473–502.
Gautier A. 1975. Fossile vliegenmaden (*Protophormia terraenovae* Robineau-Desvoidy, 1830) in een schedel van de wolharige neushoorn (*Coelodonta antiquatis*) uit het Onder-Wurm te Dendermonde (Oost-Vlaanderen, Belgie) // Natuurwetenschapp. Tijdschr. Vol. 56. No. 1–4 (1974). P. 76–84.
Gautier A., Schumann H. 1973. Puparia of the subarctic or black blowfly *Protophormia terraenovae* (Robineau-Desvoidy, 1830) in a skull of a Late Eemian (?) bison at Zemst, Brabant (Belgium) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 14. No. 2. P. 119–125.
Gentilini G. 1984. Limoniidae and Trichoceridae (Diptera, Nematocera) from the Upper Miocene of Monte Castellaro (Pesaro, Central Italy) // Bol. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona. Vol. 11. P. 171–190.
Gentilini G. 1989. The Upper Miocene dragonflies of Monte Castellaro (Marche, Central Italy) (Odonata Libellulidae) // Mem. Soc. entomol. Ital. Vol. 67. P. 251–271.
George P.P. 1952. On some arthropod microfossils from India // Agra Univ. J. Sci. Vol. 1. P. 83–108.
Germanpré M., Leclercq M. 1994. Les pupes de Protophormia terraenovae associées à des mammifères pléistocènes de la Vallée flamande (Belgique) // Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belgique, Sci. de la Terre. Vol. 64. P. 265–268.
Germar E.F. 1837. Ueber die versteinten Insecten des Juraschiefers von Solenhofen // Isis. Vol. 4. P. 421–424.
Germar E.F. 1839. Die versteinerten Insecten Solenhofens // Acta Acad. Leopold. Carol. Vol. 19. P. 187–222.
Ghiselin M.T. 1974. A radical solution of the species problem // Syst. Zool. Vol. 23. P. 536–544.
Ghiselin M.T. 1981. Categories, life and thinking // Behavioral and Brain Sciences. Vol. 4. P. 269–313.

Ghiselin M.T. 1987. Species concepts, individuality and objectivity // Biology and Philosophy. Vol. 2. P. 127–143.

Gianno R., Kochummen K.M. 1981. Notes on some minor forest products // Malays. Forester. Vol. 44. P. 566–568.

Gidley J.W. 1912. The Lagomorpha, an independent order // Science. Vol. 36. P. 285–286.

Gill E.D. 1955. Fossil insects, centipede and spider // Victorian Natur. Vol. 72. P. 87–92.

Giribet G., Edgecombe G.D., Carpenter J.M., D'Haese C.A., Wheeler W.C. 2004. Is *Ellipura monophyletic*? A combined analysis of basal hexapod relationships with emphasis on the origin of insects // Organisms, Diversity, Evolution. Vol. 4. P. 319–340.

Giribet G., Ribera C. 2000. A Review of Arthropod Phylogeny: New Data Based on Ribosomal DNA Sequences and Direct Character Optimization // Cladistics. Vol. 16. P. 204–231.

Girling M. 1977. Bird pellets from a Somerset Levels Neolithic trackway // Naturalist. Vol. 102 (941). P. 49–52.

Girling M.A. 1986. The insects associated with Lindow Man // Lindow Man: The Body in the Bog / Stead, I.M., Bourke, J.B., Brothwell, D. (eds.). British Museum, London. P. 90–91.

Glick P.A. 1939. The distribution of insects, spiders, and mites in the air // U.S. Dept. Agric. Techn. Bull. Vol. 673. P. 1–150.

Glick P.A., Noble L.W. 1961. Airborne movements of the pink bollworm and other arthropods // U.S. Dept. Agric. Techn. Bull. Vol. 1255. P. 1–20.

Goeppert H.R., Berendt G.C. 1845. Die Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt // Berendt G.C. Die im Bernstein befindlichen organischen Reste der Vorwelt. Bd. 1. Berlin. S. 61–126.

Gomez B., Martínez-Delclòs X., Bamford M, Philippe M. 2002. Taphonomy and palaeoecology of plant remains from the oldest African Early Cretaceous amber locality // Lethaia. Vol. 35. P. 300–308.

Gooday G.W., Posser J.I., Hillman K. 1990. Degradation of chitin in the Ythan estuary, Scotland. Abstr. 5th Internat. Congr. Ecology, Yokohama, Aug. 23–30, 1990. Yokohama. 204 p.

Gould S.J., Eldredge N. 1977. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. Vol. 3. P. 115–151.

Graham S.A. 1965. Entomology: An aid in archaeological studies // Amer. Antiquity Mem. Vol. 19. P. 167–174.

Gressit J.L. 1978. Evolution of endemic Hawaiian cerambycid beetles // Pacif: Insects. Vol. 18. P. 137–167.

Gressitt J.L., Nakata S. 1958. Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific // Proc. Hawaiian Entomol. Soc. Vol. 16. No. 3. P. 363–365.

Gressitt J.L., Leech R.E., O'Brien C.W. 1960. Trapping of air-borne insects in the Antarctic area // Pacif. Insects. Vol. 12. P. 303–325.

Grimaldi D.A. 1993. The care and study of the fossiliferous amber // Curator. Vol. 36. No. 1. P. 31–49.

Grimaldi D.A. 1996a. Captured in amber // Scientific American (April). P. 70–77.

Grimaldi D.A. 1996b. Amber: Window to the Past. Harry N. Adbrams, New York: 216 p.

Grimaldi D.A., Agosti D., Carpenter J.M. 1997. New and rediscovered primitive ants (Hymenoptera: Formicidae) in Cretaceous amber from New Jersey, and their phylogenetic relationships // Amer. Mus. Novitates. No. 3208. P. 1–43.

Grimaldi D.A., Bonwich E., Dellanoy M., Doberstein W. 1994b. Electron microscopic studies of mummified tissues in amber fossils // Amer. Mus. Novitates. No. 3097. P. 1–31.

Grimaldi D.A., Engel M.S. 2005. Evolution of the Insects. Cambridge, UK: Cambridge University

Press. xv+755 pp.
Grimaldi D.A., Engel M.S., and Nascimbene P.C. 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance // American Museum Novitates. No. 3361. P. 1–71.
Grimaldi D.A., Maisey J. 1990. Introduction // Grimaldi D.A. (ed.). Insects from the Santana Formation, Lower Cretaceous of Brazil / Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. 195. P. 5–14.
Grimaldi D., Nguyen T., Ketcham R. 2000. Ultra-High-Resolution Computer Tomography (UHR CT) and the study of fossils in amber // Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey. / Grimaldi, D. (ed.). Backhuys Publ., Leiden. P. 77–91.
Grimaldi D., Shedrinsky A., Ross A, Baer N.S. 1994a. Forgeries of fossils in «amber»: history, identification and case studies // Curator. Vol. 37. No. 4. P. 251–274.
Grimaldi D., Shedrinsky A., Wampler T.A. 2000. A remarkable deposit of fossiliferous amber from the Upper Cretaceous (Turonian) of New Jersey // Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey / Grimaldi D.A. (ed.). Backhuys Publ., Leiden. P. 1–76
Guilmette J.E., Jr., Holzapfel E.P., Tsuda D.M. 1970. Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific. Part 8. // Pacif. Insects. Vol. 3. P. 559–562.
Günther J. 1983. Development of Grossensee (Holstein, Germany): variations in trophic status from the analysis of subfossil microfauna // Hydrobiologia. Vol. 103. P. 231–234.
Gust S. 1992. Taphonomy and chronology at Rancho La Brea // J. Vertebr. Paleontol. Vol. 12. No. 3. Suppl. 32.
Haas F., Waloszek D., Hartenberger R. 2003. *Devonohexapodus bocksbergensis*, a new marine hexapod from the Lower Devonian Hunsruck Slates, and the origin of Atelocerata and Hexapoda // Org. Divers. Evol. Vol. 3. P. 39–54.
Habersetzer J., Storch G. 1989. Ecology and echolocation of the Eocene Messel bats. Proc. 4th European Bat Research Symp., Prague, Aug. 18–23, 1987. Praha. P. 213–233.
Haeseler V. 1974. Aculeate Hymenopteren uber Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen // Entomol. Scand. Vol. 5. No. 2. P. 123–136.
Hakbijl. 1987. Insect remains: Unadulterated Cantharidum and tobacco from the West Indies // Amsterdam Project: Annual Rep. of the VOC Ship «Amsterdam» Foundation 1986. / Gawronski, J.H.G. (ed.). Amsterdam. P. 93–94.
Hall H.J. 1977. A paleoscatological study of diet and disease at Dirty Shame Rock-shelter, southeast Oregon // Tebiwa: Miscell. Papers Idaho State Univ. Mus. Natur. Hist. Vol. 8. P. 1–14.
Hall W.E., Olson C.A., Van Devender T.R. 1989. Late Quaternary and modern arthropods from the Ajo Mountains of southwestern Arizona // Pan-Pacif. Entomol. Vol. 65. P. 322–347.
Hall W.E., Van Devender T.R., Olson C.A. 1988. Late Quaternary arthropod remains from Sonoran Desert packrat middens, southwestern Arizona and northwestern Sonora // Quatern. Res. Vol. 29. P. 277–293.
Hall W.E., Van Devender T.R., Olson C.A. 1990. Late Quaternary and modern arthropods from the Puerto Blanco Mountains, Organ Pipe Cactus National Monument, southwestern Arizona // Packrat Middens: Late Quaternary Environments of the Arid West / Betancourt J.L., Van Devender T.R., Martin P.S. (eds.). Univ. Arizona Press, Tucson. P. 363–379.
Halstead L.B., Nicoli P.G. 1971. Fossilized caves of Mendip // Studies Speleol. Vol. 2. P. 93–102.
Handlirsch A. 1906–1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Wilhelm Engelmann, Leipzig. 1430 S.
Handlirsch A. 1914. Eine interessante Crustaceenform aus der Trias der Vogesen // Verhandl. Kaiz. König. zool.-botan. Ges. B. Vol. 64. S. 1–8.

Handlirsch A. 1926. Phylogenie // Schroder's Handb. d. Zool., Bd. 3. Entomologie Vol.1. G. Fischer, Jena. S. 561–571

Handlirsch A. 1937. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Erganzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme. I. Theil // Ann. Naturhist. Mus. Wien. Bd. 48. S. 1–140.

Handlirsch A. 1939. Neue Untersuchungen uber die fossilen Insekten mit Erganzungen und Nachtragen sowie Ausblicken auf phylogenetische, palaeogeographische und allgemein biologische Probleme. II. Theil // Ann. Naturhist. Mus. Wien. Bd. 48. S. 1–240.

Handschin E. 1947. Insekten aus den Phosphoriten des Quercy // Schweiz. palaontol. Abhandl. Vol. 64 (4) (1944). P. 1–23.

Hannibal J.T., Krzeminski W. A palaeosomatid millipede (Archipolypoda: Palaeosomatida) from the Carbonoferous (Namurian A) of Silesia, Poland. Polsk // Pismo Entomol. Vol. 74. P. 205–217.

Hansen H.J. 1893. Zur Morphologie der Gliedmassen und Mundtheile bei Crustaceen und Insekten // Zoologischer Anzeiger. Vol. 16. P. 193–198.

Hansen J.P.H. 1989. The mummies from Qilakitsoq — paleopathological aspects // Meddel. Gronl. Vol. 12. P. 69–82.

Harding P.T., Plant R.A. 1978. A second record of *Cerambyx cerdo* L. (Coleoptera: Cerambycidae) from sub-fossil remains in Britain // Entomol. Gazette. Vol. 29. No. 3. P. 150–152.

Hardy A.C., Cheng L. 1986. Studies in the distribution of insects by aerial currents. III. Insect drift over the sea // Ecol. Entomol. Vol. 11. No. 3. P. 283–290.

Harrell J.C., Holzapfel E. 1966. Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific. Pt. 6 // Pacif. Insects.Vol. 8. No. 1. P. 33–42.

Harrell J.C., Yoshimoto C.M. 1964. Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific. Pt. 5 // Pacif. Insects. Vol. 6. No. 2. P. 274–282.

Hartnoll R.G., Bryant A.D. 1990. Size-frequency distributions in decapod Crustacea — the quick, the dead, and the cast-offs // J. Crustac. Biol. Vol. 10. No. 1. P. 14–19.

Hassanin A. 2006. Phylogeny of Arthropoda inferred from mitochondrial sequences: Strategies for limiting the misleading effects of multiple changes in pattern and rates of substitution // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 38. P. 100–116

Heie O. 1967. Studies on Fossil Aphids (Homoptera: Aphidoidea), Especially in the Copenhagen Collection of Fossils in Baltic Amber // Spolia Zool. Mus. Haunien. Vol. 26. P. 1–274.

Heinrich A. 1988. Fliegenpuppen aus eiszeitlichen Knochen // Cranium. Vol. 5. P. 82-83.

Heizer R.F. 1970. The anthropology of prehistoric Great Basin coprolites // Brothwell D., Higgs E. (eds.) / Science in Archaeology. Praeger, New York. P. 244–250.

Hellmund M., Hellmund W. 1996a. Phosphoritisierte Insekten- und Annelidenreste aus der mitteloligozänen Karstspaltenfüllung «Ronheim 1» bei Harburg (Bayern, Süddeutschland). Stuttg. Beitr. Naturk. Bd. 241. S. 1–21.

Henle M. 1992. Der Einfluss von Mikroorganismen auf das Erosionsverhalten von Wattsedimenten // GKSS Rept. E110. P. 1–77.

Hennig W. 1966a. Phylogenetic systematics. Urbana: University of Illinois Press. 263 p.

Hennig W. 1966b. Einige Bemerkungen über die Typen der von Giebel 1862 angeblich aus dem Berstein beschreibenen Insectenarten // Stuttg. Beitr. Naturk. Bd. 162. S. 1–7.

Hennig W. 1969. Die Stammesgeschchte der Insekten. W. Kramer, Frankfurf a/M. 436 S.

Henwood A. 1992a. Exceptional preservation of dipteran flight muscle and the taphonomy of amber // Palaios. Vol. 7. P. 203–212.

Henwood A. 1992b. Soft-part preservation of beetles in Tertiary amber from the Dominican Republic

// Palaeontology. Vol. 35. No. 4. P. 901–912.
Henwood A. 1993a. Ecology and taphonomy of Dominican Republic amber and its inclusions // Lethaia. Vol. 26. P. 237–245.
Henwood A. 1993b. Recent plant resins and the taphonomy of organisms in amber: a review // Modern Geol. Vol. 19. P. 35–59.
Hespenheide H.A. 1977. Dispersion and the size composition of the aerial insect fauna // Ecol. Entomol. Vol. 2. No. 2. P. 139–141.
Hillmer G., Voigt P.C., Weitschat W. 1992a. Bernstein im Regenwald von Borneo // Fossilien. Vol. 6. P. 336–340.
Hillmer G., Weitschat W., Vávra N. 1992b. Bernstein aus dem Miozan von Borneo // Naturwiss. Rundschau. Vol. 45. No. 2. P. 72–74.
Hilton J. 1946. Fossils while you wait. Desert Magaz. (Aug.). P. 12.
History of Insects. 2002. (Rasnitsyn, A.P., Quicke, D.L.J., eds). Kluwer Academic Publishers, Dodrecht etc. 517 pp.
Hiura I. 1982. Fossil pellets? // Nature Study. Vol. 28. No. 11. P. 127–130 (in Japanese).
Höfle C., Edwards M.E., Hopkins D.M., Mann D.H., Ping C-L. 2000. The Full-Glacial Environment of the Northern Seward Peninsula, Alaska, Reconstructed from the 21,500-Year-Old Kitluk Paleosol // Quaternary Research. Vol. 53. No. 2. P. 143–153.
Hoffman R.L. 1969.Myriapoda, exclusive of Insecta // Treatise on Invertebrate Paleontology / Moore R.C. (ed). Pt. R. Vol. 2. Arthropoda 4. Lawrence. P. 572–606.
Hofmann W. 1983. Stratigraphy of Cladocera and Chironomidae in a core from a shallow North German lake // Hydrobiologia. Vol. 103. P. 235–239.
Hofmann W. 1986. Chironomid analysis // Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology / Berglund, B. (ed.). John Wiley, Sons, New York. P. 715–727.
Hofmann W. 1990. Weichselian chironomid and cladoceran assemblages from maar lakes // Hydrobiologia. Vol. 214. P. 207–212.
Hofmann W. 1993. Late Glacial/Holocene changes of the climatic and trophic conditions in three Eifel maar lakes, as indicated by faunal remains. II. Chironomidae (Diptera) // Palaeolimnology of European Maar Lakes. Lecture Notes in Earth Sciences. / Negedank J.F., Zolitschka B. (eds.). Vol. 49. P. 421–433.
Holland E.F., Zingmark R.G., Dean J.M. 1974. Quantitative evidence concerning the stabilization of sediments by marine benthic diatoms // Marine Biol. Vol. 27. P. 191–196.
Holloway R.G. 1990. Analysis of a coprolite from James Creek Shelter // Anthropol. Pap. Univ. Utah. Vol. 115. P. 313–315.
Holtzmann R.C. 1979. Maximum likelihood estimation of fossil assemblage composition // Paleobiology. Vol. 5. No. 2. P. 77–89.
Holzapfel E. 1978. Transoceanic aeroplane sampling for organisms and particles // Pacif. Insects. Vol. 18. No. 3–4. P. 169–189.
Holzapfel E.P., Harrell J.C. 1968. Transoceanic dispersal studies of insects // Pacif. Insects. Vol. 10. No. 1. P. 115–153.
Holzapfel E.P., Perkins B.D. 1969. Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific. Pt. 7 // Pacif. Insects. Vol. 11. P. 455–476.
Holzapfel E.P., Clagg H.B., Lee G.M. 1978. Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific. Pt. 9 // Pacif. Insects. Vol. 19. No. 1–2. P. 65–90.
Holzapfel E.P., Tsuda D.M., Harrell J.C. 1970. Trapping of air-borne insects in the Antarctic area. Pt. 3 // Pacif. Insects. Vol. 12. No. 1. P. 133–156.
Hong Y.-C. 1981. Eocene Fossil Diptera (Insecta) in Amber of Fushun Coalfield. Geol. Publ.

House, Beijing: 166 p. (in Chinese with English summary).
Hood M.A., Myers S.P. 1974. The biology of aquatic chitinoclastic bacteria and their chitinolytic activity // Bull. Soc. franco-japan.d'oceanogr. Vol. 11. P. 213–229.
Horne P.1979. Head lice from an Aleutian mummy // Palaeopathol. Newsletter. Vol. 25. P. 7–8.
Hou Xianguang, Bergstrom J. 2003. The Chengjiang fauna — the oldest preserved animal community // The origin and Early Evolution of Metazoa. Paleontological Research / Tanabe Kazushige, Kase Tomoki (eds.). Vol. 7. No. 1. 104 pp.
Hou Xianguang, Siveter D.J., Williams M. 1996. Appendages of the arthropod Kunmingella from the Early Cambrian of China: Its bearing on the systematic position of the Bradoriida and the fossil record of the Ostracoda // Phil. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 351. P. 1131–1145.
Howard J.J. 1985. Observations on resin collecting by six interacting species of stingless bees (Apidae: Meliponinae) // J. Kansas Entomol. Soc. Vol. 58. No. 2. P. 337–345.
Howden H.F. 1977. Beetles, beach drift, and island biogeography // Biotropica. Vol. 9. No. 1. P. 53–57.
Howes F.N. 1949. Vegetable gums and resins // Chronica Botan. Vol. 22. P. 1–188.
Howland D.E., Hewitt G.M. 1994. DNA analysis of extant and fossil beetles. Biomolecular Palaeontology: Lyall Meeting Volume // NERC Earth Sciences Directorates Spec. Publ. Vol. 94/1. P. 49–51.
Hsu K.J., Mentadert L., Bernouilli D., Cita M.B., Erickson A., Garrison R.E., Kidd R.B., Melieres F., Muller C., Wright R. 1977. History of the Mediterranean salinity crisis // Nature. Vol. 267. P. 399–403.
Huchet J.-B. 1995. Insectes et momies égyptiennes // Bull. Soc. linn. Bordeaux. Vol. 24. No. 3. P. 29–39.
Hucke K., Voigt E. 1967. Einführung in die Geschiebeforschung. Nederlandse Geol. Vereinigung, Oldenzaal. 132 p.
Hudon C. 1994. Biological events during ice breakup in the Great Whale River (Hudson Bay) // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 51. P. 2467–2481.
Hull D.L. 1983. Karl Popper and Plato's metaphor // Advances in cladistics / Platnick N.I., Funk V.A. (eds.). Vol. 2. P. 177–189.
Humphries C.J., Parenti L.R. 1986. Cladistic biogeography. Oxford Monographs in Biogeography. Vol. 2. Oxford: Clarendon Press. 98 pp.
Hurst G.W. 1969. Insect migrations to the British Isles // Quart. J. R. Meteorol. Soc. Vol. 95 (404). P. 435–439.
Hutcheson J. 1992. Observations on the effects of volcanic activity on insects and their habitat on White Island // New Zeal. Entomol. Vol. 15. P. 72–76.
Hynes H.B.N. 1970. The Ecology of Running Waters. Univ. Toronto Press, Toronto. P. 555 p.
Hynes J. 1975. Downstream drift of invertebrates in a river in southern Ghana // Freshwater Biol. Vol. 5 (6). P. 515–531.
Iovino A.J., Bradley W.H. 1969. The role of larval Chironomidae in the production of lacustrine copropel in Mud Lake, Marion County, Florida // Limnol. Oceanogr. Vol. 14. No. 6. P. 898–905.
Irvine J.R. 1985. Effects of successive flow perturbations on stream invertebrates // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 42. P. 1922–1927.
Irwin M.E., Isard S.A. 1992. The effect of vertical zonation of weakly flying insects on the direction of long distance movement in the planetary boundary layer // 19 Internat. Congr. Entomol., Beijing, June 28 – July 4, 1992. Proc.: Abstracts. Beijing.
Iturralde M.A., MacPhee R.D.E. 1996. Age and paleogeographical origin of Dominican amber //

Science. Vol. 273. P. 1850–1852.
Jarzembowski E.A. 1995b. Early Cretaceous insect faunas and paleoenvironment // Cret. Res. Vol. 16. P. 681–693.
Jarzembowski E.A. 1999a. British amber: a little-known resource // Estud. Mus. Cienc. Natur. Alava. Vol. 14 (Num. Espec. 2). P. 133–140.
Jarzembowski E.A., Ross A.J. 1996. Insect origination and extinction in the Phanerozoic. // Biotic Recovery from Mass Extinction Events / Hart M.B. (ed.). Geol. Soc. Spec. Publ. Vol. 102. P. 65–78.
Jeram J., Selden P.A., Edwards D. 1990. Land animals in the Silurian: arachnids and myriapods from Shropshire, England // Science. Vol. 250. P. 658–661.
Johnson C.G. 1957. The distribution of insects in the air and the empirical relation of density to height // J. Anim. Ecol. Vol. 26. P. 479–494.
Johnson C.G. 1963. Physiological factors in insect migration by flight // Nature. Vol. 198. P. 423–427.
Johnson C.G. 1967. The progress of research at Rothamstead on aerial migrations of insects // Biometeorology. Vol. 2. Pt. 2. Pergamon Press, Oxford etc. P. 570–572.
Johnson C.G. 1969. Migration and Dispersal of Insects by Flight. Methuen, Co Ltd., London. 763 p.
Johnson D.E. 1931. Some observations on chitin destroying bacteria // J. Bacteriol. Vol. 24. 335 p.
Johnson S.Y. 1992. Insect migration, weather, and climate in the Americas // 19 Internat. Congr. Entomol., Beijing, June 28 – July 4, 1992. Proc.: Abstracts. Beijing.
Johnston P.A., Eberth D.A., Anderson P.K. 1996. Alleged vertebrate eggs from Upper Cretaceous redbeds, Gobi Desert, are fossil insect (Coleoptera) pupal chambers: *Fictovichnus* new ichnogenus // Canad. J. Earth Sci. Vol. 33. P. 511–525.
Johnston R.M. 1888. A Systematic Account on the Geology of Tasmania. Hobart, Government Printing. 408 p.
Joost W. 1984. Fossile Reste aquatischer Insekten aus dem Travertin von Weimar //Abhandl. Ber. Inst. Quartärpaläontol. Weimar. Bd. 5. S. 321–324.
Jurasky K.A. 1932. Frassgänge und Koprolithen eines Nagekäfers in liassischer Steinkohle // Zeitschr. Deutsche Geol. Ges. Bd. 84. S. 656–657.
Kaisila J. 1952. Insects from arctic moutain snows // Ann. entomol. fennici. Vol. 18. P. 8–25.
Kampmann H. 1983. Ein Insekten-Exkrement aus Sporen aus dem unterkretazischen Saurlager von Nehden (Sauerland, Westfalen) // Paläontol. Zeitschr. Vol. 57. P. 75–77.
Kauffman E.G. 1979. Benthic environments and paleoecology of the Posidonienschiefer (Toarcian) // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl. Vol. 157. P. 18–36.
Kavannaugh D.H. 1986. A systematic review of amphizoid beetles (Amphizoidae: Coleoptera) and their phylogenetic relationships to other Adephaga // Proc. Calif. Acad. Sci. Vol. 44. No. 6. P. 67–109.
Kawall J.H. 1876. Organische Einschlusse im Bergkrystall // Bull. Soc. Natural. M. Vol. 1. No. 3. P. 170–173.
Kay P.T., King J.D., Hasiotis S.T. 1997. Petrified Forest Park Upper Triassic trace fossils yield biochemical evidence of phylogenetic link to modern bees (Hymenoptera, Apoidea) // Geol. Soc. Amer. Abstracts, Oct. 20. A13168.
Keller E.A., Swanson F.J. 1979. Effects of large organic debris material on channel form and fluvial processes // Earth Surface Process. Vol. 4. P. 361–380.
Keller O. 1913. Die Antike Tierwelt. Bd.2. Vögel, Reptilien, Fische; Insekten, Spinnentiere, Tausendfussler, Krebstiere, Würmer, Weichtiere, Stachelhäuter, Schauchtiere. Engelmann, Leipzig.

618 p.
Kenig F., Sinninghe Damsté J.S., de Leeuw J.W., Hayes J.M. 1994. Molecular palaeontological evidence for food-web relationships // Naturwissenschaften. Vol. 81. P. 128–130.
Kenrick P., Crane P.R. 1997. The origin and early evolution of plants on land // Nature. Vol. 389. P. 33–38.
Kenward H.K. 1975. Pitfalls in the environmental interpretation of insect death assemblages // J. Archaeol. Sci. Vol. 2. P. 85–94.
Kenward H.K. 1978. The value of insect remains as evidence of ecological conditions on archaeological sites // Research Problems in Zooarchaeology / Brothwell D.R., Thomas K.D., Clutton-Brock J. (eds.). Inst. Archaeol. Univ. London Occas. Publ. Vol. 3. P. 25–38.
Kieffer J. J. Bethylidae. 1914. Das Tierreich. Berlin, R. Fridlandar u. Sohn. Lief. 41. 595 S.
Kinzelbach R., Pohl H. 1994. The fossil Strepsiptera (Insecta: Strepsiptera) // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol. 87. No. 1. P. 59–70.
Kislev M.E. 1991. Archaeobotany and storage archaeoentomology / Renfrew J.M. (ed.). New Light on Early Farming. Recent Developments in Palaeoethnobotany // Edinburgh Univ. Press, Edinburgh. P. 121–136.
Kjer K.M. 2004. Aligned 18S and Insect Phylogeny // Syst. Biol. 53. No. 3. P. 506–514.
Klausnitzer B. 1989. Marienkäfersammlungen am Ostseestrand (Col., Coccinellidae) // Entomol. Nachr. und Ber. Vol. 33. No. 5. P. 189–194.
Klebs R. 1910. Über Bernsteineinschlüsse in allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung // Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg. Bd. 51. S. 217–242.
Klinger R. 1988. Insektenfunde in jungpleistozänen Hölzern der nördlichen Oberrheinebene. Zur Paläoklimatologie der letzten Interglazials Nordteil Oberrheinebene. Springer, Stuttgart – New York. P. 173–191.
Kohring R., Schlüter T. 1989. Historische und paläontologische Bestandaufnahme des Simetits, eines fossilen Harzes mutmasslich mio/pliozänen Alters aus Sizilien // Documenta naturae. Vol. 56. P. 33–58.
Kohring R., Schlüter T. 1995. Erhaltungsmechanismen känozoischer Insekten in fossilen Harzen und Sedimenten // Berl. geowiss. Abhandl. (E) Vol. 16. P. 457–481.
Kolbe H.J. 1888. Zur Kenntniss von Insektenbohrgängen in fossilen Hölzern // Zeitschr. Deutsche Geol. Ges. Bd. 40. S. 131–137.
Koller J., Baumer B., Baumer U. 1997. Die Untersuchung von Bernstein, Bernsteinölen und Bernsteinlacken // Neue Erkenntnisse zum Bernstein, Internat. Symposium, Bochum, 1–17 Sept. 1996. Metalla Sonderheft. P. 85–102.
Koponen M., Nuorteva M. 1973. Über subfossile Waldinsekten aus dem Moor Piilonsuo in Südfinnland // Acta Entomol. Fenn. Vol. 29. P. 4–84.
Kornilowitsch N. 1903. Hat sich die Strukturen der querstreifen Muskeln in fossilen Bernstein erhalten? // Sitz.-Ber. Naturforsch. Ges. Dorpat. Bd. 13. S. 198–203.
Kosmowska-Ceranowicz B. 1999. Succinite and some other fossil resins in Poland and Europe (deposits, finds, features and differences in IRS) // Estud. Mus. Cienc. Natur. Alava. Vol. 14 (Num. Espec. 2). P. 73–117.
Kosmowska-Ceranowicz B., Kociszewska-Musial G., Musial T., Müller C. 1990. Bursztynonosne osady trzeciorzędowe okolic Parczewa // Prace Muz. Ziemi. Vol. 41. P. 21–35.
Kosmowska-Ceranowicz B., Kovaliukh N., Skripkin V. 1996. Sulphur content and radiocarbon dating of fossil and sub-fossil resins // Prace Muz. Ziemi. Vol. 44. P. 47–50.
Koteja J. 1996. Syninclusions // 3. Internat. Fachgespräch fossile Insekten in Friedrichsmoor, 14–16. Juni 1996. P. 27.

Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. 1997. Pollen in the guts of Permian insects: first evidence of pollinivory and its evolutionary significance // Lethaia. Vol. 29. P. 369–372.

Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P. 1999. Plant remains from the guts of fossil insects: evolutionary and paleoecological inferences. Proc. First Palaeoentomol. Conf., Moscow 1998. AMBA projects Internat. Bratislava. P. 65–72.

Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P., Afonin S.A. 1999. Pollen morphotypes from the intestine of a Permian booklouse // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol. 106. P. 89–96.

Krassilov V.A., Zherikhin V.V., Rasnitsyn A.P. 1997a. *Classopollis* in the guts of Jurassic insects // Palaeontology Vol. 40. No. 4. P. 1095–1101.

Kraus O. 1998. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. / Fortey R.A., Thomas R.H. (eds.) // Arthropod relationships. Systematic Association Special Volume Series Vol. 55. London etc., Chapman and Hall. P. 295–303.

Kristensen N.P. 1991. Phylogeny of extant hexapods // The Insects of Australia. 2nd ed. Melbourne Univ. Press, Carlton. P. 125–140

Kroger R.L. 1974. Invertebrate drift in the Snake River, Wyoming // Hydrobiol. Vol. 44. P. 369–380.

Krumbiegel G., Krumbiegel B. 1996a. Bernstein — fossile Harze aus aller Welt // Fossilien. Sonderband Vol. 7. Goldschneck-Verlag, Korb. 112 p.

Krumbiegel G., Krumbiegel B. 1996b. Bernsteinlagerstatten und -vorkommen in aller Welt // Bernstein — Tranen der Gotter / Ganzelewski M., Slotta R. (eds.). Deutsches Bergbau-Mus. Bochum. P. 31–46.

Kugler H.G. 1927. Report on a fossil locality for Arthropoda and vertebrates in Trinidad // Trans.R. Entomol. Soc. London. Vol. 75. No. 1. P. 141–142.

Kühne W.G., Schluter T. 1985. A fair deal for the Devonian Arthropoda fauna of Rhynie // Entomol. Gener. Vol. 11. No. 1–2. P. 91–96.

Kukalová-Peck J. 1978. Origin and evolution of insect wings and their relation to metamorphosis, as documented by the fossil record // J. Morphol. Vol. 15. P. 53–126.

Kukalová-Peck J. 1983. Origin of insect wing and wing articulation from the arthropodan leg // Canad. J. Zool. Vol. 61. P. 1618–1669.

Kukalová-Peck J. 1985. Ephemeroid wing venation based upon new gigantic Carboniferous mayflies and basic morphology, phylogeny, and metamorphosis of pterygote insects (Insecta, Ephemerida) // Canad. J. Zool. Vol. 63. P. 933–955.

Kukalová-Peck J. 1987. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta) // Canad. J. Zool. Vol. 65. P. 2327–2345.

Kukalová-Peck J. 1991. Fossil history and the evolution of hexapod structure // The Insects of Australia. 2nd ed. Melbourne Univ. Press, Carlton. P. 144–182.

Kukalová-Peck J. 1992. The «Uniramia» do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopterodea from Russia (Insecta: Palaeodictyopteroidea) // Canad. J. Zool. Vol. 70. P. 236–255.

Kukalová-Peck J. 1998. Arthropod phylogeny and 'basal' morphological structures // Arthropod relationships / Fortey R.A., Thomas R.H. (eds.). Systematic Association Special Volume Series 55. London etc., Chapman and Hall. P. 249–268.

Kuschel G. 1987. The subfamily Molytinae (Coleoptera: Curculionidae): General notes and descriptions of new taxa from New Zealand and Chile // New Zeal. Entomol. Vol. 9. P. 11–29.

Kusmer K.D. 1990. Taphonomy of owl pellet deposition // J. Paleontol. Vol. 64. No. 4. P. 629–637.

Labandeira C.C. 1998. Early history of arthropod and vascular plant assiciations // Annu. Rev.

Earth Planet. Sci. Vol. 26. P. 329–377.
Labandeira C.C. 1998. The Paleozoic origin of diverse and significant insect herbivory: rejection of the expanding resources hypothesis // First Paleoentomological Conference. 30 Aug. – 4 Sept. 1998. Moscow, Russia. Abstracts. Palaeontological Inst., Russian Acad. Sci. M. 21.
Labandeira C.C. 1998. Macroevolutionary study of plant-insect associations. Geotimes (Sept.) (not paginated).
Labandeira C.C. 1998. The role of insects in Late Jurassic to Middle Cretaceous ecosystems // Lower and Middle Cretaceous Terrestrial Ecosystems / Lucas S.G., Kirkland J.I., Estep J.W. (eds.). Bull. New Mexico Mus. Natur. Hist. and Science. Vol. 14. P. 105–124.
Labandeira C.C. 2000. The paleobiology of pollination and its precursors // Phanerozoic Terrestrial Ecosystems / Gastaldo R.A., DiMichele W.A. (eds.). Paleontol. Soc. Papers Vol. 6. P. 233–269.
Labandeira C.C. 2002. The history of associations between plants and animals // Plant-animal interactions: an evolutionary approach / Herrera C.M., Pellmyr O. (eds). Londin, Blackwell Sciences. P. 26–74, 248–261.
Labandeira C.C., Beall B.S., Hueber F.M. 1988. Early insect diversification: evidence from a Lower Devonian bristletail from Quebec // Science. Vol. 242. P. 913–916.
Labandeira C.C., Sepkoski J.J., Jr. 1993. Insect diversity in the fossil record // Science Vol. 261. P. 310–315.
Laicharting J.N., von. 1781. Verzeichniss und Beschreibung der Tyroler Insecten. Bd. 1. Zurich: Fuessley. xii+248 S.
Lakshmanaperumalsamy P. 1983. Preliminary studies on chitinoclastic bacteria in Vellar estuary // Mahasagar. Bull. Nation. Inst. Oceanogr. Vol. 16. No. 3. P. 293–298.
Lambert J.B., Frye J.S., Poinar G.O., Jr. 1985. Amber from the Dominican Republic: analysis by nuclear magnetic resonance spectroscopy // Archaeometry. Vol. 27. P. 43–51.
Lambert J.B., Johnson S.C., Poinar G.O., Jr., Frye J.S. 1993. Recent and fossil resins from New Zealand and Australia // Geoarchaeology. Vol. 8. No. 2. P. 141–155.
Laméere A., Severin G. 1897. Les insectes de Bernissart // Ann. Soc. entomol. Belg. Vol. 41. P. 35–38.
Lancaster J., Hildrew A.G., Gjerlov C. 1996. Invertebrate drift and longitudinal transport processes in streams // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 53. P. 572–582.
Landin J., Solbreck Ch. 1974. Med luftströmmarna kommer insekterna // Forsk. och framsteg. Vol. 6. P. 3–10.
Langenheim J.H. 1966. Botanical source of amber from Chiapas, Mexico // Ciencia. Vol. 24. No. 5–6. P. 201–210.
Langenheim J.H. 1969. Amber: a botanical inquiry // Science. Vol. 163. P. 1157–1169.
Langenheim J.H. 1990. Plant resins // Amer. Sci. Vol. 78. P. 16–24.
Langenheim J.H., Beck C.W. 1965. Infrared spectra as a means of determining botanical sources of amber // Nature. Vol. 149. P. 52–55.
Langenheim J.H., Beck C.W. 1968. Catalogue of infrared spectra of fossil resins (ambers). I. North and South America // Harvard Univ. Botan. Mus. Leafl. Vol. 22. No. 3. P. 65–120.
Langer T.W. 1982. Europas aeldste sommerflugelafbildning? // Lepidoptera. Vol. 4. No. 3. P. 81–84.
Larsson S.G. 1975. Paleobiology and mode of burial of the Lower Eocene Mo-clay of Denmark // Medded. Dansk geol. foren. Vol. 24. P. 193–209.
Larsson S.G. 1978. Baltic Amber — A Paleobiological Study (Entomonograph 1). 192 p.
Latreille P.A. 1819. Des insectes peintes ou sculptes sur les monuments antiques de l'Egypte //

Mem. Mus. nation. Hist. natur. Paris. Vol. 5. P. 249–269.
Laurin B., Bruno D. 1988. L'évolution morphologique: un compromis entre contraintes du développement et ajustements adaptif. // C. R. Acad. Sci. Ser. 2. T. 307. P. 843–849.
Leakey L.S.B. 1952. Lower Miocene invertebrates from Kenya // Nature. Vol. 169. P. 624–625.
Lear D.W. 1961. Occurrence and significance of chitinoclastic bacteria in pelagic waters and zooplankton // Bacterial Proc. Vol. 61. 13 p.
Lekander B., Koponen M., Nuorteva M. 1975. *Eremotes larva* (Col., Curculionidae) found as subfossil // Ann. entomol. fenn. Vol. 41. No. 4. P. 121–123.
Lengerken H., von. 1913. Etwas über den Erhaltungszustand von Insekten-Inklusen im Bernstein // Zool. Anz. Bd. 41. S. 284–286.
Lengerken H., von. 1922. Über fossile Chitinstrukturen // Verhandl. Deutsche zool. Ges. 1922. S. 73–74.
Lesne P. 1930. Le dermeste des cadavres (*Dermestes frischi* Kug.) dans les tombes de l'ancienne Égypte // Bull. Soc. entomol. Égypte. N.S. Vol. 14. P. 21–24.
Levinson H., Levinson A. 1996. *Prionotheca coronata* Olivier (Pimeliinae, Tenebrionidae) recognized as a new species of venerated beetles in the funerary cult of pre-dynastic and archaic Egypt. // J. Appl. Entomol. Vol. 120. P. 577–585.
Lindahl T. 1997. Facts and artifacts of ancient DNA // Cell. Vol. 90. No. 1. P. 1–3.
Lindberg H. 1949. Zur Kenntniss der Insektenfauna im Brackwasser des Baltichen Meeres // Comment. Biol. Vol. 10. No. 9. P. 1–206.
Linnaeus C. 1751. Philosophia botanica in qua explicatur fundamenta botanica cum definitionibus partium, exemplis terminorum, observationibus rariotum, adjectis figuris aeneis. Stockholm. P. G. Kiesewetter. viii + 362 p.
Lipiarski I. 1971. On fossil remains of arthropods and plants, and organic matter from cavities in the Triassic rocks of the Cracow area // Bull. Acad. Polon. Sci. Ser. terre Vol. 19. No. 2. P. 71–83.
Lister A.M. 1993. The Condover mammoth site: excavation and research 1986–1993 // Cranium. Vol. 10. P. 61–67.
Locke A., Corey S. 1986. Terrestrial and freshwater invertebrates in the neuston of the Bay of Fundy, Canada // Canad. J. Zool. Vol. 64. No. 7. P. 1535–1541.
Lockwood J.A., Clapp D.A., Conine J., Romberg M.H., Jr. 1989. Grasshopper swimming as a function of sexual and taxonomic differences: evolutionary and ecological implications // J. Entomol. Sci. Vol. 24. No. 4. P. 489–495.
Lockwood J.A., DeBrey L.D., Nunamaker R.A. 1992a. Preserved grasshopper deposits in the glaciers of the Rocky Mountains, U.S.A. // 19 Internat. Congr. Entomol., Beijing, June 28 – July 4, 1992. Proc. Abstr. Beijing.
Lockwood J.A., Nunamaker R.A., Pfadt R.E. 1988. Characterization of Grasshopper Glacier // 18 Internat. Congr. Entomol., Vancouver, July 3 – 9, 1988. Proc. Abstr., Author Index. Vancouver.
Lockwood J.A., Nunamaker R.A., Pfadt R.E., DeBrey L.D. 1990. Grasshopper Glacier: Characterization of a vanishing biological resource // Amer. Entomol. Vol. 36. P. 18–27.
Lockwood J.A., Schell S.P., Wangberg J.K., DeBrey L.D., DeBrey W.G., Bomar C.R. 1992b. Preserved insects and physical condition of Grasshopper Glacier, Carbon County, Montana, U.S.A. // Arctic and Alpine Res. Vol. 24. No. 3. P. 229–232.
Lockwood J.A., Thompson C.D., Bebray L.D., Love C.M., Nunamaker R.A., Pfadt R.E. 1991. Preserved grasshopper fauna of Knife Point Glacier, Fremont County, Wyoming, U.S.A. // Arctic and Alpine Res. Vol. 23. No. 1. P. 108–114.
Loffler H. 1986. An early meromictic stage in Lobsigensee (Switzerland) as evidenced by ostra-

cods and *Chaoborus* // Hydrobiologia. Vol. 143. P. 309–314.
Logan G.A., Hayes J.M., Hieshioma G.B., Summons R.E. 1995. Terminal Proterozoic reorganization of biogeochemical cycles // Nature. Vol. 376. P. 53–56.
Lomnicki A.M. 1894. Plejstocenskie owady z Boryslawia // Wydawn. Muzeum im. Dzieduszyckich. Vol. 4. P. 92–99.
Lotter A.F., Walker I.R., Brooks S.J., Hofmann W. 1999. An intercontinental comparison of chironomid palaeotemperature inference model: Europe vs North America // Quatern. Sci. Rev. Vol. 18. P. 717–735.
Lucas J., Prevot L. 1985. The synthesis of apatite by bacterial activity: mechanism // Mem. Soc. Geol. Strasbourg 1985. P. 83–92.
Lutz H. 1984a. Beitrag zur Kenntnis der unteroligozänen Insektenfauna von Ceresté <sic> (Südfrankreich) // Documenta naturae. Vol. 21. P. 1–26.
Lutz H. 1984b. Parallelophoridae — isolierte Analfelder eozaner Schaben (Insecta: Blattodea) // Paläontol. Zeitschr. Vol. 58. P. 145–147.
Lutz H. 1990. Systematische und palökologische Untersuchungen an Insekten aus dem Mittel-Eozan der Grube Messel bei Darmstadt // Courier Forsch.-Inst. Senckenberg. Vol. 124. P. 1–165.
Lutz H. 1991. Autochthone aquatische Arthropoda aus dem Mittel-Eozän der Fundstätte Messel (Insecta. Heteroptera; Coleoptera; cf. Diptera-Nematocera; Crustacea: Cladocera) // Courier Forsch.-Inst. Senckenberg. Vol. 139. P. 119–125.
Lutz H. 1993. *Eckfeldapis electrapoides* nov.gen. n.sp., eine «Honigbiene» aus dem Mittel-Oligocän des «Eckfelder Maares» bei Manderscheid/Eifel, Deutschland (Hymenoptera: Apidae, Apinae) // Mainzer naturwiss. Archiv. Vol. 31. P. 177–199.
Lutz H. 1997. Taphozönosen terrestrischer Insekten in aquatischen Sedimenten — ein Beitrag zur Rekonstruktion des Paläoenvironments // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh. 203. P. 173–210.
Maas A., Walossek D. 2001. Cambrian derivatives of thre early arthropod stem lineage, Pentastomids, Tardigrades and Lobopodians — an «Orsten» perspective // Zool. Anz. Bd. 240. S. 451–459.
Mackay R.J. 1992. Colonization by lotic macroinvertebrates: a review of processes and patterns // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 49. P. 617–628.
MacKay W.P., Elias S.A. 1992. Late Quaternary ant fossils from packrat middens (Hymenoptera: Formicidae): implications for climatic change in the Chihuahuan Desert // Psyche. Vol. 99. No. 2–3. P. 169–184.
MacNaughton R.B., Cole J.M. Dalrymple R.W., Braddy S.J., Briggs D.E.G., Lukie T.D. 2002. First steps on land: Arthropod trackway in Cambrian-Ordovician eolian sandstone, southeastern Ontario, Canada // Geology. Vol. 30. No 5. P. 391–394.
Mallatt J.M., Garey J.R., Shultz J.W. 2004. Ecdysozoan phylogeny and Bayesian inference: first use of nearly complete 28S and 18S rRNA gene sequences to classify the arthropods and their kin // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 31. P. 178–191
Mani M.S. 1945. Description of some fossil arthropods from India // Indian J. Entomol. Vol. 6. P. 61–64.
Mani M.S. 1947. Some fossil arthropods from the Saline Series in the Salt Range of the Punjab. Proc. Indian Nation. Acad. Sci. Ser. B. Vol. 16. No. 1–4. P. 43–56.
Mani M.S. 1968. Ecology and Biogeography of High Altitude Insects. W.Junk, The Hague: 527 p.
Manton S.M. 1960. Concerning head development in the arthropods // Biological reviews. Vol. 35. P. 265–282.

Mapleton C.W. 1879. Great flight of beetles // Entomol. Mon. Mag. Vol. 16. No. 80. P. 18–19.
Margolies D.C. 1987. Conditions eluciting aerial dispersal behaviour in Banks grass mite, *Oligonychus pratensis* (Acari, Tetranychidae) // Environ. Entomol. Vol. 16. P. 928–932.
Marshall C.R. 1991. Estimation of taxonomic ranges from the fossil record // Analytical Palaeobiology / Gnilinsky N.L., Signor P.W. (eds.).Short Courses in Palaeontology. Vol. 4. P. 19–37.
Marshall J.E.A., Whiteside D.I. 1980. Marine influence in the Triassic «uplands» // Nature Vol. 287. P. 627–628.
Martill D. 1993. Fossils of the Santana and Crato Formations, Brazil. (Palaeontol. Assoc. Field Guides to Fossils 5). Palaeontol. Association, London. 159 p.
Martill D.M. 1987. Prokaryote mats replacing soft tissues in Mesozoic marine reptiles // Modern Geol. Vol. 11. No. 5. P. 265–269.
Martinell J., Martínez-Delclòs X. 1990. Observaciones de laboratorio sobre la flotabilidad de los insectos. Com. Reunion de Tafonomia y Fossilizacion (Madrid). P. 201–209.
Martínez-Delclòs X. (ed.) 1991. Les calcaries litogràfiques del Cretaci inferior del Montsec. Deu anys de campanyes paleontològiqies. Inst. d'Estudis Ilerdencs, Lleida: 160 p. (Catalonian)+ 106 p. (English version).
Martínez-Delclòs X. (ed.). 1995. Montsec and Montral-Alcover, Two Konservat- Lagerstätten, Catalonia, Spain. II Internat. Symposium on Lithographic Limestones. Field Trip Guide Book. July 9–11, 1995. Inst. d'Estudis Ilerdencs, Lleida. 97 p.
Martínez-Delclòs X. 1996. El registro fósil de los insectos // Bol. Asoc. Español. Entomol. Vol. 20 No. 1–2. P. 9–30.
Martínez-Delclòs X., Briggs D.E.G., Peñalver E. 2004. Taphonomy of insects in carbonates and amber // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol. 203. P. 19–64.
Martínez-Delclòs X., Martinell J. 1993. Insect taphonomy experiments. Their application to the Cretaceous outcrops of lithographic limestones from Spain // Kaupia. Vol. 2. P. 133–144.
Martynov A.V. 1925. Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution // Zeitschr. Ökol. Morphol. Tiere. Vol. 4. P. 465–501.
Masaferro J., Lami A., Guilizzoni P., Niessen F. 1993. Record of changes in the fossil chironomids and other parameters in the volcanic Lake Nemi (central Italy) // Verhandl. Internat. Ver. Limnol. Vol. 25. P. 1113–1116.
Mayhew D.F. 1977. Avian predators as accumulators of fossil mammal material // Boreas. Vol. 6. No. 1. P. 25–31.
Mayhew P.J. 2002. Shifts in hexapod diversification and what Haldane could have said. Proc. R. Soc. Lond. B. Vol. 269. P. 969–974.
Mayr E. Toward a new philosophy of biology: observations of an evolutionist. Cambridge, London: Belknap Press, 1988. xi + 564 p.
McBrearty S. 1990. Consider the humble termite: Termites as agents of postdepositional disturbance at African archaeological sites // J. Archaeol. Sci. Vol. 17. P. 111–143.
McCafferty W.P., Sinitshenkova N.D. 1983. *Litobrancha* from the Oligocene in Eastern Asia (Ephemeroptera: Ephemeridae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol. 76. No. 2. P. 205–208.
McCall P.L., Tevesz M.J.S. 1982. The effects of benthos on physical properties of freshwater sediments // Animal-Sediment Relations: The Biogenic Alteration of Sediments. / McCall P.L., Tevesz M.J.S. (eds.). Plenum, New York – London. P. 105–176.
McCobb L.M.E., Duncan I.J., Jarzembowski E.A., Stankiewicz B.A., Wills W.A., Briggs D.E. G. 1998. Taphonomy of the insects from the Insect Bed (Bembridge Marls), late Eocene, Isle of Wight, England // Geol. Mag. Vol. 135. P. 553–563.
McCune A.R. 1990. Evolutionary novelty and atavism in the *Semionotus* complex: Relaxed selection

during colonization of an expanding lake // Evolution. Vol. 44. P. 71–85.
McLachlan I.R., McMillan I.K. 1976. Review and stratigraphic significance of southern Cape Mesozoic palaeontology // Trans. Geol. Soc. S. Africa. Vol. 79. No. 2. P. 197–212.
McMenamin M.A.S. 1986. The Garden of Ediacara // Palaios. Vol. 1. P. 178–182.
McNamara K.J., Trewin N.H. 1993. A euthycarcinoid arthropod from the Silurian of western Australia // Palaeontology. Vol. 36. P. 319–335
Medler J.T., Ghosh A.K. 1968. Apterous aphids in water, wind and suction traps // J. Econ. Entomol. Vol. 61. P. 267–270.
Mellett J.S. 1974. Scatological origin of microinvertebrate fossil accumulations // Science. Vol. 185. P. 349–350.
Melnikov O.A., Rasnitsyn A.P. 1984. Zur Metamerie des Arthropoden-Kopfes: Das Acron // Beitr. Entomol. Vol. 34. P. 3–90.
Melville R.V. 1979. Further proposed amendments to the International code of zoological nomenclature // Bull. Zool. Nomencl. Vol. 36. P. 11–15.
Melville R.V. 1981. The International code of zoological nomenclature. Results of vote on proposals for substantive amendments (fifth installment) // Bull. Zool. Nomencl. Vol. 38. P. 30–48.
Melville R.V. 1981. International code of zoological nomenclature. Deferment of proposal to introduce provisions to regulate paranomenclature // Bull. Zool. Nomencl. Vol. 38. P. 166–167.
Messer A.C. 1985. Fresh dipterocarp resins gathered by megachilid bees inhibit the growth of pollen-associated fungi // Biotropica. Vol. 17. P. 175–176.
Meyen S.V., Traverse A. 1979. Proposal on Article 3: remove «form-genus» too // Taxon. Vol. 28. P. 595–598.
Meyn L. 1876. Der Bernstein der norddeutschen Ebene aus zweiter, dritter, vierter, funfter und sechster Lagerstätte // Zeitschr. Deutsche geol. Ges. Bd. 28. S. 171–198.
Mickevich M.F. 1978. Taxonomic congruence // Syst. zool. Vol. 27. P. 143–158.
Mierzejewski P. 1976. On application of scanning electron microscope to the study of organic inclusions from the Baltic amber. Ann. Geol. Soc. Poland. Vol. 46. P. 291–295.
Mierzejewski P. 1978. Electron microscopy study on the milky impurities covering arthropod inclusions in the Baltic amber. Prace Muz. Ziemi. Vol. 28. P. 81–84.
Miller R.F. 1991. Chitin palaeoecology // Biochem. Syst. Ecol. Vol. 19. No. 5. P. 401–411.
Miller R.F., Voss-Foucart M.-F., Toussaint C., Jeuniaux C. 1993. Chitin preservation in Quaternary Coleoptera: preliminary results // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 103. P. 133–140.
Miller S.E. 1983. Late Quaternary insects of Rancho La Brea and McKittrick, California // Quatern. Res. Vol. 20. P. 90–104.
Miyamoto Sh., Yamamoto H., Seki H. 1991. Chitin dynamics in the freshwater environment // Biochem. Syst. Ecol. Vol. 19. No. 5. P. 371–377.
Monetta A.M., Pereyra R.E. 1986. Nuevos datos sobre la morfología alar de *Paranarkemina kurtzi* (Insecta, Paraplecoptera) de la Formacion Bajo de Veliz (Carbonífero superior), San Luis, Argentina // IV Congr. Argent. Paleontol. Bioestratigr., Mendoza. P. 139–142.
Monroe J.S., Dietrich R.V. 1990. Pseudofossils .// Rocks and Miner. Vol. 65. No. 2. P. 150–158.
Monte G., del. 1956. La presenza di insetti dei granai in frumento trovato negli scavi di Erculano // Redia. Vol. 41. P. 23–28.
Moura G., Christoffersen M.L. 1996. The system of the mandibulate arthropods: Tracheata and Remipedia as sister groups, «Crustacea» non-monophyletic // J. Comp. Biol. Vol. 1. P. 95–113.
Moore P.D. 1981. Life seen from a medieval latrine // Nature. Vol. 294. P. 614.
Moret P. 1996. Arqueo-entomologia: cuando los insectos fosiles contribuyen al conocimiento de

nuestro pasado // Bol. Soc. Entomol. Arag. Vol. 16. Volumen Monografico: PaleoEntomologia. P. 183–188.
Moret P., Martin-Cantarino C. 1996. L'utilisation des Coleopteres subfossiles dans la reconstruction des paléo-environments: l'exemple du port antique de Santa Pola (Espagne) // Bull. Soc. entomol. France. Vol. 101. No. 3. P. 225–229.
Mudd A., Corbet S.A. 1975. Use of pine resin in nests of pemphredonine wasps // Trans. R. Entomol. Soc. London. Vol. 127. No. 3. P. 255–257.
Müller K.J. 1979. Phosphatocopine ostracodes with preserved appendages from the Upper Cambrian of Sweden // Lethaia. Vol. 12. P. 1–27.
Müller K.J., 1985. Walossek D. A remarkable arthropod fauna from the Upper Cambrian «Orsten» of Sweden // Trans R. Soc. Edinburgh, Earth Sci. Vol. 76. P. 161–172.
Müller K.J., Walossek D. 1986. Arthropod larvae from the Upper Cambrian of Sweden // Trans R. Soc. Edinburgh, Earth Sci. Vol. 77. P. 157–179.
Müller K.J., Walossek D. 1987. Morphology, onthogeny and life habit of *Agnostus pisiformis* from the Upper Cambrian of Sweden // Fossils and Strata. Vol. 19. P. 1–124.
Müller K.J. 1985. Exceptional preservation in calcareous nodules // Philos.Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 311. P. 67–73.
Müller-Stoll W.R. 1936. Pilzzerstörungen an einem jurassischen Koniferenholz // Paläontol. Zeitschr. Bd. 18. S. 202–212.
Müller-Stoll W.R. 1989. Frassgange mit Koprolithen eines holzbewohnenden Käfers miozanen Alters aus dem Lettengraben (Herrenwasser) in der Rhön // Archaeopteryx Vol. 7. P. 51–57.
Mumcuoglu Y., Stix, E. 1974. Milben in der Luft // Rev. suisse zool. Vol. 81. No. 3. P. 673–677.
Nascimbene P., Silverstein H. 2000. The preparation of fragile Cretaceous ambers for conservation and study of organismal inclusions // Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey. / Grimaldi D. (ed.). Backhuys Publ., Leiden. P. 93–102.
Naumann C.F. 1858. Lehrbuch der Geognosie. Bd. 2. Leipzig, W. Engelmann. 960 S.
Nel A., Paicheler J.-C. 1993. Les Isoptera fossiles. État actuel des connaissances, implications paléoécologiques et paléoclimatologiques (Insecta, Dictyoptera) // Cah. Paléontol. P. 101–179.
Nel A, Ploëg G., de, Menier J.-J., Waller A. 2004a. The French ambers: a general conspectus and the lowermost Eocene amber deposit of Le Quesnoy in the Paris Basin // Geologica Acta. Vol. 2. P. 3–8.
Nel A., Azar D., Martínez-Delclòs X., Makhoul E. 2004b. A new Upper Cretaceous species of *Chresmoda* from Lebanon — a latest representative of Chresmodidae (Insecta: Polyneoptera inc. sed.): first record of homeotic mutations in the fossil record of insects // Europ. J. Entomol. Vol. 101. No. 1. P. 145–151
Nelson B.C. 1972. Fleas from the archaeological site at Lovelock Cave, Nevada // J. Med. Entomol. Vol. 9. No. 3. P. 211–218.
Nelson G.J. 1973a. «Monophyly again?» a reply to P.D. Ashlock // Syst. Zool. Vol. 22. P. 310–312.
Nelson G.J. 1973b. Classification as an expression of phylogenetic relationship // Syst. Zool. Vol. 22. P. 344–359.
Nelson G.J. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law // Syst. Zool. Vol. 27. P. 324-345.
Nevesskaja L.A., Paramonova N.P., Popov S.V. 2001. History of Limnocardiinae (Bivalvia, Cardiidae) // Paleontol. J. Vol. 35 (Suppl. 3). S147–S217.
Neveu A. 1980. La dérive des invertébrés aquatiques et terrestres dans un petit fleuve côtier de l'ouest des Pyrénées, la Nivelle // Acta oecol. Oecol. appl. Vol. 1. No. 4. P. 317–339.
Neveu A., Echaubard M. 1975. La dérive estivale des invertébrés aquatiques et terrestres dans un

ruisseau du Massif Central: la Couze-Pavin // Ann. hydrobiol. Vol. 6. No. 1. P. 1–26.
Nicholas H.J. 1963. The biogenesis of terpenes in plants // Biogenesis of Natural Compounds / Bernfield P. (ed.). Pergamon Press. New York. P. 641–691.
Nicholas H.J. 1973. Terpenes / Miller L.P. (ed.) // Phytochemistry. Van Nostrand, New York. P. 254–309.
Nissen K. 1973. Analysis of human coprolites from Bamert Cave, Amador County, California / Heizer, R.F., Hester T.R. (eds.) // The Archaeology of Bamert Cave, Amador County, California. Univ. California Archaeol. Facility, Berkeley. P. 65–71.
Norlin A. 1964. The occurrence of terrestrial insects on the surface of two lakes in northern Sweden (Ankarvatnet and Blasjon) // Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottingholm Vol. 45. P. 196–205.
Norlin A. 1967. Terrestrial insects in lake surface // Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottingholm 47. P. 40–55.
O'Connor J.P. 1979. *Blaps lethifera* Marsham (Coleoptera: Tenebrionidae), a beetle new to Ireland from Viking Dublin // Entomol. Gazette. Vol. 30. P. 295–297.
Okafor N. 1966. The ecology of micro-organisms on, and the decomposition of, insect wings in soil // Plant, Soil. Vol.25. P. 211–237.
Olmi M. 1984. Revision of Dryinidae // Mem. Amer. Ent. Inst, Ann. Arbor. Vol. 37. Pt. 1–2. 1913 p.
Osborn H.F. 1934. Aristogenesis: the creative principle in the origin of species // Amer. Natur. Vol. 68. P. 193–703.
Osborne P.J. 1969, An insect fauna of the Late Bronze Age date from Wilsford, Wiltshire // J. Anim. Ecol. Vol. 38. P. 555–566.
Osborne P.J. 1981. Coleopterous fauna from Layer 1. In: Greig J.R.A. The Investigation of a Medieval Barrel Latrine from Worcester // J. Archaeol. Sci. Vol. 8. P. 268–271.
Oster G., Alberch P. 1982. Evolution and bifurcation of developmental programs // Evolution.Vol. 36. P. 444–459.
Otto C., Sjöström P. 1986. Behaviour of drifting insect larvae // Hydrobiologia.Vol. 131. P. 83–88.
Paik In Sung. 2005. The oldest record of microbial-caddisfly bioherms from the Early Cretaceous Jinju Formation, Korea: ocurrence and palaeoenvironmental implications // Palaeogeography, Palaeroclimatology, Palaeoecology.Vol. 218. P. 301–315.
Palm T. 1949. Ett eksempel paanemohydrochor insektspridning vid Torne Träsk // Entomol. Tidskr. Vol. 70. P. 65–74.
Palmer A.R., Carvalho J.C.M., Cook D.R., O'Neill K., Petrunkevitch A., Sailer R.I. 1957. Miocene arthropods from the Mojave Desert, California // U.S Geol. Surv. Prof. Paper 294-G. P. 237–280.
Pals J.P., Hakbijl T. 1992. Weed and insect infestation of grain cargo in a ship at the Roman fort of Laurium in Werden (Province of Zuid-Holland) // Rev. Palaeobot. Vol. 73. P. 287–300.
Pampaloni L. 1902. Microflora e microfauna nel disodile di Mellili in Sicilia // Atti R. Acad. Lincei, Rend. Vol. 11 (9, 2). P. 248–253.
Papp R.P. 1978. A nival aeolian ecosystem in California // Arctic and Alpine Res. Vol. 10. No. 1. P. 117–131.
Papp R.P., Johnson J.B. 1979. Origins of psyllid fallout in the central Sierra Nevada of California (Homoptera) // Pan-Pacif. Entomol. Vol. 55. No. 2. P. 95–98.
Parent G.H. 1987. Les plus anciennes représentations de Lépidoptères (Egypte, Crete, Mycenes) et leur signification // Linneana Belg. Vol. 11. No. 1. P. 19-46.
Park L.E. 1995. Geochemical and paleoenvironmental analysis of lacustrine arthropod-bearing concretions of the Barstow Formation, Southern California // Palaios. Vol. 10. P. 44–57.
Parmalee P.W. 1967. A recent cave bone deposit in southwestern Illinois // Bull. Nation. Speleol.

Soc. Vol. 29. P. 119–147.
Pasteels J.J. 1977. Une revue comparative de l'éthologie des Anthidiinae nidificateur de l'Ancien Monde (Hymenoptera, Megachilidae) // Ann. Soc. entomol. France. Vol. 13. No. 4. P. 651–667.
Paterson C.G., Walker K.F. 1974. Recent history of *Tanytarsus barbitarsis* Freeman (Diptera: Chironomidae) in the sediments of a shallow, saline lake // Austral. J. Mar. Freshw. Res. Vol. 25. P. 315–325.
Patterson R. 1835. Note relative to the beetles observed in unrolling a mummy at Belfast // Trans. R. Entomol. Soc. London. Vol. 1. P. 67.
Pawlowski J., Kmieciak D., Szadziewski R., Burkiewicz A. 1996a. Attempted isolation of DNA from insects embedded in Baltic amber. Inclusion – Wrostek. Vol. 22. P. 12–13.
Pawlowski J., Kmieciak D., Szadziewski R., Burkiewicz A. 1996b. Proba izolacji DNA owadów z bursztynu baltyckiego // Prace Muz. Ziemi. Vol. 44. P. 45–46.
Peck S.B. 1994. Aerial dispersal of insects between and to islands in the Galapagos Archipelago, Ecuador // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol. 87. P. 218–224.
Pedgley D.E. 1990. Concentration of flying insects by the wind // Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 328 (1251). P. 631–653.
Pedgley D.E., Reynolds D.R. 1992. Long-range migration in relation to climate and weather // 19 Internat. Congr. Entomol., Beijing, June 28 – July 4, 1992. Proc. Abstr. Beijing.
Peñalver E. 1996. Tecnicas y metodos de obtención, preparación, conservación y estudio de insectos fósiles // Bol. Soc. Entomol. Aragon. 16 (Volumen Monográfico: Paleoentomologia). P. 157–174.
Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P., Taraschuk M.V. 2007. A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples // African Invertebrates. Vol. 48. No. 1. P. 229–245.
Perrichot V. 2004. Early Cretaceous amber from south-western France: insight into the Mesozoic litter fauna // Geologica Acta. Vol. 2. P. 9–22.
Petrunkevitch A. 1935. Striated muscles of an amber insect // Nature. Vol. 135. P. 760–761.
Picard D.M., High L.R., Jr. 1981. Physical stratigraphy of ancient lacustrine deposits // Soc. Econ. Paleontol. Mineral. Spec. Publ. Vol. 31. P. 233–259.
Pierce W.D. 1945a. Fossil arthropods of California. 8. A case of Pleistocene myasis from the La Brea pits // Bull. South Calif. Acad. Sci. Vol. 44. No. 1. P. 8–9.
Pierce W.D. 1945b. A crystallized milliped from volcanic rock in a well // Bull. S. Calif. Acad. Sci. Vol. 44. No. 1. P. 1–2.
Pierce W.D. 1947. Fossil arthropods of California. 10. Exploring the minute world of the California asphalt deposits // Bull. South Calif. Acad. Sci. Vol. 45. No. 3. P. 113–118.
Pierce W.D. 1949. A modern asphalt seep tells a story // Los Angeles County Mus. Quart. Vol. 7. No. 3. P. 12–17.
Pierce W.D. 1950. Fossil arthropods from onyx-marble. 1–3 // Bull. S. Calif. Acad. Sci. Vol. 49. No. 2. P. 101–104.
Pierce W.D. 1951. Fossil arthropods from onyx-marble. 4. Hot calcareus water killing insects // Bull. S. Calif. Acad. Sci. Vol. 50. P. 34–49.
Pierce W.D. 1961. The growing importance of paleoentomology // Proc. Entomol. Soc. Washington. Vol. 63. No. 3. P. 211–217.
Pierce W.D. 1965. Fossil arthropods of California. 26. Three new fossil insect sites in California // Bull. S. Calif. Acad. Sci. Vol. 64. No. 3. P. 157–162.
Pike E.M. 1993. Amber taphonomy and collecting biases // Palaios. Vol. 8. P. 411–419.

Pisani D., Poling L.L, Lyons-Weiler M., Hedges S.B. 2004. The colonization of land by animals: molecular phylogeny and divergence times among arthropods // BMC Biology. 2:1 (10 p.).
Platnick N.I. 1979. Philosophy and the transformation of Cladistics // Syst. Zool. Vol. 28. P. 537–546.
Platonoff S. 1940. Beobachtungen uber windgetriebene Insekten im Petsamfjord an der finnischen Eismeerkuste // Notulae Entomol. Vol. 20. P. 10–13.
Plejel F., Rose G.W. 2002. Ceci n'est pas une pipe: names, clades and phylogenetic nomenclature // J. Zool. Syst. Evol. Research. Vol. 41. P. 162–174.
Plotnick R.E. 1986. Taphonomy of a modern shrimp: Implications for the arthropod fossil record // Palaios. Vol. 1. No. 3. P. 286–293.
Poinar G.O., Jr. 1992. Life in Amber. Stanford Univ. Press, Stanford, CA: 350 p.
Poinar G.O., Jr. 1977. Fossil nematodes from Mexican amber // Nematologica. Vol. 23. No. 2. P. 232–238.
Poinar G.O., Jr. 1984a. First fossil record of parasitism by insect parasitic Tylenchida (Allantonematidae: Nematoda) // J. Parasitol. Vol. 70. P. 306–308.
Poinar G.O., Jr. 1984b. Fossil evidence of nematode parasitism // Rev. nematol. Vol. 7. No. 2. P. 201–203.
Poinar G.O., Jr. 1992a. Life in Amber. Stanford Univ. Press, Stanford, CA. 350 p.
Poinar G.O., Jr. 1992b. Fossil evidence of resin utilization by insects // Biotropica. Vol. 24. No. 3. P. 466-468.
Poinar G.O., Jr. 1994. The range of life in amber: significance and implications in DNA studies // Experientia. Vol. 50. P. 536–542.
Poinar G.O., Jr. 1999a. Ancient DNA // Amer. Sci. Vol. 87 (Sept.-Oct.). P. 446–457.
Poinar G.O., Jr. 1999b. *Palaeochordodes protus* n.g., n.sp. (Nematomorpha, Chordodidae), parasites of a fossil cockroach, with a critical examination of other fossil hairworms and helminths of extant cockroaches (Insecta: Blattaria) // Invertebr. Biol. Vol. 118. No. 2. P. 109–115.
Poinar G.O., Jr., Acra A., Acra F. 1994a. Earliest fossil nematode (Mermithidae) in Cretaceous Lebanese amber // Fundam. Appl. Nematol. Vol. 17. P. 475–477.
Poinar G.O., Jr., Acra A., Acra F. 1994b. Animal-animal parasitism in Lebanese amber // Med. Sci. Res. Vol. 22. P. 159.
Poinar G.O., Jr., Archibald B., Brown A. 1999. New amber deposit provides evidence of Early Paleogene extinctions, paleoclimates, and past distributions // Canad.Entomol. Vol. 131. P. 171–177.
Poinar G.O., Jr., Grimaldi D. 1990. Fossil and extant macrochelid mites (Acari: Macrochelidae) phoretic on drosophilid flies (Diptera: Drosophilidae) // J. New York Entomol. Soc. Vol. 98. No. 1. P. 88–92.
Poinar G.O., Jr., Ćurčić B., Cockendolpher J.C. 1998. Arthropod phoresy involving pseudoscorpions in the past and present // Acta Arachnol. Vol. 47. No. 2. P. 79–96.
Poinar G.O., Jr., Hess R. 1982. Ultrastructure of 40-million-year-old inscet tissue // Science Vol. 215. P. 1241–1242.
Poinar G.O., Jr., Hess R. 1985. Preservative qualities of recent and fossil resins: electron microscope studies on tissues preserved in Baltic amber // J. Baltic Stud. Vol. 16. P. 222–230.
Poinar G.O., Jr., Poinar R. 1999. The Amber Forest. A Reconstruction of a Vanished World. Princeton Univ. Press, Princeton: 239 p.
Poinar G.O., Jr., Thomas G.M. 1982. An Entomophthorales from Dominican amber // Mycologia. Vol. 74. P. 332–334.
Poinar G.O., Jr., Thomas G.M. 1984. A fossil entomogenous fungus from Dominican amber //

Experientia. Vol. 40. P. 578–579.
Poinar G.O., Jr., Treat A.E., Southcott R.V. 1991. Mite parasitism of moths: Examples of paleosymbiosis in Dominican amber // Experientia. Vol. 47. P. 210–212.
Poinar G.O., Jr., Waggoner B.J., Bauer H.-C. 1993. Terrestrial soft-bodied protists and other micro-organisms in Triassic amber // Science. Vol. 259. P. 202–224.
Poinar H.N., Cano R.J., Poinar G.O., Jr. 1993. DNA from an extinct plant // Nature. Vol. 363. P. 677.
Poinar H.N., Hoss M., Bada J.L., Paabo, S. 1996. Amino acid racemization and the preservation of ancient DNA // Science. Vol. 272. P. 864–866.
Poljansky G. I. 1977. Some aspects of the species in asexually reproducing Protozoa // Protozoology. Vol. 3. P. 17–23.
Ponomarenko A.G. 1996. Evolution of continental aquatic ecosystems // Paleontol. J. Vol. 30 (6). P. 705–709.
Poplin C. 1986. Taphocoenoses et restes alimentaires de vertébrés carnivores // Bull. Mus. nation. Hist. natur. (Paris) D8 (2). P. 257–267.
Potonié P. 1910. Die Entstehung der Steinkohle und der Kaustobiolithe überhaupt. Berlin: 225 S.
Price L.W. 1985. Grasshoppers on snow in the Wallowa Mountains, Oregon // Northwest Sci. Vol. 59. No. 3. P. 213–220.
Pridham B. (ed.). 1967. Terpenoids in Plants. Academic Press, New York: 257 p.
Queiroz K., de, Donoghue M.J. 1990a. Phylogenetic systematics or Nelson's version of cladistics? // Cladistics. Vol. 6. P. 61–75.
Queiroz K., de, Donoghue M.J. 1990b. Phylogenetic systematics and species revisited // Cladistics. Vol. 6. P. 83–90.
Queiroz K., de, Gauthier J. 1990. Phylogeny as a central principle in taxomony: phylogenetic definition of taxon names // Syst. Zool. Vol. 39. P. 307–322.
Quenstedt W. 1927. Beiträge zum Kapitel Fossil und Sediment vor und bei der Einbettung // Neue Jahrb. Miner., Geol. Paläontol., A 58. P. 353–432.
Quievreux F. 1935. Esquisse du mond vivant sur les rives de la lagune potassique // Bull. Soc. Industr. Mulhouse. Vol. 101. P. 161–187.
Quinlan R., Smol J.P., Hall R.I. 1998. Quantitative inferences of past hypolimnetic anoxia in south-central Ontario lakes using fossil midges (Diptera: Chironomidae) // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 55. P. 587–596.
Rachootin S.P., Thomson K.S. 1981. Epigenetics, paleontology and evolution / Scudder G.G.E., Reveal J.E. (eds.) Evolution today. Pittsburg: Hunt Inst. P. 181–194.
Rainey R.C. 1978. The evolution and ecology of flight. The «oceanographic» approach. In: Dingle, H. (ed.). Evolution of Insect Migration and Diapause. Springer-Verlag, Berlin – Heidelberg – New York. P. 33–48.
Rainey R.C. 1983. Exploration of wind fields for flying insects // Bull. OEPP. Vol. 13. No. 2. P. 121–124.
Raiswell R. 1987. Non-steady state microbiological diagenesis and origin of concretions and nodular limestones / Marshall, J.D. (ed.). Diagenesis of Sedimentary Sequences // Geol. Soc. London Spec. Publ. Vol. 36. P. 41–54.
Raiswell R. 1988. Evidence for surface-reaction controlled growth of carbonate concretions in shales // Sedimentology. Vol. 35. P. 571–575.
Rasnitsyn A.P. 1981. A modified paranotal theory of insect wing origin // J. Morphol. Vol. 168. P. 331–338.
Rasnitsyn A.P. 1982. Proposal to regulate the names of taxa above the family group. Z.N.(S.) 2381

// Bull. Zool. Nom. Vol. 39. P. 200–207.
Rasnitsyn A.P. 1987. The importance of [not] being a cladist // Sphecos. Vol. 14. P. 23–25.
Rasnitsyn A.P. 1989. Vespida vs. Hymenoptera // Sphecos. Vol. 18. 8 p.
Rasnitsyn A.P. 1991. Typified names of higher taxa once again // Sphecos. Vol. 22. P. 5–7.
Rasnitsyn A.P. 1992. *Strashila incredibilis*, a new enigmatic mecopteroid insect with possible siphonapteran affinities from the Upper Jurassic of Siberia // Psyche. Vol. 99. P. 323–333.
Rasnitsyn A.P. 1996a. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature // Contributions to Zoology. Vol. 66. P. 3–41.
Rasnitsyn A.P. 1996b. New Early Cretaceous Embolemidae (Vespida = Hymenopterea: Chrysidoidea) // Norden B.B., Menke A.S. (eds.) Contributions on Hymenoptera and associated insects dedicated to Carl V. Krombein. Memoirs of the Entomological Society of Washington. Vol. 17. P. 183–187.
Rasnitsyn A.P. 2000a. Testing cladograms by fossil record: the ghost range test // Contributions to Zoology. Vol. 69. No. 4. P. 251–258.
Rasnitsyn A.P. 2000b (1999). Taxonomy and morphology of *Dasyleptus* Brongniart, 1885, with description of a new species (Insecta: Machilida, Dasyleptidae) // Russian Entomol. J. Vol. 8. No. 3. P. 145–154.
Rasnitsyn A.P. 2002. Superorder Vespidea Laicharting, 1781. Order Hymenoptera Linne, 1758 (= Vespidea Rasnitsyn, Laicharting, 1781) / Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.) // History of Insects. Dodrecht etc.: Kluwer Academic Publishers. P. 242–254.
Rasnitsyn A.P. 2003. On skimming hypothesis of the insect flight origin // Acta zoologica cracoviensia, 46 (suppl. – Fossil Insects). P. 85–88.
Rasnitsyn A. P. 2006. Ontology of evolution and methodology of taxonomy // Paleontological Journal. Vol. 40. Suppl. 6. P. S679–S737.
Rasnitsyn A.P., Ansorge J., Zessin W. 2003. New hymenopterous insects (Insecta: Hymenoptera) from the Lower Toarcian (Lower Jurassic) of Germany // Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie, Abhandlungen. Vol. 227. No. 3. P. 321–342
Rasnitsyn A.P., Golovatch S.I. 2004. The identity of *Phryssonotus burmiticus* (Cocerell , 1917) (Diplopoda, Polyxenida, Synxenida) in Cretaceous amber from Myanmar // J. syst. Paleontol. Vol. 2. No. 2. P. 153–157.
Rasnitsyn A.P., Krassilov V.A. 1996. Pollen in the gut contents of fossil insects as evidence of coevolution // Paleontol. J. 30. No. 6. P. 716–722.
Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.). 2002. History of Insects. Dodrecht etc.: Kluwer Academic Publishers. 517 pp.
Rasnitsyn A.P., Ross A.J. 2000. A preliminary list of arthropod families present in the Burmese amber collection at The Natural History Museum, London / Ross A.J. (ed.) The history, geology, age and fauna (mainly insects) of Burmese amber, Myanmar // Bulletin of The Natural History Museum, Geology Series. Vol. 56. No. 1. P. 21–24.
Rasnitsyn A.P., Zherikhin V.V. 2000 (1999). First fossil chewing louse from the Lower Cretaceous of Baissa, Transbaikalia (Insecta, Pediculida = Phthiriaptera, Saurodectidae fam. nov.) // Russian Entomol. J. Vol. 8. No. 4. P. 253–255.
Rausch R.L. 1982. Cestodes in mammals: the zoogeography of some parasite-host assemblages // Mem. Mus. nation. hist. natur. Ser. A. Vol. 23. P. 179–183.
Rayner R.J., Waters S.B. 1991. Floral sex and the fossil insect // Naturwissenschaften. Vol. 78. P. 123–127.
Redecker D., Kodner R., Graham L.E. 2000. Glomalean Fungi from the Ordovician // Science. Vol. 289. P. 1920–1921.

Redfield A.C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. // Amer. Scient. Vol. 46. P. 206–226.

Regier J.C., Shultz J.W., Kambic R.E. 2005. Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic // Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 272. P. 395–401

Reiss R.A. 2006. Ancient DNA from ice age insects: proceed with caution // Quaternary Science Reviews. Vol. 25. No. 15–16. P. 1877–1893.

Resh V.H., Brown A.V., Covich A.P., Gurtz M.E., Li H.W., Minshall G.W., Reice S.R., Sheldon A.L., Wallace J.B., Wissmar R.C. 1988. The role of disturbance in stream ecology // J. North Amer. Benthol. Soc. Vol. 7. P. 433–455.

Retallack G.J. 1981. Fossil soils: indicators of ancient terrestrial environments / Niklas K.J. (ed.) // Paleobotany, Paleoecology, and Evolution. Vol. 1. Praeger, Ithaca, N.-Y. P. 55–102.

Retallack G.J. 1986. Fossil soils as grounds for interpreting long-time controls on ancient rivers // J. Sedimentary Petrology. Vol. 56. P. 1–18.

Retallack G.J. 2001. *Scoyenia* burrows from Ordovician paleosols of the Juniata Formation in Pennsylvania // Palaeontology. Vol. 44. P. 209–235.

Retallack G.J., Feakes C. 1987. Trace fossil evidence for Late Ordovician animals on land // Science. Vol. 235. P. 61–63.

Rex G.M., Galtier J. 1986. Sur l'évidence d'interactions animal-végétal dans le Carbonifére inférieur français // C.R. Acad. Sci. (Paris) Sér. 2. Vol. 303. No. 17. P. 1623–1626.

Reynolds T.D. 1991. Movement of gravel by the «owyhee» harvester ant, *Pogonomyrmex salinus* (Hymenoptera: Formicidae) // Entomol. News. Vol. 102. No. 3. P. 118–124.

Reynolds T.B., Hamilton A.I. 1993. Historical changes in populations of burrowing mayflies (*Hexagenia limbata*) from Lake Erie based on sediment tusk profiles // J. Great Lakes Res. Vol. 19. P. 250–257.

Rhoads D.C., Yingst J.Y., Ullman W.J. 1978. Seafloor stability in central Long Island Sound. Part 1. Temporal changes in erodability of fine-grained sediments / Wiley M. (ed.). Estuarine Interactions. Academic Press, New York. P. 221–244.

Richter G. 1988. Versteinerte Magen/Darm Inhalte, ihre Analyse und Deutung / Schaal S., Ziegler W. (eds.). Messel — Ein Schaufenster in die Geschichte der Erde und des Lebens // Senckenberg-Buch. Vol. 64 (1). W. Kramer, Frankfurta. M. P. 287–289.

Richter G., Storch G. 1980. Beiträge zur Ernährungsbiologie eozäner Fledermäuse aus der Grube Messel // Natur u. Mus. Bd. 110. H. 12. S. 353–367.

Richter G., Wedmann S. 2005. Ecology of the Eocene Lake Messel revealed by analysis of small fish coprolites and sediments from a drilling core // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol. 223. P. 147–161.

Riek E.F. 1968. Re-examination of two arthropod species from the Triassic of Brookvale, New South Wales // Rec. Australian Mus. Vol. 27. P. 313–321.

Rietschel S. 1983. *Aleurochiton petri* n.sp., eine Mottenschildlaus (Homoptera, Aleyrodina) aus dem Pliozän von Neu-Isenburg, Hessen // Carolinea. Vol. 41. P. 97–100.

Robinson R.A. 1990. Earliest-known uniramous arthropod // Nature. Vol. 343. No. 6254. P. 163–154.

Rödel M.-O., Kaupp A. 1994. Durch Hochwasser in den Bodensee verdrifte Carabiden (Coleoptera: Carabidae) // Mitt. internat. entomol. Ver. 19 (1/2). P. 21–28.

Rogers A.F. 1938. Fossil termite pellets in opalized wood from Santa Maria, California // Amer. J. Sci. Ser. 5. Vol. 35. No. 215. P. 389–392.

Röschmann F. 1999a. Analysis of the relationship between Baltic and Saxonian amber based on their sciarid and ceratopogonid faunas (Tertiary, Eocene-Miocene) // Proc. First Palaeoentomol. Conf., Moscow 1998. AMBA projects Internat., Bratislava. P. 131–134.

Roselt G., Feustel H. 1960. Ein Taxodiazeenholz aus der Mitteldeutschen Braunkohle mit Insektenspuren und -resten // Geologie. Vol. 9. P. 84–91.

Ross A. 1998. Amber: The Natural Time Capsule. The Natural History Mus. London: 73 p.

Ross A.J., Jarzembowski E.A., Brooks S.J. 2000. The Cretaceous and Cenozoic record of insects (Hexapoda) with regard to global changes / Culver S., Rawson P. (eds.) // Biotic Responses to Global Change, the last 145 million years. Cambridge University Press, Cambridge. P. 288–302.

Rothschild M. 1973. A specimen of *Pulex irritans* found in a Viking pit in Ireland (Note of an exhibit) // Proc. R. Entomol. Soc. London. Ser. C. Vol. 38. No. 7. P. 29.

Rotondo G.M., Springer V.G., Scott G.A.J., Schlanger S.O. 1981. Plate movement and island integration — a possible meshanism in the formation of endemic biotas, with special reference to the Hawaiian Islands // Syst. Zool. Vol. 30. P. 12–21.

Rozefelds A.C., and De Baar M. 1991. Silicified Kalotermitidae (Isoptera) frass in conifer wood from a mid-Tertiary rainforest in central Queensland, Australia // Lethaia. Vol. 24. P. 439–442.

Rundle A.J., Cooper J. 1970. Occurrence of a fossil insect larva from the London Clay of Herne Bay, Kent // Proc. Geol. Ass. Vol. 82. No. 2. P. 293–296.

Rust J. 1998. Biostratinomie von Insekten aus der Fur-Formation von Dänemark (Moler, oberes Paleozän/unteres Eozän) // Paläontol. Zeitschr. Vol. 72. No. 1/2. P. 41–58.

Rust J. 1999. Fossil insects from the Fur and Olst Formations («Mo-clay») of Denmark (upper Paleocene/lowermost Eocene). Proc. First Palaeoentomol. Conf., Moscow 1998. AMBA projects Internat., Bratislava. P. 135–139.

Rust J. 2000. Fossil record of mass moth migration // Nature. Vol. 405. P. 530–531.

Sadler J.P. 1990. Records of ectoparasites on humans and sheep from Viking Age deposits in the former Western Settlement on Greenland // J. Med. Entomol. Vol. 27. P. 628–631.

Sadler J.P., Jones J.C. 1997. Chironomids as indicators of Holocene environmental change in the British Isles / Ashworth A.C., Buckland P.C., Sadler J.P. (eds.). Studies in Quaternary Entomology. An Inordinate Fondness for Insects. Quatern. Res. 5. John Wiley, Sons, New York. P. 219–232.

Saether O.A. 1986. The myth of objectivity — post-Hennigian deviations // Cladistics. Vol. 2. P. 1–13.

Saether O.A. 1979. Underlying synapomorphies and anagenetic analysis // Zoologica Scr. Vol. 8. P. 305–312.

Sainfeld P. 1952. Mineralogie de la Tunisie // Bull. Soc. Sci. natur. Tunisie. Vol. 5. No. 1–4. P. 115–148.

Sander P.M., Gee C.R. 1990. Fossil charcoal: techniques and applications // Rev. Palaeobot. Palynol. Vol. 63. P. 269–279.

Sando W.J. 1972. Bee-nest pseudofossils from Montana, Wyoming, and South-West Africa // J. Paleontol. Vol. 46. No. 3. P. 421–425.

Sarjeant W. A. S., Kennedy W. J. 1973. Proposal of a Code for the nomenclature of trace-fossils // Canad. J. Earth Sci. Vol. 10. P. 460–475.

Saunders W.W. 1836. Remarks upon innumerable quantities of the dead bodies of Galeruca tanaceti, observed at Cleathorpe, in the Lincolnshire // Trans. R. Entomol. Soc. London Vol. 1. P. XXXIII–XXXIV.

Saylor L.W. 1933. Attraction of beetles to tar. Pan-Pacif // Entomol. Vol. 9. P. 182.

Schäfer W. 1962. Aktuo-paläontologie nach Studien in den Nordsee. W. Kramer Verlag, Frankfurt. 666 S.

Schakau B. 1986. Preliminary study of the development of the subfossil chironomid fauna (Diptera) of Lake Taylor, South Island, New Zealand, during the younger Holocene // Hydrobiologia. Vol. 143. P. 287–291.

Schakau B., Frank C. 1984. Die Entwicklung der Chironomiden-Fauna (Diptera) des Tegeler Sees im Spat- und Postglazial // Verhandl. Ges. Okol. Vol. 12. P. 375–382.

Schawaller W. 1981. Pseudoskorpione (Cheliferidae) phoretisch auf Käfern (Platypodidae) in Dominikanischen Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Pseudoscorpionidea und Coleoptera) // Stuttg. Beitr. Naturk. B. Vol. 71. P. 1–17.

Schille F. 1916. Entomologie aus der Mammut- und Rhinoceros-Zeit Galiziens // Entomol. Zeitschr. Vol. 30. P. 14-15, 19, 22-23, 26-27, 31-32, 39-40, 42-44, 46-47, 50-51, 55-56, 58-60, 62-63, 67-68, 75, 78-79, 83-84, 87-88, 90-91, 95.

Schimetschek E. 1978. Ein Schmetterlingsidol im Val Camonica aus dem Neolithikum // Anz. Schädlingsk. Pfl.-Umweltschutz. Vol. 51. No. 8. P. 113–115.

Schink B. 1989. Lebens-gemeinschaften in Gewassersedimenten // Naturwissenschaften. Vol. 76. No. 8. P. 364–372.

Schlee D. 1984. Notizen über einige Bernstein und Kopal aus alter Welt // Stuttg. Beitr. Naturk. Vol. 18. P. 29–37.

Schlee D. 1990. Das Bernsteinkabinett // Stuttg. Beitr. Naturk. Vol. 28. P. 3–100.

Schlee D., Phen H. Ch. 1992. Riesenbernsteine in Sarawak, Nord-Borneo // Lapis. Vol. 17. No. 9. P. 13–23.

Schlüter T. 1975. Nachweis verschiedener Insekten-Ordines in einem mittelkretazischen Harz Nordwestfrankreichs // Entomol. German. Vol. 1. No. 2. P. 151–161.

Schlüter T. 1978. Zur Systematik und Palökologie harzkonservierter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich // Berl. geowiss. Abhandl. A 9. 150 S.

Schlüter T., Dreger G. 1985. Subfossile Schwarzkäfer-Rests aus dem fruhzeitlichen Königsfriedhof von Abydos/Oberägypten (Coleoptera: Tenebrionidae) // Entomol. Gener. Vol. 10. No. 2. P. 143–148.

Schlüter T., Gnielinski F., von. 1987. The East African copal, its geologic, stratigraphic, palaeontologic significance and comparison with fossil resins of similar age // Nation. Mus. Tanzania Occas. Paper 8. P. 1–32.

Schlüter T., Kühne W.C. 1974. Die einseitige Trubung von Harzinklusen — ein Indiz gleicher Bildungsumstande // Entomol. German. Vol. 1. No. 3/4. P. 308–315.

Schlüter Th., Kohring R., Gregor H.-J. 2003. Dragonflies preserved in transparent gypsum crystals from the Messinian (Upper Miocene) of Alba, northern Italy // Acta zoologica cracoviensia. Vol. 46 (suppl. – Fossil Insects). P. 373–379.

Schlüter T., Stürmer W. 1984. Die identifikation einer fossilen Rhachiberothinae-Art (Planipennia. P. Berothidae oder Mantispidae) aus mittelkretazischen Bernstein NW-Frankreichs mit Hilfe rontgenographischer Methoden / Gepp J., Aspock H. Holzel H. (eds.) // Proc. 1st Internat. Symposium on Neuropterology. Graz. P. 49–55.

Schmitz M. 1991. Die Koprolithen mitteleozäner Vertebraten aus der Grube Messel bei Darmstadt // Courier Forsch.-Inst. Senckenberg. Vol. 137. P. 1–143.

Schneider J. 1983. *Euthycarcinus martensi* n.sp. — ein neuer Arthropode aus dem mitteleuropäischen Rotliegenden (Perm) mit Bemerkungen zu limnischen Arthropoden-Assoziationen // Freiberger Forsch.-Heft. C384. S. 49–57.

Schott C. 1984. *Cerambyx cerdo* dans des bois fossiles // Bull. Soc. entomol. Mulhouse (Aout-Sept.). P. 48.

Schram F. R. 1983. Method and madness in phylogeny / Schram F. R. (ed.). Crustacean Phytogeny.

Rotterdam: Balkema. P. 331–350.
Schulz P. 1927. Diatomeen aus norddeutschen Basalttuffen und -Tuffgeschieben // Zeitschr. Geschiebekunde u. Flachlandsgeol. Vol. 3 (1). P. 66–78; Vol. (2). P. 118–126.
Schwarz A. 1931. Insektenbegräbnis im Meer // Natur u. Mus. Bd. 61. H. 19. S. 453–465.
Schwind R. 1989. A variety of insects are attracted to water by reflected polarized light // Naturwissenschaften. Vol. 76. No. 8. P. 377–378.
Scott A.C. 1977. Coprolites containing plant material from the Carboniferous of Britain // Palaeontology. Vol. 20. P. 59–68.
Scott A.C., Taylor Th.N. 1983. Plant/animal interaction during the Upper Carboniferous // Botan. Rev. Vol. 49. P. 259–307.
Scudder S.H. 1890a. A classed and annotated bibliography of fossil insects // U.S. Geol. Surv. Bull. Vol. 69. P. 1–101.
Scudder S.H. 1891. Index to the known fossil insects of the World including myriapods and arachnids // U.S. Geol. Surv. Bull. Vol. 71. 744 p.
Sdzuy K. 1962. Über das Entzerren von Fossilien (mit Beispielen aus der unterkarbonischen Saukianda-Fauna) // Paläontol. Zeitschr. Vol. 36. No. 3–4. P. 275–284.
Seely M.K., Mitchell D. 1986. Termite casts in Tsondab Sandstone // Palaeoecol. Africa Surround. Islands. Vol. 17. P. 109–112.
Seilacher A. 1997. The meaning of the Cambrian Explosion // Bull. Nat. Mus. Nat. Sci. Vol. 10. P. 1–9.
Seilacher A. 1992. Vendobiontia als Alternative zu Vielzellern // 34 Phylogenetisches Symposium in Hamburg. / Mitt. Hamburg.zool. Mus. Inst. Bd. 89. Ergebnisband 11. S. 9–20.
Seilacher A., Reif W.-E., Westphal F. 1985. Sedimentological, ecological and temporal patterns of fossil Lagerstatten / Whittington H.B., Conway Morris S. (eds.). // Extraordinary Fossil Biotas: Their Ecological and Evolutionary Significance. Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 311. P. 5–23.
Seki H., Taga N. 1963. Microbiological studies on the decomposition of chitin in marine environments. I. Occurrence of chitinoclastic bacteria in the neritic region // J. Oceanogr. Soc. Japan. Vol. 19. P. 101–108.
Seki H., Taga N. 1965. Microbiological studies on the decomposition of chitin in marine environments. VIII. Distribution of chitinoclastic bacteria in the pelagic and neritic waters // J. Oceanogr. Soc. Japan. Vol. 21. P. 174–187.
Seki H., Miyamoto Sh., Yamamoto H. 1990. Chitin dynamics in the freshwater environment // Abstr. 5th Internat. Congr. Ecology, Yokohama, Aug. 23–30, 1990. Yokohama. P. 239.
Selden P.A., White D.E. 1983. A new Silurian Arthropod from Lesmahagow, Scotland // Spec. Papers Palaeontol. No. 30. P. 41–50.
Sellick J.T.C. 1994. Phasmida (stick insect) eggs from the Eocene of Oregon //Palaeontology. Vol. 37. No. 4. P. 913–921.
Senut B., Pickford M., Ward J. 1994. Biostratigraphie des éolianites néogènes du sud de la Spergebiet (Désert de Namib, Namibie) // C.R. Acad. Sci. (Paris) Ser. 2. Vol. 318. P. 1001–1007.
Sharma B.D., Harsch R. 1989. Activities of phytophagous arthropods (wood borers) on extinct plants from the Mesozoic of the Rajmahal Hills, India // Bionature. Vol. 9. No. 1. P. 29–34.
Sharov A.G. 1966a. Basic Arthropodan Stock. London, Pergamon Press. 271 p.
Shcherbakov D.E. 1999. Controversies over the insect origin revisited. Proceedings of the First Palaeoentomological Conference Moscow 1998. Bratislava, AMBA projects. P. 65–72.
Shear W.A., Bonamo P.M., Griedson J.D., Rolf W.D.I., Smith E.L., Norton R.A. 1984. Early land animals in North America: Evidence from Devonian age arthropods from Gilboa, New York

// Science. Vol. 224. P. 492–494.
Shear W.A., Kukalová-Peck J. 1990. The ecology of Paleozoic terrestrial arthropods: the fossil evidence // Canad. J. Zool. Vol. 68. P. 1807–1834.
Shedrinsky A., Wampler Th.P., Grimaldi D. 2001. Burmese amber revisited (data on chemical composition of newly excavated material) / Krzeminska E., Krzeminski W. (eds.). Fossil insects. Second International Congress on Palaeoentomology, 5–9 September, 2001, Krakow, Poland. Abstracts volume. Institute for systematics and evolution of animals, Polish Academy of Science, Krakow. P. 66–67.
Sher A.V., Kuzmina S.A., Kiselyov S.V., et al. 2006. QUINSIB. The Database on Quaternary Insects of Northeastern Siberia: Preliminary Version 3 (04.06).
Shipman P., Walker A. 1980. Bone-collecting by harvesting ants // Paleobiology. Vol. 6. No. 4. P. 496–502.
Shram F.R. 1971. A strange arthropod from the Mazon Creek of Illinois and the Trans Permo-Triassic Merostomoidea (Trilobitoidea) // Fieldiana. Geol. Vol. 20. P. 85–102.
Shram F.R., Rolfe W.D.I. New eutycarcinoid arthropods from the Upper Pennsylvanian of France and Illinois // Journ. Paleontol. Vol. 56. P. 1434–1450.
Shurin J.B., Gruner D.S., Hillebrand H. 2005 (2006)All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs // Proc. Roy. Soc. Ser. B. Vol. 273. P. 1–9.
Sieber F.M. 1820. Beschreibendes Verzeichniss der in den Creta, Aegypten und Palestina gesammelten Alterhumer und andere Kunst- und Natur-Producte, nebst einer Abhandlung uber agyptische Mumien. Graffer, Wien. 86 S.
Sieburth J. McN. 1979. Sea Microbes. Oxford Univ. Press, London. 491 p.
Silva D., da, Pereira de Arrudo G. 1976. Insetos (Hymenoptera) cretaceos do grupo Araripe — Nordeste do Brasil // An. Univ. fed. rural Pernambuco 1. P. 45–54.
Simms M.J. 1990. Triassic paleokarst in Britain // Cave Science. Vol. 17. P. 93–101.
Sinitshenkova N.D. 2002. Ecological history of the aquatic insects / Rasnitsyn, A.P., Quicke, D.L.J. (eds.) // History of Insects. Dodrecht etc., Kluwer Academic Publishers. P. 388–417.
Skalski A.W. 1975. Notes on present status of botanical and zoological studies of ambers // Studi e recerche sulla problematica dell'ambra 1. Consiglio Nazionale della Recerche, Roma. P. 153–175.
Skalski A.W. 1992. The possibility of influence of phenological factors on composition of the Lepidoptera in the Baltic and Saxonian amber // VIII Europ. Congress of Lepidopterology, Helsinki, April 19–23, 1992. Abstracts. P. 31.
Skalski A.W., Veggiani A. 1990. Fossil resin in Sicily and the Northern Apennines; geology and organic content // Prace Muz. Ziemi. Vol. 41. P. 37–49.
Sleeper E.L. 1968. A new fossil weevil from Nevada (Coleoptera: Curculionidae) // Bull. S. Calif. Acad. Sci. Vol. 67. No. 3. P. 196–198.
Sly P.G. 1978. Sedimentary processes in lakes / Lerman, A. (ed.). Lakes – Chemistry, Geology, Physics. Springer-Verlag, New York. P. 65–89.
Smith D.M. 1999. Comparative taphonomy and paleoecology of insects in lacustrine deposits // Proc. First Palaeoentomol. Conf., Moscow, 1998. AMBA projects Internat., Bratislava. P. 155–162.
Smith D.M. 2000. Beetle taphonomy in a recent ephemeral lake, Southeastern Arizona // Palaios. Vol. 15. No. 2. P. 152–160.
Smith R.M.H., Mason T.R., Ward J.D. 1993. Flash-flood sediments and ichnofacies of the Late Pleistocene Homeb Silts, Kuiseb River, Namibia // Sedim. Geol. Vol. 85. P. 579–599.
Smuts J.C. 1987. Holism and evolution. Cape Town, N & S Press. 361 p.

Snodgrass R.E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora, and Arthropoda // Smithsonian Mascellaneous Collections. Vol. 97. No. 6. P. 1–159.

Sommer U. (ed). 1989. Plancton ecology: succession in plankton communities. Berlin, Springer.

Southcott R.V., Lange R.T. 1971. Acarine and other microfossils from the maslin Eocene, South Australia // Rec. S. Austral. Mus. Vol. 16. No. 7. P. 1–21.

Spalding J.B. 1979. The aeolian ecology of White Mountain Peak, California: windblown insect fauna // Arctic and Alpine Res. Vol. 11. No. 1. P. 83–94.

Sparks A.N., Jackson R.D., Carpenter J.E., Muller R.A 1986. Insects captured in light traps in the Gulf of Mexico // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol. 79. No. 1. P. 132–139.

Spears T., Abele L.G. 1998. Crustacea phylogeny inferred from 18S rDNA // R.A. Fortey, R.H. Thomas (eds.) Arthropod relationships. Systematic Association Special Volume Series 55. London etc., Chapman and Hall. P. 169–187.

Stankiewicz B.A., Briggs D.E.G., Evershed R.P,. Duncan I.J. 1997b. Chemical preservation of insect cuticles from the Pleistocene asphalt deposits of California, USA // Geochim. Cosmochim. Acta 61: 2247–2252.

Stankiewicz B.A., Briggs, D.E.G., Evershed R.P., Flannery M.B., Wuttke M. 1997a. Preservation of chitin in 25 million-year-old fossils // Science. Vol. 5318. P. 1541–1543.

Stankiewicz B.A., Briggs D.E.G., Evershed R.P., Miller R.F., Bierstedt A. 1998a. The fate of chitin in Tertiary and Quaternary strata //Stankiewicz B.A., Van Bergen P.F. (eds.). Nitrogen-Containing Molecules in the Biosphere and Geosphere. /Amer. Chem. Soc. Symp. Series 707: 211–225.

Stankiewicz B.A., Mastalerz M., Hof C.H.J., Bierstedt A., Flannery M.B., Briggs D.E.G., Evershed R.P. 1998b. Biodegradation of the chitin-protein complex in crustacean cuticle // Organ. Geochem. Vol. 28. P. 67–76.

Stankiewicz B.A., Poinar H.N., Briggs D.E. G., Evershed R.P., Poinar G.O., Jr. 1998c. Chemical preservation of plants and insects in natural resins // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 265. P. 641–647.

Stankiewicz B.A., Scott A.C., Collinson M.E., Finch P., Mosle B., Briggs D.E.G., Evershed R.P. 1998d. The molecular taphonomy of arthropod and plant cuticles from the Carboniferous of North America // J. Geol. Soc., London. Vol. 155. P. 453–462.

Stanley S.M. 1975. A theory of evolution above the species level // Proc. Nat. Acad. Sci. US. Vol. 72. P. 646–650.

Stark D.M. 1976. Paleolimnology of Elk Lake, Itasca State Park, northwestern Minnesota // Arch. Hydrobiol. Suppl. Vol. 50. No. 2–3. P. 208–274

Starobogatov Ya.I. 1991. Problems in the nomenclature of higher taxonomic catgories // Bull. Zool. Nom. Vol. 48. P. 6–18.

Statzner B., Gore J.A., Resh V.H. 1988. Hydraulic river ecology: observed patterns and potential application // J. North Amer. Benthol. Soc. Vol. 7. P. 307–360.

Stauffer P.H. 1979. A fossilized honeybee comb from Late Cenozoic cave deposits at Batu Caves, Malay Peninsula // J. Paleontol. Vol. 53. P. 1416–1421.

Stefanescu C. 1997. Butterflies and moths (Insecta, Lepidoptera) recorded at sea off Eivissa and Barcelona (Western Mediterranean) in October 1996 // Boll. Soc. Hist. Natur. Balears. Vol. 40. P. 51–56.

Stiger M.A. 1977. Anasazi Diet: The Coprolite Evidence. Unpublished Masters Thesis, Dept. of Anthropology, Univ. Colorado, Boulder (cited after Elias 1994).

Storch G. 1978. *Eomanis waldi*, ein Schuppentier aus dem Mittel-Eozän der «Grube Messel» bei Darmstadt (Mammalia, Pholidata) // Senckenberg Lethaea. Vol. 59. No. 4–6. P. 503–529.

Stuart M. 1923. Amber and the dammar of living bees // Nature. Vol. 111. P. 83–84.
Štys P., Bilinski S. 1990. Ovariole types and the phylogeny of hexapodes // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc. Vol. 65. P. 401–429.
Štys P., Zrzavy J., Weida F. 1993. Phylogeny of the Hexapoda and ovarian metamerism // Biol. Rev. Vol. 68. P. 365–369.
Suchy J. 1991. Nouzova potrava slunéček (Col., Coccinellidae) v roce jejich premnozeni // Zpr. Muz. Zapadočes. Kraje-Prir. Vol. 41. P. 77–80.
Suess E. 1979. Mineral phases formed in anoxic sediments by microbial decomposition of organic matter // Geochim. Cosmochim. Acta. Vol. 43. P. 339–352.
Summers R. 1967. Archaeological distribution and a tentative history of tsetse infestation in Rhodesia and the northern Transvaal // Arnoldia. Vol. 3. No. 13. P. 1–18.
Sundberg P., Pleijel F. 1994. Phylogenetic classification and the definition of taxon names // Zoologica Scr. Vol. 23. P. 19–25.
Suno-Uchi N., Sasaki F., Chiba S., Kawata M. 1997. Morphological stasis and phylogenetic relationships in tanpole shrimps, *Triops* (Crustacea: Notostraca) // Biol. J. Linnean Soc. Vol. 61. P. 439–457.
Surdam R.C., Wolfbauer C.A. 1975. Green River Formation, Wyoming: a playa-lake complex // Geol. Soc. America Bull. Vol. 86. P. 335–345.
Tafforeau P. et al. 2006. Application of X-ray synchrotron imaging for non-destructive studies of paleontological specimens // Applied Physics. Ser. A. P. 195–202.
Taggart R.E., Cross A.T. 1980. Vegetation change in the Miocene Succor Creek flora of Oregon and Idaho: case study in paleosuccession // Dilcher D.L., Taylor T.N. (eds.). Biostratigraphy of Fossil Plants. Dowden, Hutchinson, Ross, Stroudsburg. P. 185–210.
Tanabe Kazushige, Kase Tomoki (eds.) 2003. The origin and Early Evolution of Metazoa // Paleontological Research. Vol. 7. No. 1. 104 p.
Tarnocai C., Smith C.A.S. 1991. Paleosols of the fossil forest area, Axel Heiberg Island // Christie R.L., McMillan N.J. (eds.). Tertiary Fossil Forests of the Geodetic Hills, Axel Heiberg Island, Arctic Archipelago / Geol. Surv. Canada Bull. Vol. 403. P. 171–183.
Tasch P. 1969. Branchiopoda. Treatise on Invertebrate Paleontology // Arthropoda. Vol. 4. 1. Pt. R. P. 128–191.
Taylor L.R. 1960. The distribution of insects at low levels in the air // J. Anim. Ecol. Vol. 29. P. 45–63.
Taylor L.R. 1967. The effect of weather on the height of flight of insects // Biometeorology. Vol. 2 (2). Pergamon Press, Oxford etc. P. 583–584.
Taylor T.N., Scott A.C. 1983. Interactions of plants and animals during the Carboniferous // Bioscience. Vol. 33. No. 8. P. 488–493.
Teichmuller M. 1989. The genesis of coal from the viewpoint of coal petrology // Internat. J. Coal Geol. Vol. 12. P. 1–87.
Teskey H.J., Turnbull C. 1979. Diptera puparia from pre-historic graves // Canad. Entomol. Vol. 111. No. 4. P. 527–528.
Thomas B.R. 1969. Kauri resins — modern and fossil // Eglington G., Murphy M.T.J. (eds.). Organic Geochemistry, Methods and Results. Longman, London. P. 599–618.
Thomas B.R. 1970. Modern and fossil plant resins // Harborne J.B. (ed.). Phytochemical Phylogeny. Academic Press, New York. P. 59–79.
Thomasson J.R. 1982. Fossil grass anthoecia and other plant fossils from arthropod burrows in the Miocene of Western Nebraska // J. Paleontol. Vol. 56. No. 4. P. 1011–1017.
Thompson L.G., Davis M.E., Mosley-Thompson E., Sowers T.A., Henderson K.A., Zagorodnov

V.S., Lin P.-N., Mikhalenko V.N., Campen R.K., Bolzan J.F., Cole-Dai J., Francou B. 1998. A 25,000-year tropical climate history from Bolivian ice cores // Science. Vol. 282. P. 1858–1864.

Thornton I.W.B., New T.R., McLaren D.A., Sudarman H.K., Vaughan P.J. 1988. Air-borne arthropod fall-out on Anak Krakatau and a possible pre-vegetation pioneer community // Philos. Trans. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 322. No. 1211. P. 471–479.

Tiegs O.W. 1947. The development and affinities of the Pauropoda, based on a study of *Pauropus silvaticus* // Quarterly J. of Microscopical Science. Vol. 88. P. 165–267, 275–336.

Tilley D.B., Barrows T.T., Zimmerman E.C. 1997. Bauxitic insect pupal cases from northern Australia // Alcheringa. Vol. 21. P. 157–160.

Tillyard R.J. 1922a. An insect wing in a crystal of selenite // Rec. Geol. Surv. N. S. Wales Vol. 10. P. 205–207.

Tillyard R.J. 1930. The evolution of the class Insecta // Pap., Proc. R. Soc. Tasmania 1930. 1–89.

Tomlinson A.I. 1973. Meteorological aspects of trans-Tasman insect dispersion // New Zeal. Entomol. Vol. 5. P. 253–268.

Townsend J.I. 1994. Carabidae of the Manawatu-Horowhenua lowlands as revealed by collections from coastal flood debris // New Zeal. Entomol. Vol. 17. P. 7–13.

Tschirch A., Stock E. 1936. Die Harze. Die botanischen und chemischen Grundlagen unserer Kenntnisse über die Bildung, die Entwicklung und die Zusammensetzung der pflanzlichen Exkrete. Bd. 2. 2. Halfte. 2. Teil. Borntraeger, Berlin: i–xv + 1017–1858.

Turnock W.J., Turnock R.W. 1979. Aggregations of lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) on the shores of Lake Manitoba // Manitoba Entomol. Vol. 13. P. 21-22.

Tuxen S.L. 1963. Art- und Gattungsmerkmal bei den Proturen // Entomol. medd. Vol. 32. P. 84–98.

Tuxen S.L. 1967. Australian Protura, their phylogeny and zoogeography // Ztschr. zool. Syst. und Evolutionforsch. Vol. 5. P. 1–53.

Tyler P.A., Buckney R.T. 1980. Ferromanganese concretions in Tasmanian lakes // Austral. J. Mar. Freshwater Res. Vol. 31. No. 4. P. 525–531.

Ullrich W.G. 1972. Untersuchungen über die Käferfauna eines frühgeschichtlichen Bohlweges aus dem Wittmoor bei Duvenstedt // Faun.-Ökol. Mitteil. Vol. 4. No. 4. P. 119–126.

Usinger R.L. 1958. «Harzwanzen» or «resin bugs» in Thailand // Pan-Pacif. Entomol. Vol. 34. 52 p.

Uutala A.J. 1990. *Chaoborus* (Diptera: Chaoboridae) mandibles — paleolimnological indicators of the historical status of fish populations in acid-sensitive lakes // J. Paleolimnol. Vol. 4. P. 139–151.

Vaccary N.E., Edgecombe G.D., Escudero C. 2004. Cambrian origin and affinities of an enigmatic fossil group of arthropods // Nature. Vol. 430. P. 554–557.

Van Devender T.R., Hall W.E. 1994. Holocene arthropods from the Sierra Bacha, Sonora, Mexico, with emphasis on beetles (Coleoptera) // Coleopterists Bull. Vol. 48. No. 1. P. 30–50.

Van Valen L. 1973. A new evolutionary law // Evol. Theory. Vol. 1. P. 1–30.

Van Valen L. 1976. Energy and evolution // Evol. Theory. Vol. 1. P. 179–229.

Van Valen L. 1982. Integration of species: stasis and biogeography // Evol. Theory. Vol. 6. P. 99–112.

Vávra N. 1993. Chemical characterization of fossil resins («amber»). A critical review of methods, problems and possibilities: determination of mineral species, botanical sources and geographical attribution // Abhandl. Geol. B. Vol. 49. P. 147–157.

Vávra N., Vycudilik W. 1976. Chemische Untersuchungen an fossilen und subfossilen Harzen // Beitr. Palaontol. Osterr. Vol. 1. P. 121–135.

Venables E.M., Taylor H.E. 1963. An insect fauna of the London Clay // Proc. Geol. Assoc. Vol.

73. No. 3. P. 273–279.
Vervoenen M. 1991. Pleistocene vleesvliegen-puparia uit hoornpitten van *Bison priscus* // Cranium. Vol. 9. No. 2. P. 57–58.
Voigt E. 1937. Der Erhaltungszustand der tierischen Einschlüsse im Bernstein // Chem. Zeit. Vol. 83. P. 122–126.
Voigt E. 1938. Ein fossiler Seitenwurm (*Gordius tenuifibrosus* n.sp.) aus der eozanen Braunkohle des Geiseltales // Nova Acta Leopold. n.F. Vol. 5 (31). P. 351–360.
Voigt E. 1952. Ein Haareinschlüss mit Phthirapteren Eiern in Bernstein // Mitt. geol. St.-Inst. Hamburg. Bd. 21. S. 59–74.
Voigt E. 1957. Ein parasitischer Nematode in fossiler Coleopteren-Muskulatur aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle (Saale) // Palaontol. Zeitschr. Bd. 31. H. 1–2. S. 35–39.
Waage J.K. 1976. Insect remains from ground sloth dung // J. Paleontol. Vol. 50. No. 5. P. 991–994.
Wagensberg J., Brandão C.R.F. 1998. Criteria for a taphonomy of amber inclusions. World Congress on Amber Inclusions, 20–23 Oct. 1998, Vitoria-Gasteiz, Alava, Basque Country [Abstracts, Program]. 105 p.
Wagner T., Nienhuis C., Barthlott W. 1996. Wettability and contaminability of insect wings as a function of their surface sculptures // Acta Zool. (Stockholm). Vol. 77. P. 213–225.
Walden K.K., Robertson H.M. 1997. Ancient DNA from amber fossil bees? // Molec. Biol. Evol. Vol. 14. P. 1075–1077.
Walker I.R. 1987. Chironomidae (Diptera) in paleoecology // Quaternary Sci. Reviews. Vol. 6. P. 29–40.
Walker I.R. 1995. Chironomids as indicators of past environmental changes // Armitage P.D., Cranston P.S., Pinder L.C.V. (eds.). The Chironomidae: Biology and Ecology of Non-Biting Midges. Chapman, Hall, London. P. 405–422.
Walker I.R., Mathewes R.W. 1987. Chironomidae (Diptera) and postglacial climate at Marion Lake, British Columbia, Canada // Quatern. Res. Vol. 27. P. 89–102.
Walker I.R., Mathewes R.W. 1988. Late Quaternary fossil Chironomidae (Diptera from Hippa Lake, Queen Charlotte Islands, British Columbia, with special reference to *Corynocera* Zett // Canad. Entomol. Vol. 120. P. 739–751.
Walker I.R., Mathewes R.W. 1989a. Early postglacial chironomid succession in southwestern British Columbia, Canada, and its paleoenvironmental significance // J. Paleolimnol. Vol. 2. P. 1–14.
Walker I.R., Mathewes R.W. 1989b. Much ado about dead Diptera // J. Paleolimnol. Vol. 2. P. 19–22.
Walker I.R., Mathewes R.W. 1989c. Chironomidae (Diptera) remains in surficial lake sediments from the Canadian Cordillera: analysis of the fauna across an altitudinal gradient // J. Paleolimnol. Vol. 2. P. 61–80.
Walker I.R., Paterson C.G. 1983. Post-glacial chironomid succession in two small, humic lakes in the New Brunswick – Nova Scotia (Canada) border area // Freshw. Invert. Biol. Vol. 2. P. 61–73.
Walker I.R., Paterson C.G. 1985. Efficient separation of subfossil Chironomidae from lake sediments // Hydrobiologia. Vol. 122. No. 2. P. 189–192.
Walker I.R., Smol J.P., Engstrom D.R., Birks H.J.B. 1991b. An assessement of Chironomidae as quantitative indicators of past climatic change // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 48. P. 975–987.
Walossek D. 2003. The «Orsten» window – a three-dimensionally preserved Upper Cambrian meiofauna and its Contribution to our understanding of the evolution of Arthropoda // Tanabe Kazushige, Kase Tomoki (eds.) The origin and Early Evolution of Metazoa / Paleontological Research. Vol. 7. No. 1. 104 p.

Walossek D. 1999. On the Cambrian diversity of Crustacea / F.R. Schram, J.C. vonVaupel Klein (eds.) Crustaceans and the Biodiversity Crisis. Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam, Netherlands, July 20–24. 1999. Vol. 1. Brill Academic Publishers, Leiden. P. 3–27.

Wang X.S., Poinar H.N., Poinar G.O., Jr., Bada J.L. 1995. Amino acids in the amber matrix and in entombed insects / Anderson K.B., Crelling J.C. (eds.). Amber, Resinite and Fossil Resins. ACS Symposium Series, Washington. P. 256–262.

Wappler T. 2003. Systematik, Phylogenie, Taphonomie und Paläoökologie der Insekten aus dem Mittel-Eozän des Eckfelder Maares, Vulkaneifel. Clausthaler Geowissenschaften 2: VIII+241.

Ward W.A. 1978. Studies on Scarab Seals. Vol. I. Pre-12-th Dynasty Scarab Amulets. Aris, Phillips Ltd., Warminster, Wilts.: 116 p.

Warner R.E., Smith C.E., Jr. 1968. Boll weevil found in pre-Columbian cotton from Mexico // Science. Vol. 162. P. 911–912.

Warnes C.E., Randles C.I. 1980. Succession in a microbial community associated with chitin in Lake Erie sediment and water // Ohio J. Sci. Vol. 80. No. 6. P. 250–255.

Warwick W.F. 1980a. Palaeolimnology of the Bay of Quinte, Lake Ontario: 2800 years of cultural influence // Canad. Bull. Fish. Aquat. Sci. Vol. 206. P. 1–118.

Warwick W.F. 1980b. Chironomidae (Diptera) responses to 2800 years of cultural influence: a palaeolimnological study with special reference to sedimentation, eutrophication, and contamination processes // Canad. Entomol. Vol. 112. P. 1193–1230.

Washburn J.O., Washburn L. 1984. Active aerial dispersal of minute wingless arthropods: exploitation of boundary-layer velocity gradients // Science Vol. 223. No. 4640. P. 1088–1089.

Wasmund E. 1926. Biocoenose und Thanatocoenose. Biosoziologische Studie über Lebensgemeinschaften und Totengesellschaften // Arch. Hydrobiol. Vol. 17. P. 1–116.

Waters T.F. 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams // Ecology Vol. 46. P. 327–334.

Wedmann S. 2000. Die Insekten der Oberoligozänen Fossillagerstätte Enspel (Westerwald, Deutschland) – Systematik, Biostratonomie und Paläoökologie // Mainzer Naturwiss. Arch., Baih. Vol. 32. P. 1–154.

Weigelt J. 1935. Was bezwecken die Hallenser Universitäts-Grabungen in der Braunkohle des Geiseltales? // Natur u. Volk. Bd. 65. S. 347–356.

Weissmann G. 1966. Distributution of terpenoids // Swain T. (ed.). Comparative Phytochemistry. Academic Press, New York. P. 97–120.

Weitschat W. 1997. Bitterfelder Bernstein — ein eozäner Bernstein auf miozäner Lagerstätte // Metalla. Vol. 66. Sonderheft. P. 71–84.

Weitschat W., Wichard W. 1998. Atlas der Pflanzen und Tiere im Baltischen Bernstein. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 256 S.

Wellington W.G. 1954. Atmospheric circulation processes and insect ecology // Canad. Entomol. Vol. 86. P. 312–333.

Weninger G. 1968. Vergleichende Drift-Untersuchungen an niederösterreicheschen Fliessgewässern (Flysch-, Gneiss-, Kalkformaton) // Schweiz. Zeitschr. Hydrol. Vol. 30. P. 138–185.

Whalley P.E.S. 1978. New taxa of fossil and recent Micropterygidae with a discussion on their evolution and comment on the evolution of Lepidoptera (Insecta) // Ann. Transvaal Mus. Vol. 31. P. 71–86.

Wheeler W.C. 1998. Sampling, groundplans, total evidence and the systematics of arthropods // R.A. Fortey, R.H. Thomas (eds.). Arthropod relationships. Systematic Association Special Volume Series 55. London etc., Chapman and Hall. P. 87–96.

Wheeler W.C., Whiting M., Wheeler Q.D., Carpenter J.M. (2001) The phylogeny of the extant hexapod orders // Cladistics. Vol. 17. P. 113–169.
Whitmore T.C. 1980. Utilization, potential and conservation of *Agathis*, a genus of tropical Asian conifers // Econom. Botan. Vol. 34. P. 1–12.
Whittington H.B., Briggs D.E.G. 1985. The largest Cambrian animal, *Anomalocaris*, Burges Shale, British Columbia. Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. Vol. 309. P. 569–609.
Wichard W., Weitschat W. 1996. Wasserinsekten im Bernstein. Eine paläobiologische Studie // Entomol. Mitt. Lobbecke Muz.+Aquazoo. Vol. 4. P. 1–122.
Wiederholm T., Erikson L. 1979. Subfossil chironomids as evidence of eutrophication in Ekoln Bay, Central Sweden // Hydrobiologia. Vol. 62. No. 3. P. 195–208.
Wilby P.R. 1993. The role of organic matrices in post-mortem phosphatization of soft-tissues // Kaupia. Vol. 2. P. 99–113.
Wiley E.O. 1979. An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems // Syst. Zool. Vol. 28. P. 308–337.
Wille A. 1983. Biology of the stingless bees // Annu. Rev. Entomol. Vol. 28. P. 41–64
Wille A., Michener C.D. 1973. The nest architecture of stingless bees with special reference to those of Costa Rica (Hymenoptera, Apidae) // Rev. Biol. Trop. Vol. 21 (suppl. 1). P. 1–278.
Willems H., Wüttke M. 1987. Lithogenese lakustriner Dolomite und mikrobiell induzierte Weichteil-Erhaltung bei Tetrapoden des Unter-Rotliegenden (Perm, Saar-Nahe-Becken, SW-Deutschland) // Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abhandl. Vol. 174. P. 213–238.
Willemstein S.C. 1980. Pollen in Tertiary insects // Acta Botan. Neerland. Vol. 29. P. 57–58.
Williams C.B. 1958. Insect Migration, Collins, London. P. 235 p.
Williams D.D. 1980. Invertebrate drift lost to the sea during low flow conditions in a small coastal stream in Western Canada // Hydrobiologia. Vol. 75. No. 3. P. 251–254.
Wills M.A., Briggs D.E.G., Fortey R.A., Wilkinson M. 1995. The significance of fossils in understanding of arthropod evolution // Verhandlungen deutsches zoologisches Gesellschaft. Vol. 88. P. 203–215.
Wilson H.M. 2005. Zosterogrammida, a new order of millipedes from the Middle Silurian of Scotland and the Upper Carboniferous of Euramerica // Palaeontology. Vol. 48. P. 1101.
Wilson H.M., Almond J.E. 2001. New euthicarcinoids and an enigmatic arthropod from the British Coal Measures // Palaeontology. Vol. 44. P. 143–156.
Wilson, M.V.H. 1980. Eocene lake environments: depth and distance-from-shore variation in fish, insect, and plant assemblages // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 32. P. 21–44.
Wilson M.V.H. 1988a. Reconstruction of ancient lake environments using both autochthonous and allochthonous fossils // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 62. P. 609–623.
Wilson M.V.H. 1988b. Taphonomic processes: information loss and information gain // Geosci. Canada. Vol. 15. No. 2. P. 131–148.
Wilson R.S., Bright P.L. 1973. The use of chironomid pupal exuviae for characterizing streams // Freshwater Biol. Vol. 3. No. 3. P. 283–302.
Wilson R.W. 1989. Rodent origin. // Papers on fossil rodents / Black C.C., Dawson M.R. (eds.). / Sci. Ser. Los Angeles Mus. Vl. 33. P. 3–6.
Woese C.R. 1987. Microevolution in the microscopic world // Patterson C. (ed.). Molecules and morphology in evolution: conflict or compromise? Cambridge, etc.: Cambridge University Press. P. 177–202.
Wolff W.W., Sparks A.N., Pair S.D., Westbrook J.K., Truesdale F.M. 1986. Radar observations and collections of insects in the Gulf of Mexico // Danthanarayana W. (ed.). Insect Flight: Dispersal and Migration. Springer, Berlin – Heidelberg – New York. P. 221–234.

Wootton R.J. 1988. The historical ecology of aquatic insects: an overview // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 62. P. 477–492.

Worthy T.H. 1984. Faunal and floral remains from F1, a cave near Waitomo // J. R. Soc. New Zealand. Vol. 14. No. 4. P. 367–377.

Wright V.P. (ed.). 1986. Palaeosols: Their Recognition and Interpretation. Blackwell, London. 315 p

Wunderlich J. 1988. Die fossilen Spinnen im Dominikanischen Bernstein // Beiträge zur Araneologie 2. Verlag Jörg Wunderlich, Straubengardt. 378 S.

Wunderlich J. 1999. Two subfamilies of spiders (Araneae, Linyphiidae: Erigoninae and Anapidae: Mysmeninae) new to Dominican amber — or falsificated amber? // Estud. Mus. Cienc. Natur. Alava. Vol. 14 (Num. Espec. 2). P. 167–172.

Wüttke M. 1983. «Weichteil-Erhaltung» durch lithifizierte Mikroorganismen bei mittel-eozänen Vertebraten aus den Ölschiefern der «Grube Messel» bei Darmstadt // Senckenberg Lethaea. Vol. 64. P. 509–527.

Wylie F.R., Walsh G.L., Yule R.A. 1987. Insect damage to aboriginal relics at burial and rock-art sites near Carnarvon in Central Queensland // J. Austral. Entomol. Soc. Vol. 26. P. 335–345.

Yaalon D.H. (ed.). 1971. Paleopedology: Origin, Nature, and Dating of Paleosols. Internat. Soil Science Society, Israel Universities Press, Jerusalem. 350 p.

Yamamoto H., Seki H. 1979. Impact of enrichment in a waterchestnut ecosystem at Takahamairy Bay of Lake Kasumigaura, Japan. IV. Population dynamics of secondary producers as indicated by chitin // Water, Air, and Soil Pollution. Vol. 12. P. 519–527.

Yingst J.Y., Rhoads D.C. 1978. Seafloor stability in central Long Island Sound. II. Biological interactions and their importance for seafloor erodability // Wiley M. (ed.). Estuarine Interactions. Academic Press, New York. P. 245–260.

Yoshimoto C.M., Gressitt J.L. 1959. Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific. Pt. 2 // Proc. Hawaiian Entomol. Soc. Vol. 17. No. 1. P. 150–155.

Yoshimoto C.M., Gressitt J.L. 1960. Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific. Pt. 3 // Pacif. Insects. Vol. 2. No. 2. P. 239–243.

Yoshimoto C.M., Gressitt J.L. 1961. Trapping of air-borne insects on ships in the Pacific. Pt. 4 // Pacif. Insects. Vol. 3. No. 4. P. 556–558.

Yoshimoto C.M., Gressitt J.L. 1963. Trapping of air-borne insects in the Pacific-Antarctic area. Pt. 2 // Pacif. Insects. Vol. 5. No. 4. P. 873–883.

Yoshimoto C.M., Gressitt J.L., Mitchell C.J. 1962. Trapping of air-borne insects in the Pacific-Antarctic area. Pt. 1. // Pacif. Insects. Vol. 4. No. 2. P. 847–858.

Yoshizawa K., Johnson K.P. 2005. Aligned 18S for Zoraptera (Insecta): Phylogenetic position and molecular evolution // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 37. P. 572–580.

Yuretich R.F. 1984. Yellowstone fossil forests: new evidence for burial in place // Geology Vol. 12. P. 159–162.

Zazula G.D., Froese D.G., Elias S., Kuzmina S., Farge C.L., Reyes A. V., Sanborn P.T., Schweger Ch.E., Scott Smith C.A., Mathewes R.W. 2006. Vegetation buried under Dawson tephra (25,300 ^{14}C years BP) and locally diverse late Pleistocene paleoenvironments of Goldbottom Creek, Yukon, Canada // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Vol. 242. P. 253–286.

Zazula G.D., Froese D.G., Elias S.A., Kuzmina S., Mathewes R. Arctic ground squirrels of the mammoth-steppe: paleoecology of middens from the last glaciation, Yukon Territory, Canada. Quaternary Science Reviews (submitted).

Zeuner F.E. 1931. Die Insektenfauna aus dem Böttinger Marmors // Fortschr. Geol. Paläontol. Vol. 19. P. 247–406.

Zeuner F.E. 1938. Die Insektenfauna des Mainzer Hydrobienkalks // Paläontol. Zeitschr. Bd. 20. S.

104–159.
Zeuner F.E. 1939. Fossil Orthoptera Ensifera. British Mus. (Natur. History), London: 321 p. + plate volume.
Zherikhin V.V. 1999. Cladistics in palaeontology: problems and constraints. Proc. First Internat. Palaeoentomol. Conf., Moscow, 1998. AMBA projects Internat., Bratislava. P. 193–199.
Zherikhin V.V. 2002a. Insect trace fossils // Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.). History of Insects. Dodrecht etc., Kluwer Academic Publishers. P. 303–324.
Zherikhin V.V. 2002b. Pattern of insect burial and conservation // Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.). History of Insects. Dodrecht etc., Kluwer Academic Publishers. P. 17–63.
Zherikhin V.V., Ross A.J. 2000. A review of the history, geology and age of Burmese amber (Burmite) // Ross A.J. (ed.). The History, Geology, Age and Fauna (Mainly Insects) of Burmese Amber, Myanmar // Bull. Natur. Hist. Mus. Geol. Vol. 56. No. 1. London. P. 3–10.
Zherikhin V.V., Eskov K.Yu. 1999. Mesozoic and Lower Tertiary resins in former USSR // Estud. Mus. Cienc. Natur. Alava. Vol. 14 (Num. Espec. 2). P. 119–131.
Zherikhin V.V., Mostovski M.B., Vrsansky P., Blagoderov V.A., Lukashevich E.D. 1999. The unique Lower Cretaceous locality Baissa and other contemporaneous fossil insect sites in North and West Transbaikalia // Proc. First Palaeoentomol. Conf., Moscow 1998. AMBA projects Internat., Bratislava. P. 185–192.
Zhou Zh., Zhang B. 1989. A sideritic *Protocupressinoxylon* with insect borings and frass from the Middle Jurassic, Henan, China // Rev. Paleobot. Palynol. Vol. 59. No. 1–4. P. 133–143.
Zhuravlev A.Yu., Riding R. (eds.). 2001. The Ecology of the Cambrian Radiation. New York, Chichester, Columbia Univ. Press. 525 p.
ZoBell C.E., Rittenberg S.C. 1938. The occurrence and characteristics of chitinoclastics in the sea // J. Bacteriol. Vol. 35. P. 275–287.
Zrzavy J., Štys P. 1997. The basic body plan of arthropods: insights from evolution morphology and development biology // J. Evol. Biol. Vol. 10. P. 353–367.
Zrzavy J., Hypša V., Vlášková M. 1998. Arthropod phylogeny: taxonomic congruence, total evidence and conditional combination approaches to morphological and molecular data sets // Fortey R.A., Thomas R.H. (eds.) Arthropod relationships. Systematic Association Special Volume Series 55. London etc., Chapman and Hall. P. 97–107.

СЛОВАРЬ

Подчеркнутым полужирным шрифтом выделены термины, объясненные в Словаре на своем месте.

аберрация: в **эпигенетической концепции эволюции** — неустойчиво реализующийся продукт не стабилизированного пути онтогенеза (в отличие от стабилизированного **креода)**

автотафономические факторы сохранности: свойства самих организмов, важные для тафономического процесса

автотомия: произвольное отбрасывание животным части тела (хвост ящерицы, нога кузнечика и пр.)

автохтонное захоронение: захоронение в условиях, когда тафотоп соответствует биотопу организма

адаптивная норма: см. **стабилизированный эпигенотип**

актуапалеонтология: изучение судьбы трупов в современных танато- и тафоценозах

алканы: ациклические насыщенные углеводороды

аллель: одно из альтернативных состояний гена

аллотафономические факторы сохранности: свойства среды, важные для тафономического процесса, включая **экологические** или **пребуриальные, тафотопические, постбуриальные** и **технические**

аллохтонное захоронение: захоронение в условиях, когда тафотоп не соответствует биотопу организма

амфимиктический вид: двуполо размножающийся (бипарентальный)

антеция: у злаков часть колоска, включающая вполне развитый цветок с прилегающими структурами и соответствующий членик оси цветка

аподема: внутренний вырост **склерита**, служащий местом прикрепления мышц

апоморфия: любое изменение в структуре или функции

ареал-кладограмма: граф-дерево, отражающий генеалогические отношения (историю дивергенции) частей некогда единой территории, населенной данной группой организмов

аридный: пустынный

аристогенез: направленное параллельное изменение в эволюции родственных групп (ср. **ортогенез**)

ароморфоз: крупная адаптивная инновация, расширяющая приспособительный потенциал группы

археметаболия: постепенный метаморфоз с более, чем одной летающей стадией (см. **субимаго**)

аутапоморфия: отличие группы от других по апоморфному (продвинутому, измененному) состоянию признака, возникшему с возникновением данной группы

аутигенные минералы: отложившиеся непосредственно из раствора (не преобра-

зованные)

аутплезиоморфия: отличие группы от других по плезиоморфному состоянию признака (унаследованного от более или менее отдаленного предка данной группы)

базис эрозии: гипсометрический уровень водоема конечного стока, относительно которого вырабатывается равновесный профиль ландшафта

биокласт: биогенные компоненты осадочных пород

биостратиномия: процессы, связанные с формированием **тафоценоза** (переход от **танатоценоза** к **тафоценозу)**

биотоп (местообитание): место формирования **биоценоза**

биоценоз: см. **сообщество**.

броуновская эволюция: эволюция, хаотически меняющая направление (по аналогии с броуновским движением в физике).

варвы: слойки, образовавшиеся в результате сезонного изменения стока в течение года

вентральная сторона: морфологически нижняя.

верификация: окончательное, раз и навсегда, подтверждение высказывания, признание его истинным

викариантная (кладистическая) **биогеография:** концепция, объясняющая закономерности распространения организмов как продукт дивергенции в условиях постепенного расчленения некогда единого ареала

вторичное захоронение: переотложение трупа, в результате которого **ориктотоп** не совпадает с **тафотопом**

галлы: патологические новообразования на органах растений в ответ на воздействие со стороны других организмов, чаще всего насекомых, клещей и грибов

генотип: наследственная информация, которой обладает организм

гиперсалинный: с соленостью выше, чем нормальная морская соленость (т.е. 30–33‰)

гипоавтохтонное захоронение: захоронение организмов, обитавших близ уреза воды того же водоема

гиполимпион: нижняя (под поверхностью скачка плотности) часть водной массы **стратифицированного водоема**

гипотетико-дедуктивный метод познания: выдвижение гипотез относительно познаваемого объекта, системы или процесса с целью их проверки путем сопоставления логических следствий из этих гипотез с наблюдениями

голофилия (монофилия по терминологии кладистов): голофилетическим именуется монофилетический таксон, не имеющий потомков

гомеостат: устройство, осуществляющее гомеостаз, т.е. способность удерживать параметры своих существенных переменных в заданных пределах, несмотря на воздействие (в определенных пределах) внутренних и внешних возмущений; гомеостат У.Р. Эшби действовал путем последовательного перебора дискретных состояний до находки первого обеспечивающего устойчивость в данных условиях

гомоплазия: независимо приобретенное сходство (включая параллелизмы, конвергенции, реверсии и т.п.)

Гондвана: древнее объединение южных материков — Ю. Америки, Африки, Австралии, Антарктиды, а также Индостана и ряда более мелких плит (Аравийской и др.)

града: таксон или группа, выделяемые по достигнутому уровню организации и имеющие по крайней мере потенциально **полифилетическое** происхождение

граспер: питающийся путем захвата и манипулирования индивидуальными частицами пищи (антитеза **фильтратору**)

граф: графическая схема процесса или отношений, состоящая из точек (узлов) и соединяющих их отрезков прямых (ребер); граф называется ориентированным, если одна из вершин (свободных окончаний ребер) принята за начало графа (корень), и неориентированным, если все вершины равноправны

дарвинизм: совокупность теоретических взглядов Ч. Дарвина, важнейшим из которых, но не единственным является **селекционизм**

дедуктивный метод познания: логический вывод истинных заключений из постулатов, принимаемых как истинные

диагенез: совокупность процессов, в основном химических, происходящих в осадке от момента его отложения до превращения его в горную породу; в тафономии — процессы, связанные с формированием **ориктоценоза** (переход от **тафоценоза** к **ориктоценозу)**

диахронные: различающиеся по возрасту

диплотергит: склерит, возникший в результате слияния двух соседних **тергитов**

дисперсалистская биогеография: концепция, рассматривающая распространение группы как результат ее индивидуального расселения через различные барьеры

дорзальная сторона: морфологически верхняя

дрифт: снос (обычно течением)

жоффруизм: направление, придающее особое значение онтогенетическим преобразованиям как механизму эволюции (Чайковский, 2003)

захоронение: изъятие органических остатков из биологического оборота, что является необходимым условием для их сохранения

идиосегмент: сегмент с особой морфологией

изоморфный: совпадающий по форме

имаго: взрослая стадия, у насекомых — размножающаяся крылатая или вторично бескрылая стадия развития.

имманентный: исходно свойственный, исконный, врожденный

инадаптация: относительно быстрое, но одностороннее приспособление, мало перспективное в долгосрочном плане

индуктивный метод познания: логический вывод истинных заключений из наблюденных фактов

инквилин: сожитель, организм, сосуществующий с другим в его гнезде, норе и т.п.

инклюз: органическое включение в ископаемой смоле

инфауна: обитатели донного осадка

ихнофоссилии: ископаемые следы жизнедеятельности организмов

ихноценоз: комплекс ископаемых следов жизнедеятельности организмов (включая постройки, повреждения каких-либо объектов и т.п)

катагенез: изменения, происходящие в уже сформировавшейся осадочной породе.

керогены: битуминозные вещества в осадочных породах

клавус: так называется анальная область крыла, обычно переднего, часто обрывающаяся по клавальной складке или шву, проходящему между жилками CuP и 1A (у тараканов, клопов, цикадок и др.)

клада: **голофилетический** таксон, соответствующий определенной ветви филогенетического древа

кладизм: направление в **таксономии**, утверждающее, что система должна быть изоморфна ее генеалогической истории, выраженной в кладограмме

кластические осадки: обломочные, состоящие из обломков (продуктов эрозии) горных пород

когерентная эволюция: согласованная, медленная и ограниченная по масштабу эволюция членов биоценоза

коллекция: все ископаемые, собранные и оставленные для постоянного хранения**.**

некролизис: процессы, связанные с формированием **танатоценоза** (переход от **биоценоза** к **танатоценозу)**

комменсализм: сосуществование организмов без явных признаков паразитизма и мутуализма

контаминант: загрязнитель, источник загрязнения

контейнер: в тафономии — любой объект (кусок смолы, кусок дерева, кусок горной породы и т. п.), в составе которого захороненный органический остаток может быть перемещен в иной **тафо**- или **ориктотоп**

креационизм: учение о божественном происхождении биологического разнообразия

креод: в **эпигенетической концепции эволюции** — стабилизированная траектория онтогенетического развития (чаще в приложении к конкретным структурам и функциям организма)

криптобионты: обитатели укрытий

куколка: стадия развития насекомых с полным превращением (помимо Scarabaeiformes = Oligoneoptera, также у трипсов и некоторых равнокрылых) между личинкой и имаго с исключительной функцией развития (морфогенеза), не питающаяся и с резко ограниченной подвижностью; соответствует конденсированным нимфальным стадиям насекомых с неполным превращением

Лавразия: древний суперконтинент, объединявший северные материки — Евразию и С. Америку

лагерштетт (Lagerstätte, мн. Lagerstätten): местонахождения и отложения, необычно богатые палеонтологической информацией; подразделяются на концентрационные лагерштетты, возникшие благодаря аккумуляции большого количества остатков, и сохранные лагерштетты, связанные с условиями, особо благоприятными для сохранности остатков, и в частности для структур, не сохраня-

ющихся в других местонахождениях

ламаркизм: совокупность теоретических взглядов Ж.-Б. Ламарка, важнейшими из которых считается объяснение эволюции с помощью имманентных (исходных, врожденных) свойств организмов: стремления к совершенствованию (принцип градации) и способности целесообразной (адаптивной) наследуемой реакции на внешние воздействия, включая прямое действие условий существования и упражнения / неупражнения органов (принцип наследования приобретаемых свойств)

лизизогенное образование смолы: на месте разрушенных секреторных клеток растения

литификация: превращение в горную породу (окаменение)

личинка: стадия развития насекомых с полным превращением между яйцом и куколкой с доминирующей функцией питания и роста и с подавленной функцией развития (морфогенеза); первично более или менее червеобразной формы (с ослабленным разделением на грудь и брюшко), с неполным расчленением антенн и ног (лапка, если и отчленена от голени, в норме не расчленена) и без наружных зачатков крыльев и гениталий. Исходно предшествовала стадии нимфы (как у современных поденок), но у большинства современных насекомых с неполным превращением эмбрионизована (проходит в яйце)

лобоподные животные: имеют конечности (лобоподы), движимые исключительно гидравлически

маты (водорослевые, бактериальные и пр.): многослойное водорослево-бактериальное образование с фотосинтетиками в верхних и редуцентами в нижних слоях; в литературе часто называются также однослойные водорослевые пленки.

менделирование: расщепление признаков в гибридном потомстве согласно законам Г. Менделя

меромиктические водоемы: см. **стратифицированые водоемы**

мероценоз (комплекс частей тела): комплекс неполных остатков организмов (частей тела); обычно употребляется для обозначения специальных случаев, например, для скопления линочных шкурок насекомых и т. п.

метатрохофора: стадия развития многощетинковых червей и родственных им организмов (моллюски и др.), следующая за **трохофорой**, в отличие от которой имеет сегментированное тело

микрит: мелкокристаллический матрикс известняков, состоящий из химически осажденного карбонатного ила

мицетангий: специализированная емкость на теле насекомого для транспортировки спор симбиотических грибов

молекулярная тафономия: раздел **тафономии**, анализирующий химические факторы сохранения и изменения ископаемых

монотопный комплекс ископаемых: совместное нахождение в захоронении ископаемых, происходящих из одного местообитания

монофилетический континуум: монофилетический таксон, подчиненные таксоны которого образуют непрерывную простую или ветвящуюся цепь таким образом, что каждый из них фенетически ближе к любому из его непосредственных соседей по цепи, чем к членам любых других таксонов, т.е. континуум отделен от всех других континуумов гиатусом (перерывом непрерывности сходства)

монофилия: таксон именуется монофилетическим, если его нижнюю границу пересекает единственная линия предков (таксон имеет один корень)

морфоклина: см. **трансформационная серия**)

некогерентная эволюция: быстрая и не ограниченная по масштабу эволюция в условиях более или менее глубокого разрушения ценотических связей

некрофаги: питающиеся трупами животных

нектохета: свободноплавающая личинка многощетинковых червей, имеющая щетинки; соответствует **метатрохофоре**

нимфа: стадия развития насекомых с неполным превращением между яйцом и **имаго**, характеризующаяся (первично) сходной с имаго организацией и постепенным развитием наружных зачатков крыльев и гениталий

номенклатура: (таксономическая): система правил создания и употребления научных названий организмов

номогенез: эволюционная концепция, делающая упор на закономерный характер эволюционного процесса (что не чуждо и другим представлениям) и принимающая имманентной (исконной, исходно свойственной) живому способность целесообразной (адаптивной) реакции на изменение условий существования

олиготрофный водоем: бедный органикой (по первоначальному употреблению — бедный из-за интенсивного выедания органики)

онтология: раздел философии, трактующий устройство и свойства мира (реальности).

ориктотоп (обстановка фоссилизации): место формирования **ориктоценоза**

ориктоценоз: комплекс ископаемых, т. е. все остатки, сохранившиеся внутри породы после литификации

ортогенез: направленная эволюция (длительно сохраняющая направление)

пангенезис: гипотеза Дарвина о механизме наследования приобретенных признаков (каждая часть организма отделяет микроскопические частички — геммулы, несущие информацию о состоянии этих частей в половые клетки)

Пангея: древний суперконтинент, объединявший почти все современные материки (в Пангею не входила часть Азии)

параллельный гомеостат: гомеостат, действующий путем одновременного испытания многих дискретных вариантов системы с преимущественным воспроизводством успешных вариантов по итогам каждого цикла испытаний

парафилия: парафилетическим именуется **монофилетический** таксон, имеющий потомков

парсимония: принцип парсимонии (простоты, экономии; «бритва Оккама») — методологическое правило, предписывающее использовать по возможности простые (минимальные) средства там, где можно обойтись без сложных

партеногенез: девственное размножение, развитие организма из неоплодотворенной яйцеклетки

паттерн: многозначное английское слово pattern, употребляемое для обозначения таких понятий, как картина, распределение, закономерность и т.п.

педоморфоз: приобретение взрослой стадии развития признаков ранних стадий. Близкие понятия — педогенез и неотения, означающие размножение на ранней, например, личиночной стадии развития; фетализация — приобретение взрослой стадии признаков эмбриона; более широко — ювенилизация, т.е. приобретение взрослой стадии признаков более ранней

пелиты: осадочная порода из мельчайших частиц глинистой размерности

первичное захоронение: захоронение в условиях, когда ориктотоп совпадает с тафотопом

персистирование: существование в относительно неизменном виде

плезиоморфия: любое унаследованное состояние (признак) структуры или функции

политопный комплекс ископаемых: совместное нахождение в захоронении ископаемых, происходящих из разных местообитаний

политопный тафоценоз: захоронение трупов, происходящих из разных биотопов.

полифилия (плюрифилия, пахифилия, широкая монофилия): таксон именуется полифилетическим, если его нижнюю границу пересекает более одной линии предков (таксон имеет более чем один корень)

поляризация (**трансформационной серии, морфоклины**): упорядочение состояний признака, слагающих трансформационную серию, соответственно предполагаемой последовательности эволюционных преобразований признака

постбуриальные аллотафономические факторы сохранности: факторы окружающей среды, действующие после захоронения (в процессе **диагенетических**, метаморфических и **гипергенетических** преобразований пород)

постбуриальные факторы: действующие после захоронения

пребуреальные факторы: действующие до захоронения

пребуриальные аллотафономические факторы сохранности: см. **экологические аллотафономические факторы сохранности**

пребуриальный: до захоронения

презумпция: метод решения задач при недостатке информации, предлагающий для определенного класса задач типовое решение, которое следует принять независимо от того, есть ли или нет свидетельств в его пользу, но при условии, что надежные свидетельства против этого решения отсутствуют

преимагинальные стадии: ранние стадии развития насекомого (яйцо, **личинка** или **нимфа**, **куколка**)

псефит: донные озерные отложения, состоящие главным образом из грубых волокнистых растительных остатков

рацемизация: превращение оптически активного вещества, в частности, состоящего из (преимущественно) левовращающих молекул в рацемическую (опти-

чески неактивную) смесь право- и левовращающих

рекурренция: повторное появление таксона в летописи после его кажущегося вымирания («эффект Лазаря»), результат его повторного появления перед тафономическим окном

ремигиум: часть крыла насекомого впереди первой анальной жилки

ретровирусы: РНК-вирусы, способные к обратной транскрипции, т.е. к построению ДНК по матрице РНК

рефрен: упорядоченный набор признаков (состояний признака), воспроизводящийся более или менее как целое в родственных группах организмов (по С.В. Мейену); также может быть описан как морфогенетический репертуар группы, система морфогенетических потенций и т.п.

ризоиды: корнеподобные структуры низших растений

секвенирование: выстраивание в строгую последовательность

селектогенез: эволюционная концепция, принимающая возникновение адаптаций как результат отбора («*эволюция есть процесс взаимодействия отбора с наличной организацией, т.е. с продуктом отбора предшествующих поколений*»)

семиаридный: полупустынный

сестонофаги: животные, питающиеся органикой из обогощенного ей придонного слоя воды

симплезиоморфия: сходство членов группы по плезиоморфному состоянию признака (сохранившемуся от более или менее отдаленного предка данной группы)

синапоморфия: сходство членов группы по апоморфному (продвинутому, измененному) состоянию признака, возникшему с возникновением данной группы

сингенез: ранний **диагенез**

сининклюзы: органические включения (инклюзы), захороненные в одном куске смолы

синтафономия: тафономия сообществ

синтетическая теория эволюции: версия **селектогенеза**, считающая объектом отбора дискретные генетические факторы (**аллели** генов, хромосомные варианты и т.п.), частоты которых в популяции меняются под действием отбора соответствующих признаков, а также генетико-автоматических процессов (дрейф генов)

склерит: склеротизованный участок тела насекомого, ограниченный швами и/или мембранозными участками.

сообщество (биоценоз): все организмы, населяющие определенное местообитание

стазис: геологически длительное существование вида

стратифицированые (меромиктические) **водоемы**: стоячие водоемы (озера, иногда моря) с расслоением водной массы на не смешивающиеся верхнюю (эпилимнион) и нижнюю (гиполимнион), различающиеся плотностью воды из-за различий в температуре или/и в химическом составе (гиполимнион более холодный или/и

более соленый) и разделенные поверхностью скачка плотности (**термоклина** в случае температурного скачка, **хемоклина** в случае скачка солености)

субавтохтонное захоронение: захоронение организмов, населявших иную зону водоема, чем точное место захоронения

субаквальный: в водной среде

субаэральный: в воздушной среде

субдукция: поддвижение океанической плиты под континентальную, наращивающее мощность континентальной коры

субимаго: крылатая не размножающаяся стадия, предшествующая **имаго**

сукциноз: патологическое состояние дерева, вызывающее аномально высокое выделение смолы

схизогенное образование смолы: в межклеточных пространствах растения

тагмозис: выделение в составе тела сегментированных животных тагм — групп сегментов, выполняющих определенные функции (например, голова как главный сенсорный и пищеприемный отдел тела, грудь — главный локомоторный отдел, брюшко — вегетативный отдел) и результат этого процесса (набор и структура тагм)

таксономия: методология систематики

таллом (слоевище): тело у низших растений

танатотоп (обстановка гибели): место формирования **танатоценоза**

танатоценоз: комплекс мертвых организмов, т.е. все трупы, имеющиеся в местообитании

тафономическое окно: совокупность тафономически важных свойств, делающих вероятным проникновение группы в палеонтологическую летопись

тафономия: наука о захоронении организмов и сохранении их остатков

тафотоп (обстановка захоронения): место формирования **тафоценоза**

тафотопические аллотафономические факторы сохранности: факторы окружающей среды, действующие в процессе захоронения

тафоценоз: комплекс захороненных трупов т.е. все органические остатки, погребенные в не затвердевших осадках

тергит (или тергум): **дорзальное** полукольцо сегмента членистоногого

термоклина: скачок плотности воды, обусловленный температурными различиями, между **эпи**- и **гиполимнионом** в **стратифицированных водоемах**

технические аллотафономические факторы сохранности: факторы, зависящие от метода сборов, хранения и изучения ископаемых.

трансформационная серия (= морфоклина): набор состояний признака, подлежащий **поляризации** (филогенетической интерпретации)

троглобионты: специализированные обитатели пещер

трохофора: ранняя, первично расселительная стадия развития многощетинковых червей и родственных им организмов (моллюски и др.) до начала сегментации

унирамии: членистоногие с одноветвистыми конечностями (здесь принимаются в составе эвтикарциноидов, насекомых и многоножек)

фальсификация: опровержение высказывания
фарингеальный сфинктер: склерит, перекрывающий просвет глотки под действием соответствующих мышц
фенетика: направление в **таксономии**, утверждающее, что система должна строиться по балансу наличных сходств и различий организмов
фенотип: реализованные свойства (признаки) организма, включая все стадии его развития
филогенетика: методология изучения филогенеза (системы родственных отношений организмов)
форезия: использование одного животного другим как средства транспорта
фотическая зона: поверхностная освещенная зона водоема, где возможен фотосинтез
фюзен: минеральная форма угля, сходная с древесным углем
хемокласт: порода, образующаяся осаждением из раствора без участия биологических агентов
хемоклина: скачок плотности воды, обусловленный различиями солености, между **эпи**- и **гиполимнионом** в **стратифицированных водоемах**
хемофоссилии: дисперсное органическое вещество и другие биогенные материалы, сохранившиеся в осадках
холизм: концепция, придающая особое значение факторам целостности, которые не позволяют свести свойства целого к сумме свойств его частей (J.C. Smutz)
хранилище: место хранения **коллекции**
эвавтохтонное захоронение: захоронение организмов в той же зоне водоема, где они обитали
эвадаптация: сбалансированное, но относительно медленное формирующееся приспособление, перспективное в долгосрочном плане
эвристические методы: специальные, неформальные методы решения задач
эвтрофный водоем: богатый органикой
экзокутикула: средний жесткий слой кутикулы насекомых
экзувий: сброшенная линочная шкурка
экологические (пребуриальные) **аллотафономические факторы сохранности:** факторы окружающей среды, действующие до **захоронения** (между **био**- и **танатотопом**), включая как биотические, так и абиотические агенты
экспериментальная тафономия: изучение путей захоронения погибших организмов в контролируемых условиях
эксплеренты: растения со слабыми конкурентными, но мощными расселительными способностями, часто играющие роль пионерных и сорных растений
элитра: сильно склеротизованное (жесткое) переднее крыло, служащее для защиты задних крыльев и брюшка (у жуков, уховерток и некоторых тараканов)
эндокутикула: внутренний эластичный слой кутикулы насекомых
эотрахеофит: время существования первых сосудистых растений, характеризующееся присутствием трехбороздных спор, кутикул с устьицами и появления

первых «псилофитов»; ранний силур — ранний девон (по Gray, 1985)

эоэмбриофит: время появления первых мохообразных, характеризующееся находками тетрад спор; ордовик — ранний силур (по Gray, 1985)

эпибентос: животные обрастаний (поселяющиеся на различных предметах, плавающих или иным образом возвышающихся над дном водоема)

эпигенетическая концепция эволюции: версия **селектогенеза**, считающая объектом отбора онтогенез как совокупность путей (**креодов**) и механизмов осуществления организации живых существ, а также **аберраций** этих путей и механизмов

эпигенетический ландшафт: метафора, уподобляющая систему развития организма ландшафту, где долинам соответствуют стабилизированные траектории развития (**креоды**)

эпигенотип: система реализации генетической информации, система осуществления организма («эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменениям»; Майр, 1974, с. 353)

эпиконтинентальный морской бассейн: бассейн на поверхности континентальной плиты (например, Черное и Каспийское моря)

эпикутикула: самый верхний тонкий водонепроницаемый слой кутикулы насекомых, образованный по преимуществу липидами

эпилимнион: верхняя (над поверхностью скачка плотности) часть водной массы **стратифицированного водоема**

эпифеномен: явление, процесс и т. п., сопутствующее другому (феномену)

эссенциализм: представление о том, что некоторые свойства объектов являются сущностными, определяющими

эутрахеофит: время, характеризующееся находками «псилофитов» и первыми находками плаунообразных, хвощей и папоротников; ранний девон — середина перми (по Gray, 1985)

УКАЗАТЕЛЬ

Aargau 227
Acanthocinus 221
Aeschnidiidae 98, 99
Agathis 209
Aix-en-Provence 85, 228, 230
Alava 84
Allegheny 83
Amplectobuloa 262
Anaxyelidae 57, 133
Anomalocaris 260, 262
Anthidiinae 199
Anthidiini 198
Anthomyiidae 199
Anthribidae 221
Anthribites 221
Anthriscus 20
Aphidiinae 197
Apiomerinae 199
Apocrita 72
Araucariaceae 202
Archaeognatha 281, 290
Argidae 57
Armania 172
Arthropoda 288
Aspidiaria 73, 75
Aspidiopsis 73, 75
Astrocorethra 246
Atanikerdluk 85
Atelocerata 280, 288
Atelopoda 280
Axel Heiberg Is. 240
Aysheaia 259, 260
Baissobius 72, 76
Bandoc 85
Baridiidae 182
Barstow 85
Beipiao 84
Bellver de Cerdanya 232
Belmont 83
Bembridge Marls 85, 128, 181, 182, 232
Bergeria 73, 75
Bethylidae 216
Betulapion 198
Bitterfeld 83, 85
Blasticotomidae 57
Blattellidae 146
Bonner 85
Brachyphyllum 97, 252
Braconidae 197, 222, 239
Brookvale 84
Cambronatus 270
Cambropodus 266, 270
Camoins-les-Bains 230
Campodea 280
Campodeina 281, 288
Canadaspis 266
Carabidae 76
Carabilarva 75
Carabinae 76
Carabini 76
Caraboidea 74
Carabus 75, 76
Carrizo Arroyo 83
Cephidae 50, 57
Cercaria 75
Cereste 230
Cetonia 243
Ceutorhynchinae 182
Ceutorhynchus 182
Chaerophyllum 20
Chaetoxyela 168
Chalcidoidea 175
Chaoboridae 246
Chelicerata 288
Chengjiangocaris 264
Chilopoda 270, 280, 281, 288, 289
Chinle 248
Chironomidae 246
Choshi 84
Chresmoda 228
Chresmodidae 138, 227
Chrysomela 198
Cimbicidae 57
Citellus 241
Clypostemma 174
Coccinellidae 141, 173
Coleoptera 80, 91, 182, 183, 235, 244
Collembola 280, 281, 284, 288, 289
Collifera 280
Colombacci 230
Commentry 83
Condailly Pit 184
Coptoclava 130, 132, 133, 131, 180
Coptoclavidae 131, 132, 169

Corbieres 231
Corixidae 223
Cosmophorus 220
Cow Branch 84
Cretobraconus 233
Cretodinapsis 206
Crustacea 281, 288, 289
Culicidae 230
Cumacea 281
Cupedidae 145
Cupressaceae 198
Curculionidae 183, 182, 244
Daohugou 84
Dasyleptidae 137
Dasyleptus 285
Dauphin 230
Delitz 83
Delitzschala 174
Devonohexapodus 266, 270, 285, 286
Dicephalosomita 260
Dickinsonia 256
Dicondylus 71
Dictyoneurida 135
Dignatha 280
Dimalata 280
Dinocarida 260
Diplopoda 280, 281, 288, 289
Diplura 280, 281, 288, 289
Diprionidae 57
Diptera 80
Dipterocarpus 202
Dolichoderus 177
Donacia 221
Dryinidae 71, 75
Dryinus 71, 75
Dunarobba 250
Dysaphis 20
Eccoptarthridae 133
Ecdysozoa 259
Eckfelder Maar 85
Ectognatha 280, 281, 288, 289
Ectotrophi 280
Elateridae 91
Electrotribus 198
Elmo 83
Embioptera 58
Embolemidae 72
Emplastus 144
Enspel 232
Entognatha 281
Eocordulia 99
Eoichneumonidae 233
Eomanis 223
Ephemeropsis 98, 131, 174
Ephemeroptera 58
Eugereon 281
Eureka 240
Euryptilon 127
Euthycarcinus 261
Fernley 221
Flichea 73
Florissant 85
Formicidae 214
Fur 227
Fushun 85
Fuxianhuia 261, 263, 266, 267, 287
Gaspe 83
Gaspea 287
Gasteruptiidae 128
Geiseltal 85
Germaraphis 198, 199
Gigasiricidae 57
Gilboa 83
Glires 58
Green River 85
Grylloblattida 127, 133
Gulpen 83
Hadeocoleus 92, 185
Hagen-Vorhalle 83
Hansan 84
Hemeroscopidae 99, 131
Hemeroscopus 99, 131, 146, 163, 174
Hemiptera 80, 142
Hepialidae 246
Heterojapix 289
Hexagenitidae 98, 131
Hexapoda 280, 281
Hexarthrum 244
Hodotermes 239
Horni Sucha 83
Hydrobienkalk 230
Hymenaea 202, 213
Hymenoptera 72, 80, 127, 128, 233
Hypophloeus 221
Ichneumonidae 142, 233
Indusia 184
Ipinae 197
Ipswich 84
Isopoda 281
Isoptera 58

Iwaki 84
Izarra 182, 232
Japigina 281, 288
Jianfengia 264
Jiaoshang 84
Jurodidae 133
Kamiwada 85
Kerygmachela 259
Knorria 73, 75
Koonwarra 84
Kottyxerxes 273
Kuamaia 261
Kuji 84
Kumi 237
La Brea 242
Labeo 71
Laberius 71, 73, 75
Labiata 280
Lachnidae 197
Lagomorpha 58
Laiyang 84
Laocun 84
Latah 85
Lepidocarpon 73, 75
Lepidodendron 73, 75
Lepidoptera 80
Lepidostrobus 73, 75
Lestidae 99
Libellulidae 99
Libellulina 99
Libelluloidea 230
Liverhulmia 287
Lodeve 83
Lophiodon 222
Lunatisporites 97, 252
Lushangfeng 84
Lycospora 73, 75
Lytta 243
Machilis 281
Madera 83
Malanzan 83
Maldybulakia 273
Mallophaga 58
Mandibulata 281, 288
Manlaya 96
Mazon Creek 83
McKittrick 242
Mecoptera 58
Megalodontesidae 57
Megalyridae 204, 206
Meigen 85
Melanoplus 242
Meliponini 198
Melolonthinae 235
Menat 85, 232
Merit-Pila 85, 236
Mesoblattinidae 146
Messel 85
Messor 251
Metabuprestium 173
Metoecus 173
Miaroblatta 186
Microcoleus 271
Microdyctia 260
Middle Beaufort Series 83
Middle Coal Measure 83
Mo Clay 85, 227
Molteno 84
Monomalata 280
Montceau-Les-Mines 83
Monte Bolca 227
Monte Castellaro 227
Montsec 84
Monura 137, 290
Mull 85
Myriapoda 281
Myriapodomorpha 280
Myriochelata 289
Myrmiciidae 57
Nehevblattella 146
Neohaematopinus 241
Neotoma 241
Neuroptera 58, 80
Notaris 161
Notocupes 145
Notorrhina 198
Obora 83
Odonata 58
Odontogryphus 269
Oeningen 85, 232
Opabinia 261
Ophioninae 142
Opistogoneata 280
Orapa 84
Orthoptera 80
Orussidae 57
Oviparasiphidae 141, 142
Pachydermata 58
Pagiophyllum 97, 252
Palaeocaridacea 281, 284

Palaeomanteida 97
Palaeomymar 43
Pamphiliidae 57
Pancrustacea 289
Pandelurion 259
Paoliida 284
Paracupes 160
Paradoxopoda 289
Parapamphiliidae 57
Parapeytoia 261
Parapsocidium 97, 252
Parastenaropodites 180
Paroryssidae 57
Pascapoo 85
Pauropoda 280, 281, 288
Pediculida 156, 158
Pemphredoninae 198
Pergidae 57
Permosialis 97
Phasmomimoides 97, 252
Phloeosinites 198
Phloeosinus 198
Phoridae 239
Photichthyidae 229
Phratora 198
Phryssonotus 43
Phyloblattidae 186
Piilonsuo 221, 236
Pinus 210
Pinuspollenites 252
Pityogenes 221
Plagithmysus 11
Platyperla 149
Platyperlidae 149
Plecoptera 58
Plutopteryx 143
Poaceae 61
Pogonomyrmex 251
Polyurida 272
Pompilidae 205
Ponerinae 214
Posidonia 227
Potrerillos 85
Praeaulacidae 127
Praeaulacus 127
Proarticulata 256
Prodinapsis 204
Progoneata 280, 288
Proplebeia 199
Proterogomphidae 99
Protohaploxipinus 97
Protohemiptera 281
Protomutilla 205, 207
Protophormia 249
Protura 12, 280, 281, 288, 289
Psammotermes 239
Pseudarthron 273
Pseudoperla 198
Psocoptera 58
Pterygota 280, 284
Purbeck 84
Puy-Saint-Jean 230
Quercy 222
Radoboj 85
Randeck 232
Raphidiida 43
Redbank 85
Redkinia 269
Redmond 84
Reduviidae 199
Remipedia 280
Rhagionidae 181
Rhipiphoridae 173
Rhyncolus 221
Rhynie 83
Rhyniella 284
Rhyniognatha 287
Rhyniopsida 272
Ribesalbes 232
Riversleigh 232, 239
Rott 85, 232
Rubielos de Mora 232
Ruby River 85
Saar 83
Saldidae 154
Salt Range 85
Santana 84
Saperion 261
Sarawak 236
Saurodectes 156, 157
Saurodectidae 156
Saurophthirus 155
Scarabaeidae 235
Schizophoridae 185
Sepulcidae 57
Serphites 43
Shanwang 85
Shiti 84
Siricidae 57
Smithixerxes 273

Solnhofen 84
Sona 99
Sonidae 99
Sottyxerxes 273
Spathoxyela 252
Spermophilus 241
Sphecidae 221
Spriggina 258
Stephanocleonus 183
Stigmaria 73, 75
Strashila 157
Stychopterus 222
Susumaniidae 252
Sydneya 266
Symphyla 280, 281, 288
Syncarida 281
Syrphidae 199
Talara 242
Talitridae 283
Tanaidacea 281
Tanychora 233
Taxodium 210
Tchirkovaea 135
Tchirkovaeidae 135
Tenthredinidae 57
Termitidae 43
Thanasimus 221
Thysanura 280
Trachypachinae 167
Trichoptera 58, 80
Trignatha 280
Trigona 253
Triops 13
Triticeae 61
Troglophilus 245
Turoniblatta 146
Ube 85
Vectevania 128
Vendia 256
Vinciguerria 229
Vitimaphis 141
Vosges 84
Vrapice 83
Wealden 84
Wianamatta 84
Willershausen 85
Wingertshellicus 266, 270
Xanthomyria 266
Xenusion 259
Xiphydriidae 57
Xyelidae 57, 168, 197, 252
Xyelotomidae 57
Xyelydidae 57
Xylocopa 250
Yixan 84
Zygentoma 290

А
аберрация 13, 14, 15
Абу Даби 247
Австралия 43, 113, 232, 239, 242, 246, 257
австрийский янтарь 84
автономизация 28, 29
автохтонный 123
Агапа 84, 249
Агджакенд 84, 202, 206
агласпиды 273
агностиды 262
адаптивная норма 13, 14, 15, 16
адаптивный компромисс 15, 16, 17, 18, 23, 24, 26–28, 30, 52, 77
Азербайджан 167, 202, 204, 206, 215, 242
айкаит 193
актуапалеонтология 123, 126
аллохтонный 123
альб 43, 202, 203, 217
Аляска 154, 240, 243
Амгу 86
амебы 272
амниоты 46
амфиподы 283
анаморфы 280
Ангара 248
ангиоспермизация 56, 255
Англия 128, 144, 160, 181, 182, 227, 232, 237, 244, 246
Анды 242
аннелиды 257, 265
аномалокарис 259, 261
антиселекционизм 11
антоцеротовые 272
антропоген 30
Апеннины 213
аппенинский янтарь 198
Аргентина 186

аргиллиты 93, 184
ареал-кладограмма 42, 43
арзамасовская свита 172
Аризона 126, 136, 153, 237
аристогенез 39
Аркагала 84, 234
аркагалинская свита 171, 172
арканзасский янтарь 85
Армения 231, 244
ароморфоз 39
артикуляты 256
артроплевры 275
артроподизация 56, 255, 261, 263, 266–269, 270, 277, 279
артроподы 87, 90, 93, 111, 117, 167, 247, 251, 257, 265, 267
архаическое многообразие 9, 20, 40, 266
архей 271
археметаболия 137
археоциаты 269
археоэнтомология 243, 245
архидесмиды 272
аскгельминты 259, 261
Астурия 231
Атлантика 139
афодии 229
Африка 12, 43, 192, 232
аэропланктон 134, 136

Б
Бабий Камень 84
бабочки 47, 134, 141, 154, 175, 196, 228, 246, 247
Бавария 227
Багамские о-ва 239
Байса 50, 84, 91, 96, 98, 99, 130–133, 140–143, 146, 155–157, 158, 161–163, 168, 175, 180, 225, 233, 252
бактериальная пленка 158
бактерии 126, 129, 139, 160–162, 167, 176,–178, 181, 192, 251, 255, 269–272, 277
балтийский янтарь 4, 12, 43, 85, 87, 100, 195–200, 202, 204, 205, 207–209, 212, 213, 215–217, 219, 237
Барстоу 177, 232
барсук 241
барьер плотности 126, 158, 188
Бахар 84
Баян-Тег 84, 143, 236
бегемоты 58
бегичевская свита 84, 202
Бёджес 256
беккерит 193
Белгородская область 241
белокрылки 222
Белоруссия 217
Бельгия 239
Бембридж 160, 232
береза 198
Бернисар 239
беспозвоночные 10
бесполые 12, 13
бессяжковые 12, 80
Бёттинген 237
бибиониды 139
бизоны 222
билатерии 259
Бинагоды 242
биогенетический закон 44
биологическое разнообразие 11, 25, 50, 52, 55, 76, 78, 106, 246
биостратиномия 120
биотоп 120
биоценоз 120
биполярное распространение 43
Бирма 43, 250, 253
бирманский янтарь 43, 85, 193, 202, 217
бирмит 193, 213, 215, 219, 231
блохи 155, 157, 200, 241
богомолы 142
божьи коровки 141, 173
Болбой 84
болотный кипарис 210
Большая Светловодная 85, 187, 223, 232
Большой Бассейн 189
Бон-Цаган 84
Борислав 242
Бор-Тологой 83
Ботсвана 232
брадориниды 262
Бразилия 230, 231, 240, 248
брахиоподы 257, 269
Британская Колумбия 85, 232
бритва Оккама 35
броуновская эволюция 28
Бурятия 167

В
вальховит 193
веерокрылые 222

Веймар 237, 238
вельд 236, 246
Венгрия 193, 221
венд 254–256, 258268
верблюдки 43
верификация 32, 34
веснянки 58, 138, 143, 149, 151, 166, 170
вестфал 41
викариантная биогеография 42
Виллерсхаузен 232
Вогезы 161, 236
водомерки 138, 227
водоросли 10, 12, 122, 139, 160, 176, 177, 188–190, 227, 255, 269–272, 277
волосатики 251
вольциевый песчаник 236
вши 200, 241

Г
гадюка 28
галлы 12
Гаражовка 84, 170, 171, 231
Гаспе 287
геданит 193, 212
гедано-сукцинит 212
Гейзельталь 175, 222, 234
Германия 102, 105, 129, 142, 161, 168, 174, 176, 217, 221, 222, 227, 230, 232, 234, 237, 246, 285, 286
гиббон 45
гибридогенные таксоны 61
гидробиевый известняк 230
гиена 11
гиперсалинный 152, 165, 167
гипоавтохтонный 123
гипотетико-дедуктивный метод 32, 63
глессит 193
глины Мо 227, 228
глушковская свита 84, 161
гнетовые 97, 252
Голландия 225
головастик 40
головоногие 289
голоцен 30, 235–237, 240, 247, 248
Гольфстрим 216
гомеостат 8
гомоплазия 37, 39, 44, 47, 53, 60
гондванское распространение 42
горностай 28
Горчу 215
граптолиты 10
грасперы 264
граф 48
Гренландия 243, 260
Греция 237
грибные комарики 139, 162
грибы 70, 139, 162, 188, 192, 204, 251, 271, 272
гриллоблаттидовые 127, 180
Грин Ривер 152, 232, 248
Грузия 237
грунтоеды 269
грызуны 30, 58, 241
Губина Гора 217
губки 269
губоногие 288
гурван-эренская свита 84, 99
гусеницы 226, 242

Д
Дания 141, 219, 227
дарвинизм 6
датыхская толща 224, 225
двукрылые 97, 128, 133, 136, 151, 158, 199, 237, 238, 241, 242, 289
девальвация признаков 49, 60
девон 81, 83, 237, 250, 270, 272, 273, 275, 284, 285, 286, 287
девоногексаподус 287
дедукция 31, 32, 63
делатинит 213
дестабилизация 24
детритофаги 269, 272
Джайлоучо 140, 180, 183, 185
Джаргалант 84
Джилбоа 247, 287
джильская свита 231
диагенез 120
диатомиты 93, 167, 184, 227
динозавры 133, 239
динокариды 261, 262, 265
диплоподы 43, 267, 273, 275
диплюры 80
дисперсалистская биогеография 42
доказательство 34
докембрий 240, 250, 254, 277
долгоножки 196, 221
долгоносики 12, 94, 161, 182, 183, 198, 209, 221, 240, 244
Доминиканская Республика 231
доминиканский янтарь 43, 85, 193, 196–199,

200, 204, 208, 209, 212, 213, 219, 251
древнекрылые 106
дрейф континентов 12
дрифт 148
дровосеки 221
Дуванный Яр 183

Е
ель 201, 203
еманринская свита 171, 172, 231
ерунаковская свита 83

Ж
Желтый Яр 83, 186
живорождение 45
жоффруизм 6, 7
жужелицы 76, 94, 167, 175
жуки 11, 12, 73, 74, 76, 90, 92, 94, 100, 130–134, 139–142, 145, 151, 158–160, 164, 168, 169, 171–173, 175, 180, 182, 183, 185, 187, 208, 220, 221, 224, 227, 228, 234, 236, 238, 239, 241, 241–244, 248
жуки-дровосеки 250
жуки-навозники 225, 241, 244
жуки-пестряки 221, 243
журчалки 139

З
Забайкалье 50, 91, 96, 98, 99, 130, 131, 141–143, 145, 146, 153, 155, 156, 157, 161–163, 168, 169, 172, 173, 180, 186, 225
Завьялово 83
зайцеобразные 58
закон 34, 44
закон Бекетова 22, 28
закон необратимости эволюции 46
закон филогенетического роста 45
Залазна 225
захоронение 120
Земля Эльсмира 242
земляные блошки 154
Зиблос 232
зигомицеты 272
злаки 61, 251
златки 173
Змеевка 241
змеи 53, 61
Зольнгофен 142, 161, 187, 190, 227, 228, 230

И
ива 198
ивагорские слои 230
иглокожие 10
игуанодон 239
известняки 93, 184, 227, 230
изоляты 12
изоляция 11, 17, 18
Израиль 146
Иллинойс 236
ильинская свита 83
инадаптация 18, 20, 24, 25, 26, 40
индивидуум (как форма множества) 67
Индигирка 241
индукция 31, 32
интинская свита 83
Иран 242
Исландия 216
Испания 161, 182, 228, 231, 232, 244
Италия 139, 226, 227, 230, 250
ихнофоссилии 179, 270
ихноценоз 121
ихтиозавры 40
Ия 84

К
Кавказ 152, 244
казанский ярус 230
Казахстан 97, 127, 153, 210, 222, 223, 232, 252
Калифорния 177, 232, 242
каллифориды 248, 249
Калтан 83
кампекариды 267, 270, 272, 275
Канада 43, 240, 242, 256, 260, 287
канадский янтарь 84, 87, 193
Канарские о-ва 239
карабастауская свита 223, 231
караган 227
Каратау 84, 97, 127, 153, 222, 223, 231, 252
Караунгир 83
карбон 81, 83, 135, 137, 173, 174, 186, 227, 231, 236, 272, 273, 275, 277, 281, 284, 287
Каргала 83, 189
Карпаты 213, 242
каури копал 209, 210
кембрий 254–257, 259–262, 264–270, 273, 287
кембрийский взрыв 254, 255
Кемеровская область 235, 236
Кемпендяй 84, 159
Кендерлык 84, 231

Кения 237
Кербо 234, 248, 249
Керемесит 187
керогены 247
Керси 222, 238
Керченский п-ов 227
Керчь 160, 177, 228, 229
Кзыл-Жар 84
кипарисовые 198
Кировская область 225
Китай 188, 231, 232, 236, 239, 248, 256, 260, 262, 264
киты 40, 47, 49
Китяк 83
кладизм 31, 41, 48–63, 69, 77, 78, 279
кладограмма 42, 45, 47, 48, 51, 53, 54, 61–63, 67, 260, 279, 287–289
Кларкия 232
класс (как форма множества) 66, 69
клещи 12, 136, 246, 248, 251, 272, 275
клопы 134, 142, 151, 154, 158, 174, 199, 223, 227, 228, 241, 242
книдарии 263
Коби 237
когерентная эволюция 27
кожееды 222, 243
коллекция 120
коллемболы 289
коловратки 12, 268
Колорадо 153
колумбийский копал 196
Колыма 183
Кольский п-ов 216
кольчатые черви 256, 257, 263, 264, 266
комары-долгоножки 139
комары-звонцы 162, 232
Комментри 231
конодонты 71
континуум 58, 68, 69, 70, 79
копалы 86, 219, 240
копеподоиды 283
копеподы 256, 269, 273
коптоклавиды 227
копытные 10, 30
короеды 197, 198, 221, 251
крабы 224, 225
кранцит 193
Крато 232
креод 14, 15, 52
Крид 232
криптозой 254
крокодил 28
круглые черви 257, 259, 266
Крым 177, 192, 227
ксенузии 257, 259, 260, 263, 270
Кубеково 84
кузнечики 142, 154, 174, 225
Куми 237
Кунварра 231
Курильские острова 154
Кызыл-Кия 84, 231
Кыргызстан 173, 180, 183, 185, 231

Л
лагерштетт 121, 122, 150, 152, 153, 161, 227, 230, 231, 234, 236–238, 256, 257
ламаркизм 6, 7, 8
Лас Ойас 231
латридииды 248
лебеди 34
лейас 84, 227
лекворкутская свита 83
ленивцы 238
леопард 28
летучие мыши 30, 45, 157
ливанский янтарь 84, 193, 208, 209, 246
лиственница 203
листоблошки 134, 154, 174
листоеды 94, 198
литолевмономия 245
лишайники 277
лобоподные животные 257, 259–261
ложноскорпионы 197, 251
лондонские глины 177, 187, 227, 228, 231
Лужице 237

М
мадыгенская свита 84, 231
Майн 230
майский жук 236
Малайзия 236, 238
малощетинковые черви 270
Малый Кавказ 213
маммализация 56, 255, 263
мамонт 222, 242
марксизм 34
маты 122, 160, 161, 176, 188, 255, 270–272, 277
мегахейры 261, 264
Мексика 237, 241
мексиканский янтарь 43, 85, 193, 196, 198, 212

мел 43, 50, 81, 84, 91, 96, 98, 132, 133, 138, 141, 143, 145, 146, 155, 156, 159, 161–163, 167–169, 172, 180, 192, 203, 206, 220, 233, 237, 246, 252
мелипонины 198, 199
Мена 232
менделирование 14
мерон 70
мероценоз 121
Мессель 161, 175, 232, 246
мессиний 139, 226
мессинский кризис солености 139
метазои 254
метатрохофора 281, 282, 285, 286
мечехвосты 275
микробная петля 268
микроорганизмы 11, 36, 122, 139, 148, 162, 163, 165, 167, 175–179, 188, 251
мимикрия 47
Мине 186
миоцен 43, 81, 139, 141, 142, 160, 161, 173, 177, 184, 192, 213, 217, 224–227, 229– 232, 236–238, 251
млекопитающие 10–12, 30, 45–47, 49, 56–58, 154, 200, 222, 255
многоножки 80, 239, 242, 257, 263, 266, 270, 272, 273, 275–277, 279–281, 283, 284, 288, 289

Могзон 84
модификации 14, 18
молекулярная тафономия 123
молекулярная филогенетика 49
молекулярные часы 12
моли 243
моллюски 10, 255, 257
Мольтено 232
Монголия 30, 99, 113, 143, 153, 159, 189, 223, 231, 232, 236, 237, 239, 246, 248
монотопный 123
монофилия 56, 58, 79, 280
Монтана 231
Монте Кастейаро 229
монуры 277
Монцек 229, 231
морфоклина 44
морфотаксон 73
муравьи 43, 131, 141, 142, 145, 173, 178, 196, 197, 199, 216, 219, 241, 248, 251
мухи 131, 182, 202, 222, 239, 241, 242, 244, 248, 250
мхи 272
Мьянма 249, 253
Мэзон Крик 235, 237

Н
навозные жуки 225, 229, 239
наездники 128, 197, 204, 206, 221, 233
названия старших таксонов 64, 65, 80
Найба 236
Намибия 239
намюр 41, 174, 275
насекомоядные 30
наследование приобретаемых свойств 7
науплиус 257
Науру 230
научная революция 31
Нахичевань 167
Невада 221
некогерентная эволюция 27
некролизис 120
нематоды 251, 259, 261, 266
неоген 81, 85, 133, 179, 203, 221, 227, 237, 239
неполнота геологической летописи 41
неполноусые 280, 282, 288
неравномерность эволюции 17
неустойчивые озера (playa) 153
нижнедуйская свита 226
Нижняя Агапа 248
Нижняя Тунгуска 84
Новая Зеландия 209, 246
новокрылые 107
Новоспасское 85
ногохвостки 80, 242, 271, 272, 284
номогенез 6, 7, 8
норма реакции 13
носороги 58, 222
Нью Джерси 87, 159, 160
Нью Йорк 247, 287
Ньюарк 231

О
обезьяны 36, 45
Обещающий 84, 231
Облучье 84
обмен генами 11, 12
обоеполые 12
объяснение 34
огневская свита 173
одноклеточные 10
однополые 12

олигонеоптеры 106
олигохеты 178, 272, 289
олигоцен 43, 81, 99, 128, 129, 138, 144, 153, 160, 167, 168, 181, 182, 192, 221, 223, 230, 232, 237, 238
ольская свита 172
ольха 198
онихофоры 257, 259, 270
опабинии 259
Орапа 231
ордовик 25, 256, 270, 272, 273, 277
Оренбургская область 189
ориктотоп 120
ориктоценоз 120
Орстен 265
ортогенез 28
ортотаксон 60, 71, 72, 73, 76
осоки 161
остракоды 262
островная эволюция 18, 23
островное видообразование 12
осы 134, 154, 198, 205, 207, 216, 221
Ошин-Боро-Удзюр-Ула 84
Оюнь-Хая 173

П
палеоген 81, 85, 138, 192, 210
палеодиктиоптеры 135, 277, 281, 284
палеосколециды 257, 259, 260
палеосоматиды 275
палеоцен 81, 138, 141, 173, 175, 177, 187, 197, 214, 226, 227, 232, 236, 246, 248
палочники 97, 198, 247
пангенезис 6
панголин 223
папоротники 12
парадигма 77, 78
паразитические черви 70, 73
параллелизм 39, 40
параллельный гомеостат 8
паранеоптеры 106
паратаксон 59, 72, 73, 75, 76, 79
парафилия 53, 280
парсимония 46–48, 78
партеногенез 12, 13, 29
пауки 134, 136, 201, 230, 275
паукообразные 272, 275, 277
педоморфоз 44, 45
пеллетный транспорт 256
пеллеты 178, 255, 269
Пелятка 84
пемфредонины 199
перакариды 283
первичнобескрылые 137, 277, 281, 283, 284, 290
перепончатокрылые 41, 43, 54, 57, 71, 72, 133, 153, 158, 171, 221, 248
перипаты 289
пермь 12, 25, 81, 83, 97, 113, 127, 137, 138, 173, 230, 231, 234, 252, 272, 273, 275, 277, 281
Перу 242
печеночники 272
Печорский угольный бассейн 190
Пийлонсуо 221
пилильщики 50, 142, 168, 197, 252
пингвин 16
плавунцы 238
планктон 136, 239, 255, 268
платиподиды 197
плаунообразные 272
плафеит 193
плезион 60
плейстоцен 30, 232, 237, 239
плиоцен 81, 232, 236
плоские черви 257
поденки 58, 131, 135, 137, 151, 174, 220, 222, 237, 248, 249, 281
пожары 159, 202
покрытосеменные 50, 57, 192, 197, 202
покурская свита 218
полинеоптеры 106
политопный 123
полифилия 35, 40, 56–59
полихеты 227, 261
Половая 84
Польша 217, 237, 238
посидониевые сланцы 227, 229
презумпция 35–37, 40, 41, 43–48, 56, 57, 78, 97
пресмыкающиеся 255
приапулиды 257, 259, 261, 266
Прибайкалье 149
приматы 45
Приморье 173, 175, 187, 223, 232, 234
принцип биноминальной номенклатуры 63, 65
принцип борьбы частей в организме 17
принцип верховенства Международной Комиссии по номенклатуре 65
принцип гомонимии 65, 72
принцип иерархии 70, 79
принцип компенсации 17

принцип приоритета 65
принцип синонимии 70, 72, 73, 79
принцип типа 63, 65, 66, 70, 73, 79
принцип экономии 17
Приохотье 172, 231
природные ловушки 134, 151–153, 158, 191, 194, 196, 197, 201, 203, 238, 242
прогонеаты 280
прогресс 7, 8
прокариоты 39, 47, 59, 254, 268, 271
протерозой 268
протисты 12
протоморфы 280
протопивская свита 231
Протопопово 235, 236
протоптеры 284
протрахеофиты 272
прямокрылые 173, 241, 242, 245
псевдокрустации 265–267, 273
псевдофоссилии 250
псилломорфы 138
птерозавры 45, 155, 222, 223
птицы 10, 45, 46, 50, 64, 154, 222, 241
пурбек 236
пухоеды 58, 156, 157
пчелы 43, 198, 199, 238, 239, 248, 250, 251, 253
Пшеворно 237, 238

Р
равнокрылые 136, 138, 151
Радобой 227
радужницы 221
Райни 237, 250, 273, 284, 287
ракообразные 223, 255, 256, 257, 262, 264, 265, 266, 268, 269, 270, 275, 280, 281, 283, 284, 288, 289
редуценты 268, 271
резервная плотность популяции 28, 29
рептилии 10, 46, 56, 57, 263
решающий эксперимент 34
ринии 237
рифей 268
ровенский янтарь 85, 193, 217, 219
Ронхайм 239
Рубиелос де Мора 161
рудименты 46
румынит 193, 213, 215
румынский янтарь 85, 193
Русинга 237
ручейники 58, 71, 73, 76, 142, 143, 153, 171, 172, 176, 183, 184, 223, 227, 228, 232, 237
рыбы 10, 47, 90, 154, 222, 246
рэт 84

С
Саарский угольный бассейн 113
Сагул 84
саксонский янтарь 193, 217, 219
Самланд 237
Сантана 231
сантон 220
саранчевые 174, 242
Сахалин 213, 217
сахалинский янтарь 85, 193, 197, 214, 217, 218, 226, 236, 246
сборный таксон 75
свиньи 58
свита Колумбачи 230
свита Крато 230, 231
свита Сантана 230
селектогенез 6, 7, 8
селектогенезу 6
селекционизм 8
селекционистская парадигма 26
Семен 84
сеноеды 58, 97, 201
сеноман 202, 204, 206, 213
Серебряный Бор 241
сестонофаги 269, 277
сетчатокрылые 58, 173
силур 270, 272, 273, 275, 284
симбиогенные таксоны 61
симетит 193, 213, 216
симфилы 283
сининклюзы 212
синкариды 275, 283, 284
синтетическая 6, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 17, 26, 27, 51, 52, 77
Сиобара 164, 232
сирены 40
Сириус Пассет 260
сицилийский янтарь 43, 85, 193, 198, 215
Сицилия 216
Скалистые Горы 242
скорпионницы 21, 58
скорпионы 275
слепни 154
слоны 30, 58
совки 154
согульская свита 231

Согюты 84, 231
созревание таксона 40
соленогастры 255
Соляной Кряж 246
сообщество 120
сосна 210, 221
Сояна 83, 230
Средиземноморье 139
Средняя Азия 189, 231
Ставрополь 85, 227, 228
Ставрополье 141, 142
стазис 12, 17, 24, 25, 26
Стародубское 218
Старунь 242
стафилиниды 94
Стоунсфилд Слейт 227
стратон 70
стратофенетика 40, 44
страус 16
стрекозы 58, 99, 123, 130, 131, 134, 139, 142, 146, 163, 174, 175, 190, 223, 226, 228, 230
стриж 16
субавтохтонный 123
субфоссильный 163, 164, 168, 173, 174, 175, 178, 193, 198, 209, 210, 211, 212, 220, 221, 222, 225, 238, 239, 240, 241, 242, 244, 247, 248, 251, 253
сукцинит 86, 193, 212, 215, 219
суматранский янтарь 85
суслики 241
Сындаско 173

Т
тагма 266, 273, 284
Тадуши 85
тадушинская свита 173, 175, 232
Таймура 248
Таймыр 87, 173, 202, 203, 217, 220
таймырский ретинит 215
Таймырское озеро 84
таксометрия 55, 279
таксон неясного положения 71
танатотоп 120
танатоценоз 120
тапиры 58
тараканы 4, 50, 142, 146, 171, 186, 221, 234
тардиграды 270
тархан 177, 227, 228, 229
Тасмания 192, 237
тафономическое окно 130, 133, 134, 137, 138, 142
тафономия 119
тафотоп 120
тафоценоз 120
темпы эволюции 9, 10
теплокровность 40
термиты 43, 58, 142, 196, 220, 225, 239, 240, 250, 251
тетраподы 53, 239
Тиммердях 84
типификация 64, 65, 67, 80
Тихие Горы 83
тли 11, 20, 21, 22, 23, 134, 136, 140, 141, 142, 196, 197, 198, 199
тоар 227
тологойская свита 231
толстокожие 58
тонкопряды 246
трансформационная серия 44
трансформированный кладизм 52
трематоды 75
триас 12, 25, 41, 81, 84, 113, 138, 140, 161, 170, 171, 180, 183, 185, 186, 202, 225, 231, 232, 236, 239, 246, 248, 261, 273, 287
тригонотарбы 275
трилобитообразные 273
трилобиты 256, 261, 262, 281, 284
Тринидад 242
трипсы 250
трохофора 257, 264
трутовики 221
трясогузка 154
тундростепь 30
Турга 84
турон 146, 160
туффиты 184

У
Уда 84
удинскоая свита 172
Узбекистан 221
Украина 170, 171, 217, 229, 231, 246
укурейская свита 161
Унда 145
унирамии 266, 270, 272, 273
Урал 97, 127, 226, 231, 248, 252
усачи 198
Усть-Балей 84, 149
Уэльс 239

Ф
фальсификация 34
Фатьяниха 83
фенетика 31, 50, 51, 55, 56, 58, 59, 60, 61, 62, 69, 78, 279
Фенли 221
Фергана 140
филетика 51, 54, 55, 56, 58, 59, 60, 61, 62, 69, 78, 79
филлокариды 283
филлоподы 283
Филокод 67
филометрия 279, 287
фильтраторы 178, 255, 256, 264, 267, 268, 269, 270
Финляндия 221, 236
фитопланктон 255
Флориссант 153, 232
фораминиферы 10
формальный таксон 73
Франция 103, 161, 167, 184, 195, 203, 204, 222, 230, 231, 232, 236, 238, 245
французский янтарь 84
фрейдизм 34
Фур 141
фушунский янтарь 215, 236

Х
хаобориды 246
харцин 193
Хатанга 203, 217
хвойные 192, 197, 202, 209, 210, 218, 221
хелицеровые 256, 257, 262, 263, 266, 270, 272, 275, 277, 278, 281, 283, 288, 289, 290
хемофоссилии 124
Хетана 84, 172, 231
хирономиды 164, 178, 190, 220, 228, 247
Хобарт 237
хоботные 10
холизм 8, 77
Хорватия 227
хордовые 39
Хотонт 84
Хоутийн-Хотгор 84
хранилище 121
Хунсрюк 266, 285, 286
Хурилт 84
Хутел-Хара 84
Хутулийн 84, 153

Ц
цедарит 193
целакант 133
целесообразность 7, 8, 9
ценогенез 44
ценотическая регуляция эволюции 26, 27
Центральный Массив 232
цефалокариды 283
Цецен-Ула 237
цикадки 140, 142, 171, 234

Ч
Чекарда 97, 127, 231, 252
человек 36, 37, 45
чемавинит 193
Ченцзян 256
червецы 200, 222
Черемичкино 83
Черновские Копи 169, 186
чернотелки 221
Черный Этап 84
четвертичный 86, 94, 95, 129, 161, 163, 165, 178, 183, 187, 190, 213, 216, 217, 221, 236, 237, 238, 239, 240, 242, 243, 244, 248, 250
Чехия 237
Чечено-Грозненская впадина 224, 225
чокрак 224, 225, 227
Чон-Туз 173
Чуня 83, 135

Ш
Шаваршаван 84, 231
Шаньван 232
Шаньдун 232
Шар Тег 84
Швейцария 193, 227
Швеция 159, 248
шестиногие 279, 280, 281, 284, 288, 289
шимпанзе 37
широкая монофилия 56
Шотландия 237, 250, 272, 273, 284, 287
шпанская муха 243
шрауфит 213
Шураб 84

Щ
щелкун 91
щетинохвостки 41, 80, 137, 285, 287, 290
щитни 12, 162

Э
эвавтохтонный 123
эвадаптация 20, 24, 26
Эвенкия 135, 248
эвкариды 283
эвкариоты 50, 61, 254, 268, 271
эволюционный ландшафт 17
эвриптериды 275
эвтикарциноиды 261, 266, 267, 270, 272, 273, 274, 275, 287
эвфаузииды 256
Эдиакара 268
эквифинальность 13
эктогнаты 80, 280, 281, 284, 288, 290
Экфельд 232
элиминация 17, 22, 23, 24, 25
Эльзас 230
эмбии 58
эндокутикула 175
энтогнаты 80, 280, 281, 283, 284
Эншпель 129, 161, 168, 175, 232
эотрахеофит 272
эоцен 12, 81, 128, 138, 144, 153, 160, 161, 177, 181, 182, 187, 198, 205, 207, 213, 217, 222, 227, 230, 231, 232, 234, 236, 238, 240, 246, 247, 248
эоэмбриофит 272
эпигенетическая 8, 13, 14, 15, 18, 27, 30, 52, 55, 69, 77
эпигенетический 7
эпигенетический ландшафт 13, 14
эпигенотип 14, 16, 17, 22, 23, 24, 25, 27, 28, 52, 77
эпикутикула 139, 140, 154, 162
эпиморфы 280
Эребуни 244
эссенциализм 16
эутрахеофит 272
эффект Лазаря 138

Ю
Юкон 240, 241
юра 81, 84, 97, 127, 138, 142, 143, 145, 149, 151, 153, 157, 159, 161, 167, 169, 176, 178, 187, 192, 222, 223, 227, 231, 232, 236, 240, 252

Я
Якутия 30, 159, 173, 187
Янтардах 84, 220
янтарь 194
янтарь Нью Джерси 84, 193, 200, 209, 237
янтарь Уазы 85
Япония 164, 186, 232
ящерицы 61

Книги Товарищества научных изданий КМК

БИОЛОГИЯ

СЕРИЯ «ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФЛОРЕ И ФАУНЕ РОССИИ»

Деревья и кустарники зимой. 2-е изд. [Вып.9]. *Е.Т. Валягина-Малютина. 2007. 268 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Булавоусые чешуекрылые Восточной Европы**. [Вып.8]. *А.Л. Львовский, Д.В. Моргун. 2007. 443 с., 8 цв.вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.* — **Флора Северо-Западного Кавказа.** [Вып.7]. *А.С. Зернов. 2006. 664 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб.* — **Флора Нижнего Поволжья. Том 1** (споровые, голосеменные, однодольные). [Вып.6]. *А.К. Скворцов (ред.). 2006. 435 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.* — **Ивы европейской части России.** [Вып.5]. *Е.Т. Валягина-Малютина. 2004. 217 с. Формат 170 х 242 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.* — **Булавоусые чешуекрылые Северной Азии.** [Вып.4]. *Ю.П. Коршунов. 2002. 424 с. с портр., илл. Формат 170 х 244 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.* — **Наземные звери России. Справочник-определитель**. [Вып.2]. *И.Я. Павлинов и др. 2002. 298 с. Формат 170 х 244 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.*

Планируется: ***З.Н. Рябинина, М.С. Князев*. Определитель сосудистых растений Оренбургской области**.

ПРОЧИЕ ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФЛОРЕ И ФАУНЕ

Растения средней полосы Европейской России. Полевой атлас. *И.А. Шанцер*. 2-е изд. *2007. 470 с., цветной фотоатлас. Бум. мелов. Формат 125 х 170 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.* — **Иллюстрированный атлас беспозвоночных Белого моря.** *Н.Н. Марфенин, С.А. Белорусцева (ред.). 2006. 312 с., цветной фотоатлас. Бум. мелов. Формат 150 х 220 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб.* — **Иллюстрированный определитель сосудистых растений Ленинградской области**. *Л.В. Аверьянов и др. 2006. 799 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб.* — **Флора средней полосы европейской части России.** 10-е изд. *П.Ф. Маевский. 2006. 600 с. Формат 210 х 290 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб.* — **Определитель сосудистых растений Соловецкого архипелага.** *К.В. Киселёва и др. 2004. 175 с., цв. фото. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.* — **Иллюстрированное руководство для ботанических практик и экскурсий в Средней России.** *В.Э. Скворцов. 2004. 506 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 220 руб.* — **Флора Восточной Европы. Том 11.** *Н.Н. Цвелев (ред.). 2004. 535 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* — **Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 3.** *И.А. Губанов и др. 2004. 520 с. Формат 210 х 295 мм. Тв. перепл. — Цена 280 руб.* **Том 2** (распродан) — **Том 1.** *2002. 526 с. с портр. — Цена 280 руб.* — **Флора мхов средней части Европейской России**. **Том 2**. *М.С. Игнатов, Е.А. Игнатова. 2004. С.609-944. Бум. мелов. Формат 195 х 270 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб*. **Том 1**. *2003. С.1-608, илл. — Цена 500 руб.* — **Определитель грибов России. Дискомицеты. Вып.1. Копротрофные виды**. *В.П. Прохоров. 2004. 255 с. Формат 145 х 218 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.*

Планируется: ***Е.А. Коблик, Е.Н. Курочкин*. Атлас птиц запада России.**

СЕРИЯ «РАЗНООБРАЗИЕ ЖИВОТНЫХ»

Пернатые многоженцы [Вып.4]. *В.А. Паевский. 2007. 144 с., 12 с. цв. вкл. Формат 145 х 205 мм. — Цена 150 руб.* — **Мамонт** [Вып.3]. *А.Н. Тихонов. 2005. 90 с., цв. вкл. Формат 145 х 205 мм. — Цена 50 руб.* — **Гидра: от Абраама Трамбле до наших дней** [Вып.1]. *С.Д. Степаньянц, В.Г. Кузнецова, Б.А. Анохин. 2003. 101 с. + цв.вкл. Формат 145 х 205 мм. — Цена 50 руб.*

УЧЕБНИКИ ДЛЯ ВУЗОВ

Морская биогеоценология. *И.В. Бурковский. 2006. 285 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Основы микологии (морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов).** *Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. 2005. 220 с. Формат*

170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб. — **Малый практикум по зоологии беспозвоночных.** *И.А. Тихомиров и др. 2005. 304 с., 14 ч/б вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* — **Основы биогеографии.** *В.Г. Мордкович. 2005. 236 с., 1 цв. вкл. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Лекции о клеточном цикле**. *О.И. Епифанова*. 2-е изд. *2003. 160 с. Формат 140 x 200 мм. В обл. — Цена 70 руб.* — **Развитие эволюционных идей в биологии.** *Н.Н. Воронцов*. 2-е изд. *2004. 432 с. Формат 145 x 210 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.*

Планируется: ***В. Вестхайде, Р. Ригер*** **(ред.). Руководство по зоологии. Беспозвоночные** (пер. с нем.). ***— Д. Футуяма*****. Эволюционная биология** (пер. с англ.) ***— И.А. Тихомиров*** (СПбГУ). **Малый практикум по зоологии беспозвоночных (часть 2). *—И.А. Жирков*. Жизнь на дне. *— К. Хаусман*. Протистология** (пер. с англ.).

СЕРИЯ «СОВРЕМЕННАЯ ОТЕЧЕСТВЕННАЯ БИОЛОГИЯ»

Избранные труды. *В.В. Кучерук. 2006. 523 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.* — **Избранные труды.** *Е.Н. Матюшкин. 2005. 658 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.* — **Избранные труды по эволюционной биологии**. *А.П. Расницын. 2005. iv + 347 с. с портр., 16 фототаблиц. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* — **Избранные труды. Организм, геном, язык.** *Б.М. Медников. 2005. 452 с. с портр. Формат 170 x 240 мм. Тв. перепл. — Цена 220 руб.*

Планируется: ***С.М. Разумовский*****. Избранные труды**. **— *Н.В. Кокшайский*****. Избранные труды**.

СПРАВОЧНЫЕ ИЗДАНИЯ, ИСТОРИЯ БИОЛОГИИ

Защита самолётов и других объектов от птиц. *В.Д. Ильичев и др. 2007. 320 с., 18 цв. вкл., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм.* — *Цена 200 руб.* — **Насекомые в музеях (Биология. Профилактика заражения. Меры борьбы)**. *2007. 220 с., 16 цв. вкл., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм.* — *Цена 180 руб.* — **Мировая коррелятивная база почвенных ресурсов: основа для международной классификации и корреляции почв.** Пер. с англ. *2007. 278 с., в обл. Формат 145 x 215 мм.* — *Цена 150 руб.* — **Мозаика судеб биофаковцев МГУ 1930-1960 годов поступления. Том II. 1951-1960-е годы.** *Л.И. Лебедева (сост.). 2007. 640 с., тв. перепл. Формат 145 x 220 мм.* — *Цена 300 руб.* — **Том I. 1930-1950-е годы.** *2007. 479 с., тв. перепл.* — *Цена 200 руб.* — **Ваш любящий Валя. Валентин Александрович Догель (1882-1955). Письма домой.** *С.И. Фокин (ред.). 2007. 266 с., + 40 с., ил., в обл. Формат 145 x 210 мм.* — *Цена 150 руб.* — **Принципы и методы определения возраста млекопитающих**. *Г.А. Клевезаль. 2007. 283 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм.* — *Цена 180 руб.* — **Морские биологические станции на Русском Севере (1881-1938)**. *С.И. Фокин и др. 2006. 130 с., ил., бум. мелов., в обл. Формат 145 x 210 мм.* — *Цена 120 руб.* — **Эрнст Майр и современный эволюционный синтез**. *Э.И. Колчинский. 2006. 149 с., ч/б вкл., в обл. Формат 145 x 215 мм.* — *Цена 100 руб.* — **Александр Николаевич Формозов: Жизнь русского натуралиста.** *А.А. Формозов. 2006. 208 с., в обл. Формат 135 x 203 мм.* — *Цена 100 руб. "* **Пока горит свеча…** Очерки по истории кафедры зоологии беспозвоночных МГУ. 2-е изд. *В.В. Малахов. 2006. 153 с., бум. мелов., в обл. Формат 145 x 210 мм.* — *Цена 120 руб.* — **Конспект фауны земноводных и пресмыкающихся России.** *С.Л. Кузьмин, Д.В. Семенов. 2006. 139 с., в тв. перепл. Формат 145 x 210 мм.* — *Цена 150 руб.* — **Список птиц Российской Федерации.** *Е.А. Коблик и др. 2006. 281 с., бум. мелов., печать двухцветная, в обл. Формат 145 x 215 мм.* — *Цена 200 руб.* — **Биологический факультет МГУ**. *А.И. Нетрусов и др. (ред.). 2005. 242 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм.* — *Цена 180 руб.* — **Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира**. *Э.И. Воробьева, Б.Р. Стриганова (ред.). 2005. 308 с., в тв. перепл. Формат 170 x 240 мм.* — *Цена 150 руб.* — **Каталог типовых образцов сосудистых растений Восточной Азии, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). часть 1 (Япония и Корея).** *В.И. Грубов (ред.). 2004. 188 с., ил. Формат 140 x 205 мм. В обл.* — *Цена 80 руб.* — **Международный кодекс зоологической номенклатуры**. Изд. 4-е. 2-е изд. русск. пер. *2004. 223 с. Формат 143 x 213 мм.* — *Цена 70 руб.* — **Биология гидротермальных систем**. *А.В. Гебрук (ред.). 2002. 543 с. с цв. вкл., в тв. перепл. Формат 210 x 260 мм.* — *Цена 300 руб.*

Планируется: ***Г.Ю. Любарский*. История Зоологического музея МГУ. — *Д.Л. Матюхин, О.С. Манина, Е.С. Сысоева*. Виды и формы хвойных, культивируемые в России. Часть 2. Picea A. Dietr., Thuja L. — *М.М. Диев*. Большая энциклопедия цветочных многолетников**.

НАУЧНЫЕ МОНОГРАФИИ

Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Часть 1. Аннотированный список флоры и её общий анализ. *Е.Б. Поспелова, И.Н. Поспелов. 2007. 457 с., ил. + 16 с. цв.вкл., вложенный лазерный диск. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл.* **—** *Цена 400 руб.* — **Зимовка и холодоустойчивость муравьев на северо-востоке Азии**. *Д.И. Берман и др. 2007. 261 с., ил. + 28 с. цв.вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл.* **—** *Цена 200 руб.* — **Паразитизм как форма симбиотических отношений**. *В.А. Ройтман, С.А. Беэр. 2008. 310 с., ил. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл.* **—** *Цена 300 руб.* — **Синаптонемный комплекс – индикатор динамики мейоза и изменчивости хромосом.** *Ю.Ф. Богданов, О.Л. Коломиец. 2007. 358 с., ил. Формат 170 х 235 мм. Тв. перепл.* **—** *Цена 200 руб.* — **Исследования по перепончатокрылым насекомым.** *А.П. Расницын, В.Е. Гохман (ред.). 2007. 263 с., ил. Формат 145 х 223 мм. Тв. перепл.* **—** *Цена 150 руб.* — **Пространственная экология почвенных животных.** *А.Д. Покаржевский и др. 2007. 174 с., ил. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл.* **—** *Цена 180 руб.* — **Коллекция культур базидиомицетов LE (БИН). Каталог штаммов.** *Н.В. Псурцева и др.* 2-е изд. *2007. 116 с., цв. и ч/б вкл. 16 с. Формат 165 х 235 мм. В обл. На англ. яз.* **—** *Цена 120 руб.* — **Сосудистые растения Карельского перешейка (Ленинградская область).** *А.Ю. Доронина. 2007. 574 с., ил. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл.* **—** *Цена 400 руб.* — **Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды.** *А.В. Крылов, А.А. Бобров (отв. ред.). 2007. 372 с., ил. + 8 с. цв. вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл.* **—** *Цена 300 руб.* — **Дыхание почвенных беспозвоночных**. *Ю.Б. Бызова. 2007. 328 с. Формат 150 х 220 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Новости систематики высших растений. Том 39.** *Т.В. Егорова* (*отв. ред.*). *2007. 370 с. Формат 148 х 213 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* **Теоретические и практические проблемы изучения сообществ беспозвоночных: памяти Я.И. Старобогатова.** *А.И. Кафанов (отв.ред.). 2007. 306 с. с портр. Формат 145 х 220 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Растения Центральной Азии. Вып.16.** *В.И. Грубов (отв. ред.). 2007. 135 с. Формат 164 х 238 мм. В обл. — Цена 150 руб.* — **Паразиты рыб озера Байкал.** *О.Т. Русинек. 2007. 571 с., ил. + 24 с. цв. вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл.* **—** *Цена 400 руб.* — **Новости систематики низших растений. Том 40.** *М.П. Андреев (отв. ред.). 2006. 339 с., ил. Формат 150 х 220 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* — **Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. К 100-летию проф. Г.Г. Винберга.** *2006. 329 с., ил., портр. Формат 150 х 220 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.* — **Микокалициевые грибы Голарктики**. *А.Н. Титов. 2006. 296 с., ил. + 40 с. цв. вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* — **Биология морских нематод.** *А.В. Чесунов. 2006. 367 с., ил. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* — **Пресноводные раковинные амебы**. *Ю.А. Мазей, А.Н. Цыганов. 2006. 300 с., ил. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Позвоночные животные северо-востока центрального региона России.** *В.А. Зайцев. 2006. 513 с., ил., цв. вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.* — **Семейство гвоздичные во флоре Кыргызстана**. *Г.А. Лазьков. 2006. 272 с., ил. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Новости систематики высших растений. Том 38.** *Т.В. Егорова* (*отв. ред.*). *2006. 377 с. Формат 148 х 213 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* — **Экология рыб Обь-Иртышского бассейна.** *Д.С. Павлов, А.Д. Мочек (ред.). 2006. 596 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.* — **Адаптации хальцидоидных наездников к паразитированию на ложнощитовках в условиях различных широт**. *Е.С. Сугоняев, Н.Д. Войнович. 2006. 263 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Гепатоидные кожные железы млекопитающих.** *С.А. Шабадаш, О.Ф. Чернова. 2006. 217 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова.** *С.В. Рожнов (отв. ред.). 2006. 600 с. с портр. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.* — **Флора субарктических гор Евразии и**

высотное распределение её видов. *В.Б. Куваев. 2006. 568 с., ч/б вкл. Формат 170 х 245 мм. Тв. перепл. — Цена 280 руб.* — **Пластинчатоусые жуки подсемейства Scarabaeinae фауны России и сопредельных стран.** *О.Н. Кабаков. 2006. 374 с., цв. вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 270 руб.* — **Атлас-определитель усоногих раков надсемейства Chthamaloidea Мирового океана.** *О.П. Полтаруха. 2006. 198 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* — **Растения Центральной Азии. Вып.15.** *В.И. Грубов (отв. ред.). 2006. 143 с. Формат 164 х 238 мм. В обл. — Цена 150 руб.* — **Млекопитающие Вьетнама.** *Г.В. Кузнецов. 2006. 420 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 270 руб.* — **Нематоды надсемейства Drilonematoidea – паразиты дождевых червей.** *С.Э. Спиридонов, Е.С. Иванова. 2005. 296 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Травы на градиенте влажности почвы.** *С.Н. Шереметьев. 2005. 271 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Бделлоидные коловратки фауны России.** *Л.А. Кутикова. 2005. 315 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Кариотипы паразитических перепончатокрылых.** *В.Е. Гохман. 2005. 185 с., бум. офсетн. и мелов. Формат 150 х 220 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.* — **Ископаемые цветковые растения. Том 4. Nyctaginaceae – Salicaceae.** *Л.Ю. Буданцев (ред.). 2005. 466 с., бум. офсетн. и мелов. Формат 228 х 295 мм. Тв. перепл. — Цена 400 руб.* — **Китайская восковая пчела на Дальнем Востоке России.** *В.Н. Кузнецов. 2005. 111 с., бум. мелов., цв. фото. Формат 148 х 215 мм. В обл. — Цена 100 руб.* — **Животное население почв бореальных лесов Западно-Сибирской равнины.** *Б.Р. Стриганова, Н.М. Порядина. 2005. 234 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Лишайники – индикаторы радиоактивного загрязнения.** *Л.Г. Бязров. 2005. 476 с. Формат 150 х 220 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* — **Полорогие** *А.А. Данилкин*. (серия «Млекопитающие России и сопредельных регионов»). *2005. 550 с., цв. вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.* — **Земноводные российского Дальнего Востока.** *С.Л. Кузьмин, И.В. Маслова. 2005. 434 с., цв. вкл. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 200 руб.* — **Введение в современную филогенетику**. *И.Я. Павлинов. 2005. 391 с. Формат 148 х 220 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Трансформационная типологическая систематика.** *Б.П. Захаров. 2005. 164 с. Формат 145 х 210 мм. В обл. — Цена 60 руб.* — **Анатомия коры розоцветных**. *Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. 2005. 264 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.* — **Биология возбудителя описторхоза.** *С.А. Беэр. 2005. 336 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 180 руб.* — **Ветвистоусые ракообразные отряда Ctenopoda мировой фауны.** *Н.М. Коровчинский. 2004. 410 с. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.* — **Атлас волос млекопитающих.** *О.Ф. Чернова, Т.Н. Целикова. 2004. 429 с., бум. мелов. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 300 руб.* — **Почвы, биогеохимические циклы и биосфера. Развитие идей Виктора Абрамовича Ковды. К 100-летию со дня рождения.** *Н.Ф. Глазовский (отв. ред.). 2004. xii + 403 с. с портр. и ч/б фото. Формат 170 х 240 мм. Тв. перепл. — Цена 250 руб.* — **Зоогенная дефолиация и лесное сообщество**. *Е.Н. Иерусалимов. 2004. 263 с. Формат 148 х 213 мм. Тв. перепл. — Цена 120 руб.* — **Морфогенез и эволюция.** *В.Г. Черданцев. 2003. 360 с. Формат 145 х 205 мм. Тв. перепл. — Цена 150 руб.* — **Головохоботные черви (Cephalorhyncha) Мирового Океана (Определитель морской фауны).** *А.В. Адрианов, В.В. Малахов. 1999. 328 с., бум. мелов. Формат 205 х 285 мм. В обл. — Цена 150 руб.*

Планируется: ***А.М. Амирханов*. Растительность Северо-Осетинского заповедника. — Новости систематики высших растений. Том 40. — *И.Н. Ильин*. Экология океанического обрастания в пелагиали. — *А.К. Маркова и др*. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену. — *В.А. Паевский*. Демографическая структура и популяционная динамика певчих птиц.**

Заказать эти и другие издания изд-ва КМК можно по адресу:
123100 Москва, а/я 16 изд-во КМК, Михайлову Кириллу Глебовичу
Комп. почта: kmk2000@online.ru или mikhailov2000@gmail.com
Интернет: http://webcenter.ru/~kmk2000 (аннотации изданных книг)
Факс: (495) 629-4825

Научное издание

Владимир Васильевич ЖЕРИХИН,
Александр Георгиевич ПОНОМАРЕНКО,
Александр Павлович РАСНИЦЫН

ВВЕДЕНИЕ В ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИЮ

М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 371 с.

Редактор издательства К.Г. Михайлов
Верстка Св.В. Найденко

Для заявок:
123100 Москва а/я 16, изд-во КМК
или:
kmk2000@online.ru
см. также
http://webcenter.ru/~kmk2000

Отпечатано в ГУП ППП "Типография "Наука" АИЦ РАН
121099 Москва, Шубинский пер., 6.
Подписано в печать 20.01.2008. Заказ №
Формат 70x100/16. Объём 23,5 печ.л. Бум. офсетная. Тираж 800 экз.