

А.П. Расницын**ИСТОРИЯ
ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИИ
И ИСТОРИЯ
НАСЕКОМЫХ**

Александр Павлович Расницын, доктор биологических наук, заведующий лабораторией членистоногих Палеонтологического института АН СССР. Научные интересы связаны с эволюцией насекомых, исследованиями биоценозов и экосистем прошлого, методологией филогенетического исследования. Автор новой системы насекомых, а также нескольких общепалеонтологических концепций. Монографии: Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М., 1969; Высшие перепончатокрылые мезозоя. М., 1975; Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М., 1980. Соправитель нескольких коллективных монографий, в том числе: Историческое развитие класса насекомых. М., 1980.

С УЩЕСТВОВАНИЕ науки об ископаемых насекомых вызовет у читателя, вероятно, только удивление и никакие ассоциации. А между тем возраст палеоэнтмологии на фоне действительно молодых наук можно назвать даже почтенным: с появления двух статей с описанием массового палеоэнтмологического материала энтомологом и минералогом из Галле Э. Т. Гермаром (E. Th. Germar, 1786—1851) прошло больше 150 лет, с публикации сводки по палеоэнтмологии первым профессиональным палеоэнтмологом А. Гандлиршем¹ — 82 года.

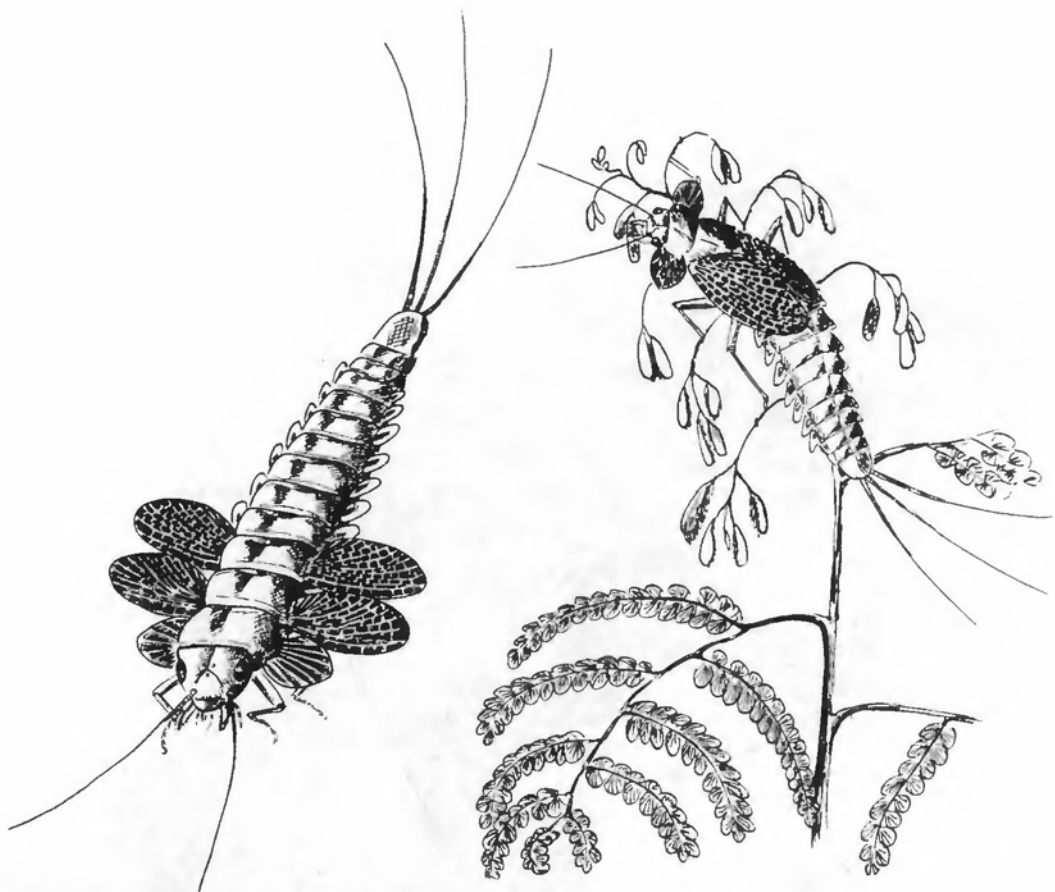
Дело, естественно, не в возрасте науки, а в том, что у палеоэнтмологии за плечами есть достижения, о которых стоит рассказать. Небезразлично и то, что в этой области наша страна, и в частности московская палеоэнтмологическая школа (основанная, правда, ленинградцем А. В. Мартыновым), занимает, бесспорно, лидирующее положение в мире уже почти три десятилетия, и серьезных конкурентов пока не видно. И не удивительно: лаборатория членистоногих Палеонтологического института АН СССР — за все времена единственный коллектив палеоэнтмологов, все остальные исследователи ископаемых насекомых работали и работают поодиночке. О работах лаборатории и пойдет речь, но начну с истории самой нашей науки.

ФАУНИСТИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ

Ископаемые насекомые были известны человеку с древности (вспомним муху в янтаре), а первые научные названия они получили в 1776 г. Это были насекомые из четвертичных смол — копалов; более древних впервые поименовали с соблюдением признаваемых ныне правил номенклатуры существенно позже: третичных — в 1810, из балтийского янтара — в 1813, мезозойских (в

© Расницын А. П. История палеоэнтмологии и история насекомых.

¹ Handlirsch A. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1906—1908.



Вероятно, такое насекомое с подвижными боковыми придатками, превратившимися в короткие крылышки, было переходной формой между бескрылыми чешуйницами и настоящими крылатыми насекомыми. Зачатки крыльев, видимо, помогали сплестаться от хищных многоножек, пауков и их сородичей, позволяли сокращать путь при кормлении спорангиями голосеменных растений, удерживали от падения.

Здесь и далее реконструкции А. Г. Пономаренко.

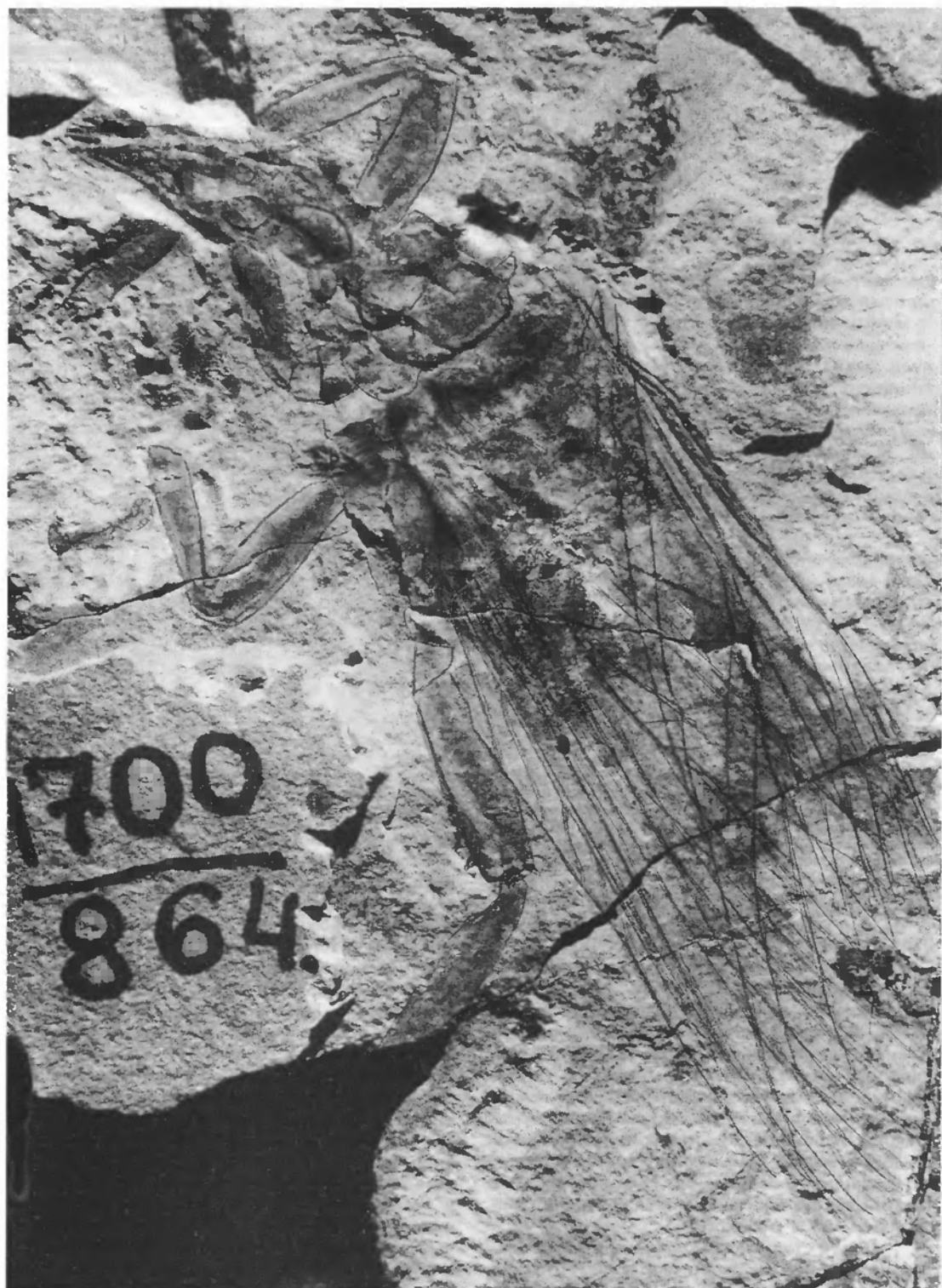
знаменитых юрских литографских известняках Зольнгофена) — в 1827 г.

Вначале, от Гермара до Гандлирша, ископаемых насекомых описывали преимущественно геологи и особенно палеоботаники как попутный, экзотический материал. Учитывая чудовищное разнообразие насекомых (больше половины числа видов живых организмов) и сложность их идентификации даже по современному материалу, легко понять, что большинство описаний того времени не позволяет установить, чей остаток исследователь держал в руках.

Далее стали задавать тон профессионалы-одиночки, хотя геологи и палеоботаники тоже не прекращали своей деятельности во

благо палеозентомологии. Профессионалов было немного, около десятка, но они определяли уровень исследований, к которому в большей или меньшей степени подтягивались как непрофессионалы, так и специалисты по разным группам современных насекомых (неонтологи), также начавшие все активнее участвовать в изучении ископаемых.

Все профессионалы начинали как энтомологи-неонтологи. Уже первый из них, упоминавшийся Гандлирш, оставил весьма заметный след в развитии палеозентомологии и энтомологии в целом. Его сводки по ископаемым насекомым содержат полный каталог, а для палеозоя и мезозоя также описания и рисунки почти всех известных в то время находок. Одновременно он подготовил, помимо других своих трудов, обобщающие разделы по различным областям общей и частной энтомологии для широко известных своей фундаментальностью многотомных руководств по зоологии (В. Кюкенталля) и энтомологии (Х. Шредера). Конечно, уровень описаний и изображений ископаемых



в книгах Гандлирша нас уже часто не устраивает, но в те времена это был прочный фундамент новой науки, да и нынешнее поколение палеозентомологов не выпускает из рук его книг.

Вслед за Гандлиршем вымершими насекомыми всерьез занялись американец Т. Д. Э. Коккерел (T. D. A. Cockerell, 1866—1948), австралиец Р. Дж. Тильярд (R. J. Tillyard, 1881—1937), наш соотечественник А. В. Мартынов (1879—1938) и последний из классиков, ныне здравствующий профессор Гарвардского университета Ф. М. Карпентер (F. M. Carpenter). Самый плодовитым из них был, бесспорно, Коккерел, оставивший фантастическое число публикаций (3904), причем не только по палеозентомологии. Однако среди этого изобилия нет обобщений, а качество описаний невысоко.

Другие исследователи работали основательнее, и в 30-х годах заметно выросло качество описаний и иллюстраций, появились новые обобщающие работы по палеонтологии и эволюции отдельных групп, а иногда и всего класса насекомых. Однако главным направлением палеозентомологических исследований оставалось, как и до Гандлирша, фаунистическое: описывались насекомые какого-либо района или отдельного местонахождения, и затем (или попутно) обсуждалось, что это дает для понимания возраста отложений и условий того времени. Лишь во вторую очередь рассматривались вопросы эволюции ископаемых насекомых. Такой подход вообще характерен для палеонтологии, особенно палеонтологии беспозвоночных, традиционно ориентированной на нужды геологии, для которой определение возраста и условий образования осадочных пород — одна из первейших обязанностей.

Фаунистическое направление поддерживалось также нехваткой материала для исследований: если имеющиеся коллекции были в основном описаны, то новые сборы из каждого конкретного местонахождения или их группы обрабатывались последовательно, по мере их поступления. Стратегия логичная, опробованная десятилетиями и поныне доминирующая в палеонтологии бес-

позвоночных и палеоботанике. Но в применении к насекомым ее возможности ограничены из-за многообразия этой группы. Дело даже не в том, что невозможно хорошо описать все группы ископаемых насекомых, что нужно ограничиться, скажем, одним отрядом (прямокрылые ли, т. е. кузнечики со сверчками и кобылками, стрекозы ли, бабочки, жуки, и т. д.) или еще более мелкими группами — подотрядами, семействами — в разных случаях по-разному. Прежде всего нужно собрать побольше материала по какой-либо группе и хорошо разобраться в нем, выявить естественные группировки, отношения между ними и связи с гораздо лучше известными современными насекомыми. Сравнение ископаемых и современных насекомых задает уровень анализа — чем теснее связи, тем тоньше должен быть анализ и богаче арсенал используемых признаков. Именно поэтому большинство профессионалов-одиночек охотнее работали с древними, палеозойскими фаунами, наименее сходными с современными (около половины палеозойских отрядов насекомых и практически все семейства вымерли). Исключением был Коккерел, предпочитавший описывать молодых, кайнозойских насекомых, естественно, в своих описаниях он часто ошибался, несмотря на хорошее знание насекомых. Назревала необходимость специализации палеозентомологов.

«УЗКАЯ» СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

Что универсализм в палеозентомологии нерационален, по-настоящему понял, видимо, только самый глубокий из исследователей-одиночек, А. В. Мартынов. Признанный специалист по современным насекомым — ручейникам и ракам-бокоплавам, автор быстро завоевавшей мировое признание (и сохранявшей его минимум полвека) новой классификации насекомых и схемы их эволюции, он пришел в палеозентомологию в середине 20-х годов, чтобы проверить и уточнить свои схемы. Но настолько глубоко оценил ситуацию, что уже через десять лет, лишь только появилась возможность основать палеозентомологическую лабораторию, бросил все — любимый Ленинград, любимый Зоологический институт — и уже немолодым человеком (далеко за пятьдесят) переехал в Москву, чтобы в Палеонтологическом институте АН СССР принять лабораторию, вначале состоявшую, смешно сказать, из него и лаборантки Е. Э. Беккер-Мигдисовой (специалиста по цикадам и близким группам насекомых), в дальнейшем ставшей одним из ведущих сотрудников лаборатории.

Отпечаток миктероптилы — палеозойского насекомого, которое, как и многие другие, питалось семенами древних растений. Насекомое передвигалось на мощных ногах, а длинными челюстями на клиновидной голове прогрызало семензачаток и выедало его. Миктероптила являет собой модель начальной стадии эволюции колющего хоботка насекомых. Числа на камне с отпечатком — порядковые номера экземпляра в общей коллекции Палеонтологического института и самого отпечатка в лабораторных коллекциях. 500 имеющихся коллекций содержат примерно 250 тыс. ископаемых насекомых.



Палеодиктиоптера — шестикрылое насекомое — уже имела настоящий колющий хоботок и могла высасывать жидкое содержимое молодых семезачатков.

Второго сотрудника и преемника должности заведующего, знатока двукрылых насекомых (мух и комаров), Б. Б. Родендорфа, он получил довольно скоро, меньше чем через два года. Но этого удалось добиться, лишь когда обнаружилась неизлечимая болезнь Андрея Васильевича, срочно потребовавшая преемника, и только благодаря тому, что директор института, известный палеонтолог академик А. А. Борисяк, проявил нечастые в те годы (шел 1937-й) смелость и настойчивость (как выяснилось позже, на Родендорфа имелся донос о его связях с контрреволюционерами в 1917 г., когда ему было 13 лет!).

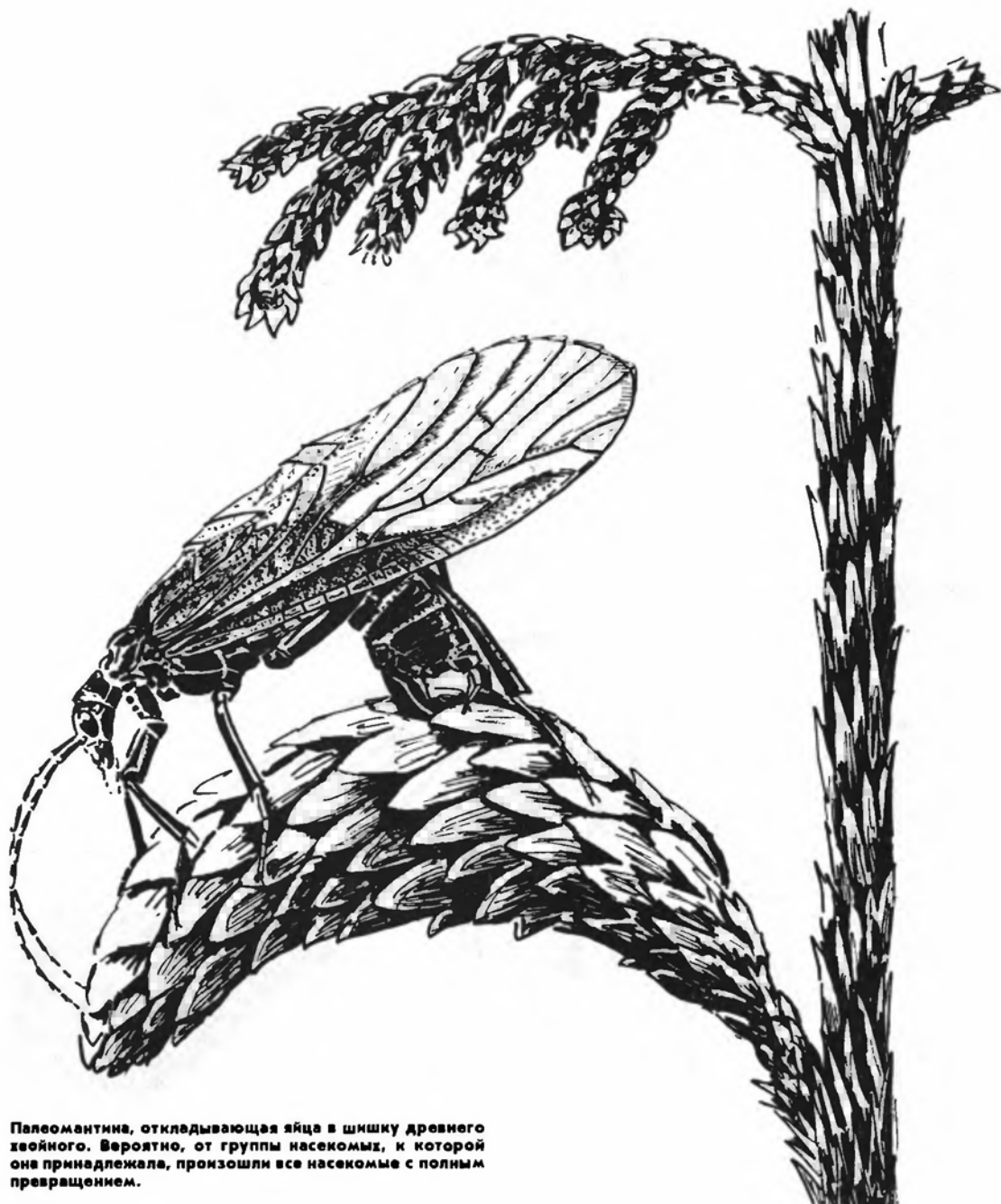
Основав новую лабораторию как коллектив профессионалов — специалистов по разным группам ископаемых насекомых, Мартынов фактически положил начало этапу углубленного биологического анализа материала. На большее ему не было оставлено времени, и после его смерти 29 января 1938 г. первый и поныне единственный палеознтомологический коллектив в течение 40 лет развивался и работал под руководством Б. Б. Родендорфа. Вначале коллектив был мал — всего три человека (третьей стала вдова Мартынова, специалист по сетчатокрылым и близким группам насекомых, О. М. Мартынова). И хотя с самого начала лаборатория вела сборы и обработку материала (в военное время — в условиях, порой требовавших подлинного героизма), преимущества коллективной работы стали по-настоящему проявляться лишь после войны, усиливаясь по мере количественного роста лаборатории. В 1955 г. в лабораторию пришел А. Г. Шаров (1922—1973), специалист по прямокрылым насекомым и родственным им группам; дальнейший же и притом солидный прирост начался с 1959 г., но в 1967 закончился. В лаборатории было 12 палеознтомологов (сегодня их десять).

Чем располагала палеознтомология, что было в ее багаже и активе? Прежде всего — 13 тыс. описанных (преимущественно плохо) видов ископаемых насекомых разного возраста и географического происхождения. Были выявлены наиболее характерные черты последовательных фаун, по которым оценивался и уточнялся геологический возраст вмещающих отложений (правда, чаще с небольшой детальностью); сделано довольно много палеозкологических реконструкций; разработана и получила признание схема классификации и эволюции насекомых. В общем, усилиями непрофессионалов и профессионалов-универсалов сделано было немало. Но не хватало высококачественных описаний и изображений (рисунок в палеознтомологии обычно несет больше информации, чем описание), сведений о насекомых некоторых возрастов (раннего карбона, триаса, мела) и регионов (Африки, Южной Америки, почти всей Азии), а также надежных реконструкций истории отдельных групп насекомых.

Восполнение этих пробелов и стало основной задачей палеознтомологов лаборатории в 1945—1980 гг. Конечно, выполнить ее целиком не удалось и не скоро удастся, но многое сделано. Специализация по различным отрядам насекомых позволила реконструировать (с разной детальностью) историю некоторых из них. Но еще больше



Фото семезачатка корданта и палеодиктиоптера (реконструкция) из карбоновых отложений в бассейне Нижней Тунгуски. Отверстие в семезачатке — «вещественное» доказательство способа питания этих насекомых: диаметр отверстия в оболочке равен толщине их хоботка.



Палеомантида, откладывающая яйца в шишку древнего хвойного. Вероятно, от группы насекомых, к которой она принадлежала, произошли все насекомые с полным превращением.

групп остались необработанными, а некоторые из сделанных ревизий уже устарели и требуют пересмотра. Эта работа идет медленно, но иначе и не может быть, пока число палеознтомологов гораздо меньше числа даже крупных отрядов насекомых.

За этот период собраны большие кол-

лекции из перми Кузбасса и Приуралья, верхнего триаса Ферганы, нижней юры и мела разных районов Азии; в монографиях описаны фауны насекомых из отдельных местонахождений и их комплексов (особого упоминания достойна обработка силами четырех специалистов обширного комплекса палео-

зойских насекомых Кузбасса²). Большое значение для развития нашей науки имели две большие сводки по палеознтомологии. В одной из них сведены краткие описания и изображения родов ископаемых насекомых, найденных на территории СССР³ (аналогичную сводку, но уже в мировом масштабе, давно готовит Ф. М. Карпентер; по имеющимся сведениям, она вот-вот должна появиться). Во второй сводке приводятся очерки по истории отрядов насекомых и анализируется изменение той роли, которую они играли в наземных и пресноводных экосистемах прошлого⁴.

БИОЦЕНОЗЫ, СООБЩЕСТВА, ЭКОСИСТЕМЫ

Направления исследований, характерные для последнего периода развития палеознтомологии, не потеряли и не скоро потеряют свою актуальность. И все же со временем стали возникать некоторые новые тенденции, прежде всего в московском коллективе палеознтомологов. В связи с чем это происходит? Во-первых, нас слишком мало, чтобы охватить все разнообразие ископаемых насекомых с нужной детальностью, а на дальнейший рост лаборатории современная кадровая политика Академии наук надежд не оставляет. Мы пытаемся восполнять недостаток кадров, привлекая энтомологов-неонтологов к описанию ископаемого материала, но даже при хороших результатах существующей проблемы решить этим не можем.

Во-вторых, надежно обоснованная реконструкция истории даже какой-либо одной избранной группы насекомых трудна из-за пробелов в палеонтологической летописи, которые заполняются недостаточно быстро из-за той же нехватки кадров. Требования к детальности и надежности палеонтологического фундамента реконструкций постоянно растут (естественно стремление каждую новую работу сделать лучше, чем предыдущие), а возможностей удовлетворить эти претензии не хватает, что приводит нас к неудовлетворенности.

И около 15 лет назад мы решили заняться эволюционно-биоценологической тематикой, тем более что при подготовке «Исторического развития класса насекомых» стали ясны перспективы палеоэкологических ре-

конструкций на материале насекомых. Здесь главное преимущество — материал у нас в руках, и мы вольны выбирать объект реконструкции. Но и трудности велики — надо обработать лабораторные коллекции и составить обзоры, а нередко провести и первичную таксономическую обработку сопутствующих групп животных и растений. Тем не менее выбранная тематика стала основным направлением исследований лаборатории, хотя сохранились, правда, в меньшем объеме, работы по истории отдельных групп насекомых. На сегодня завершены три такие палеоэкологические реконструкции: для небольшого комплекса ископаемых из отложений озера, существовавшего в начале раннего мела на юго-востоке Монголии⁵; обширного комплекса ископаемых из пресноводных отложений трех последовательных уровней юры с территории от Караганды на западе до Амура на востоке и Западной Монголии на юге⁶; промежуточная по материалу реконструкция экосистем раннемелового озера и окружающей его суши на территории современной Западной Монголии⁷. Сейчас готовится четвертая работа по юрским и раннемеловым экосистемам Восточного Забайкалья.

Чем же мы сейчас располагаем? Прежде всего, знаем, хотя бы в общих чертах, состав насекомых по последовательным этапам геологической истории и способы определять возраст соответствующих отложений — конечно, с разной точностью в зависимости от уровня изученности стратиграфии и энтомофауны данного возраста и региона. Эта роль насекомых очень существенна, поскольку кроме них в континентальных отложениях чаще всего встречаются растения, моллюски и ракообразные, которые эволюционируют сравнительно медленно и редко допускают дробное расчленение разреза. К тому же, как выяснилось в наших работах, эволюционно обусловленные изменения в составе ископаемых комплексов часто оказываются похожими на изменения, происходившие за счет экологических преобразований. Чтобы их не спутать, а такие ошибки дорого обходятся геологии, отложения нужно сопоставлять, опираясь на группы организмов, наиболее разнообразные по своей экологии. Легко понять, что в этом отношении насекомые вне конкуренции.

Накоплен также опыт экологических

² Родендорф Б. Б., Беккер-Мигдисова Е. Э., Мартынова О. М., Шаров А. Г. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М., 1961.

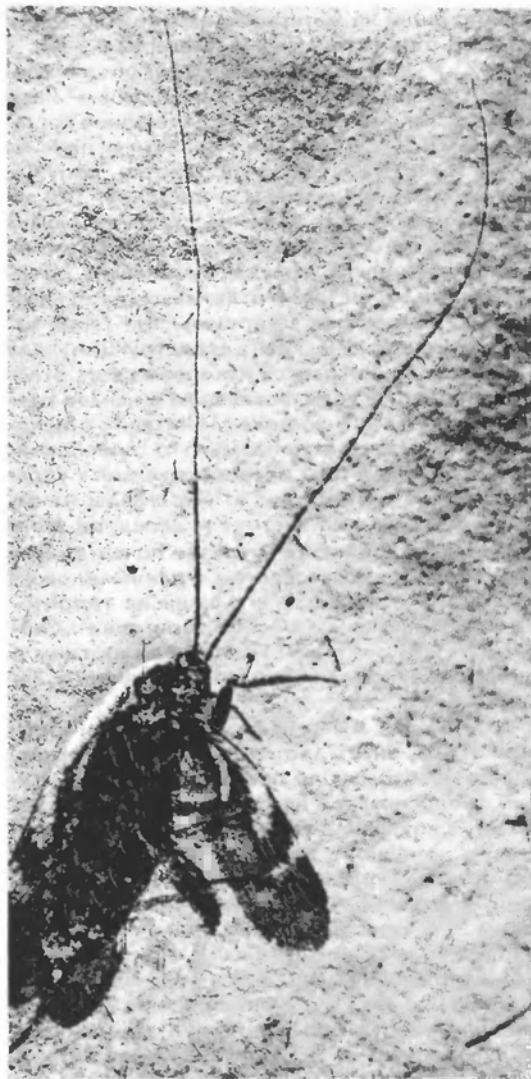
³ Насекомые // Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые. М., 1962. С. 29—374.

⁴ Историческое развитие класса насекомых. М., 1980.

⁵ Раннемеловое озеро Мандай. М., 1980.

⁶ Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. М., 1985.

⁷ Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. М., 1986.



Таракан (инфракласс гриллоновых) из позднелюрских отложений хребта Каратау. Один из многих отпечатков, на которых сохранились не только все части тела, вплоть до шипов на ногах, но и рисунок на надкрыльях.

реконструкций по насекомым, широко используемый для датировки отложений в палеобиоценологических построениях и восстановления истории отдельных групп.

Разработана новая схема эволюции и классификации всего класса насекомых. По этой схеме, насекомые приобрели крылья, приспособившись к питанию содержимым генеративных органов (макро- и микроспорангиев) древних растений. Затем часть насекомых ушла в укрытия и дала начало инфраклассу гриллоновых (бывшие полинеоп-

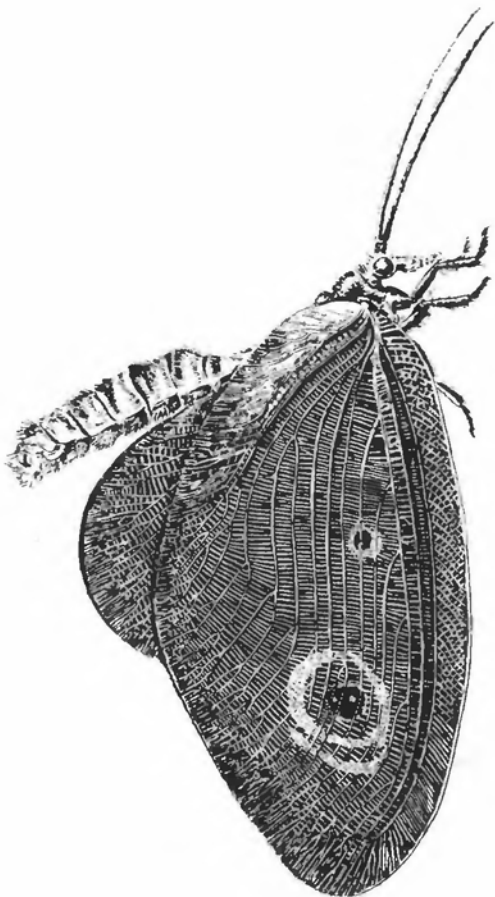
теры: тараканы, термиты, прямокрылые, веснянки и близкие к ним группы). Другие стали развиваться в воде, утратили, подобно гриллоновым, тесную связь с живыми растениями и потеряли способность складывать крылья домиком на спине (поденки и стрекозы). Третьи же продолжали питаться растительными соками, и у некоторых из них (полужесткокрылые, т. е. клопы, цикады и близкие группы, и независимо от них древние палеодиктиоптеры и их вымершие родичи) развился колющий хоботок — орудие высасывания содержимого сначала спорангиев, а затем (у большинства полужесткокрылых) и вегетативных тканей растения. Иная форма связи с растениями была, по-видимому, характерна для предков насекомых с полным превращением. Развитие внутри стробилашишки могло стать причиной возникновения характерного для них удивительного способа развития, в котором чередуются резко разграниченные стадии, каждая со своими специфическими функциями: личинка питается и растет, взрослое насекомое размножается и расселяется, а их разделяют покоящиеся стадии яйца и куколки, на которых и происходит собственно развитие. По этой схеме подкласс крылатых насекомых разделен на инфраклассы гриллоновых, стрекозообразных и скарабеоновых, последний на когорты, а те уже делятся на надотряды и отряды.

Наконец, палеознтомологи лаборатории активно участвовали и участвуют в развитии общебиологических концепций. Эта сторона деятельности могла бы составить предмет особого разговора, но здесь лишь сошлюсь на некоторые публикации⁶.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ

Теперь попробую проиллюстрировать нынешний стиль исследований московской палеознтомологической школы рядом картин из истории насекомых, как она вырисовывается из результатов наших работ. Речь пойдет преимущественно об экологическом и биоценологическом аспектах эволюции и будет больше касаться водных насекомых, чем

⁶ Жерихин В. В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. М., 1979. С. 113—132; Он же // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 3—12; Пономаренко А. Г. Эволюция экосистем, основные события // Палеонтология. Секция С. 02. Доклады. Т. 2. 27-й Международный геологический конгресс. М., 1984. С. 71—74; Расницын А. П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценологические кризисы. М., 1987. С. 46—64; Он же. Филогенетика // Современная палеонтология. М., 1988. Т. 1. С. 480—497.



Каллиграмма — сетчатокрылое насекомое, похожее на бабочку и внешне, и образом жизни. На реконструкции каллиграмма, воспроизведенная с отпечатка, изображена в позе привлечения брачного партнера.

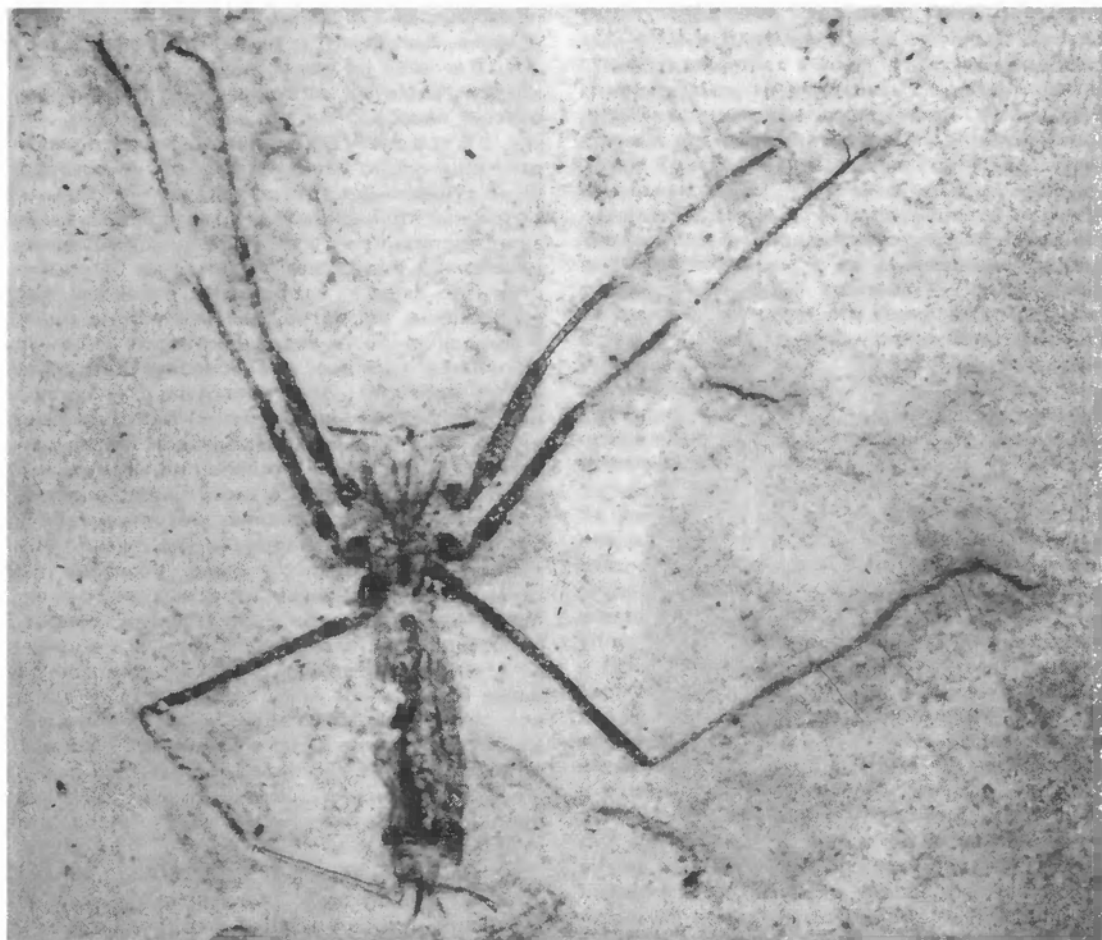
наземных. Дело в том, что ископаемые остатки насекомых происходят по большей части из озерных отложений; второй важный их источник — ископаемые смолы, но они, как правило, молоды (датируются в основном поздним мелом и кайнозоем).

О происхождении класса насекомых палеонтология пока не говорит ничего определенного. Из девона достоверно известны лишь ногохвостки, которые скорее являются шестиногими многоножками, чем насекомыми; другие девонские находки слишком фрагментарны, а потому их идентификация ненадежна. Первые настоящие насекомые найдены лишь в отложениях конца раннего карбона, где они встречаются редко, но уже представлены настоящими крылатыми насекомыми, принадлежащими по крайней мере трем не очень близко родственным отрядам — стрекозам, палеодиктиоптерам и

протоптерам. Лишь первые из них дожили доныне, два других отряда вымерли в палеозое. Это явно не самое начало истории подкласса крылатых насекомых, не говоря уже о всем классе.

В среднем и позднем карбоне появляется еще около десятка отрядов, из которых ныне существуют только четыре — поденки, тараканы, прямокрылые и гриллоблаттидовые (последние — в виде реликтов). Водных насекомых в карбоне, видимо, не было или почти не было — карбоновые стрекозы, как и пермские, вероятно, развивались на суше. В пермское время, когда некоторые из самых архаичных отрядов уже исчезли (протоптеры) и появились многие группы, характерные для современной фауны (равнокрылые, жуки, сетчатокрылые, верблюдки, вислоккрылые, скорпионницы, ручейники, веснянки), водные насекомые все еще были немногочисленны, хотя встречались регулярно. Бедность пресноводной фауны (не только насекомых), возможно, была связана с редкостью устойчивых пресных водоемов, прежде всего озер. Растительный покров, способный противостоять эрозии, все еще отсутствовал, и рельеф суши в значительной мере сводился к двум крайностям — плоской равнине, широко заливаемой после дождей, и горам, где только и были постоянные водотоки, но было мало озер — основных мест захоронения насекомых. К тому же осадки горных озер обычно недолговечны и легко разрушаются.

Ранний и средний триас — обширный пробел в палеознтомологической летописи. В позднем триасе многих отрядов, существовавших в перми, уже нет, другие становятся более редкими и менее разнообразными. Основу фауны составляли представители отрядов, характерных для современного периода — полужесткокрылые, жуки, сетчатокрылые, скорпионницы, стрекозы, тараканы, прямокрылые. Появились такие типичные для нашего времени группы, как двукрылые и перепончатокрылые; по существу, кроме паразитов теплокровных (вшей, пухоедов, блох) не было только бабочек и уховерток, возникших чуть позже, в начале юрского периода, и термитов с богомолами, известных с раннего мела. Заметную часть довольно разнообразной энтомофауны позднего триаса составляют обитатели текучих вод (точнее, группы, личинки которых развивались в ручьях и реках, а взрослые летали и могли захораниваться в озерных или прибрежных морских отложениях, где мы их и находим). Однако есть и озерные формы, причем состав их близок к своеобразной юрской озерной фауне.



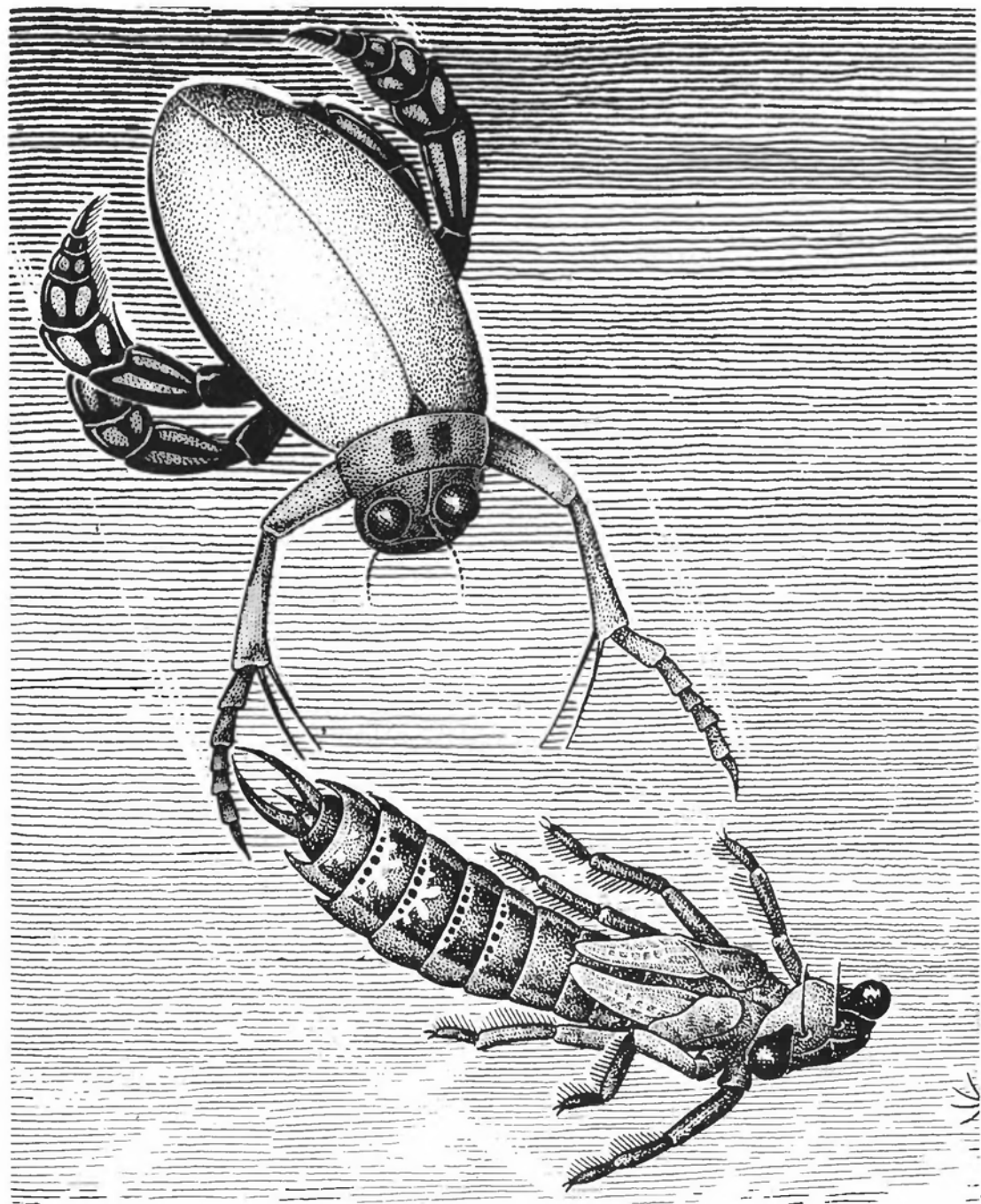
Заврофтирус (ящерова вошь) в действительности был предком блох, а не вшей, и паразитировал не на динозаврах, а на летающих ящерах — птерозаврах.

В юрских озерах фауна была очень богатой, но, в отличие от кайнозойской, в ней доминировали насекомые трех групп, которые ныне живут лишь в реках и ручьях, а озера населяли только холодноводные (горные, тундровые и провальные — типа Байкала). В юре же (и позднем триасе) эти оксифильные (требовательные к кислороду) насекомые заселяли явно мелкие тепловодные озера, но лишь до появления покрытосеменных растений. С середины мела и доныне из-за обильного и быстро разлагающегося опада в тепловодных озерах стала бурно расти бактериальная флора, перехватывающая растворенный в воде кислород. Таким образом, в триасе и юре существовал особый, вымерший тип озерных сообществ, который мы предложили назвать сообществом гипотрофного водоема. Сове-

менные водоемы делятся, грубо говоря, на олиготрофные (бедные биогенами), эвтрофные (богатые биогенами) и дистрофные (в них биогены поступают, но из-за своеобразной химической среды, создаваемой сфагновыми мхами, переходят в неактивное состояние). В вымершие же, гипотрофные, водоемы биогены, видимо, поступали уже в составе трудно поддающихся разложению остатков голосеменных и споровых растений.

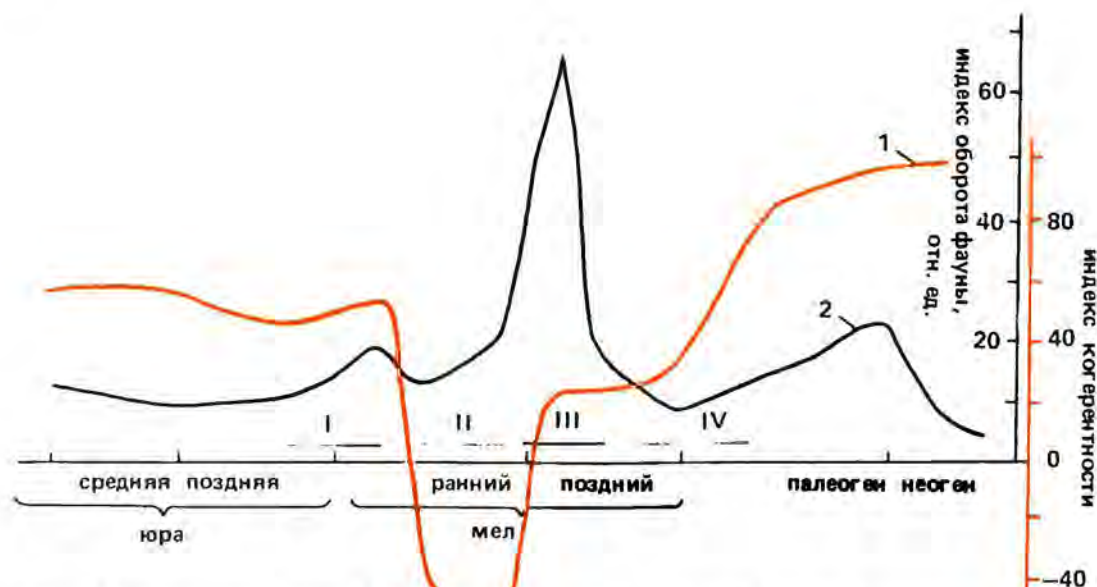
Кроме гипотрофных в юре были и олиготрофные горные озера, богатые насекомыми и другими беспозвоночными. Вероятно, были и дистрофные (сфагновые мхи известны с перми), но их обитатели неизвестны. Типично эвтрофных озер в юре (и в раннем мелу), скорее всего, не было, ибо их возникновение связано с эвтрофикацией за счет опада покрытосеменных растений.

Состав насекомых в юрское время (на уровне отрядов) был уже довольно похож на современный (если не учитывать, что бабочки



Обитатели раннемеловых озер Центральной Азии: четырехглазый плавунец коптоклава [нижняя пара глаз не видна] преследует не менее опасного хищника —

личинку стрекозы [рис. В. И. Дорофеева по эскизу А. Г. Пономаренко].



Динамика биоценоотического кризиса суши и пресных вод по материалам палеозитомологии (римскими цифрами обозначены фазы кризиса). Кривая 1 отражает баланс между возникновением новых семейств насекомых и их вымиранием: в подготовительной фазе (I) новых семейств появлялось больше, чем вымирало старых; в парадоксальной (II) — семейства только исчезали; в драматической (III) и особенно фазе усложнения (IV) — семейства снова возникало больше, чем вымирало. Кривая 2 характеризует темп изменений [единичный акт — появление или вымирание одного семейства].

в юре были крайне редки, перепончатокрылые играли сравнительно скромную, а скорпионницы и сетчатокрылые, наоборот, значительно более важную роль, чем сейчас). Однако на более низких таксономических уровнях различия были гораздо существеннее, поскольку доныне сохранились только треть юрских семейств, считанное число родов, но не дожил ни один вид.

В раннем мелу продолжалось обновление энтомофауны, увеличивалось ее сходство с современной. Однако это изменение было ординарным, не более резким, чем, например, на границе триаса и юры. Правда, озерная фауна изменилась, по-видимому, больше, чем энтомофауна в целом. Появился и широко распространился, по крайней мере в Центральной Азии (Забайкалье, Монголия, Китай), своеобразный тип сообществ, наиболее характерный для обширных плоских озер. Наиболее строгих оксифилов (веснянок), доминировавших в юрских гипотрофных и олиготрофных озерах, в плоских озерах почти не было. Основная часть насеко-

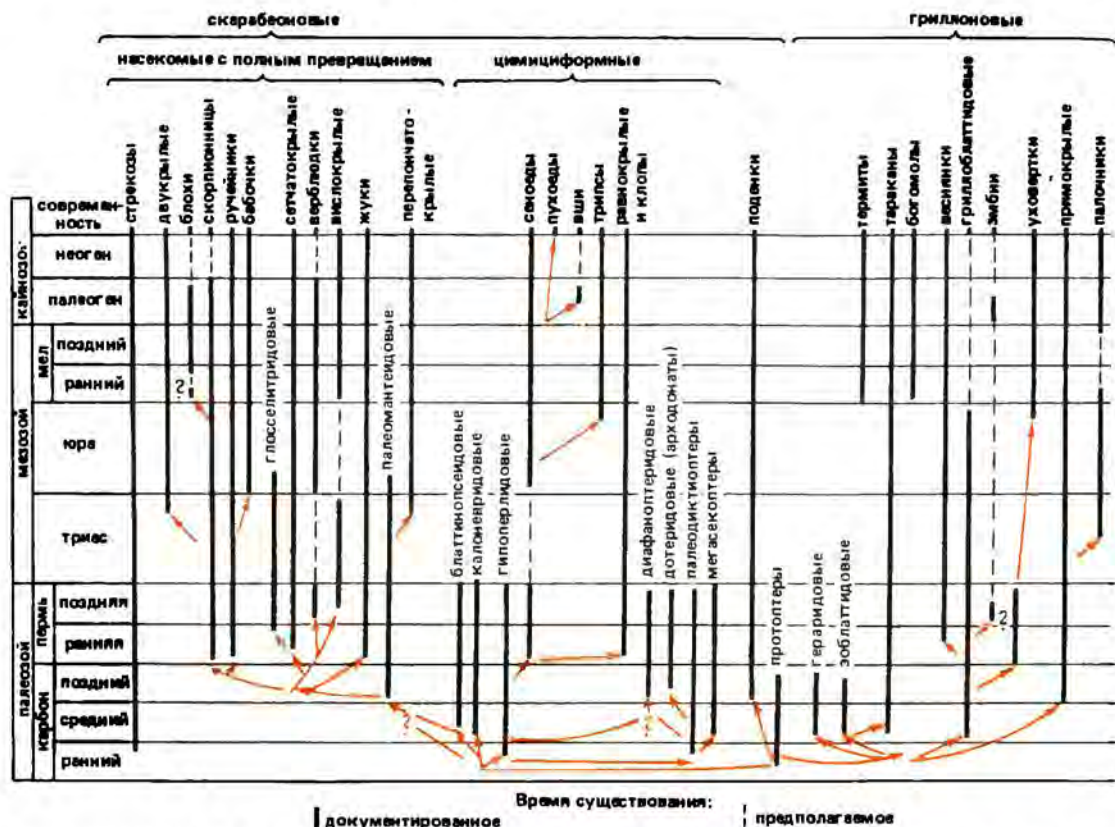
мых в таких сообществах населяла толщу и поверхность воды, причем приспособления к активному плаванию были хорошо развиты даже в группах, которым это в общем не свойственно (личинки поденок и стрекоз). В то же время резко обеднился бентос, бывший богатым в юре, его место заняли в основном впервые широко распространившиеся здесь высшие (фриганиеиновые) ручейники. Их личинки способны строить переносные домики из «подручного» материала, которые мы и находим в ископаемом состоянии. Интересно, что в течение раннего мела закономерно, за семь последовательных этапов, совершенствовалась конструкция домика — едва ли не первый палеонтологически подтвержденный пример эволюции сложной формы поведения и одновременно перспективный инструмент для расчленения и корреляции отложений⁹.

Одновременно с этими своеобразными сообществами, не имевшими аналогов ни в более древние, ни в более поздние периоды, в раннем мелу сохранялись (например, на юге Австралии) озерные сообщества оксифильных организмов. Набором жизненных форм сообщества похожи на биоценозы юрских озер¹⁰, неясно только, были ли они обитателями олиготрофных или гипотрофных озер.

Рубеж раннего и позднего мела отме-

⁹ Сукачев И. Д. // Журн. общ. биол. 1980. Т. 44. № 3. С. 457—469.

¹⁰ Jell P. A., Duncan P. M. // Mem. Ass. Australas. Palaeontols. 1986. Vol. 3. P. 111—205.



Палеонтологическая история и родственные связи насекомых [на уровне отрядов]. Стрелками указаны родственные отношения, но не время возникновения отрядов. «1» означает либо спорные версии родственных связей, либо предположительную принадлежность находок к соответствующему отряду. Крылатые насекомые произошли от древних щетинохвостов.

чен глобальным кризисом наземных и пресноводных биоценозов¹¹. Принципиальное значение этой границы впервые поняли палеоботаники и даже приняли деление позднего этапа истории Земли на мезофит и кайнофит (взамен мезозоя и кайнозоя) с границей в конце раннего мела. Однако выяснилось, что эти понятия отражают различие в характере эволюции не растений и животных, а населения континентов и морей. Это справедливо и для позвоночных (включая динозавров, претерпевших радикальную смену в середине мела), но лучше всего выявляется на насекомых, разнообразие которых допускает более надежные подсчеты.

Анализ событий этого времени позволяет выделить последовательные фазы кризиса — подготовительную (конец юры — начало мела, когда темп вымирания растет, но еще не достигает темпа появления новых семейств), парадоксальную (середина — вторая половина раннего мела; замедляется вымирание, но еще сильнее — появление, так что общий баланс смен становится отрицательным), драматическую (конец раннего — начало позднего мела; массовое вымирание и возникновение семейств) и, наконец, фазу успокоения (конец позднего мела — первая половина палеогена, когда постепенно снижаются темпы изменений: вымирание довольно быстро, к олигоцену, прекращается, а новые семейства продолжают возникать). В результате кризиса¹² состав насекомых обновился, на уровне семейства энтомофауна обрела кайнозойский облик уже в начале

¹¹ Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (тракейные и хелицеровые). М., 1978.

¹² Расницын А. П. Динамика семейств насекомых и проблема мелового биоценоотического кризиса // Осадочная оболочка Земли в пространстве и времени. Стратиграфия и палеонтология. М., 1989. С. 35—40. См. также разделы 5, 6 в кн.: Меловой биоценоотический кризис и эволюция насекомых. М., 1988. С. 191—215.

позднего мела, так что изменения на границе мела и палеогена оказались сравнительно небольшими.

По мнению В. В. Жерихина, кризис был вызван появлением покрытосеменных растений, оказавшихся более сильными конкурентами голосеменным в борьбе за свободные участки земли. Этим они смогли заблокировать первые стадии сукцессии мезофитных сообществ и «опрокинуть» их. Здесь не все до конца ясно, поскольку в подготовительный этап мелового кризиса, видимо, не было покрытосеменных. Однако в пользу выдвинутой гипотезы свидетельствует, вероятно, и исчезновение из палеонтологической летописи с начала позднего мела и почти до конца палеогена едва ли не всех обитавших в озерах насекомых и ракообразных. Это исчезновение трудно объяснить иначе, как эвтрофирующим действием на водоемы опад покрытосеменных растений. Новое заселение озер насекомыми и ракообразными в олигоцене естественно объясняется резким изменением условий в озерах и улучшением их кислородного режима за счет распространения зарослей водных макрофитов.

Возможно, и состав морской биоты в середине мела менялся из-за процессов, протекающих на континентах, и вот почему. Покрытосеменные растения — гораздо более мощный противозероизонный фактор, чем споровые и голосеменные, и их рассе-

ление должно было заметно сократить поступление в море мелкого взвешенного терригенного материала и тем повлиять на режим морей. Не исключено даже, хотя еще и не подтверждено сколько-нибудь надежно, что и катастрофическая смена морской биоты на границе мела и палеогена в той или иной мере обусловлена эвтрофикацией океана — конечно, сильно запоздавшей из-за огромного объема океанических вод, изменение состава которых требует немало времени. Во всяком случае, модные сейчас гипотезы, связывающие катастрофические вымирания на границе мела — палеогена и на других рубежах с падением на Землю крупных небесных тел, представляются сомнительными. Трудно представить такой ударный фактор, который избирательно уничтожил бы большую часть обитателей моря и почти не затронул бы сушу. Легче поверить, что просто был достигнут пороговый уровень эвтрофикации океана, превышающий компенсаторные возможности океанических сообществ.

Такими нам рисуются в самых общих чертах палеозойский и мезозойский этапы истории насекомых в сообществах суши и пресных вод. В этой картине еще много пробелов, а вероятно, и прямых ошибок. Но работа продолжается, и мы надеемся, что сумеем узнать и рассказать еще много нового.

НОВЫЕ КНИГИ

Биология

Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. СЛОВАРЬ ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ СОВРЕМЕННОЙ ФИТОЦЕНОЛОГИИ. М.: Наука, 1989. 223 с. Ц. 1 р. 20 к.

Не приходится говорить о роли справочников в ситуации, когда ученому предстоит экскурс в смежную науку. И если в круг интересов специалиста или любителя природы попадут вопросы фитоценологии, то книга Б. М. Миркина, Г. С. Розенберга и Л. Г. Наумовой станет его надежным помощником. Авторы обобщили в книге самые новые данные науки о растительности.

Общее количество терминов, которые рассматриваются в книге, значительно превышает тысячу. В число обсуждаемых понятий включено многое из смежных с фитоценологией наук — общей экологии и популяционной биологии. Немало внимания уделено и культурной растительности, которую изучает агрофитоценология.

При составлении словаря использован «кустовый» принцип. К примеру, читателю предстоит познакомиться с основными разделами фитоценологии как науки. Он открывает страницу, где разъясняется термин «фитоценология», и узнает, что это наука о сообществах расте-

ний, что в своем развитии она прошла три этапа, узнает и о тех ученых, которые внесли в нее наибольший вклад. Далее в этой статье он находит отсылы к другим статьям словаря, которые посвящены основным разделам науки о растительных сообществах — структуре фитоценозов, картографированию и районированию, классификации, динамике растительности, геоботанической индикации и т. д. После каждой статьи — небольшой список литературы.

«Словарь» построен так, что вполне доступен достаточно широкому кругу читателей.