АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ КЛАССА НАСЕКОМЫХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 175

ИСТОРИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ КЛАССА НАСЕКОМЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1980

УДК 565.7

Историческое развитие класса насекомых.— Труды Палеонтологического института, т. 178.— М.: Наука, 1980. 256 с.

В книге суммируются современные данные по истории класса. Предложена новая система класса, основанная на новых представлениях о происхождении и ранней дивергенции крылатых насекомых. Рассматривается система, филогения и геологическая история всех таксонов насекомых, промежуточных между классом и отрядом, и подавляющего большинства отрядов; для ряда этих таксонов предложены новые филогенетические и классификационные схемы. Анализируется ход экогенеза насекомых, прогрессирующее освоение новых сред в истории класса и характер изменения его роли в наземных и пресноводных системах с карбона и доныне.

Книга рассчитана на зоологов и палеонтологов.

Табл. 1, фототабл. 8, ил. 99, библ. 395 назв.

Ответственные редакторы:

доктор биол. наук Б. Б. РОДЕНДОРФ
доктор биол. наук А. П. РАСНИЦЫН

И— 21008—003 / 055(02)—80 624—79, кн. 2.2005000000

© Издательство «Наука», 1980 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В книге приводятся результаты исследования исторического развития класса насекомых, которое проводилось в Палеонтологическом институте АН СССР в последнее десятилетие.

Основное внимание было уделено раскрытию путей филогенеза важнейших таксонов, установлению систематических отношений таксонов группы отряда, обсуждению особенностей эволюционного развития насекомых и, наконец, выяснению формирования и смен фаунистических и биоценотических комплексов в геологическом прошлом. Такое исследование могло быть осуществлено только коллективом специалистов, которые могли бы составить очерки по истории отдельных групп с учетом как современного многообразия, так и в первую очередь накопленного ныне материала по их ископаемым представителям.

Основному тексту книги предпослано введение, где кратко охарактеризована история изучения ископаемых насекомых и основные закономерности их захоронения. Эти очерки написаны соответственно Б. Б. Родендорфом и В. В. Жерихиным.

Первый, наибольший по объему раздел книги, посвящен основным таксономическим подразделениям и филогенезу класса. Здесь даны очерки всех таксонов, промежуточных между классом и отрядом и большинства отрядов, кроме некоторых небольших по объему и плохо известных (вши, блохи, богомолы, эмбии) или вовсе неизученных палеонтологически (пухоеды, зоротипидовые). Очерки составлены по единому плану (с некоторыми неизбежными отклонениями) и включают краткую характеристику группы и сжатое изложение ее системы, филогенеза и геологической истории. Н. В. Беляевой написана характеристика отряда Termitida; В. Н. Вишняковой — надотряда Psocidea и отрядов Psocida, Blattida, Protelytrida, Forficulida, Gryllida, Phasmatida; В. В. Жерихиным — надотряда Thripidea и отряда Thripida; Ю. А. Поповым — надотряда Cimicidea и отряда Cimicida; А. Г. Пономаренко — надотрядов Scarabaeidea и Myrmeleontidea и входящих туда отрядов; Л. Н. Притыкиной — отряда Libellulida; Б. Б. Родендорфом — инфракласса Libellulones и отряда Muscida; Н. Д. Синиченковой — отрядов Dictyoneurida, Mischopterida и Permothemistida; И. Д. Сукачевой — отрядов Panorpida, Phryganeida и Papilionida; О. А. Черновой — отряда Ephemerida. Остальные части раздела составил А. П. Расницын.

Во втором разделе рассматриваются общие черты эволюции крылатых насекомых (составлен Б. Б. Родендорфом). Здесь делается попытка оценки особенностей исторического развития класса насекомых в зависимости от организации и характера эколого-этологических черт этих животных. Сделанные выводы и обобщения показывают своеобразие эволюционного процесса насекомых и имеют общий интерес.

Третий раздел заключает обзоры состава и смен биоценотических комплексов насекомых с каменноугольного периода по современную эпоху для биоценозов суши (В. В. Жерихин) и континентальных водоемов (Н. С. Калугина).

В список литературы включены лишь работы, необходимые для полноты изложения соответственных разделов книги, преимущественно новые исследования.

В заключение нужно остановиться на одной особенности книги. В соответствии с предложениями Б. Б. Родендорфа (1977а) в ней принята унифицированная и типифицированная номенклатура таксонов высшего ранга (группы отряда и выше). Понимая неизбежную болезненность любой номенклатурной реформы, мы тем не менее решились на нее, будучи уверенными в преимуществах типифицированных названий, произведенных с помощью соответствующих суффиксов от названия типового рода данного таксона. Эти преимущества, благодаря которым указанный принцип прочно занял свое место в номенклатуре таксонов группы семейства, а в ботанической номенклатуре был распространен на все таксоны, подробнее обсуждаются в работе Родендорфа (1977а). Важнейшие из них — стабилизация номенклатуры, унификация способов образования и применения названий, однозначное соответствие названия рангу таксона, универсальность и гибкость номенклатуры при любых изменениях ранга и объема группы. Преимущества типифицированной номенклатуры легко видеть хотя бы на следующем примере. Как известно, группы бессяжковых, ногохвосток и двухвосток, ранее включавшиеся в состав насекомых в качестве отрядов Protura, Collembola и Diplura, ныне обычно признаются за самостоятельные классы. Возникает вопрос, как называть эти классы. Для них предлагались особые названия (например, Anamerentoma Handschin, 1956; Protomorpha Handschin, 1956; Entotrophica Handschin, 1956; Myrientomata Hanström, 1962; Oligoentomata Hanström, 1962; Entognatha Hanström, 1962 и др.) или сохранялись прежние названия отрядов. Из вновь предложенных названий ни одно не прижилось, а гомонимия отрядов и классов неудобна и может вызвать недоразумения. Между тем предлагаемая типифицированная номенклатура разрешает такие трудности автоматически и столь же автоматически устраняет конкуренцию синонимов, подобных трем названиям отряда сеноедов: Psocoptera Shipley=Copeognatha Enderlein=Corrodentia Burmeister.

Б. Б. Родендорф
А. П. Расницын

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ НАСЕКОМЫХ

Ископаемые остатки насекомых, хотя и были известны уже давно, долгое время мало помогали делу освещения реальных путей эволюции класса. Причины такой неполноценности палеонтологических исследований насекомых в XVIII—XIX вв. заключались в поверхностности изучения остатков, что не позволяло полно выяснить строение вымерших насекомых и установить их отличия от современных форм. Кроме того, сами находки ископаемых остатков насекомых делались лишь случайно и поиски их специально не проводились: это обусловило, между прочим, необоснованное мнение о большой редкости ископаемых остатков насекомых (Родендорф, 1957, 1962б, 1973).

Положение дела изменилось с начала нашего века, когда на основе полной сводки по палеонтологии насекомых, составленной А. Гандлирщем (Handlirsch, 1906—1908), появились первые филогенетико-систематические исследования по вымершим группам насекомых (Tillyard, 1918; Мартынов, 1925б). С этого времени ископаемые насекомые стали объектом планомерных поисков и полевых исследований, и их изучение стало интенсивно развиваться. Очень скоро ископаемые остатки насекомых перестали быть редкими палеонтологическими курьезами, число их местонахождений очень возросло, а распределение стало более равномерным в географическом и геологическом отношениях. Так, к концу 70-х годов нашего века местонахождения ископаемых остатков насекомых были обнаружены на всех материках Земли, включая Антарктиду. Менее равномерно распределение местонахождений по периодам: насколько многочисленны и разнообразны данные, например, по пермским или палеогеновым фаунам, настолько локальны местонахождения юрских насекомых.

Девонские отложения до сих пор остаются лишенными каких-либо достоверных находок настоящих насекомых: известны лишь фрагменты тела ногохвосток (Poduroda=Collembola) из местонахождения Райни в Шотландии (*Rhyniella praecursor* Hirst et Maulik). Самые древние остатки крылатых насекомых обнаруживаются в отложениях конца раннего карбона (намюр) Зап. Европы и Сев. Америки; уже в среднекарбоновых отложениях многих регионов Земли остатки насекомых многочисленны. О разнообразии позднепалеозойских насекомых свидетельствуют фауны среднего и позднего карбона Евразии и Америки и разнообразные пермские фауны Азии, Европы, Сев. Америки, Австралии, Африки. Триасовые насекомые изучены значительно менее палеозойских, хотя их местонахождения известны из многих точек Европы, Азии, Африки и Австралии. Многочисленны местонахождения юрских насекомых Евразии, но на остальных континентах они почти неизвестны. Меловые фауны стали широко изучаться лишь в последнее десятилетие; они обнаружены в Евразии, Австралии, Африке и Сев. Америке, причем в ряде местонахождений

найдены ископаемые смолы с включениями остатков насекомых. Захоронение в смолах особенно ценно для палеонтологов, так как оно обеспечивает очень высокую сохранность остатков, притом насекомых мелких размеров. Палеогеновые насекомые — одни из наиболее хорошо представленных в коллекциях музеев; такова прежде всего фауна эоценового балтийского янтаря, включающая около трех тысяч уже описанных видов. Насекомые неогена и плейстоцена найдены в большинстве регионов Земли; однако их изучение пока еще носит в значительной мере случайный характер.

В настоящее время исследования ископаемых остатков насекомых проводятся во многих странах мира; в основном описываются местные фаунистические комплексы, причем большая часть внимания посвящается регистрации новых таксонов определенных групп насекомых. Наличие специалистов определяет уровень работ, и обычно помимо морфологического описания делаются те или другие выводы по филогенетическим отношениям изучаемого нового таксона. В оптимальных случаях делаются обобщения по экологии и этологии новой формы; это позволяет давать биологическое освещение филогенетического процесса и характеризовать пути исторического развития, а также реконструировать некоторые аспекты среды обитания.

Другого рода полезный результат дает изучение целых фаунистических комплексов вымерших насекомых, позволяющее судить о биоценотических отношениях и подходить к решению вопросов климатических характеристик и проблем биостратиграфии. При этом установление состава фаунистических комплексов лишь отчасти определяется проведением полного морфолого-систематического исследования — судить о составе комплекса вполне можно еще до завершения систематического исследования всех форм, используя в ряде случаев открытую номенклатуру, довольствуясь определениями остатков с точностью до рода и даже до семейства. Большое разнообразие фаунистического состава насекомых и их четкая экологическая обособленность делают их остатки очень информативными объектами для биоценологии, равно как и для биостратиграфии: в этом отношении палеоэнтомологические исследования весьма результативны.

Велико значение данных по ископаемым насекомым для биостратиграфии. Своеобразие этих ископаемых — исключительное таксономическое многообразие, определяющее уникальность систематического состава большинства фаунистических комплексов насекомых, немногочисленность повторных находок идентичных форм в большинстве групп наряду с существованием некоторого числа массовых широко распространенных видов — заставляет совсем по-особому проводить сравнение и корреляцию фаунистических комплексов. Поэтому методика биостратиграфического использования остатков насекомых своеобразна. Прежде всего определяются общие экологические особенности фаунистического комплекса, например наличие водных насекомых. Различные фаунистические комплексы сравниваются не только и не столько по находкам идентичных видов, а прежде всего по наличию идентичных или близких родов и вообще по сходствам и различиям близких таксонов. Большое значение имеет оценка филогенетических особенностей фаун при сходстве прочих черт. Такого рода обобщения проводил еще А. В. Мартынов при определении отдельных находок ископаемых насекомых, доставляемых ему геологами.

ОСОБЕННОСТИ ЗАХОРОНЕНИЯ НАСЕКОМЫХ

Палеонтологические факты имеют большое, а иногда и решающее значение для изучения вопросов филогении, экогении, исторической биогеографии и других историко-биологических дисциплин, но их интерпретация требует известной осторожности прежде всего из-за обилия пробелов в палеонтологической летописи. При этом речь идет не о том, что палеонтологи еще не нашли остатков многих организмов прошлого, а о том, что огромное большинство этих организмов вообще не оставило никаких следов. Если бы пробелы палеонтологической летописи были беспорядочными, то они поставили бы под вопрос само ее научное значение; однако эти пробелы закономерны и, следовательно, поддаются учету и корректировке. Закономерности формирования палеонтологической летописи составляют предмет особой дисциплины — тафономии (Ефремов, 1950), имеющей для палеонтологии примерно такое же значение, как теория ошибок опыта для экспериментальной физики.

Необходимым условием сохранения любых ископаемых остатков организмов является их захоронение, т. е. переход из биосферы в литосферу, выведение из органического круговорота. Поскольку, как правило, из трофических цепей изымается лишь ничтожная часть продукции, то очевидно, что захоронение — весьма редкое событие. Вероятность захоронения определяется сложным сочетанием ряда факторов и неодинакова для различных организмов. Закономерности, определяющие селективность процесса захоронения,— один из важнейших аспектов тафономии. В подавляющем большинстве случаев захоронение происходит в донных осадках различных водоемов. В иной обстановке (например, в эоловых отложениях, в ископаемых почвах и корах выветривания, а тем более в вулканогенных отложениях) органические остатки сохраняются редко. Поэтому если водные организмы относительно часто захораниваются автохтонно, в месте своего обитания, то трупы наземных животных или их фрагменты, чтобы захорониться, должны тем или иным образом попасть в водоем, а потому сохраняются в целом реже. В то же время погребение в толще осадка не обязательно обеспечивает захоронение, поскольку значительная часть осадка перерабатывается донными организмами, а не исключается из круговорота.

Однако и захоронение остатков далеко не гарантирует их сохранения. Во-первых, они могут погибнуть вследствие сжатия, растворения и т. п. в ходе диагенеза вмещающего осадка, т. е. его превращения в горную породу. Во-вторых, они могут быть уничтожены процессами метаморфизма вмещающей породы. В-третьих, рано или поздно сама вмещающая толща неизбежно подвергается разрушению внешними агентами — размывом, выветриванием и т. д.; при этом разрушается и большинство остатков, хотя некоторые из них могут быть вторично захоронены (переотложены) в осадках, вновь образующихся из продуктов разрушения

исходной толщи. Длительность сохранения различных толщ неодинакова и определяется прежде всего их положением относительно базиса эрозии и объемом. В частности, морские отложения (за исключением абиссальных) сохраняются в общем полнее континентальных и соответственно палеонтологическая летопись морских организмов оказывается более полной. Осадки сравнительно небольших водоемов и водоемов, расположенных в областях интенсивной денудации, встречаются тем реже, чем дальше от нас отстоит во времени момент их образования. И. А. Ефремов (1950) предложил называть сохраняющиеся в летописи фации ультрафациями, а выпадающие из нее — инфрафациями. Чем с более древними отложениями мы имеем дело, тем более сокращается число ультрафаций. Это означает уменьшение разнообразия местонахождений и, вообще говоря, их возрастающую стандартизацию, так как сама очередность выпадения фаций из летописи закономерна.

Для посмертных группировок организмов И. А. Ефремов (1950) принимает разделение на три категории: танатоценозы (совокупность трупов в данном местообитании), тафоценозы (совокупность захоронившихся трупов) и ориктоценозы (совокупность сохранившихся остатков). Каждая из этих категорий соответствует части предшествующей. На ранних стадиях диагенеза ориктоценоз будет относительно мало отличаться от исходного тафоценоза, поэтому граница между тафо- и ориктоценозом оказывается несколько условной. В связи с этим различие между тафо- и ориктоценозом проводится не всегда, и нередко понятие «тафоценоз» употребляется в обоих этих смыслах. В ходе диагенеза вмещающей толщи органические остатки претерпевают значительные изменения — сжатие, минерализацию и т. д. Совокупность этих изменений обозначается термином «фоссилизация». Для наиболее молодых захоронений, материал в которых претерпел незначительные изменения, применяется термин «субфоссильные».

Понятно, что чем разнообразнее по своей морфологии и экологии представители данного таксона, тем труднее дать его общую тафономическую характеристику. Для такой огромной и разнообразной группы, как насекомые, найдется не так уж много тафономически важных особенностей, присущих всем или хотя бы большинству представителей класса. К тому же вопросы тафономии насекомых очень слабо разработаны и поэтому могут быть рассмотрены здесь лишь в предварительном и очень общем виде.

Одной из важнейших общих тафономических особенностей насекомых является их связь с сушей и континентальными водоемами. Из-за этого в морских танатоценозах насекомые могут присутствовать лишь как аллохтонный элемент. Эта их особенность имеет негативное тафономическое значение, поскольку, как уже говорилось, палеонтологическая летопись континентов менее полна, чем морей, и эта разница тем заметнее, чем о более древних отложениях идет речь. Как правило, в морских отложениях остатки насекомых редки. Даже в таком известном местонахождении, как верхнеюрские литографские известняки Золенгофена в Баварии, они собраны в довольно большом количестве только благодаря очень длительным и тщательным сборам. При этом в прибрежно-морских и особенно лагунных фациях остатки насекомых встречаются чаще, чем в отложениях открытого моря. Редким примером богатого захоронения насекомых в морских отложениях являются эоценовые диатомиты Мо в Дании, для которых предполагается образование на глубине нескольких сот метров и на расстоянии около 100 км от берега (Larsson, 1975). Описаны находки остатков насекомых в современных морских отложениях на глубине 600 м у побережья Калифорнии (Pierce, 1965). Обнаруживаемые в морских отложениях остатки либо принадлежат летающим насекомым, погибшим в море, либо транспортированы реками и течениями. В последнем случае среди них могут присутствовать даже личинки вод-

ных насекомых. В фациях сильно опресненных лагун и эстуариев могут встречаться и автохтонные водные насекомые.

Другой особенностью насекомых, также имеющей негативное тафономическое значение, являются их небольшие размеры. Во-первых, остатки мелких животных подвергаются деструкции в общем быстрее, чем крупных; во-вторых (что еще важнее), они не сохраняются или плохо сохраняются при уплотнении грубозернистых осадков. Так, в песчаниках остатки насекомых встречаются редко, а в конгломератах и брекчиях — практически никогда. Отчасти это может быть связано с сортировкой остатков течениями, поскольку мелкие легкие трупы насекомых в основном выносятся из областей отложения грубых осадков. Однако находки субфоссильных остатков насекомых в гравийных и галечных отложениях (Osborne, 1971) показывают, что их захоронение в грубых осадках все же происходит, а уничтожаются они в ходе диагенеза осадка. Поэтому основные захоронения насекомых приурочены к отложениям алевритового и пелитового состава, накопление которых происходит в наиболее спокойных участках водоема.

Положительное тафономическое значение имеет наличие у насекомых относительно прочного склеротизованного наружного скелета. Остатки животных, лишенных прочных скелетных частей, в ископаемом состоянии встречаются исключительно редко. Столь же редки находки остатков скелетных организмов с фоссилизовавшимися мягкими тканями. Покровы насекомых довольно устойчивы и с трудом подвергаются разложению, хотя легко разрушаются механически. Кроме того, скелет насекомых обладает довольно сложным расчленением и легко распадается на отдельные части. Поэтому, если трупы насекомых подвергаются посмертному переносу течениями, дождевыми или талыми водами и т. п., они, как правило, расчленяются, а наименее прочные скелетные части истираются. В этом случае захоронения оказываются непропорционально обогащенными наиболее прочными скелетными частями (например, надкрыльями жуков). Из-за незначительной механической прочности остатки насекомых, по-видимому, почти никогда не переотлагаются.

В большинстве случаев ископаемые остатки насекомых обладают более или менее сохранившимися покровами, хотя в некоторых местонахождениях они представляют собой лишь слепки во вмещающей породе (отпечатки в узком смысле слова). Формы сохранности покровов в ископаемом состоянии весьма разнообразны. Чаще всего в составе фоссилизованных покровов сохраняются наиболее стойкие органические компоненты; в частности, продемонстрировано наличие хитина в фоссилизованных покровах насекомых и других членистоногих, в том числе палеозойских (Lengerken, 1922). Нередко покровы оказываются обугленными. В некоторых случаях они полностью замещаются минеральным веществом, например пиритом. Чрезвычайно хорошей сохранностью зачастую отличаются окремнелые остатки.

Позитивное тафономическое значение имеет также огромная численность насекомых. Вероятность того, что в ископаемом состоянии будет обнаружен остаток какого-либо редкого вида, очень мала́, и фактически мы сталкиваемся в захоронениях только с остатками представителей массовых и при этом (из-за небольшого числа местонахождений каждого возраста) преимущественно широко распространенных групп. Именно этим объясняются многие факты исчезновения из палеонтологической летописи ряда групп задолго до их действительного вымирания. В частности, оказывается, что многие мезозойские группы, не встречающиеся в отложениях кайнозоя, присутствуют в современной фауне в качестве локальных и малочисленных реликтов. Поэтому следует помнить, что палеонтологические материалы характеризуют в сущности только состав доминирующих групп, причем лишь в определенных (сравнитель-

Таблица 1

Соотношение числа местонахождений насекомых и пауков мелового и кайнозойского возраста

Возраст	Тип захоронения	Число местонахождений		Возраст	Тип захоронения	Число местонахождений	
		наземных насекомых	пауков			наземных насекомых	пауков
Нижний мел	В смолах	5	4	Олигоцен	В смолах	4	3
	Прочие	119	3		Прочие	59	6
Верхний мел	В смолах	22	10	Миоцен	В смолах	7	6
	Прочие	48	0		Прочие	136	10
Палеоцен	В смолах	1	1	Плиоцен	В смолах	2	1
	Прочие	10	0		Прочие	29	1
Эоцен	В смолах	6	3				
	Прочие	51	3				

но немногих) типах биоценозов и даже в этих биоценозах — лишь некоторых ярусов, некоторых стадий сукцессии и т. д.

Очень существенно также то, что большинство насекомых способно летать, причем во время полета они сильно зависят от воздушных течений. Именно благодаря этой своей особенности наземные насекомые встречаются в ископаемом состоянии чаще любых других наземных животных. Это обстоятельство хорошо иллюстрируется сравнением встречаемости ископаемых остатков насекомых и пауков, которые по другим основным тафономическим характеристикам довольно сходны. В ископаемых смолах, где пауки имеют почти одинаковую вероятность захоронения с насекомыми, они встречаются достаточно часто; это показывает, что в прошлом (во всяком случае, в мелу и в кайнозое) они были достаточно обильны; но в обычных захоронениях в осадочных толщах того же возраста они встречаются непропорционально редко (табл. 1). Да и сами насекомые в захоронениях представлены преимущественно крылатыми фазами летающих видов. Во многих захоронениях (например, в большинстве морских) нелетающие насекомые вообще не встречаются. Для современных захоронений даже в водоемах очень небольшой площади (дренажные канавы) было продемонстрировано абсолютное преобладание летающих насекомых над нелетающими (Kenward, 1975). То обстоятельство, что тафоценозы насекомых в основном формируются за счет летающих насекомых, заставляет рассматривать эти тафоценозы как отражение усредненного фаунистического состава насекомых определенной довольно обширной и, как правило, экологически неоднородной территории. Из-за того, что насекомые довольно легко разносятся ветром, они оказываются важнейшим (после пыльцы) источником сведений о биоте, обитавшей вне области осадконакопления. В качестве примера можно привести находку в раннемиоценовом местонахождении Ротт в ФРГ нескольких остатков перепончатокрылых рода *Xyela*, облигатно связанных с соснами. Остатков самих сосен в Ротте не обнаружено. Захоронение реконструируется как возникшее в осадках кратерного озера. По склонам кратера сосны, по-видимому, не росли, а транспортировка их остатков с внешних склонов вулкана внутрь кратера была невозможна. Напротив, *Xyela* могли быть занесены в кратер восходящими воздушными потоками. Подобная ситуация описывалась В. Ю. Фридолиным (1936), наблюдавшим в Хибинах множество занесенных ветром *Xyela* на снегу значительно выше верхней границы распространения сосны.

Наконец, определенное тафономическое значение может иметь существование у насекомых линек. Теоретически это означает, что от одной особи насекомого может сохраниться более одного остатка (считая линочные шкурки). Вообще говоря, это должно соответствовать увеличению

численности популяции в число раз, равное числу линек. Однако в действительности такое увеличение происходит только в танатоценозе, а на тафоценозе оно обычно сказывается слабее: линочные шкурки хотя и встречаются в захоронениях, но обычно не превосходят по числу другие остатки. Это может объясняться различными причинами, в первую очередь меньшей прочностью тонких линочных шкурок. Поэтому оценить истинную тафономическую роль линьки трудно. Иногда линочные шкурки действительно оказываются обильными. Так, обрывки куколок ручейников в некоторых случаях встречаются чаще любых других их остатков. Предоставляемая линькой возможность сохранения более чем одного полного остатка одной особи наглядно иллюстрируется находкой в юре Усть-Балея Иркутской области остатка личинки веснянки *Mesoleuctra gracilis* Br., Redtb. et Ganglb. вместе с почти покинутой ею пустой линочной шкуркой (см. табл. VIII, фиг. 27).

Таковы основные общие тафономические особенности насекомых, связанные с их морфологией и экологией. Разумеется, для различных таксонов насекомых, для различных фаз развития, даже для различных популяций одного вида тафономические характеристики различны. В целом можно сказать, что обитатели стоячих водоемов имеют наибольшие шансы на захоронение, хотя и здесь необходимы оговорки. Так резко уменьшается вероятность захоронения для обитателей прибойной зоны озер, для очень мелких водных насекомых, для обитателей водоемов с богатым бентосом, интенсивно перерабатывающим ил, для внутренних паразитов водных растений и животных и др. Далее, значительна вероятность захоронения для околоводных насекомых, особенно обитателей приводной растительности. Минимальные шансы на захоронение имеют обитатели быстрых потоков и временных водоемов, почвенные насекомые, горные и пустынные насекомые, постоянные паразиты, нидиколы и т. п. Поэтому любые реконструкции древних сообществ и палеогеографических обстановок должны учитывать тафономические факторы. Например, в пустынях захоронению будут подвергаться почти исключительно обитатели приводных оазисов, и тафоценозы будут состоять преимущественно из мезофильных и даже гидрофильных форм, что легко может привести к ошибкам. При филогенетических построениях с использованием палеонтологического материала также необходимо помнить, что неполнота палеонтологических данных для разных групп различна, и если одни группы закономерно выпадают из летописи, то другие столь же закономерно в ней присутствуют.

К числу тафономических факторов относятся не только особенности данного таксона, но и особенности тех обстановок захоронения, в которых встречаются его представители. Поэтому мы вкратце рассмотрим основные типы захоронения насекомых. Как уже говорилось, наибольшее разнообразие этих типов отмечается в кайнозое — за счет роста числа инфрафаций с течением геологического времени.

Один из наиболее обычных случаев захоронения насекомых — захоронение в озерных фациях. К озерным отложениям приурочены почти все крупнейшие захоронения кайнозойских, меловых и отчасти юрских насекомых. Достаточно назвать такие местонахождения, как Энинген (миоцен, ФРГ), Ротт (миоцен, ФРГ), Флориссант (олигоцен, США), Раби-Ривер (олигоцен, США), Грин-Ривер (эоцен, США), Байса (нижний мел, Забайкалье), Каратау (верхняя юра, Казахстан). Озерные осадки, в которых встречаются насекомые, могут быть весьма разнообразны. В озерных конгломератах и песчаниках насекомые редки, но эти породы, как известно, занимают обычно лишь незначительную часть озерных разрезов. В озерных алевролитах, аргиллитах, известняках, мергелях, доломитах, диатомитах, туффитах остатки насекомых встречаются довольно часто, причем в ряде случаев они характеризуются прекрасной сохранностью, особенно в диатомитах и туффитах, где

частично окремневают. К сожалению, озерные диатомиты не бывают древнее олигоценовых из-за того, что в более древние времена пресноводных диатомовых, по-видимому, вообще не существовало. Озерные туффиты, т. е. отложения с участием пеплового материала, приурочены к областям интенсивного вулканизма. В фациях заболачивающихся озер, отложения которых характеризуются угленосностью, остатки насекомых встречаются преимущественно в кровле и в подошве угольных пластов; в некоторых случаях они сохраняются и в бурых углях (Pierce, 1961; Roselt, Feustel, 1960; Dudich, 1961 и др.). Судя по многочисленным субфоссильным остаткам в торфах, насекомые способны захораниваться (причем в большом количестве) в ходе торфонакопления: по-видимому, их остатки разрушаются при углефикации торфа. В каменных и переходных от бурых к каменным углям остатки насекомых вообще не отмечены, но иногда сохраняются насекомоносные ископаемые смолы и изредка — ходы и экскременты насекомых в древесине (Jurasky, 1932).

Помимо того что некоторые типы озерных осадков, как говорилось выше, пользуются ограниченным распространением во времени (диатомиты) или пространстве (туффиты), с течением геологического времени все большее число озерных толщ попадает в число инфрафаций. Наименее устойчивы, разумеется, осадки озер, расположенных гипсометрически высоко или небольших по площади. Так, если для кайнозоя известно сравнительно много захоронений в осадках горных озер (олигоценовое местонахождение Крид в Колорадо, миоценовые кратерные озера Ротт и Рандекер Маар в ФРГ и др.), то в мелу, по-видимому, к их числу относятся только Унда и Дая в Забайкалье, а для более древних периодов они неизвестны. В триасе же и тем более в палеозое вообще отмечено относительно немного озерных захоронений насекомых.

Захоронения в осадках заболоченных и периодически затопляемых низменных равнин во многом сходны с захоронениями в осадках заболачивающихся озер. Остатки здесь также приурочены обычно к межугольным прослоям, но встречаются и в самих бурых углях. Пример местонахождения такого рода — Гейзельталь в ГДР (эоцен). В условиях заторфовывавшегося болота значительная часть органики подверглась минерализации, так что в Гейзельтале обнаруживаются остатки не только скелетных частей, но и мягких тканей, например мышц (Voigt, 1938). В связи с положением близ базиса эрозии такие захоронения относительно устойчивы во времени и нередки, например, в палеозое (таковы насекомоносные отложения пермской свиты Бофорт в Южной Африке).

Во многом сходны с озерными и лагунные захоронения; однако, как правило, остатки насекомых в них более редки. В немалой степени это связано с полным или почти полным отсутствием автохтонных остатков насекомых; впрочем, та же особенность присуща и осадкам бессточных осолоненных озер, в которых иногда остатки наземных и воздушных насекомых очень обильны (например, в юре Каратау). Некоторые лагунные захоронения также богаты остатками насекомых; можно вспомнить, например, богатейшие фауны миоцена Ставрополья (Вишневая балка), олигоценовых осолоненных лагун Эльзаса (Брунштатт, Виттенхайм и др.), пермская фауна Чекарды в Приуралье и др. Правда, в ряде случаев в лагунных толщах большие коллекции собраны благодаря не столько обилию остатков, сколько их продолжительному и тщательному сбору (например, в верхнем мелу Кзыл-Жара в Казахстане и в перми Мэзон-Крика в США, где остатки насекомых в общем редки). Сохранность насекомых в лагунных осадках часто не хуже, чем в озерных. Благодаря своему исходно низкому гипсометрическому положению лагунные толщи во времени в целом устойчивее озерных. Поэтому в более древних толщах процент местонахождений насекомых, сформировавшихся в лагунной (а равным образом в прибрежно-морской или дельтовой) обстановке увеличивается.

В речных осадках насекомые сравнительно редки и часто представлены лишь фрагментами. Это связано как с преобладанием в разрезах речных отложений песчаных и еще более грубых осадков, в которых насекомые сохраняются плохо, так и с тем, что при транспортировке течением многие остатки разрушаются. В пойменных и дельтовых комплексах фаций захоронения насекомых зачастую приурочены к линзам глинистых пород, образовавшихся в небольших дельтовых озерах, старицах и т. д. Как пример можно привести юрское местонахождение Усть-Балей в Иркутской области, где многочисленные превосходно сохранившиеся остатки насекомых (преимущественно автохтонных водных) встречаются в линзах аргиллитов среди толщи песчаников, образовавшихся в долине крупной реки. В таких местонахождениях, как Архара (верхний мел, Приамурье), сформировавшемся в обстановке речной долины, и в дельтовых толщах английского вельда (нижний мел) или триаса Ферганы (Джайляучо), насекомые хотя и бывают иногда обильны, но в основном представлены фрагментами. Соответственно и систематический состав насекомых в подобных захоронениях оказывается особым: они резко обогащены наиболее прочными фрагментами — прежде всего надкрыльями жуков, тараканов, прямокрылых, равнокрылых; личинки насекомых и имаго с тонкими покровами и нежными крыльями (поденки, двукрылые и т. п.) не встречаются или встречаются очень редко. Поэтому сравнение речных и озерных захоронений затруднительно. Другим следствием того, что речная обстановка в общем мало благоприятствует захоронению насекомых, является то, что реофильные насекомые прошлого известны значительно хуже, чем лимнофильные.

Совершенно особый случай захоронения — захоронение в ископаемых смолах. Растительные смолы с трудом подвергаются разложению и легко фоссилизуются вместе с заключенными в них инклюзами (включениями). При фоссилизации смол происходит полимеризация исходных терпеноидных соединений, причем смолы сохраняются тем лучше, чем выше степень полимеризации, определяемая химизмом среды захоронения, давлением и температурой. Смолы выделяются различными голосеменными (в основном хвойными) и покрытосеменными (Hamamelidaceae, Caesalpiniaceae, Dipterocarpaceae). В отличие от смол полисахаридные камеди, выделяемые многими покрытосеменными, не могут фоссилизоваться, поскольку легко растворяются в воде.

Древнейшие смолы известны из верхнепалеозойских отложений, но в палеозое, триасе и юре они встречаются редко. В смолах домелового возраста находок органических остатков до сих пор сделано не было, хотя не исключено, что они будут обнаружены. В раннемеловых смолах остатки насекомых обнаружены в Ливане; к концу раннего мела могут относиться также насекомоносные смолы бегичевской свиты Восточного Таймыра. Местонахождения насекомых в позднемеловых, палеогеновых, неогеновых и антропогеновых смолах весьма многочисленны. По-видимому, это связано с более высокой продукцией смол послеюрских растений.

Есть основания считать, что при пересмотре достаточно большого числа образцов инклюзы насекомых могут быть обнаружены почти в любых ископаемых смолах; исключение составляют лишь смолы, встречающиеся в виде очень мелких кусков, и захоронения внутренних смоляных выделений растений. Кроме того, сильно затруднены поиски и изучение инклюзов в мутных или темных, малопрозрачных или практически непрозрачных смолах. Однако включения в таких смолах могут присутствовать и иногда в большом количестве (например, в мутных меловых смолах Азербайджана и Франции).

Хотя потенциально инклюзы могут быть обнаружены почти во всех ископаемых смолах, их содержание весьма непостоянно: так, в смолах из бегичевской свиты Таймыра включения содержатся в 0,1% кусков, а в близких по возрасту смолах Верхнего Агджакенда — примерно в

20% кусков, причем последняя цифра несомненно сильно занижена из-за малой прозрачности смол и их хрупкости, вследствие которой подавляющее большинство кусков распадается на мелкие обломки, подсчитываемые при просмотре отдельно. Возможно, что в действительности куски с инклюзами составляют здесь не менее 70—75%. Факторы, определяющие содержание инклюзов в смолах, еще далеко не выяснены. Вероятно, оно определяется в основном свойствами исходной смолы (ее вязкостью, скоростью застывания и т. д.). Поскольку содержание инклюзов в общем положительно коррелирует с размером кусков смолы, существенна и величина продукции смолы данным видом деревьев в данных условиях. Одним из важнейших факторов является, по-видимому, способность дерева-продуцента к многократному выделению смолы из одного и того же повреждения. В большинстве случаев прилипший к смоле объект остается на ее поверхности и потому легко подвержен разрушению на всех этапах захоронения и фоссилизации; однако он оказывается защищенным, если эта поверхность покрывается новым слоем смолы в результате повторного истечения. Поэтому всегда или почти всегда большинство включений приурочено к многослойным натекам смол.

Состав фаун смол резко отличается от состава фаун любых других захоронений. Если преимущественные шансы на захоронение непосредственно в толще осадка имеют водные и околоводные насекомые с относительно прочными покровами, причем наибольшими шансами на сохранение обладают более крупные из них, то в смолах захораниваются преимущественно мелкие лесные насекомые. Вследствие этого фауны смол почти несравнимы с другими типами ископаемых фаун; зато сами по себе они значительно стандартнее и за некоторыми исключениями очень хорошо сравнимы друг с другом.

Из-за своей необычайной стойкости к внешним разрушительным агентам смолы могут очень долго сохраняться в почве. Это иллюстрируется, например, присутствием субфоссильных смол араукарий (каурикопалов) в почвах Новой Зеландии, где они добывались в промышленных масштабах как лаковое сырье. При этом в ряде случаев добыча велась на тех территориях, где леса были, по-видимому, сведены маори задолго до появления европейцев. Однако случаев находок смол в корах выветривания нет. Для того чтобы сохраниться в ископаемом состоянии, смолы, как и другие органические остатки, должны быть погребены в осадочных толщах. Они встречаются в осадках различного генезиса, но преимущественно в дельтовых, лагунных и прибрежно-морских. Благодаря значительной устойчивости смол к транспортировке, они выносятся в устья рек и прилегающие к ним области со значительной части территории речного бассейна. Сортировка по удельному весу и плавучести позволяет сформироваться прослоям, резко обогащенным смолой; как правило, смолы встречаются вместе с мелкими обломками древесины и фрагментами коры, а не с крупными стволами. Россыпи смол могут быть весьма богаты; в некоторых случаях содержание смол во вмещающей породе составляет 20 г/дм^3 и более. Реже смолы сохраняются в речных отложениях внутриконтинентальных областей.

Инклюзы в смолах характеризуются в ряде случаев тончайшей сохранностью, позволяющей изучать мелкие детали их строения. Помимо покровов, в ряде случаев сохраняются трахеи и мышечные ткани. Смола оказывает консервирующее действие на заключенный в нее объект, причем, по-видимому, тем большее, чем меньше его размеры и тоньше покровы. Сравнительно крупные и обладающие плотными покровами насекомые, особенно жуки, прямокрылые, тараканы, клопы и цикады, в течение некоторого времени подвергаются разложению и в смоле, в результате чего вокруг них возникают участки белесых помутнений. Эти помутнения, образованные огромным количеством микроскопических газовых и жидкостных пузырьков в смоле, сильно затрудняют изучение

инклюзов. По-видимому, особенно часто они наблюдаются в сукците. Иногда инклюзы подвергаются минерализации, особенно в смолах с высоким содержанием серы, где они могут полностью замещаться пиритом. Степень сохранности покровов инклюзов различна, в некоторых случаях они сохраняются в весьма мало измененном виде, но чаще кутикула разрушается и лишь инкрустирует стенки полости, оставленной в смоле объектом.

Наиболее распространенная группа ископаемых смол — ретиниты, характеризующиеся хрупкостью и относительно невысокой степенью полимеризации исходных соединений. Вязкие смолы типа сукцинита встречаются реже, условия их формирования не вполне ясны, предположительно их образование связывают с изменчивой окислительно-восстановительной обстановкой среды первичного захоронения (Савкевич, 1970). Возможно, что сукциниты возникают из смол, длительное время захороненных в почве и лишь потом вынесенных реками к месту окончательного захоронения, тогда как формирование ретинитов связано с быстрым захоронением смол при непосредственном попадании их в воду. В таком случае фауна ретинитов характеризует биоценозы узкой приречной полосы речной долины, а фауна сукцинитов — биоценозы сравнительно удаленных от реки участков леса, в том числе в какой-то степени и плакорных местообитаний. Это согласуется с очень большим количеством непосредственно связанных с водой насекомых в ретинитах; в большинстве случаев наиболее массовой группой в них оказываются Chironomidae, тогда как для балтийского сукцинита характерно резкое преобладание таких наземных насекомых, как Mycetophiloidea, Dolichopodidae муравьи. Особый тип ископаемых смол представляют собой румэниты, характеризующиеся чрезвычайно высокой степенью полимеризации. По-видимому, они возникают при воздействии на смолоносную толщу уже после фоссилизации смол значительных давлений и температур и потому приурочены к тектоническим активным областям. Инклюзы в румэнитах могут претерпевать значительную деформацию (см. табл. VI, фиг. 18). Обогащение смол серой и пиритизация инклюзов также происходят постседиментационно, в ходе диагенеза смолоносной толщи. Со временем смолы могут подвергаться обугливанию, а при экспозиции на воздухе — окислению; в обоих случаях инклюзы в них разрушаются. Еще одна особенность смол — их способность к переотложению, в том числе многократному, благодаря чему смолы могут оказываться захороненными в значительно более молодых, чем они сами, осадочных толщах. Так, эоценовый балтийский янтарь встречается и в неогеновых, и в антропогеновых, и в современных отложениях Прибалтики, причем в некоторых случаях для него предполагается пяти- и даже шестикратное переотложение (Meyn, 1876).

О захоронениях в морских отложениях вкратце уже говорилось выше. Как правило, эти захоронения небогаты и содержат исключительно летающих насекомых. Они образуются в самых различных типах тонкозернистых осадков — алевролитах, аргиллитах, известняках, диатомитах, туффитах. Морские захоронения насекомых, так же как лагунные и отчасти (благодаря своему переслаиванию с морскими осадками) дельтовые, играют роль важнейших стратиграфических реперов, поскольку относительная геохронология построена преимущественно на сменах палеонтологически наиболее полно изученных морских животных. Иногда в морских отложениях насекомые прекрасно сохраняются не только в виде отпечатков, но и в виде объемных минерализованных (обычно пиритизированных) трупов, легко извлекающихся из породы. Такие остатки найдены, например, в миоценовых морских глинах Керченского полуострова (см. табл. III, фиг. 9). Интереснейшие захоронения пиритизированных насекомых в морских осадках приурочены к толще так называемых лондонских глин раннеэоценового возраста в Англии. По

не вполне ясным причинам здесь обнаружены почти исключительно насекомые-ксилобионты (в основном жуки) прекрасной сохранности, причем среди собранного материала есть даже полностью пиритизированная мягкая личинка жука из семейства Bostrychidae (Rundle a. Cooper, 1971). В связи с тем, что в морские и лагунные захоронения попадают и обитатели прибрежных пляжей и дюн, такие захоронения иногда производят впечатление своеобразного смешения лесных и пустынных элементов.

В вулканогенных толщах остатки насекомых, как и другие органические остатки, почти никогда не встречаются. Описана одна находка полностью минерализованного остатка многоножки превосходной сохранности в трещине лавового потока в Калифорнии (Pierce, 1945). Образование таких захоронений происходит лишь в исключительных случаях. С вулканической деятельностью связано формирование захоронений в туффитах, т. е. в смесях пеплового и осадочного материала, и в пепловых туфах, т. е. в ископаемых вулканических пеплах. В более грубозернистых туфах (псаммитовых, образованных вулканическими песками) остатки насекомых редки, как и в обычных песчаниках, а в вулканических брекчиях встречаются в исключительных случаях. Пепловые захоронения образуются при выпадении пеплов непосредственно в водоем и при сносе выпавшего пеплового материала со склонов. Сравнительно редко они возникают в обширных бассейнах, таких, как олигоценовое озеро Флориссант в Колорадо или бассейн, где накапливались упоминавшиеся выше морские осадки эоценовой толщи Мо в Дании, содержащей многочисленные пепловые прослои среди диатомитов. Чаще тонкие пепловые осадки образуют небольшие линзы в мощных туфогенных или эффузивных толщах. Для захоронений, образовавшихся непосредственно во время пеплопадов, характерно обилие летающих, в том числе хорошо летающих насекомых (в частности, по сравнению с другими типами захоронений в них очень многочисленны перепончатокрылые). Другая интересная особенность подобных захоронений — наличие в них отдельных остатков реофильных насекомых. Вероятно, при массовом выпадении пепла значительная часть населения ручьев и речек погибает и вместе с пепловой массой выносится в озерные бассейны. Примерами могут служить находки роющих личинок поденок в юрских пепловых туфах на р. Уде в Забайкалье (Чернова, 1977) и в олигоценовых пеплах на р. Большая Светловодная в Приморье, где вместе с ними найдены также реофильные личинки стрекоз семейства Gomphidae. Поскольку при переносе ветром пепловой тучи происходит сортировка частиц по размерам и наиболее тонкий пепловый материал осаждается по периферии пеплопада, наиболее богатые пепловые захоронения формируются, по-видимому, на расстоянии десятков километров от места извержения.

Другие случаи захоронения насекомых редки и представляют интерес главным образом потому, что в особой обстановке захоронения могут сохраниться такие остатки, которые обычно выпадают из палеонтологической летописи. Примером могут служить захоронения в карстовых образованиях и в отложениях гидротермальных источников. В Керси во Франции известны богатейшие захоронения костей олигоценовых позвоночных в карстовых трещинах и воронках среди юрских известняков. Вместе с ними найдены остатки насекомых (Handschin, 1947), замечательные в двух отношениях: во-первых, они представляют собой объемные фосфоритизированные трупы, сохранившие не только тонкие детали покровов, но отчасти и внутреннее строение, а во-вторых, они принадлежат преимущественно некрофагам, привлеченным трупами попавших в воронки животных, и отчасти обитателям почвы, исключительно редким в ископаемом состоянии. Особенно обильны пупарии мух, причем внутри одного из них была найдена хорошо сохранившаяся куколка наездника из семейства Braconidae. Другой случай до некото-

рой степени аналогичного захоронения — кайнозойские кальциты Боннер Квэрри в Аризоне (США), выполняющие трещины в пермских известняках. В них обнаружены укрывавшиеся в трещинах субстрата почвенные членистоногие, почти никогда не встречающиеся в ископаемом состоянии — многоножки, паукообразные (в основном жгутоногие), Diplura, а из насекомых — Lepismatidae и бескрылый палочник (Pierce, 1950, 1951). Отложения гидротермальных источников — травертины — также в ряде случаев содержат остатки насекомых, причем органическое вещество в этих условиях чрезвычайно быстро минерализуется, а потому хорошо сохраняются мягкие ткани и насекомые со слабо склеротизованными покровами. Явления быстрой минерализации растительных и животных остатков неоднократно наблюдались в современных гидротермальных источниках (Ливингстон, Ливингстон, 1956; Hilton, 1946; Pierce, 1951). В ископаемом состоянии такие остатки известны из миоцена ФРГ (Zeuner, 1931), Греции (Bachmayer et al., 1971), Кении (Leakey, 1952), из антропогена Австралии (Gill, 1955) и Большого Кавказа (Залесский, 1961). Естественно, осадки такого рода, имеющие очень ограниченное распространение и образующие литологические тела очень небольшого объема, легко разрушаются и нестойки во времени.

Более близки тафономически к обычным захоронениям захоронения в асфальтах. Они формируются при вскрытии нефтеносных горизонтов и высачивании нефти на дневную поверхность. В этом случае нефтяная пленка может покрывать поверхность естественных водоемов, образуя нечто вроде природных «луж смерти», которые иногда используются для борьбы с гнусом. Такие захоронения отличаются от обычных озерных прежде всего огромным числом остатков в этих естественных ловушках. Примером является плейстоценовое местонахождение Бинагады в Азербайджане (Богачев, 1939). Иногда высачивающаяся нефть образует постепенно загустевающие нефтяные лужицы и небольшие озерки. В этих условиях благодаря консервирующим свойствам нефти остатки превосходно сохраняются. Однако такие захоронения формируются в субаэральных условиях и потому весьма нестойки во времени. Вследствие этого они приурочены исключительно к антропогену (местонахождения Мак-Китрик и Ранчо Ла-Бреа в Калифорнии, плейстоценовые асфальты Тринидада и др.).

В корах выветривания остатки насекомых практически не встречаются. На р. Чадобец (Иркутская обл.) единичные остатки насекомых и клещей обнаружены в бобовинах палеоценовых бокситов, но полной уверенности в том, что они не попали туда случайно уже после извлечения образцов на дневную поверхность, нет (Жерихин, 1978). Есть указания на находки в датских и палеоценовых корах выветривания в Казахстане норок насекомых (Цеховский, 1974). Значительный интерес представляют многочисленные находки в неогеновых и антропогеновых погребенных почвах в ряде районов Южной Америки фоссилизованных шаров навоза, оставленных различными Scarabaeidae. Сколько-нибудь значительных захоронений насекомых в эоловых отложениях не известно.

Определенный интерес представляют находки насекомых на сохранившихся в многолетней мерзлоте трупах позвоночных, поскольку при этом сохраняются постоянные паразиты позвоночных, никогда не фоссилизующиеся в иных условиях. Так, на трупе суслика в Якутии найден остаток вши (Дубинин, 1948), а на трупе мамонта — личинки овода *Cobboldia russanovi* Grunin (Грунин, 1973). Разумеется, эти находки приурочены только к антропогеновым толщам и только к районам широкого распространения многолетней мерзлоты.

Помимо перечисленных, известны еще некоторые редчайшие формы сохранности насекомых. Так, описаны находки включений насекомых в

кристаллах селенита (Tillyard, 1922a) и горного хрусталя (Kawall, 1876). Механизм образования подобных захоронений не ясен.

Кроме самих насекомых, в ископаемом состоянии встречаются следы их деятельности — постройки, норки, повреждения на растениях и т. п. Некоторые такие находки уже упоминались выше. Наиболее обычны находки домиков личинок ручейников и повреждений. Домики ручейников могут встречаться автохтонно в различных типах континентальных отложений, причем иногда в таком количестве, что становятся породообразующими (Вялов, Сукачева, 1976). Нередко они присутствуют в таких фациях, где остатки самих насекомых не сохраняются. Отмечается и обратная ситуация: отсутствие домиков в толщах, где найдены остатки взрослых ручейников подотряда Phryganeina и даже их куколки (например, в Ротте; см. Statz, 1936). Причины этого явления неясны. Реже в ископаемом состоянии встречаются домики личинок Chironomidae, но в некоторых случаях и они могут быть породообразующими (Hiltermann, 1968). Еще реже встречаются постройки наземных насекомых — домики гусениц Psychidae, гнезда ос, пчел, термитов и муравьев и т. д. Повреждения насекомых на различных частях растений — галлы, мины, погрызы, ходы в древесине — встречаются довольно часто. Они подчиняются тем же тафономическим закономерностям, что и любые растительные остатки, содержательный анализ тафономии которых дан в книге В. А. Красилова (1972).

Раздел I

СИСТЕМА И ЭВОЛЮЦИЯ НАСЕКОМЫХ

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ОБЪЕМ КЛАССА НАСЕКОМЫХ

Проблема происхождения насекомых еще далека от разрешения, однако необходимо отметить, что традиционные представления о единстве трахейных (Tracheata или Atelocerata, т. е. насекомые и многоножки) в последнее время вызывают большие сомнения. Уже довольно давно в литературе дискутируется вопрос о родственных связях Entognatha — трех отрядов шестиногих трахейнодышащих (Protura, Diplura, Collembola), которых многие авторы считают более близкими к многоножкам, чем к насекомым (Шаров, 1966б). Эта точка зрения не стала еще общепринятой, но аргументация ее оппонентов весьма уязвима для критики (Расницын, 1976б).

Многие признаки, отличающие энтогнат от насекомых, суммированы Шаровым (1966б), но все или почти все они плезиоморфны (примитивны) и доказывают только монофилию насекомых в узком смысле (щетинохвостки+крылатые), но не монофилию энтогнат с многоножками. Последняя подтверждается различиями в организации головного мозга трахейных: у многоножек и энтогнат передний конец морфологической оси тела изогнут вверх, так что протоцеребрум оказывается сдвинутым назад относительно других отделов мозга; у насекомых сохраняется примитивное состояние, и протоцеребрум находится в переднем положении (Расницын, 1976б).

Особенно важное значение для обсуждаемой проблемы имеют результаты, полученные О. А. Мельниковым (1974а). По его данным, одна из ранних стадий онтогенеза членистоногих — метатрохофоральная — обладает вторичной гетерономностью, характер которой в разных группах подтипа различен. В частности, сильно различаются метатрохофоральные стадии насекомых, с одной стороны, и многоножек и энтогнат — с другой. Упомянутая стадия представляет собой результат эмбрионизации свободной расселительной личинки предковой группы, причем у ракообразных, где эта эмбрионизация еще далеко не завершена, видно соответствие между свойственным им типом гетерономности и набором локомоторных органов свободной личинки (науплиуса). Отсюда следует, что тип гетерономности метатрохофоральной стадии определяется строением свободной личинки предка, а различие между этими типами, в частности у насекомых и у остальных трахейных, свидетельствует о дивергенции их предков еще на первичноводном этапе их эволюции.

Учитывая все это, можно сделать вывод, что насекомые в составе подклассов Lepismatona (=Apterygota s. str.) и Scarabaeona (=Pterygota) образуют монофилетическую группу — класс Scarabaeoda (=Insecta s. str.), произошедшую от первичноводного предка независимо от многоножек и энтогнат. Этот предок был сходен с многоножками внеш-

не гомономной сегментацией тела взрослой особи, но вопрос о его родственных отношениях с предком многоножек остается открытым.

Экологический аспект происхождения насекомых также не вполне ясен из-за отсутствия конкретных данных о строении и образе жизни предковой группы. Все же наиболее вероятно, что предки насекомых были донными ползающими животными. Учитывая общие закономерности перехода членистоногих к жизни на суше (Гиляров, 1949, 1970), можно предположить, что первым промежуточным биотопом здесь были морские береговые выбросы, откуда предки насекомых могли мигрировать в скопления растительного детрита наземного происхождения (подстилка, гниющая древесина и т. д.). Относительно времени возникновения насекомых можно сказать только, что оно имело место до конца раннего карбона, когда в отложениях появились первые остатки насекомых. Первичнобескрылые насекомые, ведущие скрытый образ жизни, имеют мало шансов попасть в захоронение, и их ископаемые остатки действительно очень редки. Поэтому отсутствие таких остатков не может служить свидетельством позднего появления насекомых (в конце раннего карбона). Они могли появиться в любой момент времени после возникновения наземной растительности (по-видимому, ранний девон; Мейен, 1970) и далее существовать в условиях, способствовавших выпадению их из палеонтологической летописи.

КЛАСС SCARABAEODA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Scaraboides Laicharting, 1781)] (=Insecta s. str.)

НАСЕКОМЫЕ

Наземные и вторичноводные членистоногие крайне разнообразного строения. Если отбросить сильно измененные формы, то имея в виду архетип класса, насекомым можно дать следующую характеристику.

Тело разделено на три четко выраженных отдела: голову, грудь и брюшко. В голове сосредоточены главные ассоциативные и сенсорные функции и функции захвата и первичной переработки пищи. Грудь несет основную локомоторную функцию, брюшко — вегетативную. Голова образована рудиментом акрона и шестью первыми, ларвальными сегментами. Внешними органами акрона являются три простых глазка, передний из которых по происхождению парный. Первый сегмент несет сложные глаза, ему же принадлежит ротовое отверстие; конечности этого сегмента образуют верхнюю губу (лабрум). Конечности второго сегмента превращены в антенны, третьего — редуцированы, конечности четвертого — шестого сегментов представлены соответственно мандибулами, максиллами и нижней губой.

Антенны с мускулатурой только в двух первых члениках, скапусе и педицеллусе. Педицеллус несет также сенсорный джонстонов орган.

Лабрум дефинитивно всегда непарный и нерасчлененный вдоль или параллельно продольной оси. Мандибулы парные, одночлениковые, без явных придатков. Максиллы парные, не сросшиеся, двучлениковые, трехраздельные, внешняя доля (щупик) членистая, внутренние (лациния и галея) простые. Нижняя губа расчленена подобным же образом (внутренние доли именуются соответственно глоссами и параглоссами), но основные членики медиально сросшиеся. Эндоскелет головы (тенториум) эктодермальный.

Морфологическая ось тела в голове не изогнута резко кверху, и передний мозг сохраняет переднее положение относительно других его отделов.

Грудь состоит из трех сегментов, каждый из которых несет пару одноветвистых конечностей (рудимент наружной ветви, возможно, сохраняется у некоторых первичнобескрылых в виде коксального грифелька; имеются также данные об участии некоторых структур, связанных с основанием конечности, в образовании крыла, и не исключено, что последнее в какой-то мере также может быть сопоставлено с дериватом одной из внешних долей ветвистой конечности примитивных членистоногих; Бочарова-Месснер, 1968). Расчленение конечности примитивных представителей класса единообразно; выделяются от основания к вершине тазик, вертлуг, бедро, голень и лапка с 1—3 коготками. Наиболее подвижны сочленения между тазиком и вертлугом, бедром и голенью и голенью и лапкой, причем в первом и последнем сочленении дистальный элемент отогнут наружу, во втором — внутрь. Сочленение тазика с плевритом двойное — переднее (с трохантином) и латеральное. Сочленение бедра и голени также двойное. Лапка расчленена (первично, вероятно, на три членика, но в большинстве случаев на пять). Основная опора на субстрат осуществляется (в дефинитивном состоянии) вершиной голени, а лапка фиксирует и обеспечивает устойчивость (а также сенсорную функцию).

Брюшко состоит из 11 наружных сегментов, из которых восьмой и последующие являются ларвальными (Мельников, 1974а); имеются данные о существовании еще трех ларвальных сегментов, образующих проктодеум (Мельников, 1974б). Конечности брюшных сегментов более или менее рудиментарны или вторично сильно изменены, не несут (первично) локомоторной функции. Придатки 8—9 сегментов у самки и 9—10 у самца образуют наружные гениталии (внутренние доли — гонапофизы, вторично также наружные базальные отделы, наружные доли — кокситы и грифельки). Конечности 11 сегмента, а возможно, и 3 проктодеального образуют сенсорные придатки, соответственно церки и парацерк.

Дыхание трахейное, трахеи анастомозирующие, дыхальца расположены на двух задних грудных и восьми передних брюшных сегментах. Половые железы сегментарной природы, гонопор иногда парный, у самки на седьмом брюшном сегменте, у самца на девятом или десятом. Формула фибрилл в жгутике сперматозоида 9+9+2.

Дробление поверхностное, бластодерма дифференцирована на зародышевую (зародышевая полоска) и внезародышевую части, последняя образует зародышевые оболочки — амнион и серозу; образование оболочек начинается с заднего конца тела и сопровождается вентральным подгибанием задней части полоски (подробнее об особенностях эмбриологии насекомых см. Захваткин, 1975). Эмбрион на метатрохофоральной стадии (перед выделением постларвальных сегментов) с гипертрофированными мандибулярным, максиллярным и лабиальным сегментами (Мельников, 1974а).

Из яйца выходит личинка с полным числом сегментов (эпиморфоз), но первично с нерасчлененной лапкой и неполным числом члеников антенн, церков и парацерка, а также без зачатков гениталий и крыльев.

Класс делится на два подкласса — первичнобескрылых (Lepismatona=Apterygota s. str.) и крылатых (Scarabaeona=Pterygota). Происхождение вторых от первых достаточно очевидно; более детальный анализ процесса возникновения крылатых насекомых см. ниже.

ПОДКЛАСС LEPISMATONA

(=Apterygota s. str.)

ПЕРВИЧНОБЕСКРЫЛЫЕ НАСЕКОМЫЕ

Мелкие и средних размеров насекомые, лишенные крыльев, со сравнительно слабо выраженной грудной тагмой. Тело обычно удлиненной каплевидной формы, часто покрыто чешуйками, появляющимися в ходе постэмбрионального развития. Голова гипогнатная, нередко с более или менее выраженными тергальными частями максиллярного и лабиального, а иногда (у палеозойского *Dasyleptus* Brongn.) и мандибулярного сегментов. Глазки, если развиты, расположены впереди сложных глаз. Ротовой аппарат грызущий, мандибулы либо с единственным сочленением, либо с двумя, но второе (переднее или верхнее) слабое и расположено очень далеко от первого (близ середины или за серединой мандибулы). Тергиты груди и брюшка сходного строения и различаются преимущественно размерами, со свободно свисающими боковыми частями (параноталиями), не отделенными швом. Плевростернальная часть груди сильно расчлененная (подробнее см. Matsuda, 1970, и цитированные там работы). Ноги бегательные, обычного для насекомых строения (лапка обычно 3-члениковая, редко — у Lepidothrichidae — до 5 члеников, у молодых личинок Machilida нерасчлененная, с 1—3 коготками).

Вентральная поверхность брюшных сегментов образована стернитом с двумя кокситами (у большинства Lepismatida не обособленными от стернита), на вершине которых латерально расположены грифельки, медиально — одна или две пары выпячивающихся мешочков. Согласно Биркет-Смиту (Birket-Smith, 1974) первые гомологичны грудным ногам, вторые — гонапофизам. Кокситы и стили не принимают участия в образовании мужских и женских гениталий. Мужские гениталии образованы гонапофизами 9 и 10 сегмента, последняя пара слита и образует пенис с парным или непарным гонопором. Пенис и 9 гонапофизы функционально и топографически независимы. Женские гениталии (яйцеклад) образованы гонапофизами 8 и 9 сегментов, плотно примыкающими друг к другу, но не сросшимися. Пенис функционально не соответствует своему названию, поскольку оплодотворение косвенное, посредством откладываемого на субстрат сперматофора (Гиляров, 1970). Трахейная система без продольных стволов. Половые железы сегментарны у обоих полов.

В эмбриональном развитии не происходит полного замыкания амниотической полости, либо амниопор замыкается клеточной пробкой; связь амниона и серозы сохраняется. Постэмбриональное развитие с многочисленными линьками, продолжающимися и по достижении половозрелого состояния. Морфологические изменения в онтогенезе очень плавные, молодая личинка, особенно у Machilida, морфологически соответствует личинке насекомых с полным превращением и larvula поденок (подробнее см. Шаров, 1966, и цитированную там литературу).

Биологически первичнобескрылые — наземные (иногда прибрежные), в той или иной мере скрытоживущие насекомые (обычно факультативные, реже облигатные криптобионты), нередко мирмеко- и термитофильные, иногда синантропы. Machilida способны к прыжкам, осуществляемым движениями брюшка. Питаются преимущественно растительными и животными остатками, водорослями, лишайниками, грибами.

В палеонтологической летописи появляются в среднем карбоне. Ископаемые остатки редки.

Подкласс включает два отряда, Lepismatida и Machilida. Их представители внешне и биологически довольно сходны, поэтому ниже приведены не столько характеристики отрядов, сколько основные их отличия.

ОТРЯД LEPISMATIDA LATREILLE, 1804

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Lepismenae Latreille, 1804)] (=Thysanura s. str. =Zygentoma)

Рис. 1

Тело более или менее уплощенное, голова более прогнатная. Сложные глаза не соприкасаются, глазки редко развиты. Мандибулы с двойным сочленением, режущая часть не обособлена от молярной. Челюстные щупики 5-члениковые. Тазики без «грифельков», лапки 2—5-члениковые, с 3 коготками. Первый стернит брюшка без грифельков и выпячивающихся мешочков. Церки не бывают намного короче парацерка. Самцы с парным гонопором. Расчленение лапки и относительная длина церков и парацерка у ранней личинки и у имаго существенно не отличаются. В эмбриогенезе амниотическая полость замыкается клеточной пробкой.

Важными особенностями внутреннего строения Lepismatida являются необычная организация их «фронтального ганглия» (Chaudonneret, 1950), резко отличающегося от фронтального ганглия Machilida и Scarabaeona (=Pterygota) и, вероятно, не гомологичного ему, и брюшная мускулатура, обедненная по сравнению с Machilida и иннервирующаяся совершенно иначе, чем мускулатура Machilida и Scarabaeona (Birket-Smith, 1974). Судя по этим данным, лепизматидовые представляют боковую ветвь насекомых, сестринскую группу к Machilida+Scarabaeona.

Отряд включает три семейства: наиболее примитивных, ныне реликтовых (один вид в Калифорнии) Lepidothrichidae, более продвинутых Lepismatidae и специализированных Nicoletiidae (из состава последних часто выделяют Ateluridae и Maindroniidae); Lepismatidae и Nicoletiidae обладают широким распространением. Отряд насчитывает 330 видов (Watson, 1970).

В ископаемом состоянии отряд известен с позднего мела. К семейству Lepidothrichidae принадлежат два вымерших рода — не описанный род из позднего мела (сантона) Таймыра и *Lepidothrix* Menge из эоценового балтийского янтаря. Lepismatidae найдены в балтийском янтаре (современный род *Allacrotelsa* Silv., Stach, 1972), кайнозойских кальцитах Боннер-Квэрри (США) и в бирманском янтаре, возраст которого в интервале поздний мел — палеоген не уточнен; отсюда указан род *Lampropholis* Menge (=*Allacrotelsa* Silv.), но с оговоркой, что это скорее особый, новый род (Cockerell, 1917). Nicoletiidae в ископаемом состоянии не известны.

ОТРЯД MACHILIDA GRASSI, 1888

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Machilidae Grassi, 1881] [=Archaeognatha (=Microcoryphia)+Monura]

Рис. 2

Тело обычно веретеновидное, голова гипогнатная, глаза обычно соприкасаются, глазки развиты. Мандибулы с одним сочленением, режущая часть резко обособлена от молярной. Челюстные щупики 7-члениковые. Средние и задние тазики часто с грифельками, лапка трехчлениковая с 2 коготками (одночлениковая с одним коготком у Dasyleptidae). Первый брюшной стернит часто с выпячивающимися мешочками, а иногда и с грифельками. Церки намного короче парацерка (у неотенических Dasyleptidae рудиментарны). Первые постэмбриональные стадии с рудиментарными церками или без них и с нерасчлененной лапкой. Амниотическая полость не замкнута.

Отряд содержит 250 видов (Watson, 1970) и делится на 3 семейства: Machilidae, Meintertellidae и Dasyleptidae. Последнее семейство, ранее выделявшееся в особый отряд Monura (Шаров, 1957б), известны только из палеозоя (средний карбон США, верхний карбон Франции, нижняя

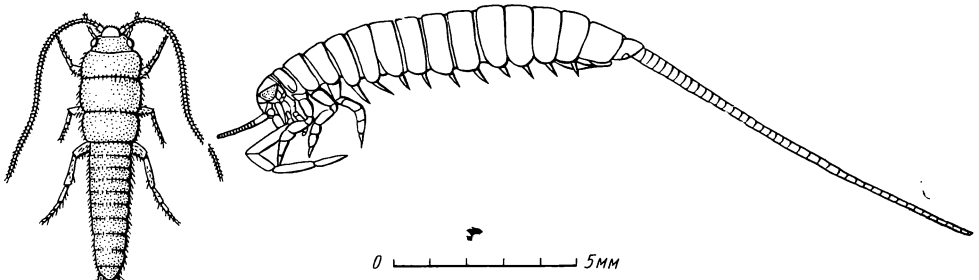


Рис. 1. *Lepidothrix pilifera* Mengo (Lepidothrichidae); эоцен, балтийский янтарь (Handlirsch, 1925). Представитель наиболее примитивного семейства лепизматидовых (Lepismatida=Thysanura s. str.), обычного в палеогене, ныне реликтового

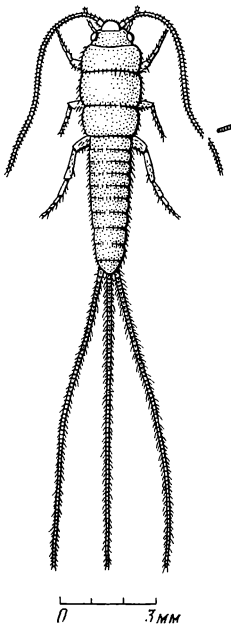


Рис. 2. *Dasyleptus brongniarti* Sharov (Dasyleptidae); верхняя пермь Кузнецкого бассейна (Расницын, 1980). Древнейшая (поздний карбон-пермь) группа личинкоподобных (ювенилизированных) околоводных Machilida (=Archaeognatha)

пермь США и Чехословакии и верхняя пермь Кузнецкого бассейна; см. Carpenter, 1977) и представляют собой неотических Machilida. Dasyleptidae отличаются от первых постэмбриональных стадий Machilidae, помимо крупных размеров и наличия гениталий, в основном лишь присутствием грифельков на первом сегменте брюшка, одиночным коготком лапки, меньшими размерами глаз и разделенными тергальными отделами мандибулярного и максиллярного сегментов. Поскольку Dasyleptidae — единственные ископаемые Lepismatona, известные по отпечаткам, а не по инклюзам в ископаемых смолах, и при этом найденные в значительном числе экземпляров, можно предположить, что эти насекомые были более тесно связаны с водой, чем другие первичнобескрылые. Однако реконструировать для них настоящий водный образ жизни пока нет оснований.

Meinertellidae в ископаемом состоянии не известны. Современные роды Machilidae найдены в эоценовом балтийском янтаре (Silvestri, 1912) и в позднеолигоценовых или раннемиоценовых смолах Мексики (Wygodzinski, 1971).

Triassomachilis uralensis Sharov, описанный из позднего триаса Башкирии как представитель особого семейства Triassomachilidae (Шаров, 1948) и затем переведенный на основании описания и изображения в Machilidae (Paclt, 1972), в действительности представляет собой, по-видимому, личинку поденки.

ПОДКЛАСС SCARABAEONA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Scaraboides Laicharting, 1781)] (=Pterygota)

КРЫЛАТЫЕ НАСЕКОМЫЕ

Основное отличие крылатых насекомых от бескрылых состоит, естественно, в наличии крыльев на втором и третьем сегментах груди (на переднегруди многих примитивных крылатых параноталии также приобретают сходство с крыльями, но примеры подвижных параноталий

переднегруди не известны). Крылья представляют собой двуслойные кутикулярные выросты, укрепленные жилками — полыми каналами с утолщенными стенками, по которым осуществляется кровоснабжение крыла, проходят нервы и трахеи. Система жилок (рис. 5) гомологична у разных крылатых насекомых. Хорошим маркером некоторых жилок оказывается их положение относительно мембраны — выше (выпуклые или положительные жилки) или ниже ее (вогнутые, отрицательные). Наиболее устойчиво выпуклое положение костальной жилки (C), обычно проходящей по переднему краю крыла, и радиальной жилки (R), вогнутое субкостальной (SC), расположенной между C и R, и задней кубитальной жилки (CuP). Выпуклое положение первично занимает задняя базальная ветвь медианы, условно обозначенная как M_5, которая обычно сливается с передним кубитусом (CuA). Вторично, особенно в задних крыльях, M_5+CuA (обычно обозначаемая просто CuA) часто принимает вогнутое положение. Остальные жилки первично нейтральны, но вторично анальные (особенно A_1) почти всегда становятся выпуклыми; то же самое происходит иногда с передней ветвью медианы (MA). Задняя ее ветвь (MP) и сектор радиуса (RS) часто занимают вогнутое положение. Крыло причленяется с помощью сложного аксиллярного аппарата (см. Расницын, 1969; Бродский, 1974; Емельянов, 1977) и в движении опирается на вершину плеврального ребра, идущего вверх от латерального сочленения тазика. Движения крыла осуществляются сложным мускульным аппаратом, в котором выделяются мышцы прямого и непрямого действия; первые прикрепляются непосредственно к склеритам, окружающим основание крыла, вторые воздействуют на крыло, изменяя форму тергальной части сегмента и его положение относительно головки плеврального ребра (подробнее см. Snodgrass, 1929; Прингл, 1963; Matsuda, 1970; Бродский, 1970, 1974). Наличие крыльев отражается на строении не только плевральных отделов птероторакса (средне- и заднегруди), но и их тергитов: нотум, простой у первичнобескрылых, здесь расчленен на парный (разделенный продольным швом) антеромедиальный прескутум, парные латерально расположенные доли скутума и непарный постеромедиальный скутеллум.

Из других, прямо не связанных с крыловым аппаратом, отличий крылатых насекомых от бескрылых, можно отметить сильно развитое двойное сочленение мандибул, исходно пятичлениковую лапку, отсутствие грифельков, выпячивающихся мешочков и их дериватов, по крайней мере, на семи передних брюшных сегментах и аналогов грифельков на тазиках, отсутствие обособленных кокситов на прегенитальных сегментах, более тесную ассоциацию кокситов и грифельков девятого сегмента самки с яйцекладом (в большинстве случаев — прямое вхождение их в состав последнего), мышечный регуляторный аппарат дыхалец, развитие мощных продольных стволов в трахейной системе, прямое оплодотворение (копуляция) и полное замыкание амниотической полости в эмбриогенезе с разобщением амниона и серозы. Существенным отличием от щетинохвосток является принадлежность пениса к 9, а не 10 сегменту (Тихомирова, 1976).

Крылатые насекомые возникли, вероятно, от предков, обитавших на деревьях, питавшихся содержимым спорангиев и вынужденных при питании и при нападении хищников регулярно прибегать к прыжку с ветви на ветвь или на землю (подробнее см. Расницын, 1976б). Очевидное преимущество особей, способных к дальнему и точному прыжку и к контролю над положением тела в воздухе, обусловило развитие крыльев. Зачатки крыльев в виде боковых пластинчатых выростов на границе плеврита и стернита грудных сегментов возникали у крупных насекомых, так как при малых размерах увеличение поверхности тела при прыжке невыгодно (уменьшает длину прыжка и особенно его точность из-за влияния ветра). Неподвижные боковые выросты у подвиж-

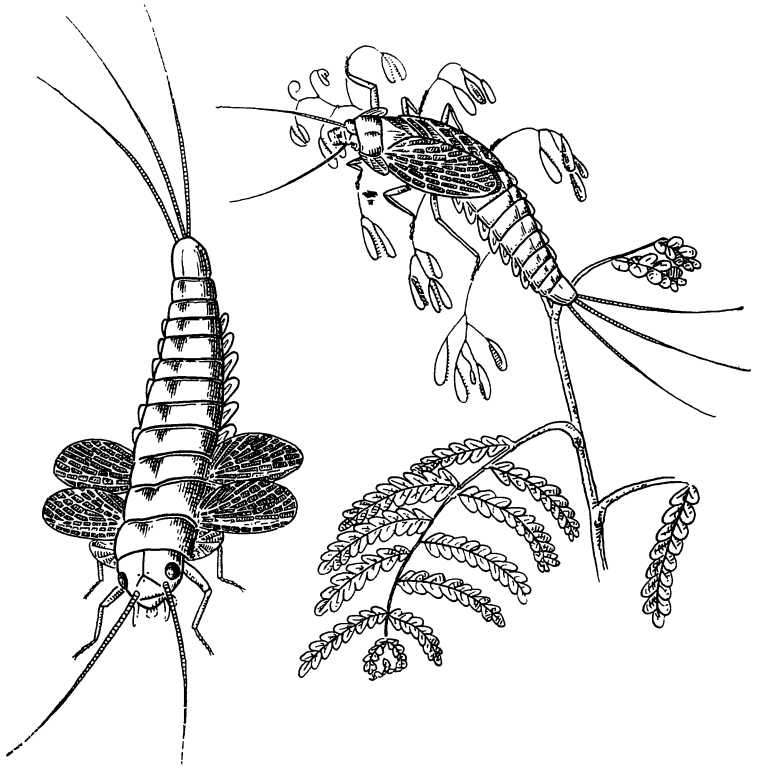


Рис. 3. Гипотетические предки крылатых насекомых (Расницын, 1976б)

ных насекомых не могут быть слишком большими, поэтому способность складывать крылья должна была появиться очень рано, еще до возникновения активного машущего полета (рис. 3). Широкое распространение крышевидного складывания крыльев у насекомых и его меньшая компактность по сравнению с более совершенными способами складывания (плоское и облегающее складывание, при которых правые и левые крылья широко перекрывают друг друга) указывает на первичность именно крышевидного положения сложенных крыльев.

Первые крылатые насекомые, представители отряда Paoliida (=Prototoptera) (рис. 4), появились к началу последнего, намюрского века раннекаменноугольной эпохи. Потомки паолиидовых образуют два основных эволюционных ствола, один из которых характеризуется значительной диверсификацией и постепенным нарастанием совершенства полета на фоне длительного сохранения многих примитивных особенностей (крышевидное складывание крыльев, открытый образ жизни, часто в зарослях растений, питание генеративными органами растений, развитие по типу археметаболии с сохранением как личиночных, так и нимфальных стадий и с имагинальными линьками и т. д.). Уже при обособлении этого ствола возник такой таксономически важный признак, как переход стилей 9 сегмента самца в состав копулятивного аппарата и приобретение ими хватательной функции. Одновременно либо немного позднее (после первой дивергенции и обособления предков поденок) гомологичные стили самок вошли в состав яйцеклада, образовав его ножны. Заведомо после отделения предков поденок, но, вероятно, до следующей дивергенции — обособления предков стрекоз, наружные гениталии самца объединились в гениталь ную капсулу, обладающую собственной подвижностью. По-видимому, на этом же этапе после отделе-

ния предков поденок личинка претерпела некоторую ювенилизацию, и глазки стали появляться только на нимфальной стадии развития.

После отделения стрекоз в этой эволюционной линии возникла криптостерния: собственно стернальные отделы птероторакса целиком инвагинировались в полость груди и образовали ее эндоскелет. Возможно, уже на этом этапе появились какие-то предпосылки, способствующие превращению лацинии (внутренней лопасти максиллы) в колющий стилет. Такие стилеты характеризуют почти целиком когорту Cimiciformes (=Paraneoptera плюс часть Palaeoptera), они же присутствуют в хоботке у тех насекомых с полным превращением (когорта Scarabaeiformes=Oligoneoptera), которые приобрели колюще-сосущий ротовой аппарат. Становление типичных цимициформных связывается с появлением именно этих стилетов, обеспечивающих еще более тонкое приспособление к питанию генеративными, а впоследствии и другими органами растений.

Насекомые с полным превращением, т. е. скарабеиформные, характеризуются в первую очередь изменением способа развития. Почти весь постэмбриональный морфогенез концентрируется у них на куколочной стадии, соответствующей нимфальной (с наружными зачатками крыльев и гениталий, полностью расчлененными конечностями и развитыми простыми глазками), но лишенной способности к питанию и обычно к передвижению. Вегетативные функции (питание и рост) сосредоточены на предыдущем, личиночном этапе онтогенеза. Полное превращение возникло скорее всего при переходе личинок к развитию внутри генеративных органов растений, например в мужских шишках голосемянных, как у наиболее примитивных перепончатокрылых.

Предковая группа цимициформных и скарабеиформных, лишенная характерных признаков тех и других (надотряд Caloneuridea), условно включена в когорту Cimiciformes, почему последняя оказывается предковой для насекомых с полным превращением.

Темпы эволюции в ряду от паолиидовых до цимициформных были очень высокими, поскольку разные члены этого ряда (Paoliida, стрекозы и несколько групп цимициформных) появляются практически одновременно в конце раннего карбона (см. рис. 4).

Вторая, малая ветвь крылатых насекомых, образующая инфракласс гриллоновых (Grylloneі=Polyneoptera), отделилась от паолиидовых немного позже и в палеонтологической летописи отмечается с начала среднего карбона. Возможно, ее обособление стимулировали появившиеся незадолго до этого активные воздушные хищники — стрекозы. Действительно, гриллоновые (инфракласс Gryllones=Polyneoptera) — это первично крупные насекомые, сохранившие довольно примитивный летательный аппарат и наружный стернальный отдел груди, но складывающие крылья компактно (плоско на спине или облегающе) и приспособленные к обитанию в скважинах субстрата, в местах, защищенных от летающих хищников. Задние крылья гриллоновых снабжены расширенной анальной областью, большая часть которой при складывании подгибается и переворачивается. Стили 9 сегмента у самцов гриллоновых не входят в состав гениталий, у самок входят в состав яйцеклада, но на сравнительно поздних этапах эволюции, и образуют не ножны яйцеклада, а его рабочие части (третью пару створок). Последующие этапы эволюции гриллоновых рассматриваются далее.

Приведенная здесь схема происхождения и ранней эволюции крылатых насекомых более подробно обсуждается в работах Расницына (1976б, 1980). В соответствии с этой схемой, а также учитывая сильную морфологическую обособленность стрекоз, подкласс Scarabaeona разделен на три инфракласса: Scarabaeones, Libellulones и Gryllones. Объем их ясен из рис. 4, более подробный анализ системы и эволюции приведен ниже.

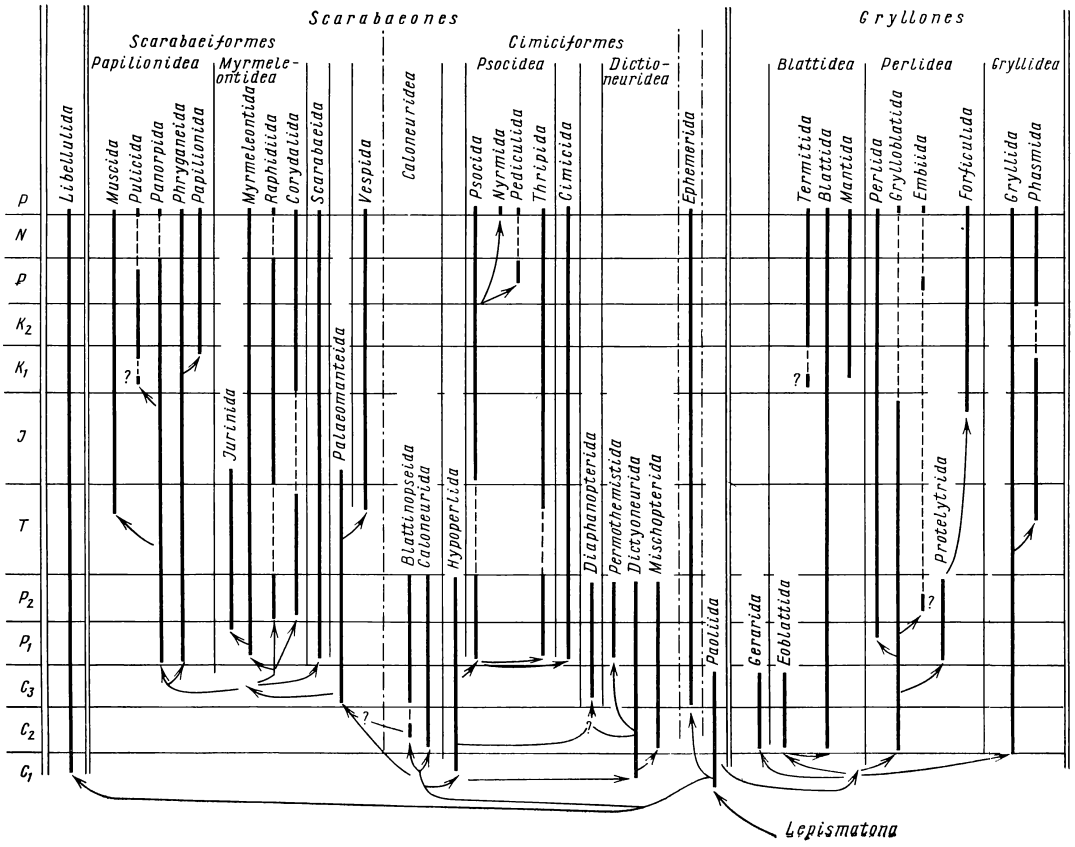


Рис. 4. Схема филогенетических отношений крылатых насекомых (Scarabaeona)

ИНФРАКЛАСС SCARABAEONES LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rasnitsyn, 1976
(ex Scaraboides Laicharting, 1781)]

К скарабеоновым относится большинство крылатых насекомых, в том числе и наиболее примитивные из них — когорта Paoliiformes, исходная не только для всех остальных членов инфракласса, но и для остальных крылатых насекомых. Основные признаки, отличающие скарабеоновых от либеллюлоновых (стрекоз) — примитивное строение летательного аппарата, включая строение скелета и мускулатуры птероторакса, сочленовного аппарата и жилкования крыльев, а также отсутствие вторичного копулятивного аппарата самца. Важнейшие отличия от гриллоновых — первично крышевидное положение крыльев в покое (причем даже при вторичном переходе к плоскому или облегающему складыванию общее основание анальных жилок заднего крыла при складывании не переворачивается) и неполное по сравнению с имаго расчленение лапки у первой постэмбриональной стадии (исключая некоторых цимициформных, у которых число члеников лапки и у имаго сокращено до одного-двух).

Инфракласс делится на четыре когорты: Paoliiformes, Ephemeriformes, Cimiciformes и Scarabaeiformes.

КОГОРТА PAOLIIFORMES HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Paoliidae Handlirsch, 1906)]

Когорта включает единственный надотряд и отряд, характеристика которого дана ниже.

НАДОТРЯД PAOLIIDEA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Paoliidae Handlirsch, 1906)]

ОТРЯД PAOLIIDA HANDLIRSCH, 1906

(nom. transl. Rohdendorf, 1977) (=Protoptera Sharov)

Рис. 5

Паолиидовые — наиболее примитивная группа, предковая для всех других крылатых насекомых. Известны практически только по крыльям, что делает объем и границы отряда весьма нечеткими. Крылья, вероятно, складывались крышевидно и обладали механически несовершенными формой и жилкованием, что придавало им внешнее сходство с листьями растений. На передних крыльях явственно выпуклое положение на мембране занимали лишь C, R и M_5+CuA, явственно вогнутое — SC и CuP. На задних крыльях все жилки позади R единообразно слабо вогнутые; иногда здесь была развита свободная сильно выпуклая M_5, тогда CuA занимала явственно вогнутое положение. Ветвление главных стволов часто беспорядочное; строго гребенчатые, а тем более дихотомические системы не характерны. Обычен неправильный архедиктий, но встречались и крылья с более или менее регулярными поперечными жилками. Анальная область заднего крыла слегка расширенная, при складывании не подгибалась.

Строение тела в соответствии с предположением об анцестральной (предковой) природе отряда реконструируется просто как максимально примитивное для крылатых насекомых (полный грызущий ротовой аппарат, грудь с наружными стернитами, свободные, независимые от гениталий кокситы и стили 9 сегмента обоих полов, и т. д.). Развитие должно было протекать по типу археметаболии: с личиночными и нимфальными стадиями и с имагинальными линьками. Образ жизни такой

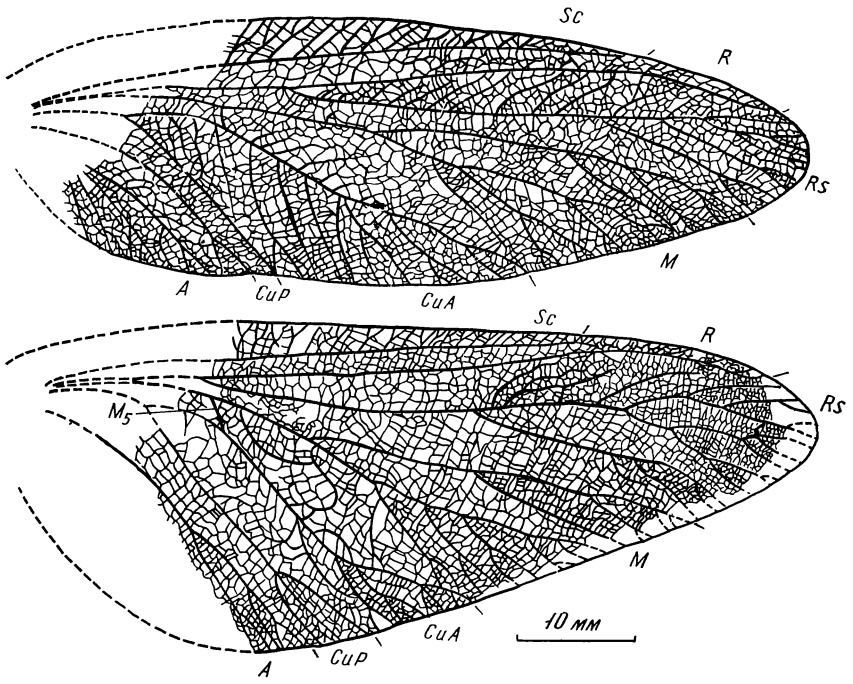


Рис. 5. *Zdenekia grandis* Kuk. (Paoliidae); нижний карбон (намюр), ЧССР (Kukalova, 1958)

же, как у предков крылатых насекомых, — дендрофилия и фитоэмбриофагия. Яйца, вероятно, откладывались внутрь тканей растений с помощью режущего яйцеклада, как у некоторых стрекоз, многих равнокрылых и низших перепончатокрылых.

Основанием для отнесения того или иного остатка к паолиидовым служит примитивное жилкование и отсутствие подгибающейся анальной лопасти заднего крыла. Это, конечно, слишком широкий диагноз, так как подобные признаки вполне могли сохраниться во всем ряду форм от настоящих паолиидовых до непосредственных предков цимициформных. Однако при отсутствии данных по строению тела с этим приходится примириться. Упомянутому диагнозу удовлетворяют семейства Paoliidae (намюр и средний карбон Европы и Сев. Америки), Cacurgidae (средний и верхний карбон Европы и Сев. Америки), Herdinidae (средний карбон Сев. Америки) и Evenkiidae (верхний карбон Тунгусского бассейна). Большое число карбоновых насекомых, преимущественно намюрских и среднекарбоновых, может быть сближено с паолииформными, но их положение в системе пока недостаточно понятно. Из этих насекомых нужно упомянуть Metropator Handl. из нижнего намюра США, которого долгое время считали представителем скорпионниц (Panorpida=Mecoptera).

Состав и особенности паолиидовых более подробно рассмотрен Расницыным (1980).

КОГОРТА EPHEMERIFORMES LATREILLE, 1810

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Ephemerinae Latreille, 1810)]

Когорта поденкообразных, включающая один отряд, сохраняет такие примитивные признаки, как отсутствие криптостернии и имагинальная линька: первый из этих признаков сохраняют также стрекозы и гриллоновые, второй предполагается, кроме поденок, для Paoliida, Dic-

tyoneurida и некоторых палеозойских гриллоновых (см. ниже). Однако по крайней мере один апоморфный признак, свойственный всем скарабеоновым, кроме, вероятно, паолиидовых, у поденок уже развит (превращение стилей 9 сегмента самца в щипцы, фиксирующие при копуляции тело самки). Это указывает, что поденкообразные возникли как первая ветвь общего ствола, отошедшего от Paoliida и давшего всех остальных скарабеоновых. Если это верно, то Ephemeriformes должны были отделиться не позднее намюра (см. рис. 4), хотя в палеонтологической летописи они появляются только в позднем карбоне (возможно, только к этому времени они приобрели характерные признаки поденок, описанные ниже).

Поденки морфологически и биологически специализированы во многих отношениях, но эти специализации здесь рассматриваются как признаки отряда.

ОТРЯД EPHEMERIDA LATREILLE, 1810

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Ephemerinae Latreille, 1810)]

ПОДЕНКИ

Рис. 6—9; Табл. I, фиг. 2—3

Насекомые с короткими антеннами, редуцированным грызущим ротовым аппаратом у половозрелых форм, тонкими ногами, не складывающимися на брюшке перепончатыми крыльями, передняя пара которых у современных видов значительно больше задних, последние иногда вовсе отсутствуют; жилкование обычно богатое. Брюшко состоит из 10 сегментов и заканчивается длинными членистыми церками и парацерком, который иногда бывает сильно укорочен. Развитие археметаболическое, поздние личинки морфологически соответствуют стадии нимфы. Личинки живут в водной среде, заселяя различного типа пресные водоемы, имеют большое количество линек и часто длительное, от 1 до 3 лет, развитие. Крылатых фаз две — субимаго и имаго; обе фазы не питаются и живут очень недолго.

По-видимому, именно ранний уход в водную среду личиночных стадий поденок обусловил возникновение и обособление отряда. Уход в воду оказался весьма полезным защитным приспособлением; в каменноугольном периоде в пресных водоемах никакие другие насекомые не обитали, и там жили лишь многочисленные мелкие ракообразные и, может быть, хелицеровые (раздел III); первые могли быть пищей, а вторые потенциальными врагами поденок.

Основные работы по системе и эволюции поденок принадлежат О. А. Черновой (1952, 1970), Ж. Демулену (Demoulin, 1958), Дж. Э. Эдмундсу с соавторами (Edmunds, Allen, Peters, 1963; Edmunds, 1972). Палеонтологические данные сведены О. А. Черновой (1970), последующие описания см. Чернова (1971, 1977), Чернова и Синиченкова (1974), Синиченкова (1976).

Поденки делятся на два подотряда: Triplosobina с единственным видом *Triplosoba pulchella* (Brongn.) из позднего карбона Франции и Ephemerina, объединяющий всех остальных поденок. Триплозобиновые обладают малоспециализированным жилкованием гомономных крыльев с MA, обособленной от RS на обеих парах крыльев. По мнению Карпентера (Carpenter, 1963b), предки Triplosobidae были одновременно и предками всех остальных поденок.

Эфемериновые появились в начале ранней перми и в раннепермское время были представлены единственным примитивным надсемейством гомономнокрылых поденок Protereismatoidea. В ранней перми Чехословакии, Приуралья и Сев. Америки представлены семейства Protereismatidae, Misthodotidae, Kukalovidae, Jarmilidae и Eudoteridae. Первое из этих семейств переходит в позднюю пермь (Сояна в Архангельской

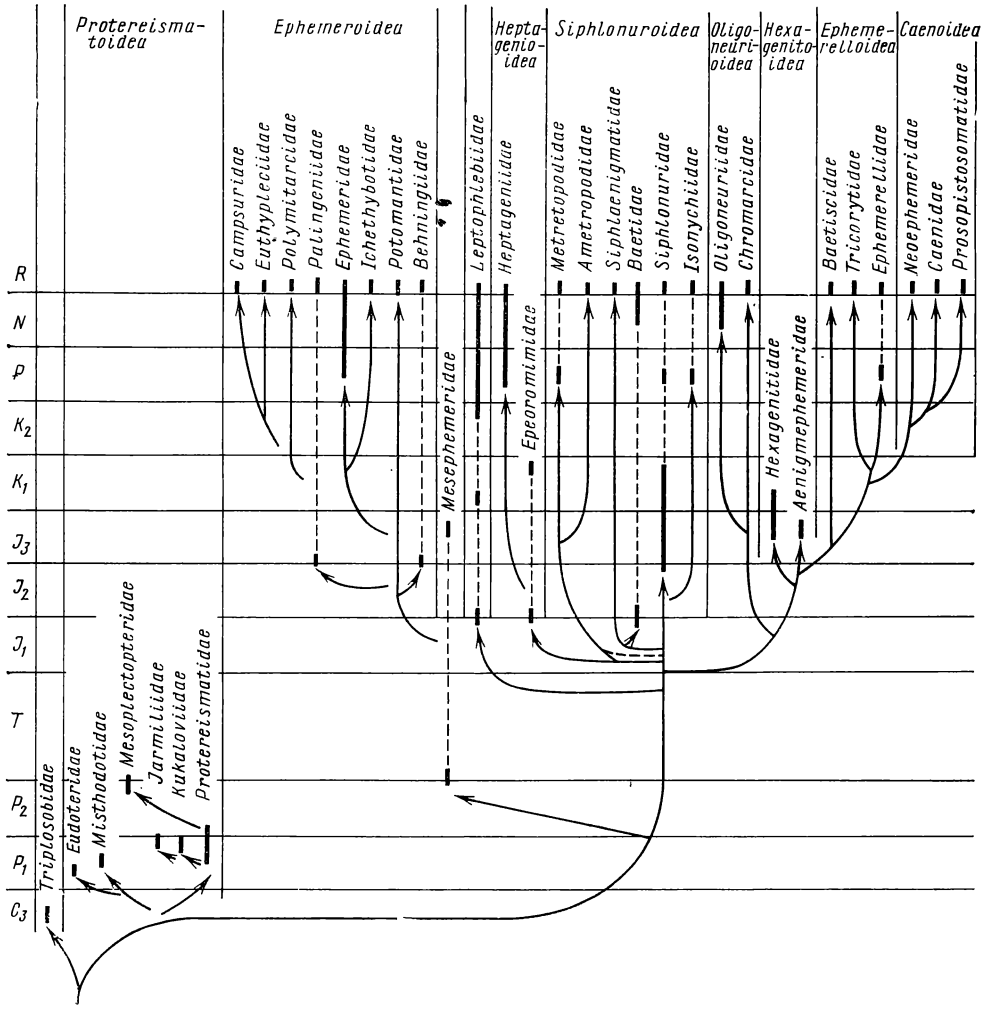


Рис. 6. Схема филогенетических отношений поденок

обл.). Семейство Misthodotidae характеризуется наличием грызущего аппарата у имаго. В поздней перми появляется шестое семейство Protereismatoidea — Mesoplectopteridae Tshernova, fam. nov. Это семейство объединяет безымянное имаго из ФРГ (Нижний Рейн; цехштейн, низы верхней перми; Völkel, 1959) и личинку *Mesoplectopteron longipes* Handl. из триаса Зап. Европы (Вогезы), отличающихся от других протереизматоидов очень длинными и тонкими бедрами и голенями. Принадлежность к упомянутому надсемейству подтверждается гомономными крыльями и очень большой заднегрудью имаго; жилкование крыльев, к сожалению, не известно. К этому же семейству относится, по-видимому, еще не описанная личинка из верхнего триаса Украины (Гаражовка).

Раннепермские поденки, в частности Jarmilidae и Kukalovidae, характеризуются очень плавным развитием: зрелые личинки иногда обладали пятичлениковыми лапками, жабры развиты на девяти сегментах брюшка, крыловые чехлы прикреплялись лишь самым своим основанием к груди, далеко друг от друга и торчали в стороны, что указывает на постепенное развитие крылатого насекомого, которое многократно линяло, прежде чем превратиться в половозрелую форму. Стадия субимаго современных поденок есть последний след постепенного онтоге-

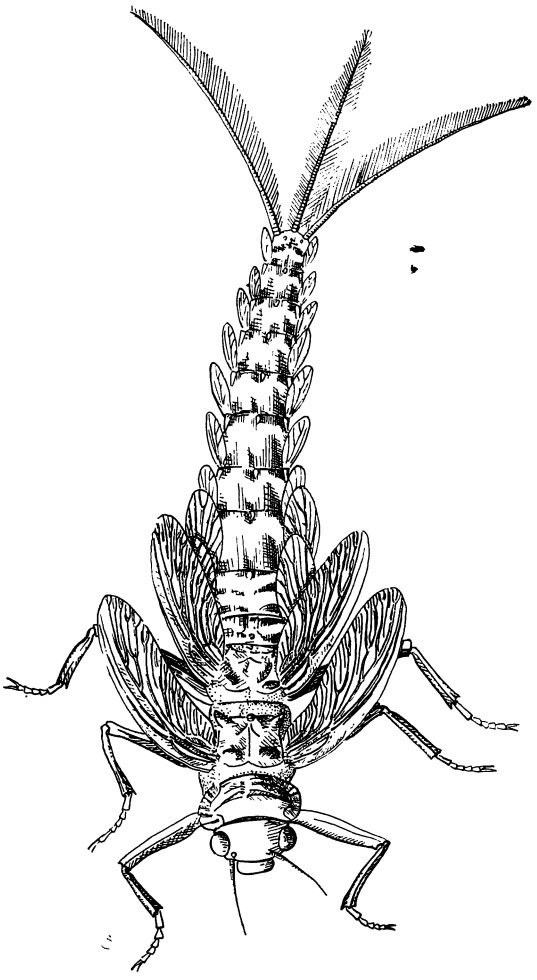


Рис. 7. Реконструкция личинки раннепермской североамериканской поденки *Kukalova sp.* (Kukalovidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

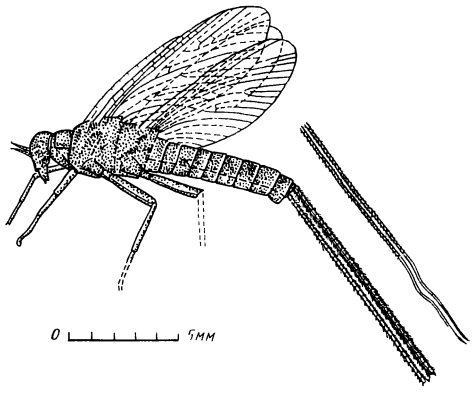


Рис. 8. *Misthodotes sharovi* Tshern. (Misthodotidae); нижняя пермь, Приуралье (Чернова, 1965). Примитивная поденка с гомономными крыльями и развитым ротовым аппаратом

неза палеозойских поденок, у которых, вероятно, было несколько крылатых «субимаго».

Вероятно, еще в ранней перми от первичных Protereismatoidea отщепился ствол настоящих поденок, которые сократили количество жабр до 7 пар. Крылья их все же, вероятно, сохраняли гомономность и совершенствовали жилкование. Так, в поздней перми появились первые поденки с резким изгибом основного раздела жилки CuP и попарным сближением продольных стволов жилок к краю крыла (*Palingeniopsis* Mart. из Mesephemeridae). Мезэфемериды дали начало обширному надсемейству Ephemeroidea, достигшему в мезозое и особенно в кайнозое большого многообразия. Это хорошо известные поденки с роющими личинками, представленные в современной фауне 8 семействами и впервые появившиеся в средней или поздней юре (Забайкалье; удинская свита) в виде представителей двух специализированных семейств Palingeniidae (*Mesogenesia* Tshern.) и Behningiidae (*Archaeobehningia* Tshern.) (Чернова, 1977). Весь современный комплекс Ephemeroidea характеризуется яркой синапоморфией — роющими личинками — и явно монофилетичен.

Другой ствол поденок, вероятно, возникший одновременно с Mesephemeridae, но не выработавший искривленных ветвей жилок в основании крыльев и обладавший личинками, жившими свободно среди водной растительности, был исходной группой для надсемейства Siphlo-

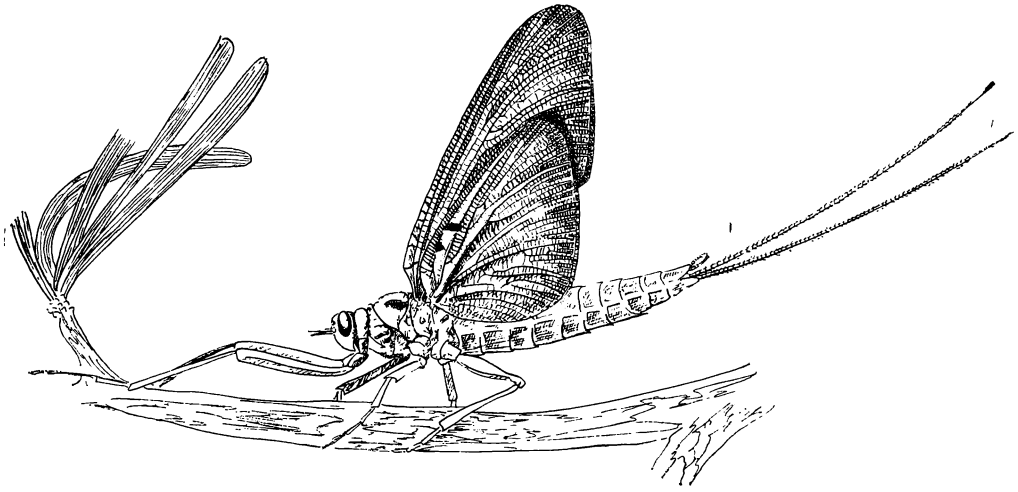


Рис. 9. Реконструкция гигантской поденки *Ephemeropsis trisetalis* Eichw. (Hexagenitidae), характерной для раннемеловых отложений Забайкалья и Монголии (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

nuroidea. Этот «протосифлонуроидный» ствол характеризовался слабо развитой гетерономностью крыльев (задние крылья были еще велики) и богатым жилкованием (с продольными и интеркалярными жилками в кубитальном поле). Личинки также первоначально оставались мало специализированными, с ходильными ногами и широкими жаберными листками. В палеонтологической летописи сифлонуроиды впервые обнаруживаются в юре.

По-видимому, еще на грани триаса и перми отщепилась ветвь поденок с особо богатым жилкованием, со многими интеркалярными продольными жилками (например, MP с пятью ветвями); эти поденки сохранили довольно крупные задние крылья, превышавшие половину длины передних. Первые остатки представителей этой ветви обнаружены лишь в поздней юре; история их на протяжении всего триаса и большей части юры неизвестна. Вероятно, в середине ранней юры от этого ствола отщепилось надсемейство Oligoneurioidea, характерное полууплощенными личинками с небольшими жабрами, плоской головой и реофильным образом жизни. Ископаемые остатки почти неизвестны (лишь одна находка в плиоцене Бразилии); ныне представлены продвинутым, довольно многообразным семейством Oligoneuriidae и редкими реликтовыми Chromarciidae с богатым плезиоморфным жилкованием.

Другая ветвь (надсемейство Hexagenitoidea) характеризовалась свободно плавающими личинками мелководий, с большими жабрами и опушенными хвостовыми нитями. В юре обособились характерное семейство Hexagenitidae (поздняя юра ФРГ, ранний мел Алжира, Украины и Центральной и Восточной Азии) и известное по единственному остатку из поздней юры Казахстана Aenigmephemeridae. Hexagenitoidea, обладавшие богатым жилкованием и крупными задними крыльями, по-видимому, были предками надсемейств Ephemerelloidea и Caenoidea, включающих ряд специализированных семейств кайнозоя с многочисленными апоморфиями в строении личинок (Baetiscidae, Prosopistomatidae, Caenidae, Neoephemeridae, Ephemerellidae) и, реже, крылатых фаз (Caenidae, Prosopistomatidae). В ископаемом состоянии найдены только Ephemerellidae (эоценовый балтийский янтарь) и Neoephemeridae (олигоцен США).

В начале ранней юры от протосифлонуроидного ствола отделились Heptagenioidea в виде Ereogomimidae, личинки которых имели очень

широкие, торчащие в стороны жабры. Это семейство известно из ранней или средней юры и конца раннего мела Сибири. Потомком эпеоромимид было обширное семейство реофильных поденок Heptageniidae, обильно представленное уже в эоцене (балтийский янтарь).

Дальнейшая история протосифлонуроидного ствола является, собственно, уже филогенезом с самого надсемейства Siphlonuroidea, обширного комплекса с 7 семействами в современной фауне. Это надсемейство объединяется характерной древней симплезиоморфией — типичными «сифлонуроидными» личинками с удлиненным телом, гипогнатной головой, длинными ногами, опушенными церками и парацерком, которые, вероятно, обитали в зарослях медленно текущих и неглубоких водоемов. Лишь личинки Leptophlebiidae имеют прогнатную голову.

Среди сифлонуроидов специального обсуждения заслуживает семейство Baetidae, родственные отношения которого до сих пор не были ясны. По-видимому, Baetidae были потомками Siphlaenigmatidae и образовали вместе с ними обособленную филогенетическую ветвь, характеризующуюся мельчанием, резким уменьшением задних крыльев, сокращением жилкования, усилением полового диморфизма за счет усложнения глаз самца, упрощением наружных гениталий самца. В то же время личинки этих семейств сохраняют примитивное строение. Если Siphlaenigmatidae ныне — явно реликтовая группа (2 вида в Новой Зеландии), то Baetidae, всесветно распространенные и населяющие самые разнообразные водоемы от горных потоков до непроточных прудов, представляют, по-видимому, самую прогрессивную группу поденок.

Из семи семейств сифлонуроидов Leptophlebiidae в ископаемом состоянии известны из ранней или средней юры (*Mesoneta* Br., Redt., Gangl.), раннего и позднего мела Сибири, эоцена Прибалтики и неогена Австралии; Metretopodidae — из эоценового балтийского янтаря; Baetidae — из плиоцена Австралии; Siphlonuridae — из средней или поздней юры и раннего мела Сибири, из поздней юры Европы и эоцена Прибалтики; Isonychiidae — из эоцена и олигоцена Прибалтики и Сев. Америки. Ametropodidae и Siphlaenigmatidae в ископаемом состоянии не известны.

В процессе долгой эволюции, с карбона до современной эпохи, отряд поденок сильно изменился и превратился в исключительно своеобразную группу насекомых, резко отличающуюся от любых других. Избрание водной среды континентальных водоемов в качестве местообитания оказалось для поденок крайне удачным выбором в их истории. Это обеспечило богатую пищевыми ресурсами и хорошо защищенную среду жизни. Развитие личинок шло разными путями — путем освоения различных водоемов и в них различных мест обитания (Чернова, 1952). Биологические задачи решались приспособлением к разному образу жизни и совершенствованием специализированных форм. С другой стороны, свободно живущие, лишенные защитных приспособлений крылатые фазы стали афагами с резко сокращенной длительностью их жизни, выработали сумеречный или массовый лёт. Это оказалось очень полезным приспособлением для выживания крылатых особей.

Геологическая история отряда известна еще недостаточно полно. Она рисуется в следующем виде. Древнейшая из известных поденок найдена в верхнем карбоне Франции и принадлежит к эндемичному карбоновому подотряду Triplosobina. Из перми известно довольно много представителей отряда, причем пермские фауны различных регионов (Урал, Чехословакия, Сев. Америка) довольно сходны. Почти все пермские поденки принадлежат к архаичнейшему из надсемейств эфемериновых — Protereismatoidea. В поздней перми появляются также древнейшие Mesephemeridae — предки эфемероидов. Триасовые поденки изучены недостаточно. Известно, что в триасе продолжали существовать протереизматоиды, представленные специализированным семейством Ме-

soplectopteridae. Вероятно, в триасе же происходило становление протосифлонуроидного ствола, но фактических материалов, освещающих этот этап его истории, пока нет.

Юрские фауны поденок довольно богаты. В них встречаются последние реликты пермского семейства Mesephemeridae (*Mesephemera* Handl. в верхней юре Зап. Европы) и некоторые эндемичные (Aenigmephemeridae в верхней юре Казахстана) и характерные для мезозоя (Epeoromimidae в нижней или средней юре Сибири, Hexagenitidae в верхней юре Европы) семейства наряду с довольно большим числом семейств, доживающих доныне. Таковы Leptophlebiidae (*Mesoneta* Br., Redlb., Ganglb. в нижней или средней юре Сибири), Siphlonuridae (*Stackelbergisca* Tshern. в средней или верхней юре Забайкалья, *Olgisca* Dem. в верхней юре Зап. Европы), Behningiidae (*Archaeobehningia* Tshern. в средней или верхней юре Забайкалья) и Palingeniidae (*Mesogenesia* Tshern. там же). Раннемеловые поденки, среди которых известны представители семейств Hexagenitidae, Epeoromimidae, Siphlonuridae и Leptophlebiidae, в целом напоминают позднеюрских. Из позднего мела пока известны только Leptophlebiidae, среди которых есть как последние представители мезозойских Mesonetinae (*Cretoneta* Tshern.), так и еще не описанные представители более продвинутых групп.

Палеогеновая фауна состоит исключительно из представителей современных семейств, как известных из мезозоя (Siphlonuridae, Leptophlebiidae), так и не встречавшихся ранее в палеонтологической летописи (Ephemeridae, Heptageniidae, Metretopodidae, Isonychiidae, Ephemerellidae, Neoephemeridae). Судя по наиболее богатой и изученной из палеогеновых фаун — фауне эоценового балтийского янтаря, для этого времени характерно значительное разнообразие Heptageniidae, Leptophlebiidae, Siphlonuridae, Isonychiidae. Обращает на себя внимание отсутствие таких крупных современных семейств, как Caenidae, и в особенности Baetidae. Около половины эоценовых родов представлено и в современной фауне.

Неогеновая фауна менее изучена; в ее составе известны представители Ephemeridae, Leptophlebiidae, Heptageniidae, Baetidae и Oligoneuriidae. Оценить ее общий характер пока затруднительно.

В настоящую геологическую эпоху отряд поденок, несмотря на свою большую древность, отнюдь не является вымирающим. Он заселил все пресные водоемы Земли и играет существенную роль в их биоценозах.

КОГОРТА CIMICIFORMES LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Cimicoides Laicharting, 1781)]

Когорта характеризуется сочетанием признаков, продвинутых (апоморфных) по отношению к признакам паолииформных и поденок (криптостерния птероторакса. т. е. инвагинация стернитов средне- и заднегруди, яйцеклад с ножнами) и примитивных (плезиоморфных) относительно признаков скарабеиформных (отсутствие полного превращения).

Цимициформные наследуют от паолиидовых целый комплекс примитивных признаков: крышевидное складывание крыльев, широко распространенное во всех надотрядах, кроме Dictyoneuridea, режущий яйцеклад, сохранившийся у представителей всех надотрядов, археметаболия, проявляющаяся по меньшей мере в имагинальных линьках диктионевридовых (Kukalová-Peck, Peck, 1976). Пищевые связи с генеративными органами растений среди современных цимициформных наиболее широко сохраняются у трипсов, а в прошлом, судя по косвенным данным, также у диктионевридовых (Шаров, 1973), гипоперлидовых (Расницын,

1977), равнокрылых сем. Archescytinidae (отряд Cimicida) (Беккер-Мигдисова, 1972) и, вероятно, у многих других цимициформных.

В состав когорты включаются надотряды Caloneuridea, Hyporerlidea, Psocidea, Cimicidea (=Rhynchota), Thripidea, Dictyoneuridea (=Palaeodictyopteroidea p. p.) и Diaphanopteridea. Древнейшие остатки цимициформных известны из нижнего намюра и принадлежат диктионевридовым. Из намюра известны также остатки предполагаемых гипоперлидей (Protoprosbolidae) и форм, морфологически переходных между паолиидовыми и низшими цимициформными (*Ampeliptera* Pruv., *Limburgina* Laur., *Metropator* Handl.).

Филогенетические отношения надотрядов цимициформных насекомых представляются в следующем виде (Расницын, 1980). Общий предок когорты, совмещающий примитивные черты блаттинопсеидовых и гипоперлидовых, по внешнему облику был подобен, вероятно, современным вислокрылым (Sialididae), но обладал, по-видимому, более крупными размерами (3—5 см в длину). Ротовые органы были грызущие, неспециализированные, грудь с криптостернией, крылья удлиненно-овальные, передние могли быть слегка уплотненными, задние, возможно, со слегка расширенной анальной областью. RS близкий к правильно гребенчатому, в заднем крыле отходящий от R близ основания крыла, в переднем ближе к середине. M умеренно многоветвистая, нейтральная или слегка вогнутая. $CuA+M_5$ с длинным гребнем направленных назад жилок, в переднем крыле выпуклая, в заднем вогнутая (первичное состояние со свободными M_5 и CuA сохраняется у Caloneurida), CuP вогнутая, ветвистая (по меньшей мере с дистальным развилком). Первичный архедиктий скорее всего был уже замещен регулярными поперечными жилками. Яйцеклад режущий, с третьими створками, образующими ножны. Гениталии самца объединены в более или менее подвижную капсулу, образованную кокситами; стили на вершине последних несли хватательную функцию. Были развиты членистые церки, скорее всего короткие. Экологически эти насекомые были связаны преимущественно с растениями, генеративными органами которых они питались. Развитие шло по типу археметаболии, личинки и нимфы экологически были подобны имаго.

Описанный общий предок цимициформных может быть включен в надотряд Caloneuridea. К числу его вероятных потомков, помимо других членов этого надотряда, можно отнести, во-первых, насекомых с полным превращением (Scarabaeiformes), о которых речь пойдет дальше, во-вторых, надотряд Hyporerlidea с единственным отрядом Hyporerlida. Этот отряд появился еще в намюре, его возникновение сопровождалось, по-видимому, сокращением гребня CuA и обособлением, удлинением и склеротизацией лациний, что было первым шагом на пути становления колюще-сосущего хоботка, столь характерного для потомков этой группы. Отряд распадается на два подотряда, из которых более продвинутые Strephocladina были, вероятно, предками диктионевридей, а примитивные Hyporerlina — предками сеноедообразных (Psocidea) и через них хоботных (Cimicidea) и трипсообразных (Thripidea). Сходство стрефокладиновых с диктионевридеями проявляется прежде всего в клювовидно заостренной, обычно очень длинной голове с узкими и длинными, почти стилетовидными мандибулами и лациниями максилл. Сходной была, вероятно, и их экология (в частности, питание содержимым спорангиев древних растений), отразившаяся на строении не только головы, но и других частей тела, особенно ног. Характерное для диктионевридей правильное чередование выпуклых и вогнутых жилок крыла в той же форме наблюдается у Homoeodictyidae, которые также могут принадлежать к стрефокладиновым.

Сеноедообразные (Psocidea) и, в частности, исходная их группа — сеноеды (Psocida) подотряда Permopsocina, известная начиная с ранней перми, очень сходны с Hyporerlina по жилкованию крыльев, осо-

бенно с родом *Martynopsocus* Karny из Hypoperlidae, но отличаются более глубокими приспособлениями к обитанию на растениях. По существу, они уже сделали первые шаги по пути к фитопаразитизму, столь характерному для их потомков — Cimicidea и Thripidea. В отличие от гипоперлид, для которых обособление лациний весьма вероятно, но строго не доказано, здесь лацинии достоверно обособлены и превращены (у Dichentomidae) в колющие стилеты. Тело более коренастое, что весьма характерно также для хоботных (Cimicidea). Вероятно, уже пермопсоциновые летали менее охотно, чем стройные и относительно длиннокрылые гипоперлиды.

Признаки пермопсоциновых допускают выведение из них не только других псоцидей, но и надотрядов, характеризующихся колюще-сосущим хоботком — Thripidea (трипсы) через Lophioneuridae и Cimicidea через Archescytinidae или подобные им формы. Сходство общего облика и жилкования крыльев Permopsocina, Lophioneuridae и Archescytinidae достаточно очевидное. Правда, в первой группе Dichentomidae обладали совершенно гомономными крыльями в отличие по крайней мере от архесцитинид, унаследовавших от гипоперлид гетерономность крыльев по месту отхождения RS и по положению CuA в мембране; однако считать гомономность крыльев общим признаком всех пермопсоциновых пока нет оснований. Существенно также, что цимицедеи и трипидеи в палеонтологической летописи появляются не раньше пермопсоцид, а геологически одновременно с ними (в начале ранней перми). Предположение о предковом характере архесцитинид для цимицидей, на первый взгляд далеко не очевидное, обсуждается ниже.

НАДОТРЯД CALONEURIDEA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Caloneuridae Handlirsch, 1906)]

В этот надотряд включаются два отряда, Caloneurida и Blattinopseida, характеризующиеся, помимо общих признаков Cimiciformes, сохранением неспециализованного ротового аппарата (мандибулы не удлинены, лацинии также, вероятно, примитивного строения). Признаки надотряда позволяют считать его предковой группой как для других Cimiciformes, так и для Scarabaeiformes. Оба отряда калоневридей известны со среднего карбона и до поздней перми.

ОТРЯД CALONEURIDA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Caloneuridae Handlirsch, 1906)] (=Caloneurodea)

Рис. 10

Калоневридовые, ранее рассматривавшиеся среди Gryllones или Scarabaeiformes и лишь недавно перенесенные в Cimiciformes (Расницын, 1976а), представляют собой своеобразных палеозойских насекомых, внешне напоминающих палочников. Их принадлежность к скарабеоновым определяется крышевидным складыванием крыльев у карбоновых *Caloneura* Brongn. и *Stenarocera* Brongn. (у пермских *Euthygramma* Mart. и *Paleuthygramma* Mart. крылья складывались плоско на брюшке), строением гениталий обоих полов (яйцеклад с третьими створками, образующими ножны, копулятивный аппарат самца выделен в единый подвижный блок и несет стили, превращенные в хватательные органы — форцепсы). Криптостерния калоневридовых заставляет отнести их либо к цимициформным, либо к скарабеиформным, но с последними (насекомыми с полным превращением) калоневридовые не обнаруживают сколько-нибудь определенных связей.

Наиболее характерная особенность калоневридовых — совершенно гомономное жилкование передних и задних крыльев, несущих две сбли-

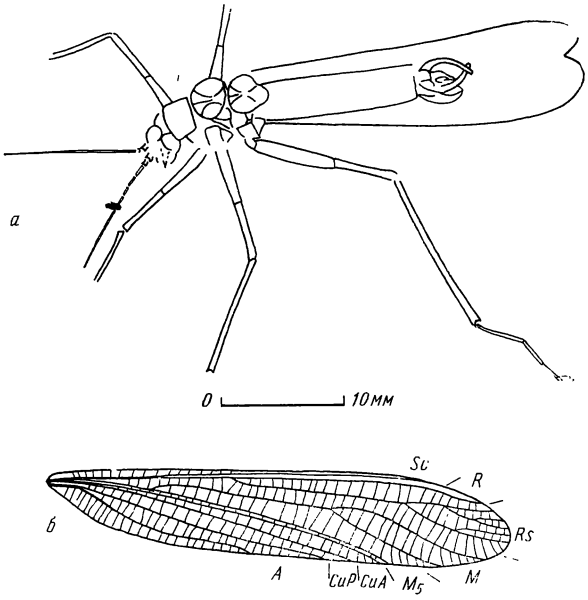


Рис. 10. *Paleuthygramma tenuicornc* Mart. (Paleuthygrammatidae); нижняя пермь, Приуралье

а — общий вид (Расницын, 1980), *б* — крыло (Шаров, 1968)

женные жилки в средней части, из которых передняя (выпуклая) гомологична свободной M_5, а задняя (вогнутая) — CuA. Об этом свидетельствует присутствие позади них еще одной вогнутой жилки, гомология которой CuP практически несомненна. У Euthygrammatidae эта жилка в противоположность другим семействам сближена с предыдущей еще более тесно, чем самая передняя из рассматриваемых жилок. У Eohymenidae M_5 и CuA слабо сближены. К другим характерным чертам жилкования калоневридовых относятся узкое костальное поле, длинная SC, правильно гребенчатый RS, малое число ветвей M и анальных жилок (обычно по одной-две), не расширенное основание крыла и густо расположенные поперечные жилки. Голова короткая с короткими грызущими мандибулами и длинными тонкими антеннами. Тело и ноги длинные, что вместе со строением крыльев придает этим насекомым габитуальное сходство с палочниками. Яйцеклад короткий, но более развитый, чем у палочников, и свободный (не прикрыт предшествующим стернитом). Церки не обнаружены.

Калоневридовые были, видимо, обитателями растительности и подобно многим другим палеозойским насекомым могли питаться их генеративными органами. По крайней мере некоторые калоневридовые откладывали небольшое число крупных сильно склеротизованных яиц.

Калоневридовые (в принятом здесь объеме) делятся на девять семейств: среднекарбоновые Genopterygidae, позднекарбоновые Caloneuridae, позднекарбоново-раннепермские Apsidoneuridae, раннепермские Plesiogrammatidae, Anomalogrammatidae, Permobiellidae, ранне- и позднепермские Paleuthygrammatidae и позднепермские Euthygrammatidae и Eohymenidae. Однако различия между этими семействами по жилкованию крыльев невелики и не соответствуют столь высокому рангу разделяемых ими таксонов. Более серьезно различие между карбоновыми и пермскими калоневридовыми по способу складывания крыльев (крышевидное у первых, плоское у вторых). Поэтому более рациональным кажется деление основной массы калоневридовых на два семейства, но сейчас его принимать, по-видимому, преждевременно, так как способ складывания крыльев пока известен только у двух карбоновых видов (*Stenarocera pachytyloides* Brongn. и *Caloneura dowsoni* Brongn.) и двух пермских (*Euthygramma parallelum* Mart. и *Paleuthygramma tenuicorne* Mart.).

Явно обособленное положение в отряде занимают позднепермские Eohymenidae, отличающиеся развитым прекостальным полем, снабженным жилками, резко вогнутой M, слабо сближенными M_5 и CuA, ветвистой 2A и ветвящимися поперечными, местами образующими ложные продольные стволы. До сих пор эогимениды относились к Dictyoneurida (=Palaeodictyoptera) (Родендорф и др. 1962).

Калоневридовые — преимущественно пермская группа, для карбона известны единичные находки в среднем карбоне США и в верхнем карбоне Франции и Кузнецкого бассейна. В нижне- и верхнепермских отложениях собраны довольно обширные коллекции калоневридовых, особенно в США и на нашей территории (Архангельская обл., Приуралье; одна находка также в Кузнецком бассейне). К настоящему времени описано около 20 видов. Литература по отряду сведена О. М. Мартыновой (1962); см. также Carpenter, 1943, 1961; Richardson, 1956; Шаров, 1966; Расницын, 1980. Указание на находку калоневридовых в карбоне Кузнецкого бассейна — новое, основано на неполном и неопределимом остатке крыла из нижнебалахонской свиты (Завьялово).

ОТРЯД BLATTINOPSEIDA BOLTON, 1925

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Blattinopsidae Bolton, 1925)]

Рис. 11

Блаттинопсеиды — довольно крупные или средних размеров коренастые насекомые, внешне напоминавшие вислокрылок (Sialididae), но с режущим яйцекладом, короткими [у *Glaphyrophlebia uralensis* (Mart.) — приблизительно 5—6-члениковыми] церками и широкими выпуклыми и часто заметно элитризованными надкрыльями. Облик крыльев единственного семейства Blattinopseidae (=Oryctoblattinidae) довольно однообразен. Таксономически наиболее важные особенности передних крыльев составляют обилие косых ветвей на SC и на R дистальнее вершины SC, расширенное субкостальное поле, многочисленные ветви RS, образующие правильный гребень, обычно сравнительно бедная ветвями свободная M, какая-то часть ветвей которой перешла в систему R—RS (об этом свидетельствует наличие у некоторых форм ветвей, отходящих прямо от R), хорошо развитое основание M_5, длинный гребень направленных назад ветвей CuA и мощный обособленный клавус. Кроме того, чрезвычайно характерно обилие поперечных, часто также наличие продольных складок между жилками в дистальной части крыла и полукруглой поперечной складки, пересекающей почти все крыло в его средней части. Заднее крыло хорошо известно только для *Glaphyrophlebia subcostalis* (Martynov, 1928) (=*Sindonopsis subcostalis* Martynov, 1928, =*Sindonopsis reducta* Martynov, 1928, syn. nov., =*Sindon rossicum* Martynov, 1930, syn. nov.), с сокращенными полями впереди R и между CuA и CuP. Основание ветви M, перешедшей на RS, здесь сохраняется. CuA вогнутая. Первые две анальные жилки очень сильные, третья слабая, несущая гребень направленных назад тонких жилок; вся система A_3 при складывании крыльев переворачивается и подгибается под крыло.

Описана нимфа *Blattinopsis* sp., обладающая удлиненным телом и крыловыми чехлами с типичным для блаттинопсеид жилкованием (Laurentiaux, 1959).

Строение блаттинопсеид не противоречит предположению, что биологически они были во многом подобны своим предкам — паолиидовым и существовали преимущественно на растениях, питаясь их генеративными органами (несмотря на частое уплотнение надкрыльев, характерное для скрытоживущих насекомых, говорить о подобном образе жизни блаттинопсеид не приходится из-за крышевидного складывания крыльев).

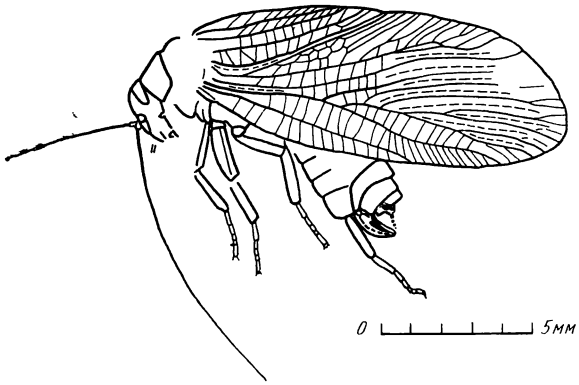


Рис. 11. *Glaphyrophlebia uralensis* (Mart.) (Blattinopseidae); нижняя пермь, Приуралье (Расницын, 1980)

В отряд Blattinopseida уверенно включается лишь номинальное семейство Blattinopseidae. Значительное сходство с блаттинопсеидами обнаруживают также среднекарбоновый *Glaphyrocoris mirandus* Richardson и позднекарбоновый *Stephanopsis* Kukalova. Однако включать сюда этих интереснейших насекомых, обладавших также некоторыми признаками паолиидовых (в частности, Cacurgidae), кажется преждевременным. Принадлежность среднекарбонового *Protoblattinopsis* Laur., выделенного в особое семейство (Laurentiaux, 1966), к обсуждаемому отряду также требует дополнительного обоснования.

В семействе Blattinopseidae к настоящему времени числится около трех десятков видов, отнесенных к родам *Blattinopsis* Giebel и *Glaphyrophlebia* Handl. Они были широко распространены в среднем и позднем карбоне Зап. Европы и Сев. Америки и в ранней и поздней перми Европы и Сев. Америки; одна, ранее в литературе не упоминавшаяся, находка сделана в Азии, в районе Норильска. В пермское время блаттинопсеиды, по-видимому, были заметно более обычными, чем в карбоновое.

Основная литература по отряду сведена в работах: Kukalová, 1959; Carpenter, 1966; Расницын, 1980.

НАДОТРЯД HYPOPERLIDEA MARTYNOV, 1928

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Hypoperlidae Martynov, 1928)]

Насекомые с характерными признаками Cimiciformes (строение мужских гениталий и способ развития достоверно не известны), обладающие удлиненными мандибулами и почти стилетовидной или палочковидной долей максиллы, по-видимому, лацинией (для Hypoperlina такое строение максиллы установлено менее надежно, чем для Strephocladina). Развиты церки, иногда одночлениковые.

Надотряд представлен единственным отрядом Hypoperlida, известным с намюра до конца перми. Его филогенетические отношения частично рассматривались выше (происхождение гипоперлидей от калоневридей); связи с другими цимициформными обсуждаются далее. Более подробно особенности и связи этой группы обсуждаются в другой работе (Расницын, 1980).

ОТРЯД HYPOPERLIDA MARTYNOV, 1928

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Hypoperlidae Martynov, 1928)]

Рис. 12—13; табл. II, фиг. 6

Состоит из двух подотрядов Hypoperlina и Strephocladina, а также семейства неясного положения Perielytridae (Расницын, 1980). Гипоперлиновые — легкие стройные насекомые, габитуально напоминающие скорпионниц или сетчатокрылых (строение тела и общий облик извест-

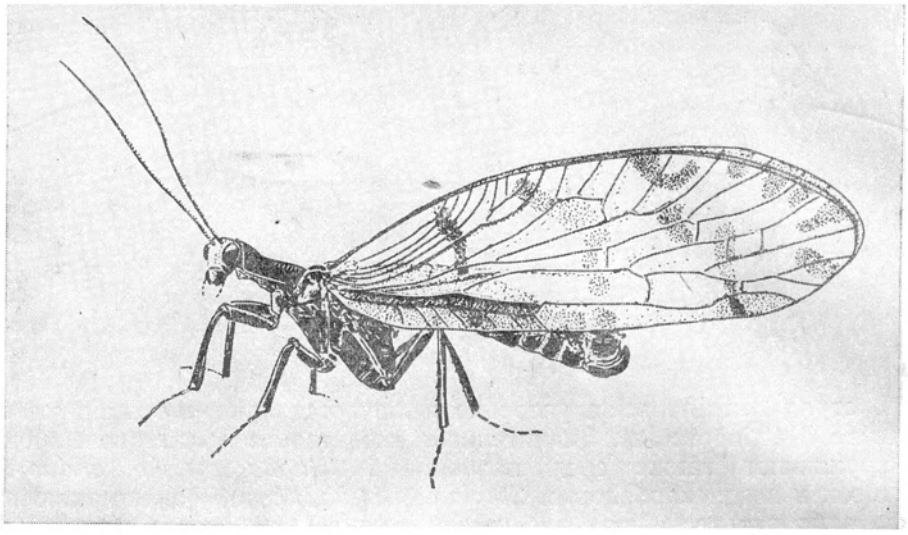


Рис. 12. *Tshekardobia osmylina* A. Rasn. (Hyporerlidae). Реконструкция раннепермского представителя подотряда Hyporerlina (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

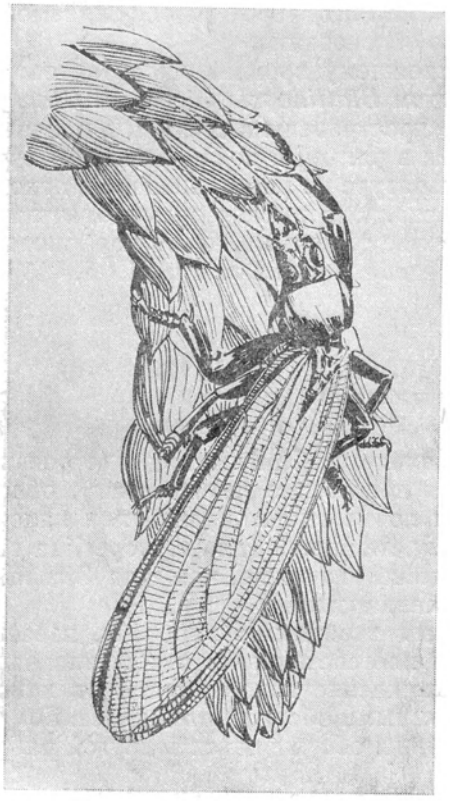


Рис. 13. *Synomaloptila longipennis* Mart. (Synomaloptilidae)
Реконструкция раннепермского представителя подотряда Strephocladina (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

ны только для Hyporerlidae). Мандибулы слабо удлиненные, лацинии, по-видимому, палочковидные (данные недостаточно надежны). Ноги тонкие, не специализированные, с пятичлениковыми лапками. Переднеспинка нередко удлиненная, сегменты птероторакса гомономные. Крылья перепончатые, сходной формы (передние с более выпуклым передним краем и более широким костальным полем). Жилкование передних и задних крыльев различается преимущественно тем, что в задних RS отходит близ основания крыла, CuA вогнутая. Схема жилкования доволь-

но стандартная. Брюшко тонкое, с режущим яйцекладом; церки, там где они известны, короткие, одночлениковые.

Центральное место в подотряде занимает семейство Hyporerlidae, представители которого были описаны в составе самых различных отрядов насекомых. Несомненные представители семейства пока известны из позднего карбона Тунгусского бассейна, ранней перми Приуралья и Тунгусского бассейна и поздней перми Архангельской обл. и Кузнецкого бассейна, откуда описано 8 видов 7 родов (Расницын, 1977).

К гипоперлидам могут быть близки также намюрские *Protoprosbole* Laur. и *Ampeliptera* Pruv., среднекарбоновые *Aenigmatodes* Handl., *Hapaloptera* Handl. и «Mixotermitodea».

Гипоперлиновые, вероятно, сохраняли дендрофилию и фитоэмбриофагию своих предков. Тот же образ жизни можно предположить для подотряда Strephocladina, причем здесь связь с растительностью и питание генеративными органами голосеменных растений подтверждается значительно более глубокими морфологическими адаптациями прежде всего в строении головы и ног. Стрефокладиновые были крупными насекомыми с длинной, клювовидно заостренной головой, несущей удлиненные узко треугольные мандибулы и очень длинные и острые, зазубренные по внутреннему краю и вильчатые в основании лацинии максилл. Ноги мощные, цепкие, бедра снизу у вершины с зубцами, для некоторых форм известны очень крупные коготки, для других большой аролий; членики лапки нередко широко двулопастные. Крылья у Permarrhaphidae складывались крышевидно, у Synomaloptilidae плоско на брюшке. Жилкование *Synomaloptila* Mart. по общему плану сходно с жилкованием гипоперлид, у других сильно измененное, причем у пермарафид наблюдается определенная тенденция к чередованию выпуклых и вогнутых жилок (впереди выпуклой CuA в переднем крыле лежит явственно вогнутая задняя ветвь медианы). Яйцеклад мощный, пиловидный, с ножнами. Церки короткие, членистые. Стрефокладиновые включают 12 родов и 14 описанных видов и распадаются на 5 семейств — Strephocladidae, Permarrhaphidae, Tococladidae, Nugonioneuridae и Synomaloptilidae, происходящих из верхнего карбона, нижней и верхней перми Европы, Сев. и Юж. Америки.

Из двух подотрядов гипоперлидовых номинальный более примитивен и был предком, по-видимому, как стрефокладиновых, так и всей большой группы, выделенной А. В. Мартыновым (1925а, 1938) в подотдел Paraneoptera. Исходной группой последних нужно считать сеноедов подотряда Permopsocina, среди которых Dichentomidae по жилкованию очень сходны с гипоперлидами, а по строению головы — с синомалоптилидами. Сходство с последней группой возникло, вероятно, в результате параллельной специализации к питанию содержимым спорангиев голосеменных растений. Сходство примитивных сеноедов с гипоперлидами, по-видимому, носит унаследованный характер. Стрефокладиновые, вероятно, дали начало надотряду Dictyoneuridea. Взаимоотношения надотряда Diaphanopteridea с гипоперлидовыми не вполне ясны, наиболее вероятным кажется происхождение диафаноптеридей либо от общего корня с диктионевридеями, либо непосредственно от гипоперлиновых.

Гипоперлидовые и их связи с другими насекомыми более подробно рассмотрены А. П. Расницыным (1980).

НАДОТРЯД DICTYONEURIDEA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Dictyoneuridae Handlirsch, 1906)] = (Palaeodictyopteroidea)

Крупные и очень крупные, реже средней величины насекомые с жестким колющим хоботком, образованным короткой верхней губой, мандибулярными и максиллярными (лациниальными) стилетами и удли-

ненными максиллярными и лабиальными щупиками. Передние и задние крылья со сходным жилкованием (у Permothemistida задние редуцированы), в покое не складываются на брюшке. Характерно чередование выпуклых (C, R, MA, CuA и A) и вогнутых (SC, RS, MP, CuP) жилок. Обычно развита система поперечных жилок или вторичный архедиктий, часто очень густой. Переднеспинка нередко с крыловидными придатками, снабженными жилкованием. Тело длинное, массивное либо стройное. Ноги прицепные, передние тазики сдвинуты вперед. Развит режущий яйцеклад с ножнами и длинные членистые церки. Развитие с имагинальными линьками, вероятно — типично археметаболическое, однако личинки пока не обнаружены. Нимфы с крупными подвижными крыловыми чехлами и с таким же, как у имаго, хоботком, экологически подобные имаго. Диктионевридеи были, вероятно, дендрофильными насекомыми с сильным полетом, на деревьях только отдыхавшими и питавшимися (содержимым спорангиев). Известны с раннего намюра до поздней перми, распадаются на три отряда: Dictyoneurida (=Palaeodictyoptera), Mischopterida (=Megasecoptera) и Permothemistida (=Archodonata). Первый из трех отрядов самый крупный и примитивный, предковый для двух других.

Предками диктионевридей были, вероятно, гипоперлидовые подотряда Strephocladina. Основное препятствие здесь — позднее появление предполагаемых предков (стрефокладиновых) в палеонтологической летописи — в позднем карбоне, тогда как потомки — диктионевридеи известны с раннего намюра. Однако наиболее надежный диагностический признак обсуждаемых групп — строение ротового аппарата — не известен для намюрских и большинства среднекарбоновых диктионевридей. Вполне возможно, что некоторые из них или какие-то другие уже описанные ранне- и среднекарбоновые насекомые в действительности относятся к стрефокладиновым.

ОТРЯД DICTYONEURIDA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Dictyoneuridae Handlirsch, 1906)] (=Palaeodictyoptera)

Рис. 14—16; табл. I, фиг. 1

Самый обширный отряд палеозойских цимициформных; к настоящему времени описано около 200 видов, принадлежащих к многочисленным родам и семействам.

Крупные и очень крупные (до 40 см в размахе крыльев) насекомые. Тело массивное, поверхность прочных внешних покровов часто мелкобугорчатая. Крылья обычно гетерономные, заднее крыло в базальной части, как правило, шире переднего, иногда длиннее. Костализация четко выражена, C, SC и R (иногда только C) значительно толще остальных. Продольные жилки обычно прямые или лишь плавно изгибаются к краю крыла, редко CuP и анальные сильно изогнуты (Calvertiellidae, Breyeriidae и Eugereonidae). Часто имеется архедиктий (мелкий или крупноячеистый). Поперечные жилки немногочисленные или образующие густую сеть, переходящую в архедиктий. На крыльях часто развит темный рисунок в виде полос (Spilapteridae. Lamproptilidae, Fouqueidae). Иногда на мембране четко выражены фасеточные органы (Homoiopteridae, Lithomanteidae, Breyeriidae), которые в этих случаях имеются и у нимф.

Судя по строению яйцеклада, яйца откладывались скорее всего в растительные ткани или трещины коры. Индивидуальное развитие, вероятно, было очень постепенным, с большим числом линек, которые захватывали и крылатых особей (Kukalová-Peck, Peck, 1976). Изучение нимф Tchirkovaeidae из верхнего карбона Тунгусского бассейна (Синиченкова, 1979) указывает на развитие по типу археметаболии. Жилкование на

крыловых зачатках нимф младших возрастов не имеет принципиальных отличий от имагинального, но форма зачатка менялась с ростом нимфы. Нимфальные и субимагинальные крылья несут толстую мембрану, сохранявшую живую гиподерму, необходимую для линяющего крыла. Мембрана имагинальных крыльев тонкая, они более узкие и длинные по сравнению с субимагинальными.

Dictyoneurida, по-видимому, обитали в кронах высоких деревьев, например, кордаитов или птеридоспермов. Питались, вероятно, семезачатками, которые высасывали посредством своих колющих хоботков (Шаров, 1973). Можно думать, что такой способ питания требовал внекишечного пищеварения.

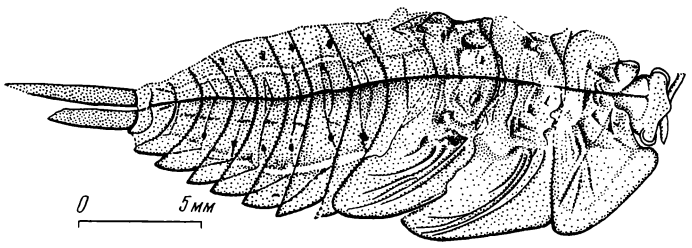


Рис. 14. *Rochdalia parkeri* Woodw., средний карбон, Англия (Wootton, 1972). Нимфа младшего возраста диктионевридового

Остатки Dictyoneurida в подавляющем большинстве представлены крыльями, и строение тела известно лишь для очень немногих форм. Это не позволяет достаточно обоснованно осветить систему отряда, равно как и пути филогенеза. Существующие систематические схемы недостаточно обоснованы и в своем большинстве односторонни. В настоящее время описано около 40 семейств, причем 25 из них монотипические; вероятно, многие из них должны быть синонимизированы друг с другом.

Древнейшие Dictyoneurida найдены в нижнем намюре Западной Европы (монотипическое семейство Patteiskyidae). Наибольшего расцвета группа достигает в позднем карбоне, откуда известно более 20 семейств. В перми диктионевридовые редки и к концу этого периода полностью исчезают; любопытно, что пермские виды значительно мельче карбоновых. Вымирание отряда предположительно связывается с вымиранием кормовых растений (Шаров, 1973) и с прогрессивной эволюцией стрекоз — воздушных хищников, представляющих, вероятно, серьезную опасность для Dictyoneurida с их более слабым (особенно у преимагинальных фаз) полетом.

Остатки Dictyoneurida найдены в Сев. Америке, в Европе и в Азии; поскольку гондванские насекомые карбона почти неизвестны, а в перми диктионевридовые вообще редки, вопрос о их существовании в Гондване остается пока открытым. Большинство описанных семейств специфично для карбона, причем это относится не только к небольшим, но и к довольно богатым группам (например, Lithomanteidae, Lycocercidae, Breyeriidae, Fouqueidae, Graphiptilidae). Из перми известны представители всего четырех семейств. Из них только очень продвинутые Calvertiellidae (с 4 видами) присущи исключительно перми и притом обеим ее эпохам; три другие (Dictyoneuridae, Spilapteridae и Homoiopteridae) лишь переходят из карбона в раннюю пермь. Первые два из них — наиболее обширные семейства отряда, включающие соответственно около 70 и 30 видов. Учитывая, что пермские энтомофауны в целом известны значительно лучше карбоновых, можно думать, что в действительности сокращение числа Dictyoneurida от карбона к перми было еще более резким, чем кажется просто при сравнении числа известных видов.

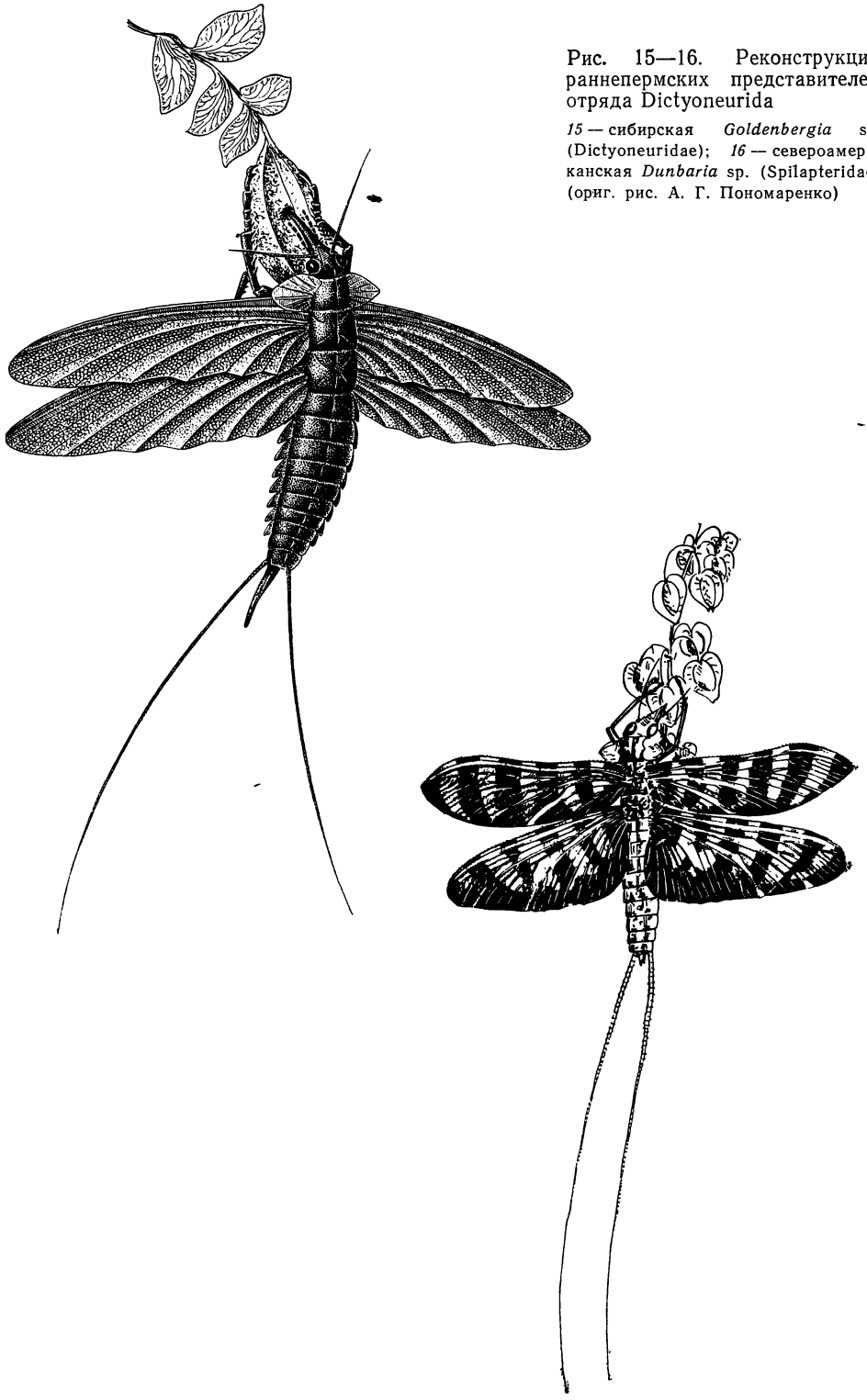


Рис. 15—16. Реконструкция раннепермских представителей отряда Dictyoneurida

15 — сибирская *Goldenbergia* sp. (Dictyoneuridae); *16* — североамериканская *Dunbaria* sp. (Spilapteridae). (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

Насколько богатыми были локальные фауны Dictyoneurida показывает тот факт, что из среднего карбона Саарского бассейна известно около 50 видов шести семейств, а из верхнего карбона Комментри во Франции — около 60 видов 15 семейств. С другой стороны, в верхнем карбоне Сибири, несмотря на большое число остатков, обнаружено всего 8 видов, принадлежащих четырем семействам. По-видимому, в Еврамерийском биогеографическом царстве Dictyoneurida были представлены несравненно богаче, чем в Ангарском.

Основные данные по систематике и палеонтологии диктионевридовых сведены Родендорфом (1962а, 1969), Кукаловой-Пек (Kukalova-Peck, 1969а — 1970) и Синиченковой (Шаров, Синиченкова, 1977; Синиченкова, 1979).

ОТРЯД MISCHOPTERIDA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Mischopteridae Handlirsch, 1906)] (=Megasecoptera)

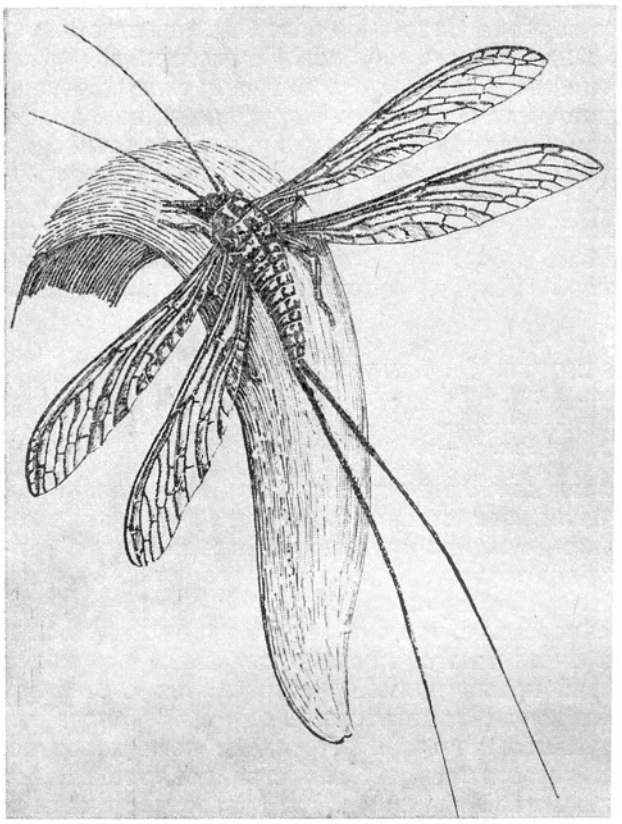
Рис. 17—18

Взрослые насекомые имели две пары почти гомономных удлиненных крыльев, которые в покое были распростерты в стороны и обладали хорошо выраженным стебельком, суженной частью основания крыла, свидетельствующим о совершенном полете. Крылья на вершине сужены, задний край иногда волнистый (Mischopteridae), длина крыла 10—100 мм. Поперечные жилки немногочисленные, часто образуют правильные ряды. Иногда поперечных жилок очень много, местами они даже переходят в архедиктий. Передний край крыла прямой, часто сильно костализованный. Иногда на крыльях имеются фасеточные органы. Голова небольшая, с выпуклыми крупными глазами. Передние ноги короткие, строение средних и задних известно мало. Тело стройное, тонкое, все три отдела груди почти одинаковой величины. На проторакс имеются острые шиповидные выросты. Брюшко десятичлениковое, постепенно сужающееся к заднему концу, боковые углы сегментов оттянуты в острые шипы. Последний брюшной сегмент несет пару церков, длина которых примерно вдвое превышает длину тела. Тергиты брюшка могут нести различные выросты, простые или разветвленные, короткие или длинные, группирующиеся иногда в правильные ряды (Kukalová, 1972). Вероятно, Mischopterida, как и Dictyoneurida, имели имагинальную линьку.

Нимфа удлиненная, с узким стройным брюшком, с большими крыловыми зачатками, направленными косо назад. Голова небольшая, с заметно выпуклыми глазами, с хорошо развитым хоботком. На переднегруди, а также на мезо- и метаторакс у основания крыльев имеются сильные боковые зубцы. Брюшные сегменты несут толстые сильные шипы на нижнебоковых углах и по заднему краю тергитов. Брюшко заканчивается парой церков (Carpenter, Richardson, 1968).

Шипы на теле нимф могли служить защитой от поедания позвоночными. Это позволяет предположить, что нимфы по крайней мере некоторых Mischopterida обитали не в кронах деревьев, как взрослые насекомые, а на растениях более низкого яруса. Ископаемые остатки нимф Mischopterida встречаются, по-видимому, реже, чем остатки нимф Dictyoneurida; это может указывать на определенные различия в их экологии или поведении, характер которых пока неясен.

На тесную и прямую связь мисхоптеридовых с диктиоптеридовыми указывает наличие у некоторых из них густого равномерного или редкого неправильного архедиктия, характерного для последних (Carpenter, 1967а; Kukalová-Peck, 1975), боковых шипов на переднеспинке у мисхоптеридовых и на лопастях переднеспинки у некоторых диктионевридовых (*Notorachis* Carp. et Rich., *Stilbocrocis* Handl.), а также на брюшных тергитах у ряда представителей обоих отрядов.



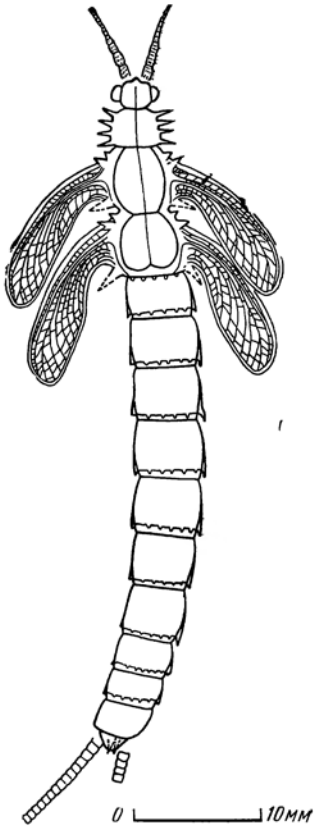


Рис. 17. Реконструкция раннепермского представителя отряда Mischopterida *Sylvahymen sp.* (Bardohymenidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко).

Рис. 18. Нимфа мисхоптеридового *Mischoptera douglassi* Carp. et Rich. (Mischopteridae); средний карбон, США (Carpenter, Richardson, 1968)

Отряд включает 25 семейств, объединяющих более 30 родов с приблизительно 60 видами. Система отряда разработана недостаточно, семейства понимаются слишком узко, а взаимоотношения их плохо известны. Данные по систематике и палеонтологии мисхоптеридовых сведены Родендорфом (1962а); более поздние сведения см. в статьях Ф. Карпентера (Carpenter, 1963а; 1967а; Carpenter, Richardson, 1968), Я. Кукаловой-Пек (Kukalova-Peck, 1972, 1975) и Э. Рика (Riek, 1976а).

Древнейшие виды из среднего карбона Сев. Америки образуют монотипные семейства Parabrodiidae и Rhaphidiopseidae. Наиболее богаты фауны позднего карбона и ранней перми, насчитывающие более 20 видов каждая, но не имеющие ни одного общего семейства. Позднекарбоновые мисхоптеридовые, среди которых доминируют Mischopteridae, найдены в Европе (наиболее богатое местонахождение — Комментри во Франции), Сибири, Сев. Америке и Тасмании, раннепермские — в Зап. Европе, на Урале и в Сев. Америке. В позднюю пермь переходят лишь два вида, относящиеся к Protohymenidae и Scytohymenidae, и появляется монотипное семейство Aspidohymenidae. Более молодые мисхоптеридовые не известны.

ОТРЯД PERMOTHEMISTIDA MARTYNOV, 1938

[nom. transl. Sinitshenkova, hic
(ex Permothemistidae Martynov, 1938)] (=Archodonata, =Doterida)

Рис. 19.

Взрослые Permothemistida — насекомые средних размеров (23—36 мм в размахе крыльев). Голова небольшая, с крупными выпуклыми глазами. Антенны очень длинные, более чем в 2,5 раза длиннее тела. Хоботок в длину не превышает ширины головы, его строение сходно с таковым Dictyoneurida. Переднегрудь без боковых выростов, среднегрудь большая, заднегрудь маленькая, почти слита со среднегрудью. Вершина передних крыльев широко закруглена, их основание также широкое, SC достигает вершины крыла, где всегда хорошо развита птеростигма, M и Cu многоветвистые, система анальных жилок сложная, многоветвистая, чередование выпуклых и вогнутых анальных жилок четкое. Поперечные жилки отсутствуют, иногда образуются вторично при анастомозах и резких изгибах продольных жилок. Часто встречаются незначительные вариации в жилковании передних крыльев. Задние крылья рудиментарные (у Diathemidae) или отсутствуют (у Permothemistidae). Ноги тонкие, слабые, с длинной лапкой. Брюшко стройное, тергиты без боковых выростов. Самки имели короткий, изогнутый кверху яйцеклад, у самцов был, по-видимому, выпячивающийся пенис; для удержания самки при спаривании служили дугообразно изогнутые основания церков. Церки очень длинные, примерно втрое длиннее тела.

Пермотемистидовые имели по крайней мере одну субимагинальную стадию развития.

Строение крыльев, напоминающее поденок с редуцированными задними крыльями, указывает на сходство полета этих насекомых; однако, помимо церков, аэродинамическое значение в полете, точнее, в парашютировании, имели и длинные антенны. Вероятно, образ жизни пермотемистидовых во многом отличался от такового других диктионевридей, хотя характер питания и онтогенез были типичными для этого надотряда.

Отряд включает 2 семейства (Permothemistidae и Diathemidae) [1] с 7 родами и 12 видами, распространенными в ранней и поздней перми Сев.-Вост. Европы и Сев. Америки. Doteridae, Rectineuridae и Permoneuridae не включаются нами в отряд Permothemistida. Doteridae не являются представителями этого отряда, судя по следующим особенностям жилкования: RS отходит от R близ основания крыла, отсутствует птеростигма и анастомоз между RS и MA. Позднекарбоновые Rectineuridae из Зап. Европы имеют частые поперечные жилки, местами переходящие в архедиктий, не характерный для пермотемистидовых. Permoneuridae были справедливо исключены из состава отряда Ф. Карпентером (Carpenter, 1976).

Строение ротовых органов и крыльев Permothemistida с отчетливостью свидетельствует о связях с Dictyoneurida и позволяет считать пермотемистидовых сильно измененными потоками этого отряда.

НАДОТРЯД DIAPHANOPTERIDEA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Diaphanopteridae Handlirsch, 1906)]

Монотипический палеозойский (поздний карбон — ранняя пермь) надотряд, близкий к диктионевридеям по строению хоботка, правильному чередованию выпуклых и вогнутых жилок на крыльях и наличию длинных членистых церков. Отличается способностью складывать

[1] Семейство Diathemidae, некоторые роды и виды еще не описаны. Описания и ревизия всего отряда будут даны в отдельной статье.

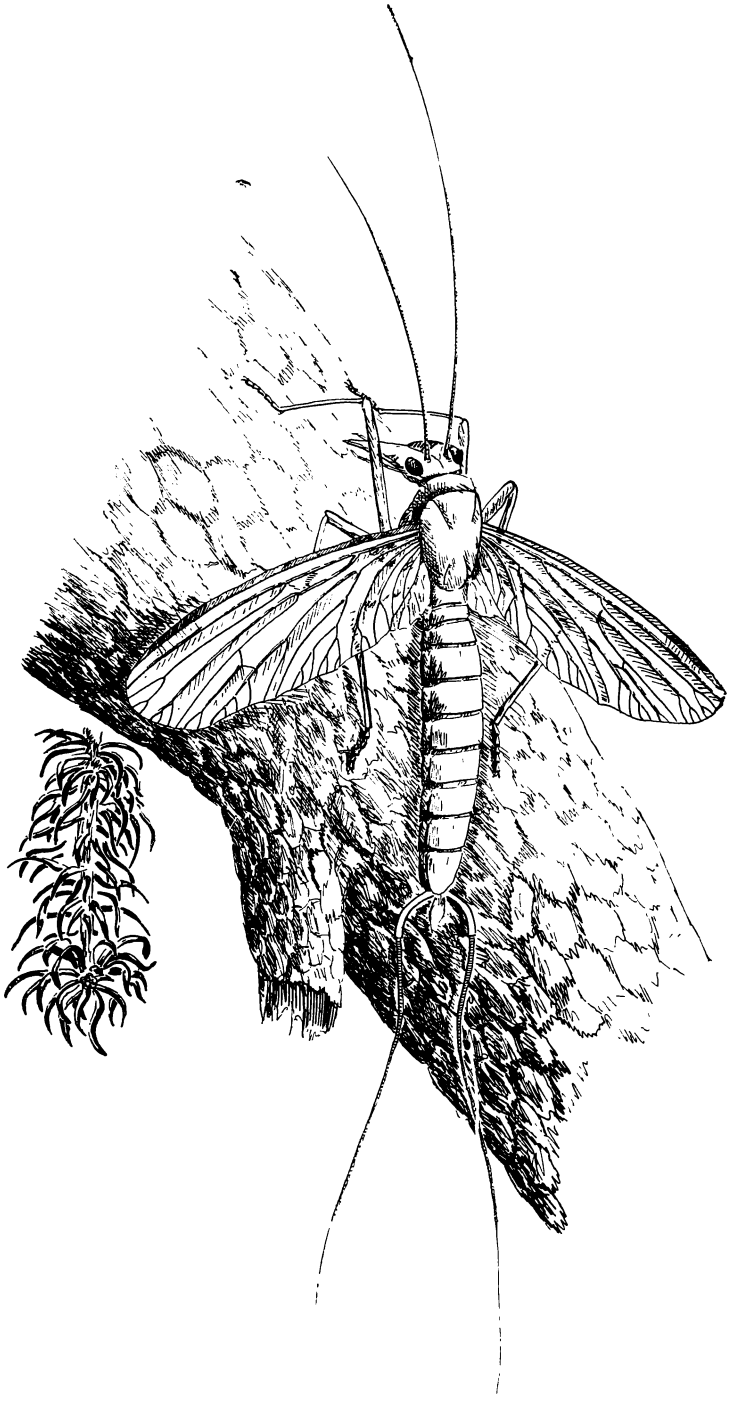


Рис. 19. Реконструкция раннепермского представителя отряда Permothemistida *Permothemis sp.* (Permothemistidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко).



Рис. 20. Реконструкция раннепермского представителя отряда Diaphanopterida *Uralia sp.* (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

крылья крышевидно над брюшком, почти идеально гомономными крыльями, хоботком, направленным вниз, а не вперед, и по-видимому, полным отсутствием церков у самцов.

ОТРЯД DIAPHANOPTERIDA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex. Diaphanopteridae Handlirsch, 1906)] (=Diaphanopterodea)

Рис. 20

Отряд включает 8 семейств с 25 родами и более чем 50 видами, преимущественно из ранней перми Зап. Европы, Урала, Сибири и Сев. Америки. Кроме того, в верхнекарбоновых отложениях в Сибири и Зап. Европе найдены редкие остатки наиболее примитивного семейства Diaphanopteridae.

У пермских диафаноптеридовых часто наблюдается костализация жилкования, параллельная таковой мисхоптеридовых, и наиболее измененные представители обоих отрядов в свое время даже объединялись

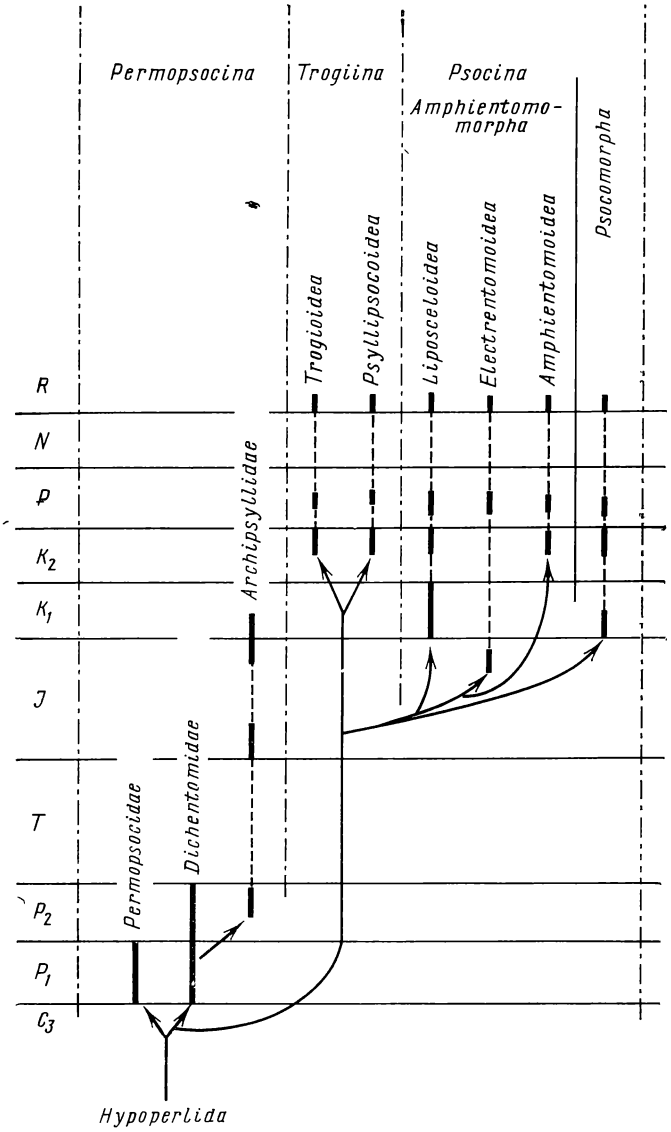


Рис. 21. Схема филогенетических отношений сеноедов

в качестве подотряда Protohymenoptera, считавшегося предковым для перепончатокрылых (Tillyard, 1924b).

Более подробно о диафаноптеридовых см. в работах Б. Б. Родендорфа (1962a), Я. Кукаловой-Пек (Kukalová-Peck, 1974), Ф. Карпентера (Carpenter, 1963c).

НАДОТРЯД PSOCIDEA LEACH, 1815

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Psocides Leach, 1815)]

СЕНОЕДООБРАЗНЫЕ

Надотряд характеризуется далеко идущим сходством в строении рото-глоточного аппарата, зрительных органов, дыхательной, выделительной, нервной и половой систем и в эмбриональном развитии, а также отсутствием церков и сходным типом метаморфоза.

Ротовые органы грызущие со специализированной максиллой, реже колющие. Замыкательный аппарат глотки снабжен мощным мускулом, место прикрепления которого показано вздутием наличника, иногда (вши) преобразован в ротовой насос. Глаза небольшие. Крылья развиты по типу невродиптеригии, реже гомономные или перокрылые, нередко редуцированы. Яйцеклад первично короткий, режущий, обычно редуцирован.

К сеноедообразным относится 4 отряда: Psocida (=Psocoptera), Pediculida (=Anoplura), Nirmida (=Mallophaga), Haematomyzida (=Rhynchophthiraptera), из них два первых известны в ископаемом состоянии, причем вши только по находкам в плейстоцене Сибири (Дубинин, 1948) и менее надежно по остаткам яиц в эоцене Прибалтики (Voigt, 1952).

Основным направлением развития сеноедообразных явился переход от свободно подвижного образа жизни на растениях к более тесной связи с различного рода укрытиями (Psocida) и далее от обитателей гнезд и нор позвоночных к постоянному эктопаразитизму на теплокровных. Эти изменения сопровождались выработкой специальных морфобиологических адаптаций, из которых важнейшими явились утрата полета, уменьшение размеров, уход в тесные, скрытые стации (под кору, в мелкие скважины субстрата) и совершенствование питания (мицетофагия — сапрофагия — кровососание).

Отряд Psocida, известный с ранней перми донные, на основании сравнительно-морфологических признаков внешнего и внутреннего строения может рассматриваться как наиболее примитивная группа подотряда. Паразитические группы (Nirmida, Haematomyzida, Pediculida) синапоморфны по гистологическому строению яичников, сходству мышечной системы половых органов и аберрантному типу сперматогенеза и, вероятно, произошли в юре или мелу от сеноедов надсемейства Liposcelidoidea. Из них Nirmida — паразиты птиц и млекопитающих — сохраняют большее сходство с сеноедами, чем Haematomyzida и Pediculida, паразитирующие лишь на млекопитающих, причем трофические связи с хозяином сильно специализованы.

Становление паразитических групп происходило, вероятно, путем случайного попадания предков пухоедов в поисках пищи в гнезда, логова и норы теплокровных, где они первоначально питались органическими остатками и находили более благоприятные для развития температурные условия; а затем они перешли на самих животных и постепенно приобрели термофильность и пищевую специализацию.

ОТРЯД PSOCIDA LEACH, 1815

[nom. transl. Rohdendorf, 1977 (ex Psocides Leach, 1815)]
(=Corrodentia Burmeister, 1839 (part);
Copeognatha Enderlein, 1903; Psocoptera Shipley, 1904)

СЕНОЕДЫ

Рис. 21—24; табл. II, фиг. 5

Мелкие насекомые с цилиндрическим или дорсо-вентрально уплощенным телом, свободной подвижной головой, 11—50-члениковыми нитевидными антеннами, развитыми, реже редуцированными глазами и у крылатых форм простыми глазками. Ротовой аппарат грызущего типа, максиллы специализированные, с обособленной палочковидной лацинией и 4-члениковым щупиком; нижняя губа редуцированная, с 1—2-члениковым щупиком. Две пары перепончатых крыльев складываются в покое на брюшке крышеобразно, иногда редуцированы; жилкование специализированное: SC фрагментарная, RS 2-ветвистый, M обычно 3-ветвистая, базально слита на значительном протяжении с CuA (у древних соединяется с CuA анастомозом m-cua); CuP — слабая жилка; одна

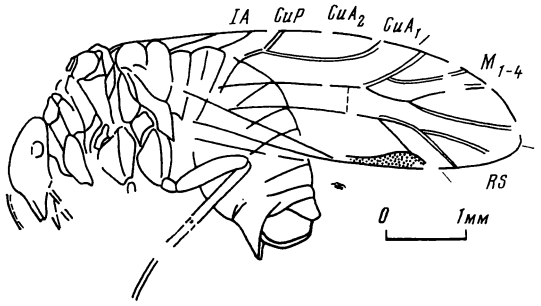


Рис. 22. Примитивный сеноед *Eopsylla sojanensis* (В.-М.) (Archipsyllidae; верхняя пермь, Архангельская обл. (Вишнякова, 1976)

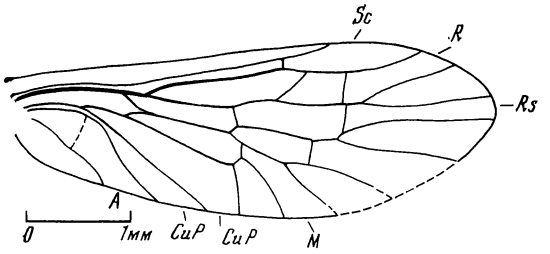


Рис. 23. Крыло еще более примитивного сеноеда *Permopsocus congener* Till. (Permopsocidae); нижняя пермь, США (Tillyard, 1926b)

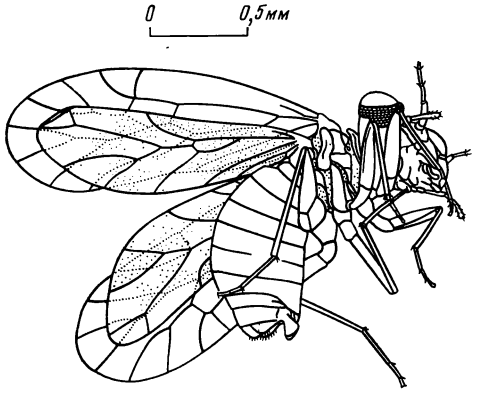


Рис. 24. *Khatangia includa* Vish. (Psyllipsocidae); верхний мел Таймыра (Вишнякова, 1975)

или две анальных; на задних крыльях M и CuA обычно простые. Ноги бегательные, редко укороченные с утолщенными бедрами; трохантер слит с бедром, лапки взрослых 2—3 (у современных) или 4-члениковые (у древних), 2-члениковые у нимф; претарзус симметричный из 2 коготков; звуковой орган находится на внутренней поверхности задних тазиков. Брюшко из 10 или 9 члеников. Яйцеклад из 3 пар створок или в различной степени редуцирован. Гипандрий образован IX или VIII+ +IX стернитами, мужской копулятивный аппарат склеротизованный, разнообразного строения.

Размножение половое и партеногенетическое; оплодотворение сперматофорное; яйцекладущие, для немногих известно живорождение (Archipsocidae). Яйца эллиптические, откладываются изолированно или небольшими группами. Превращение неполное, 3—8, обычно 6 нимфальных возрастов; нимфы и взрослые обитают совместно в одних и тех же стациях, некоторые ведут кулижный образ жизни, немногие плетут паутинные гнезда. Два морфо-экологических типа: свободноживущие на растительности — сеноеды с цилиндрическим телом и гипогнатной головой, и скрытоживущие под камнями, под корой, в подстилке — в основном бескрылые, дорсо-вентрально уплощенные сеноеды с прогнатной головой; сюда же относятся гнездовые сожители птиц, грызунов и

общественных насекомых и синантропы — микрофаги, питающиеся сухими веществами растительного и животного происхождения.

Сеноеды встречаются во всех ландшафтных зонах, но в основном приурочены к тропическим и субтропическим, а в умеренном климате к хвойно-широколиственным лесам; известны с перми, в современной фауне около 2000 видов.

По строению и развитию сеноедов можно рассматривать в качестве сравнительно примитивной группы когорты Cimiciformes, происходящей непосредственно от гипоперлид.

Таксономия, филогения и палеонтология отряда освещаются в работах Г. Эндерлейна (Enderlein, 1903, 1911), Р. Тильярда (Tillyard, 1926b), Дж. Пирмена (Pearman, 1936), Р. Резлера (Roesler, 1944), А. Бадоннеля (Badonnel, 1951), Ч. Смизерса (Smithers, 1972); описания вымерших сеноедов см. также: Carpenter, 1926, 1932, 1933, 1938, 1939; Mockford, 1969; Вишнякова, 1975, 1976.

Принимается разделение отряда на 3 подотряда.

Вымерший подотряд Permopsocina включает наиболее архаичных сеноедов с почти гомономными крыльями, в жилковании которых сохранились длинная, иногда с немногими косыми ветвями SC, раздельные в основании R и M, анастомоз m-cua, две анальных жилки, апикально обособленные CuP и IA (т. е. нодулюс не развит) и немногочисленные поперечные жилки. По сравнению с предковой группой Hyoperlina апоморфными для Permopsocida являются 2-ветвистый RS, дважды дихотомирующая M, удлиненные мандибулы и лацинии (известны для Dichentomidae, а мандибулы также для Archipsyllidae), 4-члениковые лапки, укороченный яйцеклад и отсутствие церков. Подотряд включает 3 семейства: Permopsocidae (3 рода, 7 видов; ранняя пермь Сев. Америки), Dichentomidae (5 родов, 14 видов; ранняя пермь Сев. Америки и Вост. Европы, поздняя пермь Вост. Европы и Австралии) и Archipsyllidae (4 рода, 7 видов; поздняя пермь Вост. Европы, ранняя юра Зап. Европы, поздняя юра Юж. Казахстана, ранний мел Сибири).

Подотряд Trogiina включает наиболее архаичные среди рецентных сеноедов формы с длинными, более чем из 20 члеников антеннами, раздельными на всем протяжении лигаментами гипофаринкса, несклеротизованной птеростигмой, сохранением у большинства поперечной r_1—rs на передних крыльях, 2-ветвистой M на задних крыльях, 3-члениковой лапкой, шипом на парапроктах, опущенными наружными створками яйцеклада, раздельными парамерами и семенным пузырьком с двураздельными долями у самцов; яйца с утолщенным скульптированным хорионом откладываются изолированно, не защищенные. Апоморфными для подотряда являются соединение RS и M в одной точке или слияние их на некотором протяжении, развитие зацепки на CuP и редукция 2A на передних крыльях, а также редукция вентральных и дорсальных створок яйцеклада и однофолликулярные семенники. Включает 2 надсемейства: Trogioidea и Psyllipsocoidea, к первому из которых относится 4, а ко второму 2 семейства. Оба надсемейства в ископаемом состоянии известны с позднего мела.

Подотряд Psocina объединяет сеноедов с 11—17-члениковыми антеннами, слитыми медиально лигаментами гипофаринкса, нодулюсом на передних крыльях, яйцекладом, образованным 3 парами створок или в различной степени редуцированным, базально сближенными или сросшимися парамерами и слитным, в большинстве случаев четырехдольным семенным пузырьком; хорион яиц гладкий, яйцекладки защищенные. В составе подотряда различаются 2 инфраотряда: Amphientomomorpha и Psocomorpha.

Инфраотряд Amphientomomorpha характеризуется развитием кольчатости на члениках антенн, неполным медиальным срастанием лигаментов гипофаринкса, несклеротизованной птеростигмой и зацепкой из

серии сближенных щетинок на передних крыльях, неполным звуковым аппаратом, представленным только «зеркальцем», и Т-образным склеритом в генитальной полости самок; в качестве плезиоморфных признаков у большинства крылатых форм сохраняются поперечная rs-m и две анальных жилки на передних крыльях, яйцеклад из 3 пар створок. К инфраотряду относятся 3 надсемейства: Electrentomoidea, Liposcelidoidea и Amphientomoidea.

К Electrentomoidea принадлежит 5 семейств, в том числе вымершие Electrentomidae из эоценового балтийского янтаря. Древнейшие электрэнтомоиды, отчасти сходные с современными Manicopsocidae, встречены в верхней юре Казахстана (Каратау, материал не описан). Liposcelidoidea включает 3, а Amphientomoidea лишь 1 семейство; обе эти группы известны с позднего мела доныне.

Инфраотряд Psocomorpha характеризуется антеннами без кольчатости, апикально раздельными лигаментами гипофаринкса, склеротизованной птеростигмой и зацепкой из одного крепкого крючка на передних крыльях, полностью развитым звуковым органом, представленным «теркой» и «зеркальцем». В качестве плезиоморфных признаков сохраняются опушение наружных створок, а у некоторых наличие 2A и поперечных r_1-rs и rs-m на передних крыльях. Инфраотряд отличается большим таксономическим разнообразием, составляя около 80% современной фауны сеноедов, и широко представлен как в тропической и субтропических, так и в умеренных климатических зонах. Известно 6 надсемейств псокоморф: Epipsocoidea, Calopsocoidea, Caecilioidea, Elipsocoidea, Archipsocoidea, Psocoidea. Из них надсемейство Epipsocoidea наиболее архаично и включает 6 современных семейств. В ископаемом состоянии оно известно с раннего мела (Байса в Забайкалье, неописанный материал). В действительности эпипсокоиды, вероятно, древнее, поскольку более продвинутые Elipsocoidea (3 семейства в современной фауне) обнаружены в верхней юре (Каратау, неописанный материал). Calopsocoidea (4 семейства), Archipsocoidea (1 семейство) и Caecilioidea (5 семейств) известны с палеогена, Psocoidea (6 семейств) — с позднего мела.

В связи с тем, что надсемейства Elipsocoidea и Archipsocoidea устанавливаются здесь впервые, мы приводим их диагнозы.

Elipsocoidea [nom. transl. Vishniakova, hic (ex Elipsocidae Kolbe, 1882] характеризуются одночлениковыми нижнегубными щупиками, апикально двузубчатой лацинией, трехчлениковыми лапками, свободной, реже соединенной с M заднекрайней ячейкой (AP), яйцекладом из трех пар створок, однотипной фаллозомой, развитием медиальной лопасти на субгенитальной пластинке (у большинства Elipsocidae вторично модифицирована), редукцией опушения и тенденцией к усложнению гипандрия. Включает семейства Philotarsidae Pearman, 1936, Elipsocidae Kolbe, 1882, и Mesopsocidae Smithers, 1973.

Archipsocoidea [nom. transl. Vishniakova, hic (ex Archipsocidae Enderlein)] характеризуются сильно редуцированными опушенными крыльями, двучлениковыми нижнегубными щупиками, двучлениковыми лапками, простыми субгенитальной пластинкой и гипандрием, редуцированными у обоих полов половыми придатками. Единственное семейство Archipsocidae Enderlein, 1903.

Геологическую историю сеноедов можно кратко изложить следующим образом. Возникнув, по-видимому, в конце каменноугольного или в начале пермского периода в условиях влажного тропического климата от свободно живущих на растительности гипоперлидовых подотряда Hyporerlina с удлиненными грызуще-сосущими ротовыми органами и обедненным жилкованием крыльев, сеноеды становятся известными по двум небольшим семействам Permopsocidae и Dichentomidae подотряда Permopsocina из нижнепермских отложений Элмо Сев. Америки. Из

них Permopsocidae оказываются эндемичными, а остатки Dichentomidae. напротив, широко распространены в нижне- и верхнепермских отложениях Вост. Европы и верхней перми Австралии. Становление наиболее продвинутого семейства этого подотряда — Archipsyllidae — происходило в позднепермское (казанское) время на севере Русской платформы; в течение мезозоя это семейство широко расселяется и известно из нижнеюрских отложений Зап. Европы (Доббертин), верхнеюрских отложений Казахстана (Каратау) и нижнемеловых отложений Сибири (Байса). Своеобразие строения мандибул Dichentomidae и Archipsyllidae указывает на иные трофические связи большинства Permopsocina в отличие от филогенетически более молодых групп отряда; особенности строения локомоторных и ротовых органов и, вероятно, узкая трофическая специализация позволяют рассматривать Archipsyllidae в качестве филогенетического реликта в раннемеловой фауне, вымирание которого (тем самым всего подотряда Permopsocina) произошло в середине мела в результате перестройки древних биоценозов и нарушения трофических связей.

Рецентные подотряды Trogiina и Psocina произошли, по-видимому, в начале мезозоя от близких к Dichentomidae форм, трофически тесно связанных с низшими растениями — эпифитными зелеными водорослями, низшими грибами и лишайниками, развивавшимися на растительности в условиях влажного и теплого климата. Их монофилия поддерживается гетерономностью крыльев и развитием более совершенного полета на основе функциональной диптеригии, модификацией жилкования (утрата анастомоза m-cua и слияния M и CuA на значительном протяжении, редукции ветвей M до трех), увеличением постклипеуса, укорочением мандибул и сокращением числа члеников усиков и лапок. Дифференциация на подотряды произошла, очевидно, довольно быстро; ранние Psocina в лице архаичных электрентомоидов (инфраотряд Amphientomomorpha) и элипсокоидов (инфраотряд Psocomorpha) становятся известными в позднеюрской фауне Казахстана (Каратау), а Trogiina, представленные архаичным семейством Empheriidae, специализированным семейством Trogiidae (Trogioidea) и архаичным представителем относительно мало специализированного семейства Psyllipsocidae (Psyllipsocoidea) — в позднемеловых смолах Таймыра. Морфо-экологический тип нидиколов формируется, по-видимому, к началу мела в виде семейства Liposcelididae. Наиболее обширные ископаемые фауны сеноедов из эоценового янтаря Зап. Европы (Enderlein, 1911) и позднеолигоценовых — раннемиоценовых смол Мексики (Mockford, 1969) представлены, помимо вымершего в олигоцене семейства Empheriidae, многими современными семействами и родами и близкими к современным видам. Расцвет обоих рецентных подотрядов связан с развитием в течение позднего мела и палеогена тропических, субтропических и хвойно-широколиственных лесов современного типа, под пологом которых создаются благоприятные разнообразные микростациальные условия для развития сеноедов и их кормового субстрата — низшей флоры; проникновение сеноедов в более умеренные климатические зоны обычно связано с освоением ими скрытых стаций обитания.

НАДОТРЯД CIMICIDEA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Cimicoides Laicharting, 1781)] (=Hemipteroidea)

ОТРЯД CIMICIDA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Cimicoides Laicharting, 1781)]
[=Rhynchota-Hemiptera-Homoptera+Heteroptera)

ПОЛУЖЕСТКОКРЫЛЫЕ, ИЛИ ХОБОТНЫЕ

Рис. 25—30; табл. II, фиг. 4

Представители отряда — обычно средней величины или мелкие, реже крупные насекомые (1,3—110 мм), чрезвычайно разнообразные по облику и образу жизни. Голова с сосущим ротовым аппаратом, мандибулярные и максилярные стилеты которого вложены в нижнюю губу, образующую трех-четырехчлениковый хоботок. Крылья большинства Cimicida с полным и хорошо развитым жилкованием, передние часто более кожистые, костализованные, нередко с мембранозной вершиной, задние крылья обычно меньше передних, с развитой в большинстве случаев аноюгальной областью. Полет функционально двукрылый. Ноги разнообразного строения, первично с трехчлениковой лапкой у имаго и двучлениковой у нимфы. Обычно открытоживущие, активные насекомые, хорошо летающие, бегающие или прыгающие по растениям, реже малоподвижные или прикрепленные паразиты. Растительноядные, хищники или со смешанным питанием, редко сапрофаги или альгофаги. Число видов полужесткокрылых более 60 тыс. В палеонтологическом отношении сосущие — одна из наиболее массовых и важных групп, в значительной мере определяющих облик позднепермских, мезозойских и кайнозойских энтомофаун, известны с ранней перми.

Две близкие и сходные по морфологическим структурам группы сосущих, традиционно рассматриваемых в качестве особых отрядов Homoptera (равнокрылые) и Heteroptera (разнокрылые, настоящие полужесткокрылые, или клопы) не имеют общепринятого деления на подчиненные таксоны. В классификационных схемах, в том числе в многочисленных работах последних лет одни и те же группы (Auchenorrhyncha, Sternorhyncha и Coleorrhyncha в равнокрылых, Hydrocorisae, Amphibiocorisae и Geocorisae в клопах) рассматриваются как подотряды, «серии», инфраотряды или надсемейства. Анализ морфологии полужесткокрылых показывает, что традиционные схемы отражают внутреннюю структуру группы менее точно, чем это можно было предположить. В частности, привычное деление на равнокрылых и клопов носит искусственный характер, поскольку Auchenorrhyncha и Coleorrhyncha гораздо ближе к клопам, чем к Sternorrhyncha [1]. Это обстоятельство открывает возможность выделения соответствующих двух отрядов полужесткокрылых, но сейчас эта процедура кажется преждевременной. Предлагаемая здесь система надотряда Cimicidea включает единственный отряд Cimicida (=Homoptera+Heteroptera) с четырьмя подотрядами: Aphidina (=Sternorrhyncha в понимании Беккер-Мигдисовой, 1962), Cicadina (=Auchenorrhyncha, цикадовые), Peloridiina (=Coleorrhyncha) и Cimicina (=Heteroptera, клопы). Aphidina распадаются на три инфраотряда — Archescytinomorpha (=Palaeorrhyncha sensu Carpenter, 1931a, 1933), Aphidomorpha (тли и червецы) и Psyllomorpha (листоблошки и белокрылки). В Cicadina можно выделить два инфраотряда: древних Prosbolomorpha с надсемействами Prosboloidea и Palaeontinoidea и более молодых Cicadomorpha, включающих всех остальных цикадообразных. Peloridiina также включают два инфраотряда: древних

[1] О естественном разделении полужесткокрылых на три подотряда — Heteroptera, Cicadina (=Auchenorrhyncha) и Phytophtires (=Sternorrhyncha) писали еще Н. А. Холодковский и А. Н. Кириченко (Холодковский, 1929).

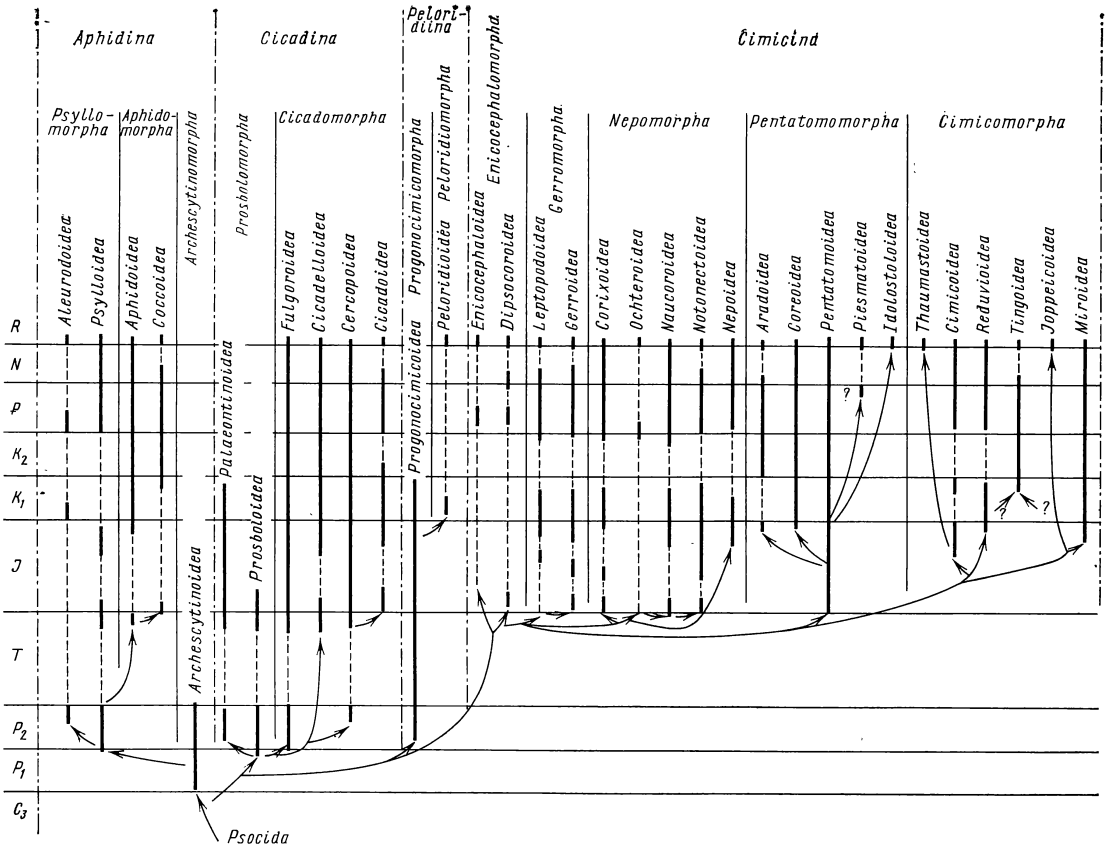


Рис. 25. Схема филогенетических отношений полужесткокрылых

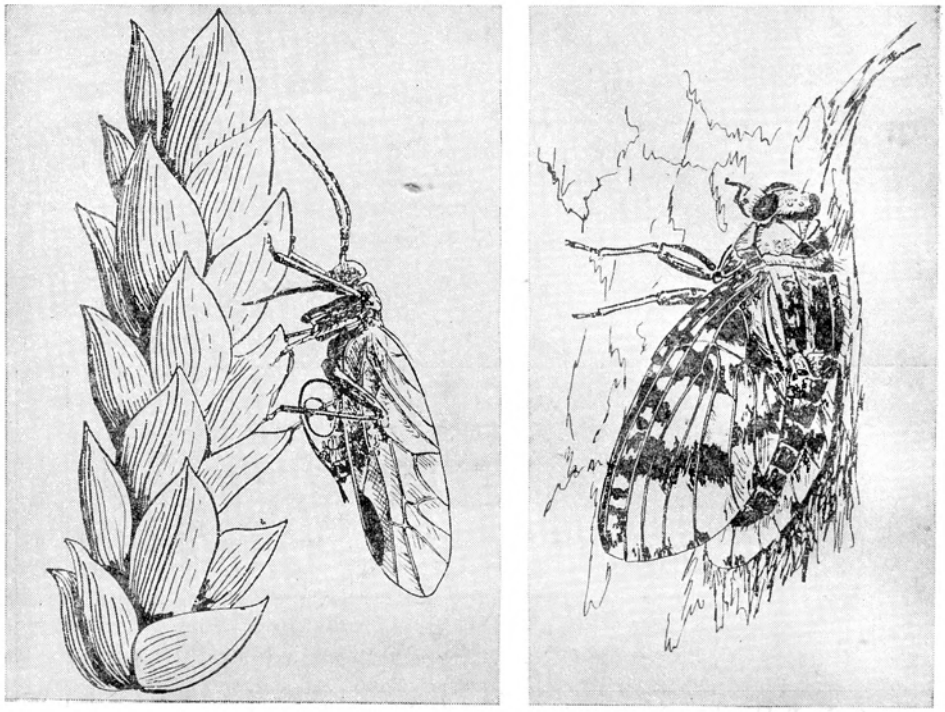


Рис. 26. Реконструкция одного из древнейших полужесткокрылых раннепермской *Archescytina sp.* (Archescytinidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

Рис. 27. Реконструкция бабочкообразной юрской цикады *Pseudocossus sp.* (Palaeontinidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

Progonocimicomorpha (=Actinoscytinomorpha) и их потомков Peloridiomorpha. Наконец, в обширном подотряде клопов (Cimicina) выделены пять инфраотрядов — Nepomorpha (=Hydrocorisae =Cryptocerata), Gerromorpha (=Amphibiocorisae), Enicocephalomorpha, Cimicomorpha и Pentatomomorpha (из Gerromorpha иногда выделяют Leptopodidomorpha, а из Enicocephalomorpha — Dipsocoromorpha, см. Štys, Kerzhner, 1975).

Филогенетические отношения полужесткокрылых изображены на рис. 25.

Подотряд Aphidina (точнее его инфраотряд Archescytinomorpha) представляет собой предковую группу хоботных. Об этом свидетельствует, кроме морфологических соображений, и тот факт, что в раннепермскую эпоху хоботные были представлены вначале (до кунгурского времени) только архесцитиноморфами. В кунгуре появляются первые цикадовые (Cicadina Prosbolomorpha), но архесцитиноморфы сохраняют абсолютное доминирование, и лишь в поздней перми доминирование постепенно переходит к просболоморфам.

Не менее важны морфологические признаки афидиновых, такие, как четырехчлениковый хоботок, нормальные многочленистые антенны и строение крыльев: их гомономность и жилкование, близкое к таковому сеноедов и легко выводимое из него. Вторичный характер расширенного югального поля в заднем крыле Cicadina, Peloridiina и Cimicina, подтверждается как сходством архесцитиноморф с пермскими сеноедами, так и аналогией с многими другими насекомыми — жуками, высшими ручейниками и бабочками, низшими перепончатокрылыми. В этих группах расширение заднебазальной части заднего крыла заведомо вторич-

Рис. 28. *Progonocimex jurassicus* Handl. (Progonocimicidae); нижняя юра, ГДР (Popov, Wootton, 1977)

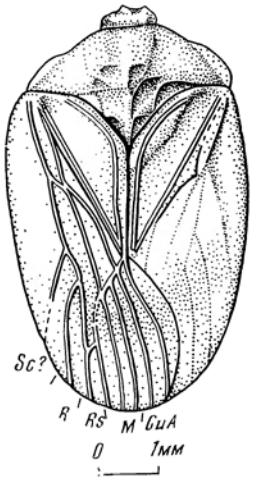
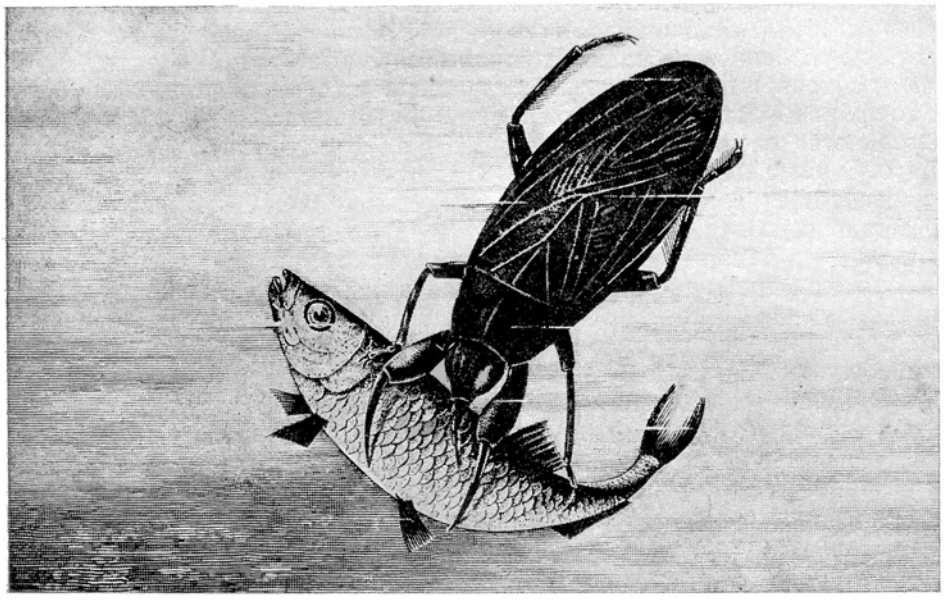


Рис. 29. Реконструкция позднеюрского водного клопа *Mesobelostomum sp.* (Belostomatidae) (ориг. рис. В. И. Дорофеева по реконструкции А. Г. Пономаренко)



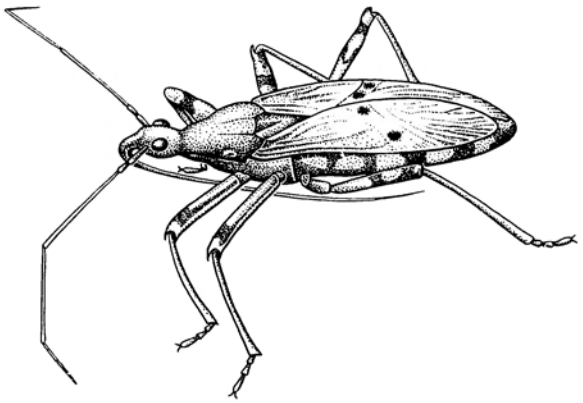


Рис. 30. Реконструкция позднеюрского клопа *Monstrocoreus quadrimaculatus* Y. Pop. (Alydidae) (ориг. рис. В. И. Дорофеева по реконструкции А. Г. Пономаренко)

но и возникает при тех же условиях, какие характерны для цикадообразных и их потомков: сочетание компактного тяжелого тела со сравнительно сильным полетом.

Архесцитиноморфы известны с первой половины ранней перми (отен Чехословакии) по крайней мере до казанского века поздней перми. Это были насекомые, связанные с генеративными органами пермских голосеменных растений (Szelegiewicz, 1971), причем многие из них обладали своеобразным тонким яйцекладом, в покое петлеобразно свернутым под брюшком. Согласно данным Беккер-Мигдисовой (1972), они откладывали яйца в молодые, закрытые стробилы голосеменных, а новое поколение выходило из зрелых, раскрывающихся стробил. К сожалению, эта ключевая группа изучена крайне недостаточно, и говорить о ее таксономической структуре сейчас преждевременно.

Дальнейшая эволюция афидиновых была направлена на совершенствование фитопаразитизма и сопровождалась редукцией жилкования, развитием узкой пищевой специализации и преобразованием онтогенеза. У афидоморф (тлей Aphidoidea и червецов Coccoidea) эти преобразования выражаются в ювенилизации и дезимагинизации имаго вплоть до неотении, бескрылые стадии жизненного цикла становятся доминирующими, а их беззащитность компенсируется повышением плодовитости. При особенно глубокой редукции бескрылых стадий переход к крылатым сопровождается полным превращением (самцы червецов). У псилломорф, наоборот, роль имаго сохраняется, а адаптация онтогенеза осуществляется специализацией личинок и их дивергенцией относительно имаго. В результате у белокрылок (Aleurodoidea) также возникает полное превращение, но на иной основе (не столько редуцированные, сколько модифицированные бескрылые стадии). Другое отличие двух эволюционных линий — тенденция к сокращению задних крыльев, очень сильная у афидоморф и слабо заметная у псилломорф. Псилломорфы в лице обоих своих надсемейств (Psylloidea и Aleurodoidea) появляются уже в поздней перми, причем пермские Eopsyllidiidae считаются предками белокрылок (Aleurodoidea), а другие пермские листоблошки Protopsyllidiidae — предками более поздних Psylloidea.

Афидоморфы существенно моложе; наиболее древние тли (Aphidoidea) известны из второй половины триаса (позднепермские Permaphidopseidae оказались сборной группой, не относящейся к афидоморфам; Szelegiewicz, Popov, 1978). Становление тлей было связано, помимо олигофагии, с адаптацией к сезонному климату путем развития сложного жизненного цикла со сменой растений-хозяев (Шапошников, 1974). Для большинства тлей (афидоидная группа) характерно также живорождение; яйцекладущими остались относительно немногочисленные адельгоидные тли.

Червецы (Coccoidea) моложе тлей (известны с позднего мела); им свойственна глубокая редукция бескрылых стадий, включая неотенических самок, и переход функции расселения к молодым личинкам (бродяжкам). Усложнение онтогенеза было весьма серьезным, хотя и коснулось только самцов: их развитие протекает по типу полного превращения. Для самцов червецов характерна полная утрата задних крыльев и глубокая редукция жилкования передних.

Подотрядом цикадовых (Cicadina) начинается вторая, основная по числу видов эволюционная линия хоботных. В противоположность афидиновым для нее характерно повышение подвижности насекомых, в частности усиление полета, которое сопровождалось расширением заднего крыла и подворачиванием его заднебазальной (югальной) части и приобретением более компактной, каплевидной формы тела. Процессы развития особенно тесных связей с растением имели более ограниченное значение.

Подотряд цикадовых (Cicadina) — одна из двух самых больших и многочисленных групп полужесткокрылых, насчитывающаяся около 25 тыс. современных видов. Древние цикадовые (Prosbolomorpha) объединяют два надсемейства — генерализованных, преимущественно пермских Prosboloidea и специализированных, в основном мезозойских Palaeontinoidea. Современные цикадовые (Cicadomorpha) подразделяются на четыре надсемейства: Fulgoroidea, Cicadelloidea, Cercopoidea и Cicadoidea.

Важнейшее значение в эволюции цикадовых имело преобразование головной капсулы; к сожалению, его пока удается проследить только для современных групп. Морфофилогенез[1] головной капсулы был связан в основном с развитием и совершенствованием сосущего ротового аппарата. Прежде всего это выразилось в разделении клипеальной области на предналичник и постналичник с последующим максимальным развитием последнего, слиянием его с лобной долей и общим сдвигом лицевой области к затылку. Этот процесс захватил большую часть равнокрылых, однако Peloridiidae и некоторые Cicadomorpha еще сохранили умеренно развитую клипеальную область, занимающую небольшую вентральную часть головы. Морфофилогенез ротового аппарата коррелирован с развитием опорного скелета головы — тенториума и гипофарингеальных выростов. Исходным состоянием следует считать целиком сохранившийся тенториум у большинства Cicadina, который имеет тенденцию к редукции у Cicadomorpha, именно у Fulgoroidea и Cicadelloidea — процесс, который протекал в этих группах независимо. Потеря эпистомального шва, сильное развитие дифференцированного постклипеуса с последующим его перемещением на дорзальную сторону за счет слияния и уменьшения лобной и теменной областей у наиболее продвинутых групп Cicadelloidea и Cercopoidea указывают на дальнейшее развитие насосного аппарата, сопровождаемое частичной редукцией тенториума у Cicadelloidea. У Cicadoidea происходит аналогичный процесс развития клипеально-фронтальной области при сохранении полного тенториума, по-видимому, за счет относительно больших размеров тела по сравнению с другими группами равнокрылых. Насосный аппарат у Fulgoroidea считается примитивным, он едва ли когда-либо был развит подобно остальным Cicadomorpha (Kramer, 1950).

Ранее обособление Fulgoroidea от Cicadomorpha до последнего времени мало у кого вызывало сомнение. Однако анализ крыловых структур цикадовых привел А. Ф. Емельянова (1977) к выводу об обособлении фульгороидов позже цикаделлоидов. Тем не менее строение головной капсулы у различных Cicadomorpha скорее говорит в пользу раннего отделения фульгороидов до распада церкопо-цикадо-цикаделлоидного ствола на соответствующие ветви. Фульгороиды сохранили наибольшее число плезиоморфных признаков: неполный поперечный шов наличника, узкие максиллярные пластинки, наличие и вентральное расположение эпистомального шва, наличие медиального глазка, всегда обозначенный лоб, примитивный недифференцированный яйцеклад и некоторые другие. Однако аутапоморфные черты хорошо обособливают Fulgoroidea от других Cicadomorpha: соединение лоры (мандибулярной пластинки) с гипофаринксом, сильно развитая антеннальная ножка с модифицированным усиком, слияние вертлуга с эпимером заднегруди, непарная присоска претарза, прыгательные ноги, богатое вторично полимеризованное жилкование крыльев некоторых групп (Flatidae, Ricaniidae), уплощенный 10-й абдоминальный сегмент и другие.

После фульгороидов от основного цикадоморфного ствола отделилась, как нам сейчас представляется, цикаделлоидная группа (Cicadel-

[1] Термин «морфологическое направление», или «морфофилогенез», предлагается с целью избежать неоднозначности терминов «морфогенетический» и «морфогенез», более удобных для описания индивидуального развития.

loidea), у которой оказался максимальный набор одновременных сочетаний апоморфных и плезиоморфных признаков, явственно проявившийся в особенностях строения крыльев (Емельянов, 1977) и в морфологии головной капсулы (по-видимому, вследствие частичной редукции тенториума). Это предопределило наибольшую неустойчивость и вариабельность морфологии Cicadelloidea. В последнюю очередь произошло разделение церкопо-цикадоидного ствола на соответствующие ветви. При этом у Cercopoidea наряду с совершенствованием полета независимо произошло появление и развитие прыгательного аппарата, подобного таковому фульгироидов. Cicadoidea сохранили медиальный глазок, мембранозные передние крылья с развитой нодальной линией (надломом), непрыгательные задние ноги и отсутствие субгенитальной пластинки у самцов. Нимфы Cicadidae обитают в почве и замечательны необычайно продолжительным циклом развития (до 17 лет).

Третий, небольшой по объему подотряд хоботных, пелоридииновые (Peloridiina=Coleorrhyncha), обособился в перми от примитивных цикадовых просболоидного типа. Его становление сопровождалось усилением дорзо-вентральной уплощенности тела и тетерономности крыльев (уплотнением их передней пары) при сохранении полного тенториума, небольшого клипеуса и гипогнатной головы. Современные пелоридииновые (Peloridiidae) — фитофаги, склонные к сапрофагии. В состав подотряда включаются два инфраотряда: известные с поздней перми, но преимущественно мезозойские Progonocimicomorpha с семействами Progonocimicidae (=Actinoscytinidae), Paraknightiidae и, по-видимому, Ipsviciidae, и Peloridiomorpha с единственным номинальным семейством, известным с раннемеловой эпохи.

Подотряд настоящих полужесткокрылых, или клопов, Cimicina (=Heteroptera), объединяет свыше 30 тыс. современных видов и является одной из наиболее массовых и важных групп насекомых мезозоя и кайнозоя. Он делится на пять инфраотрядов — Nepomorpha, Gerromorpha, Enicocephalomorpha, Cimicomorpha и Pentatomomorpha.

Эволюция подотряда первоначально была связана с переходом от фитофагии к хищничеству и с адаптацией к литоральному образу жизни с последующим приспособлением к обитанию на суше в более ксерофильных условиях. Морфофилогенетически это выразилось прежде всего в развитии пищеварительной системы, в утрате тенториума, в восстановлении подвижности головы, совершенствовании летательного и ходильного аппаратов, окончательном дорзо-вентральном уплощении тела и усилении покровности надкрылий, а также в совершенствовании способов откладки яиц.

Предковой группой подотряда были, по-видимому, какие-то мезофильные дипсокороидные клопы типа Schizopteridae, обладавшие жилкованием надкрылий, сходным с таковым у мезозойских Progonocimicidae (Peloridiina). Дальнейшее развитие настоящих полужесткокрылых ознаменовалось появлением хищных форм наземного эникоцефалоидного и литорального сальдоидного типов. Развитие этих типов хищных полужесткокрылых дало два основных эволюционных направления генерализованных групп клопов: эникоцефалоидно-дипсокороидное (Enicocephalomorpha) с дальнейшим обособлением Cimicomorpha и Pentatomomorpha и герроидно-непоидное (Gerromorpha и Nepomorpha).

Обособление и дальнейшая эволюция эникоцефалоидно-дипсокороидных клопов (Enicocephalomorpha) осуществилось за счет развития двух направлений — сохранения и развития хищничества (Enicocephaloidea) и, развития растительноядности (Dipsocoroidea). Возможно, что адаптация к фитофагии у предков дипсокороидных клопов возникла на основе способности к мицетофагии, детритофагии или сапрофагии, унаследованной от их вероятных предков — Progonocimicidae. Современные Dipsocoroidea живут главным образом в скрытых местообитаниях:

в почве, подстилке, в гниющей древесине, во мху, на папоротниках, в муравейниках, а также на сыром песке под камнями по берегам ручьев. Ныне живущие эникоцефалоидные полужесткокрылые, с единственным одноименным семейством весьма специализированы по строению многих систем органов и занимают обособленное положение в своем инфраотряде. Дипсокороидные клопы при их малых размерах откладывают немногочисленные крупные яйца (примитивное состояние) в илистый субстрат, мох и т. п., в то же время эникоцефалоиды перешли преимущественно к открытому способу откладки крупных яиц.

Следующим шагом в эволюции этой линии полужесткокрылых явилось обособление от эникоцефалоидно-дипсокороидного предка цимикоморфо-пентатомоморфного ствола, включающего растительноядных, хищных и растительноядно-хищных клопов. Его обособление отразилось в первую очередь на строении пищеварительной системы и на способе откладки яиц. Расхождение цимикоморф и пентатомоморф в этом направлении произошло довольно рано.

Пищеварительная система цимикоморф характеризуется прежде всего широким просветом основных слюнных желез, удлинением мальпигиевых сосудов и частичной редукцией прямой кишки. Из работ Р. Коббена (Cobben, 1968) следует, что цимикоморфы сохранили скрытый или полускрытый способ яйцекладки; Reduviidae были единственной группой цимикоидных клопов, которые перешли к открытому способу откладки яиц, сходной с таковой у пентатомоидов (s. l.). Как отмечалось уже многими гемиптерологами, Cimicomorpha — наиболее гетерогенный инфраотряд клопов, и взаимоотношения его надсемейств пока остаются дискуссионными (Кержнер, 1974; Stys, Kerzhner, 1975). Так, по фанеростернии, вращательному типу тазиков и некоторым другим особенностям Reduvioidea сближаются с Tingoidea и Thaumastocoroidea, по строению ног, брюшных сегментов и частично пищеварительной системы Miroidea связываются с Tingoidea. В свою очередь, строение антенн, парные метаторакальные пахучие железы, строение слюнных желез указывает на сходство Tingoidea с генерализованными Joppeicoidea и т. д. Во всяком случае, можно с определенной уверенностью сказать, что монотипические Joppeicoidea и Thaumastocoroidea являются наиболее примитивными цимикоморфными надсемействами. Все основные надсемейственные группировки цимикоморф обособились более или менее одновременно и ныне разошлись достаточно далеко.

Происхождение пентатомоморф было связано с развитием фитофагии с последующим освоением древесной растительности и лесной подстилки и сопровождалось интенсивным расселением на суше. Морфологически это выражалось в совершенствовании сначала ходильных ног (Coreoidea), а затем летательного аппарата (Coreoidea и Pentatomoidea). Смена пищевой специализации и приспособление к более теплым условиям привели к переходу от горизонтального расположения яиц, откладываемых по большей части в укрытых местах (Aradidae, Urostylidae, Colobasthristidae), как это характерно для цимикоморф (кроме Reduviidae), к открытой откладке яиц в вертикальном положении у подавляющего большинства пентатомоидных клопов. Изменения в органах пищеварения свелись в основном к изменению придаточных слюнных желез. Для пентатомоморф (кроме Aradoidea) характерно развитие абдоминальных трихоботрий, по этому признаку Idiostolidae (Idiostoloidea) и Thaumastellidae (Pentatomoidea) наиболее примитивны (Štys, 1964; Schaefer, 1975; Štys, Kerzhner, 1975). Aradoidea обособились одними из первых и занимают наиболее обособленное положение. Остальные надсемейственные группировки не получили общего признания, и их реальные филогенетические отношения пока остаются невыясненными.

Эволюция герроидно-непоморфного ствола характеризуется связью с водой и устойчивым сохранением хищничества (фитофагами, точнее — альгофагами становятся только Corixidae из Nepomorpha). В основании этого ствола находятся литоральные клопы семейства Saldidae (Leptopodoidea, Gerromorpha). Об этом свидетельствует сочетание у них примитивных признаков, характерных для самых различных групп настоящих полужесткокрылых (слюнные железы верхней губы, жилкование задних крыльев и пахучие железы цимикоморфного типа, генерализованное состояние мальпигиевых сосудов подобно Enicocephalomorpha и Cimicomorpha, слюнные железы как у Nepomorpha).

Развитие собственно герроморфного ствола (Gerromorpha), включающего и сальдоидные формы, пошло в двух направлениях: сохранение литоральных форм (Leptopodoidea, освоившие и морскую литораль), и возникновение продвинутых амфибиальных полужесткокрылых нового типа (Gerroidea), освоивших водную поверхность как пресных, так и морских (Halobatinae из Gerridae) вод. Герроиды характеризуются в первую очередь раздвинутыми тазиками и развитием стернальной области (фанеростерния), особым строением лапок (уплощение ароли и их ориентация в противоположные стороны) и преимущественно открытым способом откладки яиц. В связи с активизацией хищничества в этой группе клопов изменения коснулись главным образом основных слюнных желез. У генерализованных сальдообразных форм эти системы органов остались без изменения. В обеих группах произошли и другие модификации, особенно в репродуктивных органах.

Эволюционное развитие непоморф шло по линии заселения водоемов при усилении хищничества. Активизация хищничества у их литоральных предков привела к отысканию новых жертв, заселявших погруженные в воду части растений у береговой полосы. Это привело к появлению настоящих водных форм, весь цикл развития которых полностью происходит в воде. В этом филогенетическом направлении только у Corixidae произошел переход к фитофагии (альгофагия) с образованием особого фильтрующего устройства в глотке (Parsons, 1966). Для литоральных непоморф (Ochteridae и Gelastocoridae) характерно переходное состояние от закрытого типа яйцекладки во влажный ил или песок под камнями у воды к открытому типу, т. е. непосредственно на растительность или песок. Часть водных непоморф сохранила закрытый тип откладки яиц (Nepidae, Notonectidae, Pleidae), другие перешли к открытому типу (Belostomatidae, Corixidae, Helotrephidae); Naucoridae обладают обеими типами яйцекладок. Наиболее существенные изменения в пищеварительной системе произошли в слюнных железах и в строении мальпигиевых сосудов. Произошла также полная у большинства водных и всех литоральных или частичная (у Naucoridae) редукция личиночных брюшных желез. Лишь у Corixidae сохранился их полный набор — 3 пары.

Геологическая история отряда рисуется в следующем виде. Древнейшие представители хоботных, относящиеся к афидиновым семейства Archescytinidae, происходят из отена (начало ранней перми) Чехословакии [1]. До конца ранней перми архесцитиноморфы оставались единственными (в артинском веке в США) или абсолютно доминирующими (в кунгуре Приуралья) представителями отряда. В кунгурских отложениях появились первые, еще очень редкие остатки цикадовых (неописанные Prosbolomorpha). В поздней перми они стали многочисленными, а архесцитиноморфы отошли на второй план. Уже в кузнецкой свите (самой нижней свите верхней перми в Кузнецком бассейне) остатки архесцитиноморф составляют всего 12% от общего числа полужесткокрылых. На фоне доминирования просболоидов (Prosbolidae, Scytinopteridae,

[1] О «карбоновых полужесткокрылых» см. Расницын, 1979.

Mundidae, Coleoscytidae, Prosbolopseidae) в поздней перми появились первые Palaeontinoidea (Dunstaniidae), древнейшие представители современных надсемейств — Fulgoroidea [1] (*Scytophara* Mart., ранее включавшаяся в Pereboriidae) и Cercopoidea (Eoscarterellidae), а возможно, и семейств (Cixiidae из Fulgoroidea). В это же время появились древнейшие псилломорфы — листоблошки (Protopsyllidiidae, Eopsyllidiidae, Cicadopsyllidae, Pincombeidae) и белокрылки (*Permaleurodes* В.-М.) из афидиновых и Progonocimicomorpha (Progonocimicidae, Paraknightiidae, Ipsviciidae) из пелоридииновых. Интересно значительное сходство позднепермских фаун Евразии и Австралии, не достигающее, однако, уровня идентичности. Псилломорфы (листоблошки) были, по-видимому, гораздо более разнообразны в Австралии, а просболоиды — в Евразии.

Данные по триасовым полужесткокрылым ограничены и относятся лишь ко второй половине периода. Среди афидиновых в это время сохранялись Protopsyllidiidae и появились первые тли (*Triassaphis* Evans) [2], среди цикадовых еще сохранялись некоторые пермские группы просболоморф, но заметно выросла роль современных надсемейств Fulgoroidea, Cercopoidea и Cicadelloidea. Обычными стали пелоридииновые (в основном Progonocimicidae); появились первые, еще очень редкие клопы (неописанные находки непоморф семейства Naucoridae в среднем — верхнем триасе Средней Азии и верхнем триасе Украины). Уровень сходства евразиатской и австралийской фауны сохранился приблизительно на том же уровне, что и в перми.

В юре афидиновые были представлены в основном листоблошками семейства Liadopsyllidae, тлями (в поздней юре известны два семейства: вымершие Genaphididae и дожившие доныне Drepanosiphidae=Callaphididae) и, возможно, червецами (*Mesococcus* В.-М.). Фауна цикадовых уже в ранней юре характеризовалась доминированием Palaeontinidae — продвинутой группы просболоморф, очень характерной для юры и раннего мела (особенно Сибирской палеофлористической области). Среди цикадоморф в это же время появились Cicadoidea (Tettigarctidae). Из церкопоидов для юры характерны Procercopidae, из фульгороидов — Fulgoridiidae и Cixiidae. В ранней юре сохранялись некоторые реликты пермской (Prosbolidae) и триасовой (Dismorphoptilidae) фаун, впоследствии исчезнувшие. Юрские пелоридииновые были представлены Progonocimicidae, довольно разнообразными в начале периода и испытавшими резкий упадок в его второй половине. Юрские клопы были многочисленны и разнообразны. Уже в ранней юре существовали Pentatomomorpha (Archegocimicidae, Pachymeriidae), Enicocephalomorpha (Cuneocoridae), Gerroidea (два неописанных семейства) и разнообразные Nepomorpha (Naucoridae, Notonectidae, Corixidae и близкие к ним Shurabellidae). Из этих семейств до поздней юры дожили все перечисленные семейства непоморф, кроме Shurabellidae. Остальные раннеюрские клопы вымерли, и в конце юры основу фауны составляли уже современные семейства, в том числе такие, как Saldidae, Miridae, Aradidae, Lygaeidae, Coreidae, Pentatomidae, Cydnidae. Специального упоминания заслуживают два семейства герроидов: гигантские лагунные водомерки Chresmodidae (ранее считавшиеся палочниками), сохранявшие свойственное раннеюрским герроидам передвижение на шести (а не на четырех) ногах, и еще не описанное семейство, куда относится род *Karanabis* В.-М. из верхней юры Казахстана.

Раннемеловые полужесткокрылые довольно сходны с позднеюрскими. В наименьшей степени это относится к афидиновым, в частности к

[1] По мнению А. Ф. Емельянова, принадлежность к Fulgoroidea пермских и большинства мезозойских цикадовых, описанных в этом надсемействе, весьма сомнительна (личное сообщение).

[2] Позднепермские Permaphidopseidae — сборная группа, не имеющая отношения к тлям (Szelegiewicz, Popov, 1978).

тлям. Среди них доминируют Palaeoaphididae, эндемичные для мелового периода; во второй половине эпохи появляются продвинутые, эндемичные для баррема-апта Монголии Oviparosiphidae. Интересно, что большинство раннемеловых, как и позднеюрских тлей были, по-видимому, галлообразователями (Шапошников, 1979). Кроме того, можно отметить существование в апте Ливана белокрылок (Aleurodoidea) родов *Bernea* Schlee и *Heidea* Schlee, которые, по-видимому, относятся к особому вымершему семейству. Среди цикадиновых по-прежнему обильны Palaeontinidae, Tettigarctidae, Fulgoridiidae, Cixiidae. В то же время появляется ряд новых семейств, особенно фульгороидов: Ricaniidae, Flatidae, Delphacidae, Acanaloniidae, Dictyopharidae. Среди пелоридиновых отмечены как редкие Progonocimicidae, к концу раннего мела, по-видимому, исчезающие, так и древнейшие Peloridiidae. Среди водных клопов, судя по Забайкалью и Монголии, доминируют Notonectidae и Corixidae, причем первые близки к современным, а среди вторых имеются архаичные Archaecorixinae и дожившие доныне Diaprepocorinae и Stenocorixinae. Герроморфные клопы представлены Saldidae и неописанными семействами, близкими к Hebridae и Veliidae (представителем одного из них является *Oryctopterus* A. Rasn. из неокома Забайкалья). К числу появившихся уже в юре основных современных семейств цимикоморф и пентатомоморф во второй половине раннего мела добавляются первые Tingidae (примитивные неописанные Cantacaderinae из Бон-Цагана в Монголии) и Reduviidae (оттуда же). Очень характерно для нижнемеловых фаун (по крайней мере, Сибири, Монголии и Сев. Китая) огромное количество Lygaeidae, явно доминирующих среди наземных клопов.

Большинство групп позднемеловых хоботных известно недостаточно; исключение составляют тли, ряд видов которых описан из ископаемых смол Сибири и Канады. Позднемеловые тли высоко своеобразны; большинство семейств (Canadaphididae, Tajmyraphididae, Shaposhnikoviidae) эндемично для этого времени; Palaeoaphididae общи с ранним мелом; общими с кайнозоем являются лишь Elektraphididae, Pemphigidae и Callaphididae[1]. Из верхнего мела Таймыра описан род *Aphidocallis* Kononova, условно отнесенный к современному семейству Aphididae; он очень обособлен (Кононова, 1977) и, вероятно, заслуживает выделения в особое семейство. Из числа других афидиновых из позднего мела описан древнейший представитель современного семейства гигантских червецов (Margarodidae) — *Electrococcus* Beardsley. Среди цикадиновых неизвестны Palaeontinidae и Fulgoridiidae, но сохраняют заметную роль Tettigarctidae и в меньшей степени Procercopidae. Cixiidae в отличие от раннего мела представлены формами кайнозойского облика. Обильно представлены Cercopidae, Ricaniidae и Cicadellidae, в сеномане Магаданской области найдены древнейшие Cicadidae. Пелоридиновые из позднего мела неизвестны. Среди водных клопов из позднего мела известны наиболее поздние представители мезозойского подсемейства гребляков Archaecorixinae (маастрихт или даний Приамурья), эндемичные хелотрефоидные Mesotrephidae (турон Казахстана) и Naucoridae, а среди наземных — Tingidae, Cantacaderinae, Miridae, Anthocoridae, Aradidae, Lygaeidae и Coreidae.

Палеогеновые полужесткокрылые довольно хорошо изучены. Среди афидиновых лучше всего известны тли. Палеогеновые фауны тлей сохраняют ряд архаичных черт состава: так, очень обильны Callaphididae, Mindaridae и Pemphigidae (*Germaraphis* Heie), сохраняются (до раннего олигоцена включительно) Elektraphididae, отсутствуют или почти отсутствуют такие важные современные семейства, как Aphididae, Lachni-

[1] Указание Adelgidae из верхнего мела Аляски (Hurd, Smith, Usinger, 1958) требует подтверждения.

dae и Greenidiidae. Среди цикадовых характерно доминирование Cicadellidae и Cercopidae (по-видимому, в районах с умеренным климатом) или Ricaniidae и Flatidae (вероятно, в субтропической обстановке). Tettigarctidae не встречаются, а наиболее поздние Procercopidae найдены в палеоцене. Клопы представлены современными группами, причем очень характерно обилие Cydnidae, Acanthosomatidae и Lygaeidae при относительно небольшом числе находок Miridae.

Неогеновые полужесткокрылые близко напоминают современных. Заслуживают упоминания первое появление Lachnidae (неописанный материал из миоцена Ставрополья) и достоверных Aphididae, а также заметное увеличение числа находок листоблошек по сравнению с палеогеном.

НАДОТРЯД THRIPIDEA FALLEN, 1814

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Thripsides Fallen, 1814)]

Надотряд включает единственный отряд трипсов и характеризуется своеобразным сосущим ротовым аппаратом, уменьшением размеров, перокрылостью, упрощенным строением гениталий обоих полов и приближающимся к полному типом метаморфоза. Древнейшие представители надотряда (лофионевриновые) образуют переход от сеноедов подотряда Permopsocina к настоящим трипсам. Тем не менее с учетом своеобразного направления эволюции трипидей их выделение в качестве особого надотряда нельзя не признать целесообразным.

ОТРЯД THRIPIDA FALLEN, 1814

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Thripsides Fallen, 1814)]
(=Thysanoptera)

ТРИПСЫ

Рис. 31—32

Мелкие насекомые, длина тела обычно 0,5—2 мм, редко до 12—14 мм. Голова гипо- или опистогнатная, головная капсула сильно интегрирована, без швов. Антенны 4—9-члениковые, очень редко 10-члениковые, вершинный членик часто с кольцевыми насечками. Лабиум и лабрум образуют характерный асимметричный ротовой конус, в котором помещаются подвижные стилеты; непарный мандибулярный (левый) и парные максиллярные. Максиллярные пальпы 2—8-члениковые, лабиальные 1—4-члениковые. Переднегрудь сочленена со среднегрудью подвижно, средне- и заднегрудь образуют интегрированный птероторакс. Крылья слабо гетерономные или гомономные, с узкой пластинкой, бахромой из длинных волосков по краю и сильно редуцированным жилкованием, складываются плоско на спине. Нередко крылья укорочены или отсутствуют, причем по степени их развития может существовать полиморфизм или половой диморфизм. Лапки 1—2-члениковые, на вершине с характерной пузыревидной присоской. Брюшко из 10 видимых сегментов; гениталии самца сильно упрощенного строения, симметричные. Яйцеклад лишен наружных створок, у Phlaeothripidae отсутствует, при этом вершина брюшка вытянута в длинную узкую трубку. Церки отсутствуют. Имеется слюнной насос.

Наземные насекомые, обитающие на растениях (часто в цветах), на грибах, под корой, в подстилке и т. п. Фитофаги, мицетофаги или хищники; иногда питание смешанное. Яйца откладываются в ткани растений или на пищевой субстрат, иногда отмечается живорождение. У ряда видов отмечен партеногенез. По крайней мере у части трипсов он имеет характер арренотокии, и самцы характеризуются гаплоидностью; возможно, это присуще всему отряду (Whiting, 1945).

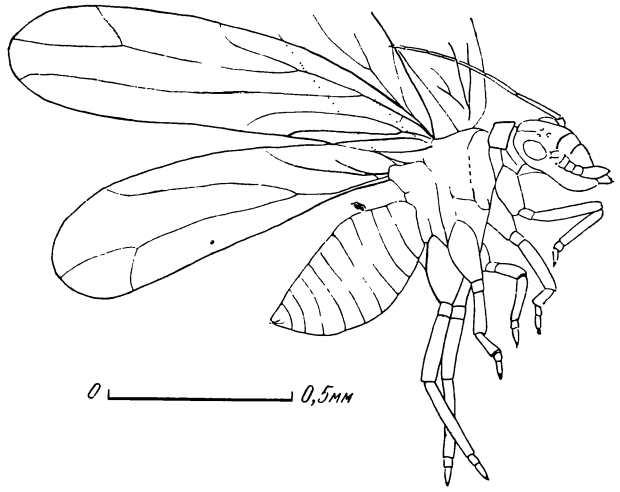


Рис. 31. *Jantardachus reductus* Vish. (Lophioneuridae); верхний мел, Таймыр (Вишнякова, 1980)

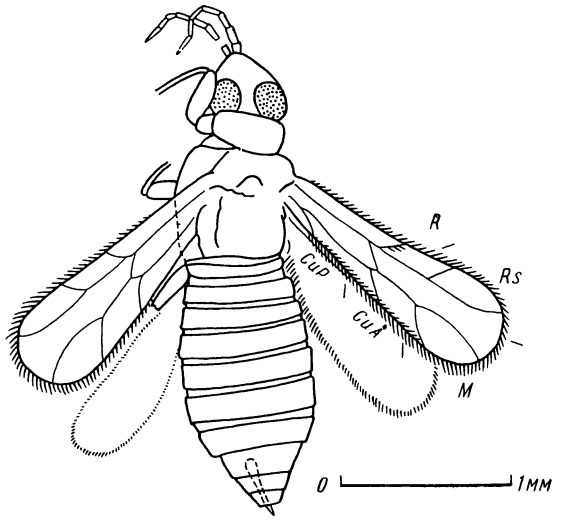


Рис. 32. *Karataothrips jurassicus* Shar. (Karataothripidae); верхняя юра, Южный Казахстан (Шаров, 1972)

Метаморфоз своеобразный, по типу приближается к полному превращению. Имеется два личиночных возраста и две непитающихся и малоподвижных стадии (пронимфа или предкуколка и нимфа или куколка), иногда развивающиеся в паутинном коконе. У Phlaeothripidae существует еще одна непитающаяся стадия — дейтонимфа. Нимфальные стадии (у Phlaeothripidae только нимфа и дейтонимфа) характеризуются наличием крыловых зачатков (у крылатых видов), длина которых от одного нимфального возраста к другому увеличивается. У нимфальных стадий наблюдается частичный гистолиз и интенсивные процессы морфогенеза. Эти стадии не соответствуют куколке насекомых с полным превращением, но во многом аналогичны ей.

Описано около 4000 современных видов; отряд распространен всесветно. В ископаемом состоянии трипсы известны с перми.

Основные сведения по системе и филогении трипсов см. Priesner, 1949; Stannard, 1968; Schliephake, 1975; Mound, O'Neil, 1974, по палеонтологии отряда — Bagnall, 1914, 1923, 1924a—b, 1926; Priesner, 1924, 1929; Priesner, Quievreux, 1935; Шаров, 1972; Strassen, 1973.

Представления о взаимоотношениях основных современных групп трипсов в настоящее время более или менее устоялись; предложенная в 1968 г. Л. Стэннардом филогенетическая схема принимается почти

всеми авторами. Однако различные классификационные схемы сильно отличаются по числу семейств. Для современных трипсов их устанавливается от 5 до 20, некоторые семейства (Liassothripidae и Karataothripidae из юры, Scudderothripidae, Jezzinothripidae, Neocomothripidae, Rhetinothripidae, Scaphothripidae из мела, Palaeothripidae, Hemithripidae, Opadothripidae, Stenurothripidae из палеогена) описаны и для ископаемых форм. Нами принимается система Г. Признера (Priesner, 1949) с малым (пять) числом семейств. В этом случае большинство перечисленных вымерших семейств (кроме Karataothripidae) следует понизить в ранге до подсемейств или триб.

В отношении высших категорий трипсов традиционное деление современных форм на две группы (Tubulifera и Terebrantia) кажется наиболее удачным. Недавно предложенное Г. Шлипхаке (Schliephake, 1975) деление, основанное целиком на принципах кладизма и игнорирующее фенетические дистанции между таксонами, представляется неприемлемым. С учетом ископаемых представителей отряда ранг традиционных подразделений приходится понизить до инфраотрядов.

Отряд в целом разделяется на два подотряда: Lophioneurina и Thripina.

Первый из них, полностью вымерший и существовавший с ранней перми до конца мела, включает единственное семейство Lophioneuridae и характеризуется рядом плезиоморфий, сближающих его с сеноедами подотряда Permopsocina: широкими крыльями с полным (все основные продольные жилки), хотя и модифицированным жилкованием и очень слабо развитой бахромой, длинными усиками, симметричным или слабо асимметричным ротовым конусом, относительно крупными размерами. Ранее лофионеврид включали в качестве особого семейства в отряд сеноедов, их принадлежность к трипсам показана В. Н. Вишняковой.

Трипиновые делятся на два инфраотряда: Thripomorpha (=Terebrantia) и Phlaeothripomorpha (=Tubulifera). Трипоморфы включают надсемейства Aeolothripoidea (Karataothripidae, Merothripidae, Aeolothripidae) и Thripoidea (Heterothripidae, Thripidae), а флеотрипоморфы — единственное продвинутое семейство Phlaeothripidae, характеризующееся рядом своеобразных аутапоморфий.

Геологическая история трипсов рисуется в следующем виде. Их обособление от пермопсоциновых было связано скорее всего с переходом к палинофагии и обитанию внутри стробилов кормовых растений, что вызвало уменьшение размеров тела и модификацию ротового аппарата. Древнейшие лофионевриды известны из нижней перми, и в течение перми, триаса и первой половины юры трипсы представлены только лофионевриновыми.

В поздней юре впервые обнаруживаются трипиновые, представленные не только архаичными Karataothripidae, но и Heterothripidae или близкими к ним трипоидами (*Liassothrips* Priesn. и, по-видимому, несколько неописанных родов). В раннем мелу известны как лофионевриновые, остающиеся довольно разнообразными, так и многочисленные Heterothripidae (Strassen, 1973). В позднем мелу, как показывает неописанный материал с Таймыра, Heterothripidae сохраняли положение доминантов, а Aeolothripoidea — субдоминантов; Lophioneuridae также были довольно обычны. Наиболее поздние представители лофионевриновых известны из сантона. В конце позднего мела появляются первые Thripidae. Судя по числу находок в тех немногих местонахождениях, где остатки трипсов сохраняются, в поздней юре и в мелу они были столь же многочисленны, как и в кайнозое.

Палеогеновые трипсы еще довольно сильно отличаются от современных. Из эоцена наряду с наиболее древними флеотрипоморфами описаны и очень архаичные группы вплоть до *Palaeothrips* Scudd.—

самого примитивного после *Karataothrips* Shar. из известных трипиновых. Имеются и другие вымершие группы в ранге подсемейства или трибы (Hemithripini, Opadothripini, Stenurothripinae). Роль Thipidae и особенно Phlaeothripidae относительно невелика, а Aeolothripoidea и Heterothripidae встречаются часто и очень разнообразны. Даже в раннемиоценовом местонахождении Ротт в ФРГ они явно доминируют, причем богато представлена вымершая триба Hemithripini. Вымершие таксоны ранга трибы или подсемейства в кайнозое среди насекомых вообще немногочисленны, а случаи их доминирования очень редки. Пожалуй, в этом отношении трипсы могут быть сопоставлены только с тлями. Возможно, что, как и в случае тлей, это обусловлено узкой пищевой специализацией, связью с определенными таксонами растений сравнительно невысокого ранга; если это предположение справедливо, то вымершие в кайнозое группы трипсов должны были быть фитофагами.

Современное соотношение роли различных групп внутри трипсов установилось, без сомнения, только в неогене. К сожалению, пока миоценовые трипсы (кроме наиболее древних, аквитанских) изучены очень плохо, а плиоценовые вообще неизвестны; поэтому точнее определить время, когда фауна трипсов приобрела современный облик, пока не удается.

КОГОРТА SCARABAEIFORMES LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Scaraboides Laicharting, 1781)]
(=Oligoneoptera=Holometabola)

НАСЕКОМЫЕ С ПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ

Когорта объединяет насекомых, онтогенез которых разбит на четыре этапа, четко обособленных морфологически и функционально: две стадии, в которых сконцентрирован почти весь морфогенез (яйцо и куколка вместе с предкуколкой), разделяющая их стадия личинки, несущая преимущественно функции питания и роста, и следующая за куколкой стадия имаго, выполняющая функции размножения и расселения [1]. Три из этих четырех стадий унаследованы скарабеиформными от их предков, новообразованием является куколка. Она возникла, вероятно, в результате концентрации морфогенетических процессов, свойственных нимфальному периоду развития предков, в одной онтогенетической стадии, утраты свойственных нимфам функций питания и роста и превращения в покоящуюся стадию (функционально — во вторую эмбриональную стадию). Личинки скарабеиформных сохраняют исходный уровень морфологической дифференцировки, особенно в строении сенсорного и локомоторного аппаратов, и первично удлиненную форму тела, близкую к цилиндрической и лишенную выступающих в стороны придатков. Все это указывает, что полное превращение возникло в условиях малоподвижного (но не неподвижного) образа жизни преимагинальных стадий в тесных скважинах субстрата, богатого пищей, и при резкой смене среды обитания при переходе к имаго. Скорее всего, таким условиям отвечало обитание преимагинальных стадий в более или менее зрелых, полураскрытых стробилах голосеменных и открытый образ жизни имаго (вероятно, также питавшихся преимущественно пыльцой). В современной фауне сходную биологию сохранили, по-видимому, толь-

[1] Развитие, достаточно близкое к полному превращению, известно и в других группах насекомых, в частности среди равнокрылых и трипсов, но там оно заведомо возникает независимо и многократно и в деталях отлично от такого скарабеиформных; у последних, напротив, схема развития в основе едина, даже наиболее уклоняющиеся варианты сохраняют преемственность, а свидетельства в пользу многократного возникновения голометаболии, по-видимому, отсутствуют.

ко примитивные перепончатокрылые рода *Xyela* Dalm., личинки которых развиваются в мужских шишках сосны, правда в незрелых и плотно сомкнутых.

В качестве общего морфологического признака имаго скарабеоновых можно указать лишь наличие дополнительного, медиального сочленения тазиков птероторакса с грудью.

Насекомые с полным превращением распадаются на пять надотрядов — Palaeomanteidea, Myrmeleontidea (=Neuropteroidea), Scarabaeidea (=Coleopteroidea), Papilionidea (=Mecopteroidea) и Vespidea (=Hymenopteroidea). Первый из них с единственным отрядом Palaeomanteida (=Miomoptera) до последнего времени числился среди Polyneoptera (Gryllones); основания для его переноса к насекомым с полным превращением изложены А. П. Расницыным (1980).

Древнейший и наиболее примитивный отряд скарабеиформных, Palaeomanteida (=Miomoptera) известен с позднего карбона до ранней или средней юры. Вероятно, он был исходным для остальных скарабеиформных, отошедших от него двумя стволами. Первый по времени обособления ствол дал надотряды Myrmeleontidea, Scarabaeidea и Papilionidea (все три известны с ранней перми), второй — монотипический надотряд Vespidea, известный со среднего или позднего триаса. Возникновение веспидей (перепончатокрылообразных) было связано преимущественно с совершенствованием полета, обособление общего предка скарабеидей (жуков), мирмелеонтидей (сетчатокрылообразных) и папилионидей (мекоптероидов или скорпионницеобразных) — с переходом к развитию личинок в отмерших растительных остатках (подстилка, гнющая древесина и т. д.). При этом возрастание подвижности личинок, неизбежное при переходе в субстрат, более бедный пищей, обусловило замыкание головной капсулы, сохраняющееся и у имаго. Со сменой условий развития, возможно, было связано распадение сложного глаза личинки и образование шестичленной глазной розетки (у перепончатокрылых личиночные глазки возникли, видимо, иным путем — путем объединения остатков многих омматидиев под единственной линзой). У имаго предка жуков, сетчатокрылообразных и папилионидей в связи с откладкой яиц в более скважистый и менее однородный субстрат створки яйцеклада утратили режущую функцию и подверглись редукции (вначале вторая пара створок, впоследствии также первая), а ножны стали основной рабочей частью яйцеклада.

Ближайший общий предок сетчатокрылообразных, жуков и папилионидей принадлежал, вероятно, к первому надотряду. Обособление жуков от архаичных сетчатокрылообразных сопровождалось переходом имаго к более скрытому образу жизни (вероятно, значительную часть времени они проводили в тех же субстратах, где развивались их личинки) и превращением передних крыльев в элитры с соответствующим изменением строения и способа складывания задних крыльев. Первичной специализацией (синапоморфией) папилионидей был, по-видимому, переход передней части медиальной системы жилок на сектор радиуса с сохранением ее ветвей, но с утратой основания; у сетчатокрылообразных и жуков такой переход тоже происходит (возможно, это синапоморфия всех трех надотрядов), но мигрирующая жилка здесь часто простая и нередко сохраняет свое основание, соединяющее RS и M. Для эволюции сетчатокрылообразных наиболее характерен переход к хищничеству; папилионидеи и, по-видимому, жуки первично детритофаги; ту же диету можно предположить и для общего предка всех трех надотрядов.

Изложенные представления об эволюции насекомых с полным превращением и о взаимоотношениях их подчиненных таксонов (включая отряды, которые обсуждаются далее) значительно отличаются от построений кладистов (Kristensen, 1975). Основная причина расхождений

состоит в том, что кладисты практически не используют палеонтологические данные, которым здесь уделено особое внимание, а мы вынуждены игнорировать многие из признаков, на которых покоятся построения кладистов, так как для ископаемых, а часто и архаичных современных форм данные по этим признакам отсутствуют. О других аспектах этой проблемы см. раздел II, а также работу Расницына (1980). Последняя работа содержит и более подробное обоснование филогенетической схемы насекомых с полным превращением.

НАДОТРЯД PALAEOMANTEIDEA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Palaeomanteidae Handlirsch, 1906)]

ОТРЯД PALAEOMANTEIDA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Palaeomanteidae Handlirsch, 1906)]

Рис. 33—34

Палеомантеидовые характеризуются прежде всего строением крыльев, приблизительно гомономных по форме и по числу жилок и их ветвей. К числу наиболее важных признаков относятся: отсутствие резких изгибов жилок, редкость их слияний (исключая широко распространенный анастомоз стволов M и CuA; иногда наблюдается также слияние передней ветви M с задней ветвью RS), правильно гребенчатый RS, обычно двухветвистая (реже трехветвистая или простая) M, единственный длинный развилок на CuA. Характерны некоторые различия в строении передних и задних крыльев: расширенное основание заднего крыла, значительно более проксимальное положение основания RS в заднем крыле, чем в переднем; вогнутый до развилка ствол CuA в заднем крыле в противоположность выпуклому в переднем. Положение крыльев в покое у Palaeomanteidae крышевидное, у Permosialididae — плоское.

Строение тела известно для Palaeomanteidae и Palaeomantiscidae. Облик этих насекомых более всего напоминает облик ручейников, исключая характерное для последних длинное опушение. Голова короткая, гипогнатная, с грызущим ротовым аппаратом и длинными тонкими антеннами. Переднеспинка умеренно короткая, средне- и заднегрудь гомономные, ноги обычно тонкие и длинные, не специализированные, лапки четырехпятичлениковые, реже задние ноги прыгательные, с сильно утолщенными бедрами. Брюшко самки с яйцекладом, приспособленным для откладки яиц в ткани растений, обычно коротким, реже (у неописанного раннепермского рода) заметно выступающим за вершину брюшка. Копулятивный аппарат самца изменчивой формы, с подвижными хватательными гоностилями.

Предполагаемая биология палеомантеидовых — развитие личинок в более или менее зрелых, полураскрытых стробилах голосеменных, и открытый образ жизни имаго, обитавших преимущественно на растениях и питавшихся в значительной мере или исключительно на генеративных органах.

Палеомантеидовые здесь принимаются в составе трех семейств — Palaeomanteidae, известных с позднего карбона до поздней перми (предположительно с этим семейством сближается недостаточно описанная *Archaemioptera carbonaria* Guthörl из позднего карбона ФРГ), Palaeomantiscidae (ранняя пермь) и Permosialididae (включая *Permonka* Riek поздняя пермь — ранняя или средняя юра). Первое семейство известно из Европы, Азии, Сев. Америки и Австралии, второе — из Приуралья, третье — из Вост. Европы (в пределах СССР), Азии, Австралии и Юж. Африки.

Особенности организации палеомантеидовых и их положение в системе подробнее обсуждаются в работе Расницына (1980).

НАДОТРЯД SCARABAEIDEA LAICHARTING, 1782

[nom. transl. Rohdendorf, 1977 (ex Scarabaeides Laicharting, 1781)] (=Coleopteroidea)

ЖЕСТКОКРЫЛООБРАЗНЫЕ

Относящиеся к этому надотряду насекомые образуют весьма компактную группу, включающую один или два отряда. Первый — это отряд Scarabaeida (=Coleoptera), жуки; таксономический ранг второй группы, веерокрылых, остается дискуссионным. В настоящее время преобладают представления о происхождении веерокрылых от жуков, однако придаваемый им таксономический ранг может меняться очень широко. Традиционно эту группу считали отрядом, в последнее время ее ранг часто понижался, причем степень понижения зависела от склонности автора к кладизму. Ранг веерокрылых определялся как подотряд (Abdullah, 1974), надсемейство (Crowson, 1955) или семейство (Arnett, 1971). Веерокрылые появляются в геологической летописи только в кайнозое, причем наиболее древнее веерокрылое из балтийского янтаря принадлежит к существующему и ныне семейству Mengeidae. Палеонтологические данные пока ничего не добавляют к современным представлениям о филогенетических связях и таксономическом ранге веерокрылых, поэтому они будут оставлены без дальнейшего рассмотрения. Признание происхождения веерокрылых от жуков позволяет рассматривать все общие вопросы происхождения и эволюции надотряда так, как будто он включает единственный отряд Scarabaeida.

Решение вопроса о происхождении жуков по-прежнему наталкивается на значительные трудности. Все известные жуки, в том числе и самые

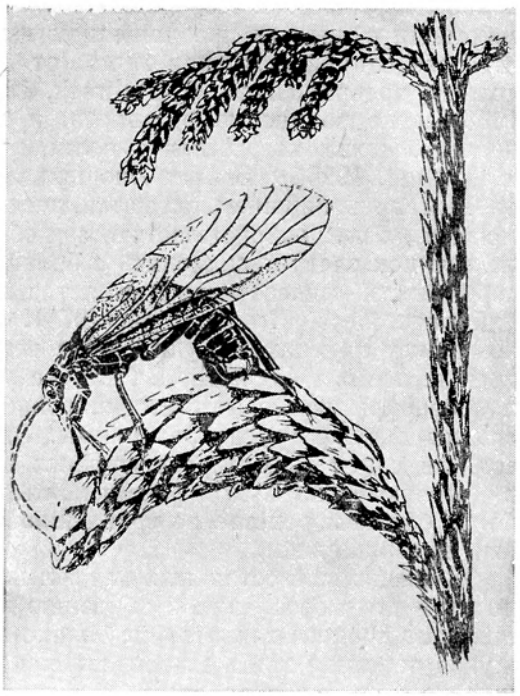


Рис. 33. Реконструкция раннепермской *Palaeomantina pentamera* A. Rasn. (Palaeomantiscidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

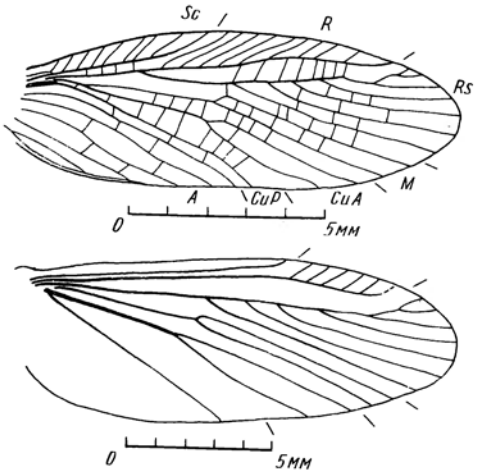


Рис. 34. *Epimastax sojanensis* (A. Rasn.) (Permosialididae); верхняя пермь, Архангельская обл. (Расницын, 1977)

древние, это самые настоящие жуки с самой характерной их чертой — покровнокрылостью. Переходные формы между жуками и другими насекомыми с полным превращением неизвестны, тем не менее прежняя гипотеза о происхождении жуков от покровнокрылых насекомых с неполным превращением (Handlirsch, 1906, 1908, Tillyard, 1924a; Zeuner, 1933) ныне полностью оставлена, и принимается гипотеза об общем происхождении насекомых с полным превращением (Lameere, 1917; Мартынов, 1925б). Взаимоотношения жуков с другими насекомыми с полным превращением остаются неясными. Взрослые жуки резко изменены их покровнокрылостью, а к сближению насекомых по строению их личинок следует подходить с большой осторожностью из-за высокой вероятности конвергентного сходства вследствие сдвига отдельных стадий онтогенеза (Тихомирова, 1974). Все же, как кажется, по всему комплексу признаков жуки ближе всего к неврoптероидным отрядам, прежде всего к Corydalida. Если не учитывать признаки, связанные с покровнокрылостью, то и имаго, и личинка жуков и вислокрылых очень сходны и даже трудно различимы. Однако остается открытым вопрос, есть ли среди этих многочисленных признаков синапоморфии или все они являются плезиоморфными и, следовательно, не свидетельствуют о более близком родстве по сравнению с остальными насекомыми с полным превращением.

Жуки дальше остальных насекомых с полным превращением зашли по пути приспособления к обитанию внутри питательного субстрата, у них этот процесс захватил не только личинку, но и имаго. У взрослых жуков передние крылья превратились в прочные надкрылья, защищающие крылья при передвижении внутри субстрата. В результате жуки могут двигаться в нем почти так же свободно, как бескрылые насекомые, и в то же время сохраняют способность к полету. Это позволило жукам наиболее полно реализовать преимущества полного превращения и сделало их самым большим отрядом животного мира.

Специального рассмотрения заслуживает вопрос о первичном строении личинок жуков. Традиционно считалась более примитивной личинка карабоидного типа, наиболее близкая к личинкам вислокрылок. Однако сомнительно, чтобы такая личинка могла быть первичной. Полное превращение наиболее выгодно не для подвижных хищных, а для скрытно обитающих личинок, живущих прямо внутри питательного субстрата. В этом случае, первичной оказывается эруковидная личинка, традиционно считавшаяся производной от камподеевидной личинки активных бродячих хищников. Тогда для первичных жуков представляется более вероятным сапротрофный, скорее всего ксиломицетофагный образ жизни с мало эмбрионизованными личинками, а адультизированных (имагинизированных) личинок активных хищников и зоофагов — падалеядов приходится считать вторичными, производными.

ОТРЯД SCARABAEIDA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Scarabaeides Laicharting, 1781)] (=Coleoptera)

ЖЕСТКОКРЫЛЫЕ ИЛИ ЖУКИ

Рис. 35—39

Жуки — самый крупный отряд животных на Земле. Только современных жуков описано более 300 тыс. видов и постоянно описываются новые. Они отнесены более чем к 170 семействам, число которых явно не исчерпано. Столь же разнообразны были жуки по крайней мере в течение всего кайнозоя и позднего мезозоя; ориентировочные подсчеты заставляют оценить число их видов за всю историю отряда многими миллионами. Такое крайнее разнообразие делает изучение эволюции жуков очень трудной задачей, тем более что принадлежность ископае-

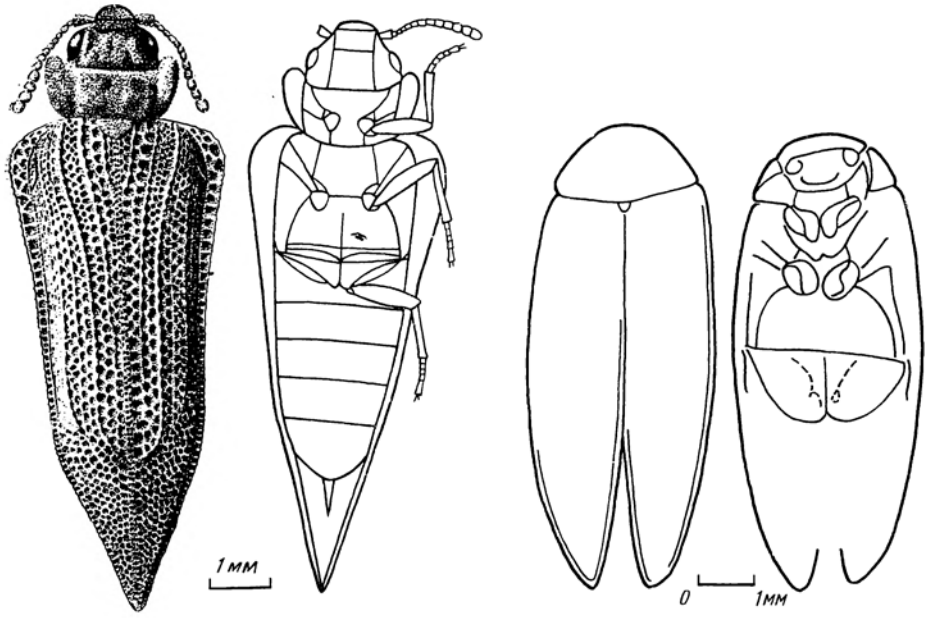


Рис. 35. Реконструкция раннепермского жука *Sylvacoleus sharovi* Pon. (Tshekardocoleidae) (Пономаренко, 1969)

Рис. 36. *Triaplus macroplatus* Pon. (Triaplidae); средний — верхний триас Средней Азии (Пономаренко, 1977б)

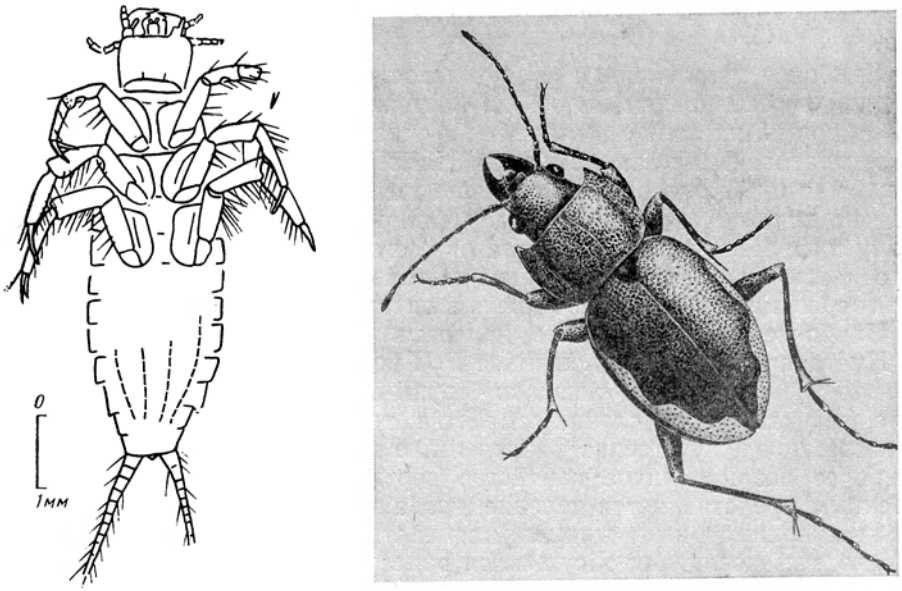


Рис. 37. Личинка *Parahygrobia natans* Pon. (Parahygrobiidae); средняя — верхняя юра, Забайкалье (Пономаренко, 1977б)

Рис. 38. Реконструкция позднеюрского хищного жука *Karatoma agilis* Pon. (Trachypacheidae) (ориг. рис. В. И. Дорофеева по реконструкции А. Г. Пономаренко)

мых остатков жуков к тому или иному крупному таксону устанавливается обычно с большим трудом.

Современные жуки принимаются здесь принадлежащими к трем подотрядам: Cupedina, Carabina и Scarabaeina (Пономаренко, 1973). Изу-

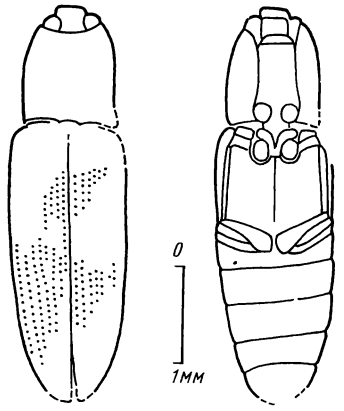


Рис. 39. *Praelaterium problematicum* Dolin (Praelateriidae); нижняя юра, Средняя Азия

а — сверху, *б* — снизу (Долин, 1973)

чение ископаемых остатков не увеличивает числа подотрядов, все наиболее древние и примитивные жесткокрылые принадлежат к реликтовому ныне подотряду Cupedina (=Archostemata+Myxophaga), включающему 17 семейств, из которых доныне дожили лишь шесть. Подотряд представлен двумя рано разошедшими ветвями, систематические отношения которых еще недостаточно выяснены вследствие трудности классификации древних форм, обычно известных только по надкрыльям. К настоящему времени в подотряде описано более 300 видов, из которых лишь около 50 современных. К Cupedina относятся все палеозойские, почти все триасовые и большая часть раннеюрских жуков.

Система второго подотряда Carabina (=Adephaga) недостаточно освещена. Предпринятые недавно исследования как современных (Bell, 1966), так и вымерших (Пономаренко, 1977б) представителей подотряда показали, что принятые систематические схемы не соответствуют действительности. Представляется целесообразным разделить подотряд на три инфраотряда, добавив к традиционным Dytiscomorpha (=Hydradephaga) и Carabomorpha (=Geadephaga) еще группу, включающую Haliplidae и вымерших Triaplidae (Haliplomorpha). Все эти инфраотряды появляются в геологической истории одновременно, во второй половине триаса.

Наиболее примитивным является последний инфраотряд, характеризующийся сохранением вплоть до настоящего времени части признаков купединовых, например в строении и складывании крыльев. Даже крайне экстравагантные задние тазики Haliplidae с огромными бедренными покрышками неожиданно оказались древним признаком, очень характерным для всех древнейших карабиновых (Пономаренко, 1977б). Поэтому инфраотряд Haliplomorpha оказывается хорошим таксоном высокого ранга, охарактеризованным не только симплезиоморфиями, но и апоморфными чертами, в частности в питании и строении личинок.

Наиболее разнообразным является инфраотряд Dytiscomorpha (=Hydradephaga). Предложенное Р. Кроусоном (Crowson, 1955) деление его на «высшую» и «низшую» группы семейств, не может быть принято, так как в этом случае семейства, тесно тяготеющие к плавунцам, оказываются искусственно разделены, а в «высшую» группу попадает наиболее изолированное семейство вертячек (Gyrinidae). Более естественным представляется деление, когда вертячки противопоставляются всем вымершим и ныне живущим семействам плавунцеобразных. Состав и филогенез последних обсуждался ранее (Пономаренко, 1977б).

Таксономические отношения внутри Carabomorpha ныне совершенно неясны. Особенно это касается положения Rhysodidae. Вряд ли можно принять предположение Беллов (Bell, Bell, 1962) о их включении в Carabidae; скорее всего ризодид следует противопоставлять остальным членам инфраотряда. Значительны трудности и с классификацией Carabidae s. l. Во всяком случае, следует принимать во внимание, что дивергенция почти всех современных жужелиц произошла очень поздно, и, следовательно, Cicindelidae, например, вряд ли следует придавать ранг более высокий, чем таксону, включающему род *Trachypachys*. Дивергенция семейства Trachypacheidae с остальными жужелицами наиболее древняя среди Carabomorpha, исключая Rhysodidae.

Подотряд включает 10 нынеживущих и четыре вымерших семейства и свыше 30 тыс. современных видов. Описано около 150 вымерших видов, хотя разнообразие вымерших форм явно было весьма велико, и число видов должно измеряться по крайней мере десятками тысяч.

Гигантский подотряд Scarabaeina (=Polyphaga) объединяет всех остальных жуков. Он подразделяется на 6 серий надсемейств (Crowson, 1960, 1971), для которых здесь принят ранг инфраотряда, и на 20 надсемейств. Интересно, что к настоящему времени в подотряде описано только 2 вымерших семейства. Это лишь частично связано с низкой изученностью и в значительной мере является выражением особенностей эволюции и таксономической структуры подотряда, так как его древнейшие триасовые представители уже мало отличаются от ныне живущих. Большинство древних Scarabaeina принадлежит к существующим ныне семействам, причем представители подотряда в целом доминируют среди жуков по крайней мере с середины юры. Поэтому изучение ископаемых остатков мало что добавляет к сложившимся на основании ныне живущих форм представлениям о таксономической структуре и филогенетических отношениях этих жуков. Их изложение оказалось бы просто рефератом работ Р. Кроусона (Crowson, 1955, 1960, 1971, 1973) и здесь безболезненно может быть опущено. Следует лишь оговориться, что, судя по палеонтологическим данным, время дивергенций оказывается много более древним, чем было указано Кроусоном, а расщепление Scarabaeina на крупные группы и их дальнейшее формирование протекали очень быстро, практически лишь в триасе. В юре мы встречаем представителей всех основных групп, причем уже в сформированном, близком к современному виде.

Места находок остатков древних жуков распространены на земном шаре крайне неравномерно; еще более неравномерно распределены богатые местонахождения, дающие обильный материал. Большая часть остатков древних жесткокрылых — это изолированные надкрылья. К сожалению, они лишь в редких случаях могут дать основание для суждений о систематическом положении жука: особенно это справедливо для мезозойских остатков. Лишь для пермских жуков строение надкрылий высоко специфично, дает сведения о систематическом положении жука и может использоваться для целей палеобиогеографии и биостратиграфии. Для изучения мезозойских и кайнозойских жесткокрылых совершенно необходимы остатки полной сохранности: все это приводит к тому, что в разных местонахождениях может быть обработана лишь десятая—сотая часть собранных остатков, и для сколько-нибудь обоснованного суждения о комплексе жесткокрылых необходимо, чтобы их коллекция из данного местонахождения включала сотни и тысячи экземпляров. Палеозойская и мезозойская история жуков уже описывалась (Пономаренко, 1969, 1977б), так что ниже она дается очень кратко.

С наиболее древними жуками мы встречаемся в отложениях верхнего отена Чехословакии, т. е. почти в самом начале ранней перми. Уже здесь жуки оказываются довольно многочисленными и разнообразными, составляют более процента от всех сборов и представлены 8 родами единственного семейства Tshekardocoleidae. Они были описаны как представители двух семейств, помещенных в отряд Protelytrida (Kukalova, 1968). Однако переизучение голотипа *Moravocoleus permianus* показало, что он имеет типичную криптостернию и по строению груди не отличается от других Tshekardocoleidae. Отнесение его к гриллоновым насекомым было основано на неверной интерпретации жилкования сложенного крыла. Tshekardocoleidae богато представлены в кунгурских (конец ранней перми) фаунах Урала (Пономаренко, 1969), хотя и менее обильны здесь, чем в отене. В верхней перми найден только один экземпляр чекардоколеид. Жуки самого начала поздней перми состояли почти исключительно из представителей Permocupedidae, внешне очень похожих на

мезо-кайнозойских Cupedidae, и также, по-видимому, бывших ксиломицетофагами. Всего в начале верхней перми существовали пять семейств жуков. Уже к середине поздней перми число Permocupedidae заметно сократилось, и доминирование перешло к Taldycupedidae и Rhombocoleidae; последнее семейство, возможно, уже включало водных детритофагов. Встречаются и жуки, имеющие тип строения надкрылий, характерный для высших подотрядов жуков Carabina и Scarabaeina. К сожалению, полные остатки тел жуков в пермских отложениях очень редки, а по неполным остаткам, обычно лишь изолированным надкрыльям, решить вопрос о систематической принадлежности жуков с надкрыльями такого типа невозможно. В конце перми доминируют продвинутые купединовые. «Ксиломицетофаги» были представлены более архаичными Permocupedidae и Taldycupedidae, а жуки с надкрыльями продвинутого типа скорее всего вели водный образ жизни. Среди этих жуков могли быть и первые представители высших подотрядов Scarabaeina и Carabina, но из-за неполной сохранности они не могут быть опознаны.

Остатки триасовых жесткокрылых найдены в Европе, Азии, Австралии и Южной Африке. Нижнетриасовые местонахождения известны лишь в Европе и Азии. Все они бедны остатками и в них, как кажется, собраны только надкрылья схизофороидного типа. Основная масса местонахождений, причем все более или менее богатые, относятся к концу среднего — началу позднего триаса.

Подавляющее большинство остатков (более 3,5 тыс.) происходит из Средней Азии (Мадыген), несколько десятков собрано также в Австралии (Ипсвич, Dunstan, 1923) и Юж. Африке (слои Мольтено, Riek, 1974b). Почти все они принадлежат Cupedina[1]. От четверти до трети остатков дают Cupedidae (единственное в этой фауне семейство, уверенно диагносцируемое по надкрыльям, доминирующим в сборах). Второе место по численности занимают Schizophoridae. Подотряд Carabina представлен специфическим для триаса очень примитивным семейством Triaplidae и примитивными Trachypacheidae. Dytiscomorpha в Мадыгене отсутствуют, но в других местонахождениях сходного возраста найдены формы, близкие к предкам как дитискоидов, так и гириноидов. Представители Scarabaeina очень редки, но довольно разнообразны. Наряду с примитивными формами, обнаруживающими явную близость к дасциллоидам, найдены остатки, похожие на щелкунов и даже долгоносикообразные формы. Судя по этим находкам, в триасе инфраотряды, да и многие надсемейства Scarabaeina уже сформировались. Широк и экологический спектр триасовых жуков. Здесь найдены дендробионты-ксилофаги (Cupedidae), возможно, сперматофаги (Curculionoidea), наземные хищники (Trachypacheidae), приводные и водные детритофаги и хищники (Schizophoridae, Dytiscomorpha), водные фитофаги (Triaplidae).

Остатки юрских жесткокрылых найдены только в Евразии и в Антарктиде. Состав жесткокрылых первой половины юры сходен с триасовым. Доминируют по-прежнему представители купединовых. Наиболее распространены среди них купедиды, особенно многочисленные в областях, которым приписывается тропический климат. Среди них уже появляются современные роды *Omma* Newm. и *Tetraphalerus* Waterh. Это, по-видимому, древнейшие из ныне живущих родов жуков. Остальные семейства Cupedina сокращаются в числе, среди схизофорид шире распространяются формы, которым можно приписывать водный образ жизни. Жуки подотряда Carabina представлены в начале юры уже всеми основными группами, среди Carabomorpha остатки Trachypacheidae встречаются несколько чаще, чем Carabidae; среди Scarabaeina следует

---

[1] Отнесение части остатков из Мольтено к определенным современным семействам, кроме Cupedidae (Zeuner, 1961), совершенно необоснованно.

отметить присутствие семейства Elateridae и близкого к нему мезозойского семейства Praelateriidae (Долин, 1973, 1976).

Первая половина юры была концом господства купединовых, к концу юры почти полностью вытесненных представителями других подотрядов. В юрских сибирских фаунах наиболее широко распространены водные формы; среди Carabina это Parahygrobiidae, Liadytidae, Coptoclavidae и Gyrinidae. Здесь найдены самые древние водные личинки жуков, причем довольно разнообразные, хотя и принадлежащие только дитискоидам и, по-видимому, водолюбам. Личинки дитискоидов уже приобрели все основные свойства этих насекомых — метапневстический тип дыхания с превращением трахей в гидростатический аппарат и серповидные мандибулы с каналом внутри.

Scarabaeina также представлены в основном водными или приводными формами. Это водолюбы, стафилины и примитивные сильфиды. Последние близки к современным прибрежным моллюскоядным Pterolomini, а их обилие в захоронениях не позволяет сомневаться в том, что и они вели прибрежный образ жизни. Сходная фауна с преобладанием водных и околоводных жуков собрана уже более чем в десяти местонахождениях в Восточной Сибири.

Жуки самого конца юры лучше всего известны по сборам из двух местонахождений — Каратау в Юж. Казахстане и Зольнгофен в Баварии. В Каратау собрано более 5 тыс. остатков жуков, состав которых резко отличается от состава раннеюрских. Купединовые составляют не более 10% всех жуков и подавляющее их большинство принадлежит к купедидам. Широко распространены примитивные Carabidae и Trachypacheidae, причем те и другие встречаются с примерно равной частотой, среди Dytiscomorpha абсолютно доминируют Coptoclavidae, встречаются Gyrinidae. Подавляющее большинство позднеюрских жуков, как и ныне, принадлежало к подотряду Scarabaeina. К этому времени, по-видимому, сформировались уже все основные группы жуков; во всяком случае, большую часть инфраотрядов, многие надсемейства и даже семейства мы видим в поздней юре уже полностью сформированными, но соотношения между отдельными группами сильно отличаются от современных. Хотя Cucujomorpha представлены среди позднеюрских жуков уже довольно разнообразно, они не занимали того господствующего положения, что ныне. Гораздо более многочисленными были менее продвинутые группы жуков, такие, как Staphylinomorpha, особенно сами Staphylinidae, и Elateromorpha. Среди последних наиболее многочисленны щелкуны — самое многочисленное семейство жуков в Каратау, и очень распространенные в мезозое жуки, соединяющие признаки недавно выделенных Кроусоном Artematopoidea и златок. Одной из интересных особенностей позднеюрской фауны является широкое распространение в ней примитивных Curculionoidea. Долгоносикообразные Eobelidae — это одно из наиболее распространенных семейств каратауской фауны жесткокрылых. Позднеюрские жуки экологически были очень разнообразны и в этом отношении мало уступали современным. Не известны среди них только филлофаги и паразитические формы. Необходимо отметить некоторые экологические особенности мезозойских жуков. Среди водных жуков наиболее распространены растительноядные, адаптированные к обитанию на водной растительности, и хищные плейстонные формы. К последним принадлежали не только вертячки, но и более крупные коптоклавиды. К сожалению, вследствие ненормального солевого режима личинки водных жуков, как и вообще почти все водные насекомые, не жили в каратауском озере и не известны ни из этого, ни из других несомненно верхнеюрских местонахождений. Среди наземных жуков чаще всего встречаются формы, так или иначе связанные с древесной растительностью. Большая их часть обитала в гниющей древесине, встречались формы, в которых можно подозревать сперматофагов (Eobelidae).

Известное местонахождение Зольнгофен в Баварии сильно уступает Каратау по числу и разнообразию собранных жуков. Их разнообразие, по-видимому, реально было низким. В этом местонахождении, несмотря на небольшое число собранных остатков (около сотни), довольно часто встречаются серийные находки одной и той же формы. Особенности зольнгофенского тафоценоза связаны прежде всего с особенностями тафономии — остатки захоранивались в коралловой лагуне и в захоронении попадали, главным образом, хорошие летуны. К сожалению, большинство описаний зольнгофенских насекомых, сделанных еще в прошлом веке, очень несовершенны. Недавний просмотр большей части описанного ранее материала по жукам из Зольнгофена (Пономаренко, 1971, 1977б) показал, что почти во всех случаях систематическое положение было в оригинальных описаниях определено неправильно.

Среди жуков из Зольнгофена необычно много купединовых, особенно купедид. По их относительному обилию Зольнгофен напоминает более древние местонахождения. Среди Dytiscomorpha наиболее многочисленны Coptoclavidae. Carabomorpha представлены только Trachypacheidae, многочисленные указанные отсюда представители жужелиц оказались в действительности купедидами. Интересны крайняя редкость в Зольнгофене Elateridae и полное отсутствие Eobelidae. Возможно, это связано с тем, что захоранивались прежде всего хорошо летающие формы. Особенности экологии зольнгофенских жуков обсуждать пока трудно. Следует отметить обилие водных жуков, которые опускались на поверхность лагуны и гибли в ней. Среди остальных преобладают довольно разнообразные ксилофильные жуки.

Находки жесткокрылых раннего мела распределены по Земле так же неравномерно, как и юрские. Большие по объему коллекции собраны только в Азии и Австралии, но богатая австралийская фауна Кунварры совершенно не обработана, так что из единственного местонахождения Байса в Забайкалье описано больше раннемеловых жуков, чем из всех остальных местонахождений, взятых вместе. Раннемеловые жуки мало отличаются от позднеюрских. Обилие купединовых, представленных только купедидами, в среднем несколько уменьшается, но все же они довольно обычны и еще дают несколько процентов всех собранных остатков, в том числе и в Сибири, где находки юрских купедид неизвестны. Dytiscomorpha, как и в юре, представлены коптоклавидами и вертячками, Carabomorpha — жужелицами и трахипахеидами мезозойского типа. Среди жужелиц как редкое исключение появляются близкие к современным формы. Среди Scarabaeina также доминируют мезозойские формы. Следует отметить относительное богатство Scarabaeidae и Buprestidae, редких в поздней юре, и появление среди Curculionoidea долгоносиков современного типа (Attelabidae и Curculionidae).

Экологическая роль раннемеловых жуков также остается примерно прежней. Среди водных хищников безраздельно доминируют коптоклавиды, особенно восточноазиатский род *Coptoclava* Ping, бывший одним из наиболее обычных насекомых в огромных раннемеловых озерах. Остатки вертячек встречаются намного реже. Водные растительноядные схизофориды исчезают, зато намного обычнее становятся водолюбы. Наземные хищники по-прежнему представлены стафилинидами и примитивными жужелицеобразными. Довольно многочисленные Scarabaeidae скорее всего вели иной образ жизни, чем наиболее распространенные ныне навозники или хрущи, были мицетофагами или падалеядами. Большая часть жуков, как и в поздней юре,— это ксилобионты, обитавшие в более или менее разложенной грибами древесине. Филлофаги немногочисленны или отсутствуют вовсе. Среди долгоносиков проявляются формы, возможно, связанные с покрытосеменными растениями, наиболее древние остатки которых найдены именно в этих отложениях.

Очень своеобразный характер имеет состав жуков конца раннего мела. В это время происходила широкая экспансия покрытосеменных растений и, по-видимому, в связи с этим резко изменился состав фаун насекомых. Большинство позднемезозойских форм, свойственных концу юры и началу мела, исчезали, однако на смену им совершенно неожиданно пришли не кайнозойские формы, как это можно было бы ожидать, а формы, к позднему мезозою уже не встречавшиеся в тафоценозах и, казалось бы, полностью вымершие (Пономаренко, 1977б; Жерихин, 1978).

Позднемеловые фауны жесткокрылых пока изучены недостаточно. Наиболее богатая из них — фауна Кзыл-Жара (Юж. Казахстан) относится к турону. Меньше по объему маастрихт-датская фауна цагаянской свиты Приамурья и фауны позднемеловых смол (сеноман и сантон Таймыра, кампан Канады). Единичные находки позднемеловых жуков известны в Европе, Сибири, Приморье, Сев. и Юж. Америке.

Позднемеловые жуки довольно сильно отличались от раннемеловых и юрских. Уже в туроне число древних элементов было незначительно. Купединовые в позднемеловых фаунах представлены исключительно Cupedidae. Значительно изменяется состав карабиновых. Характерные для мезозоя Coptoclavidae и Liadytidae совершенно исчезают, зато уже в туроне появляются первые Dytiscidae (Cretodytes Ponom.). Из всех мезозойских семейств Dytiscomorpha сохраняются только Gyrinidae. Среди Carabomorpha исчезают Trachypacheidae Eodromeinae и Carabidae Protorabinae, зато в туроне уже обнаруживаются продвинутые жужелицы современного подсемейства Harpalinae и, возможно, Carabinae. Пожалуй, масштаб изменений среди Carabina больше, чем в любой другой группе жуков, как в отношении исчезновения древних, так и появления новых групп.

Scarabaeina позднего мела изучены хуже других подотрядов. Обширные материалы по ряду групп (в частности, по огромному надсемейству Cucujoidea) не обработаны. Внутри ряда семейств появляются или становятся более разнообразными новые прогрессивные группы. По-видимому, очень характерно обилие златок, долгоносиков и Throscidae.

В целом позднемеловые жуки скорее сходны с кайнозойскими, чем с мезозойскими (Пономаренко, 1977б). Однако многие важные кайнозойские группы (в том числе ранга семейства) из позднего мела пока неизвестны, и можно думать, что они, если и существовали в это время, то были весьма малочисленны. Напротив, некоторые небольшие, явно реликтовые современные семейства (Cerophytidae или Acanthocnemididae), по-видимому, были представлены богаче, чем в кайнозое.

Палеогеновые жуки еще более сходны с современными. До сих пор из палеогена неизвестны какие-либо вымершие таксоны жуков выше родового ранга. Уже в эоцене значительно и число ныне живущих родов (около половины). Почти все крупнейшие современные семейства в палеоцене-эоцене, по-видимому, уже достигли современного уровня разнообразия или приблизились к нему. Значительное разнообразие обнаруживают даже такие группы, против древности которых свидетельствуют не только палеонтологические данные, но и их экология. Таковы, например, мирмекофилы (Carabidae Paussini, Pselaphidae). По-видимому, к эоцену уже сформировались все или почти все современные подсемейства в таких крупных по объему группах, как Carabidae, Staphylinidae, Elateridae, Buprestidae, Cerambycidae, Chrysomelidae, Curculionidae.

Только в самом конце олигоцена становятся действительно многочисленными плавунцы. В это же время возрастает разнообразие Scarabaeoidea, в основном за счет групп, связанных с экскрементами позвоночных (Geotrupidae, Scarabaeidae Scarabaeinae) и фитофагов (Melolonthinae). Совершенно неизвестны из палеогена Cetoniinae. Scolytidae были представлены только наиболее примитивными трибами, а высшие короеды (такие, как Scolytini или Ipini) совершенно отсутствовали. Только в

олигоцене, по-видимому, появились такие семейства, как Bruchidae (продвинутые потомки листоедов подсемейства Sagrinae) и Platypodidae (дериват короедов). Значительно отличалось от современного и географическое распределение палеогеновых жуков. Так, из палеогена Европы известны такие семейства, как Cupedidae и Oxycorynidae, такие роды, как рецентный австралийский *Arthropterus* Mc Leay (Carabidae — Paussini) или *Synommatus* Woll. (Curculionidae — Cossoninae) и такие рецентные виды, как *Tetracha carolina L.* (ныне на юге США и в Центральной Америке) и *Colasposoma metallicum* Lap. (ныне в Ориентальной области).

Неогеновая фауна жуков еще более сходна с современной; в ней постепенно уменьшалось число вымерших родов и росло число ныне живущих видов, в плиоцене достигшее примерно половины от общего числа видов. Очень показательна в этом отношении плиоценовая фауна Виллерсгаузена (ФРГ), в составе которой известны, например, такие массовые современные европейские виды, как *Calosoma sycophanta* L., *C. inquisitor* L. (Carabidae), *Hylobius abietis* L. (Curculionidae), восточноазиатская *Xylodrepa sexcarinata* Motsch. (Silphidae) и др. Преимущественно из видов, очень близких к рецентным, состоят также миоцен-плиоценовая фауна свиты Бофорт (Арктическая Канада) и плиоценовые фауны Лава Кэмп (Аляска) и Кэстл-Иден (Англия). Почти исключительно из рецентных видов состоят многочисленные и богатые фауны антропогенового возраста. Вымершие виды в них очень редки, но все же известны; такова, например, *Galerimima sukaczevi* L. Medv. (Chrysomelidae) из голоцена Европейской части СССР, относящаяся даже к вымершему роду. Географическое распространение жесткокрылых, как и других насекомых, в неогене и антропогене менялось неоднократно и весьма сложным образом, в основном в связи с климатическими колебаниями и прохорезами растительности. Поскольку подавляющее большинство известных остатков антропогеновых насекомых принадлежит жукам, именно для этого отряда мы располагаем наиболее подробными данными о биогеографических изменениях в позднем кайнозое. Наиболее интересным представляется широкое распространение в ледниковые эпохи «тундростепной» фауны, связанной с сухими и холодными безлесными пространствами. Характерным ее компонентом являются, например, долгоносики рода *Stephanocleonus* Motsch., ареал которых в плейстоцене охватывал не только почти всю Сибирь, но и европейскую часть СССР до Белоруссии и Зап. Украины включительно.

НАДОТРЯД MYRMELEONTIDEA LATREILLE, 1802

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Myrmeleontides Latreille, 1802)] (=Neuropteroidea)

СЕТЧАТОКРЫЛООБРАЗНЫЕ

Систематические отношения и филогения принадлежащих сюда насекомых выяснены еще очень мало. Данные о их геологической истории бедны, а анализ особенностей строения их современных представителей дает столь разноречивые данные, что почти каждый исследователь, привлекавший к рассмотрению новые черты строения, приходил к выводам, коренным образом отличным от взглядов его предшественников (Achtelig, Kristensen, 1973; Meinander, 1975; Kristensen, 1975).

Надотряд включает три отряда, известных с пермского времени доныне (Myrmeleontida=Neuroptera, Corydalida=Megaloptera, Raphidiida=Raphidioptera) и отряд Jurinida (=Glosselytrodea), существовавший с перми до ранней юры. Первые три отряда всегда считались достаточно близкими, более того, их многократно объединяли в один. Jurinida были впервые описаны среди ортоптероидных насекомых. А. Г. Шаров (1966) показал ошибочность этого предположения и перенес Jurinida

вместе с отрядом Caloneurida в надотряд Myrmeleontidea. Следует отметить, что выводы Шарова свидетельствовали в основном против ортоптероидной природы этих насекомых, но не доказывали их действительной принадлежности к сетчатокрылообразным (не было показано, что между ними имеются реальные синапоморфии). А. П. Расницын (1980) показал, что к сетчатокрылообразным следует относить только Jurinida, а для помещения сюда Caloneurida оснований нет. Поэтому надотряд принимается в составе указанных выше четырех отрядов. Основанием для признания этих отрядов самостоятельными являются следующие объединяющие их представителей апоморфии: водная личинка для Corydalida, многоветвистый гребенчатый RS и сосущий ротовой аппарат личинки у Myrmeleontida, характерное строение крыльев с малоорганизованным сетчатым жилкованием у Jurinida, характерный внешний облик взрослого насекомого у Raphidiida. При этом, к сожалению, возникают значительные трудности классификации вымерших форм, так как не известно, одновременно ли происходило, например, появление апоморфий у имаго и личинок Myrmeleontida, куда относить примитивных сетчатокрылообразных, от которых известны только отпечатки маложилковых крыльев — к Corydalida или Raphidiida, ведь образ жизни их личинок неизвестен.

Сетчатокрылообразные традиционно считались наиболее примитивными насекомыми с полным превращением, исходными для всех остальных групп. Исходными считались и их сильно имагинизированная хищная личинка и крылья с очень многочисленными жилками. Эти положения, однако, никогда не были строго доказаны и вряд ли могут быть приняты в качестве истинных. Возникновение полного превращения у насекомых с активной личинкой, ведущей относительно открытый образ жизни, маловероятно. Именно им полное превращение дает мало выгод. Нельзя поэтому не согласиться с мнением Расницына о первично скрытом образе жизни личинок с полным превращением и первичности среди них относительно слабо имагинизированных эруковидных личинок (см. стр. 72). Следует отметить, что среди современных именно наиболее примитивные формы сетчатокрылых (Ithonidae, Osmylidae, Dilaridae) имеют скрытноживущих эруковидных личинок. Анализ ископаемого материала убедительно доказывает, что полимеризованное жилкование многих сетчатокрылообразных вторично, а наиболее древние формы имели малочисленные жилки, обнаруживая столь значительное сходство с представителями отряда Palaeomanteida, что они могут быть различены только с большим трудом. Это может рассматриваться как доказательство справедливости предположения Расницына о близости Palaeomanteida к предковым формам всех насекомых с полным превращением и даже о происхождении всех последних от Palaeomanteida. Среди известных до сих пор представителей Palaeomanteida, по-видимому, нет форм, которые можно было бы считать предками сетчатокрылообразных. Однако необходимо помнить, что разнообразие представителей этого отряда известно недостаточно, а наиболее древние представители сетчатокрылообразных, указанные Я. Кукаловой (Kukalová, 1964a) для самого начала перми, еще не описаны.

Первичные сетчатокрылообразные были скорее всего некрупными, стройными насекомыми с несколько вытянутой головой и переднегрудью, довольно короткими крыльями с небогатым жилкованием, самки имели упрощенный наружный яйцеклад. Передние и задние крылья были весьма сходными между собой, их костальное поле не имело столь характерных для сетчатокрылообразных рядов поперечных жилок, передняя ветвь медианы перешла на сектор радиуса, причем основание последнего было расположено довольно далеко от основания крыла. Первично кубитальная и анальная области имели простые жилки, но довольно быстро анальная область крыльев, особенно заднего, стала сильно расши-

ряться, а жилки становились вильчатыми. Образ жизни первичных сетчатокрылообразных был, скорее всего, сходен с образом жизни верблюдок, хотя первично палинофагия была более распространенной диетой по сравнению с хищничеством. У личинок, наоборот, хищничество стало облигатным.

В наименее измененном виде строение и образ жизни прототипа сохранились у верблюдок, личинки которых нападают на своих жертв на коре и под корой деревьев, в почве и подстилке. В связи с более активным образом жизни их личинки приобрели несколько более имагинизированное строение, но само имаго почти не изменилось. Личинки вислокрылок, сохранив основной план строения, сходный с таковым верблюдок, ушли в воду уже на ранних ступенях своего развития, водные личинки вислокрылок известны с середины поздней перми. Сетчатокрылые, наоборот, сохранили образ жизни личинок верблюдок, но приобрели совершенные колюще-сосущие ротовые органы, позволяющие очень экономно использовать добычу. К сожалению, пока ничего нельзя сказать о экогенезе Jurinida.

Ни об одном отряде сетчатокрылообразных нельзя говорить как о деривате другого отряда этой группы; скорее всего все они ведут независимое происхождение от каких-либо первичных представителей надотряда и объединяются прежде всего именно хищным образом жизни личинок. Значительные трудности поэтому возникают при классификации примитивных маложилковых крыльев древнейших насекомых с полным превращением. Их, по-видимому, пока удобнее всего относить к представителям отряда верблюдок, если только они не имеют очевидных синапоморфий с вислокрылками.

ОТРЯД RAPHIDIIDA LATREILLE, 1810

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Raphidinae Latreille, 1810)]

ВЕРБЛЮДКИ

Рис. 40—41; табл. III, фиг. 11

Верблюдки — один из самых небольших отрядов насекомых. Ныне они представлены 2 семействами с 5 родами и примерно сотней видов. Мало разнообразны и вымершие верблюдки. Всего было описано 7 семейств насекомых, которых относили к верблюдкам. Из них 2 палеозойских семейства, Permoraphidiidae и Fatjanopteridae, ныне к верблюдкам не причисляют (Шаров, 1968; Расницын, 1977). Остальные вымершие верблюдки достаточно четко отличаются по строению крыльев от современных, и в свою очередь распадаются на две группы: пермскую (Sojanoraphidiidae и Letopalopteridae) и мезозойскую (юрские Mesoraphidiidae и меловые Baissopteridae и Alloraphidiidae). По строению тела все эти формы, насколько можно судить по ископаемым остаткам, были весьма сходны между собой, и для пермских форм строение тела с характерной уплощенной головой и длинной переднеспинкой было, в сущности, единственной основой сближения их с мезозойскими и современными верблюдками. Нельзя не согласиться с мнением Ф. Карпентера, который писал, что лишь строение тела заставляет его отнести пермских верблюдок в этот отряд (Carpenter, 1976). Существует указание на находку древнейших, еще не описанных остатков верблюдок в отложениях нижней перми (отен) Чехословакии (Kukalová, 1964a), но их точное систематическое положение неизвестно.

Описанные пермские верблюдки немногочисленны, единичные остатки найдены только в позднепермском местонахождении Сояна на севере европейской части СССР. По строению тела эти насекомые очень похожи на современных верблюдок, даже больше, чем мезозойские, которые имеют более короткую переднегрудь. Оба семейства монотипические, и лишь в одном из родов описано два вида. Кроме описанных форм, в том

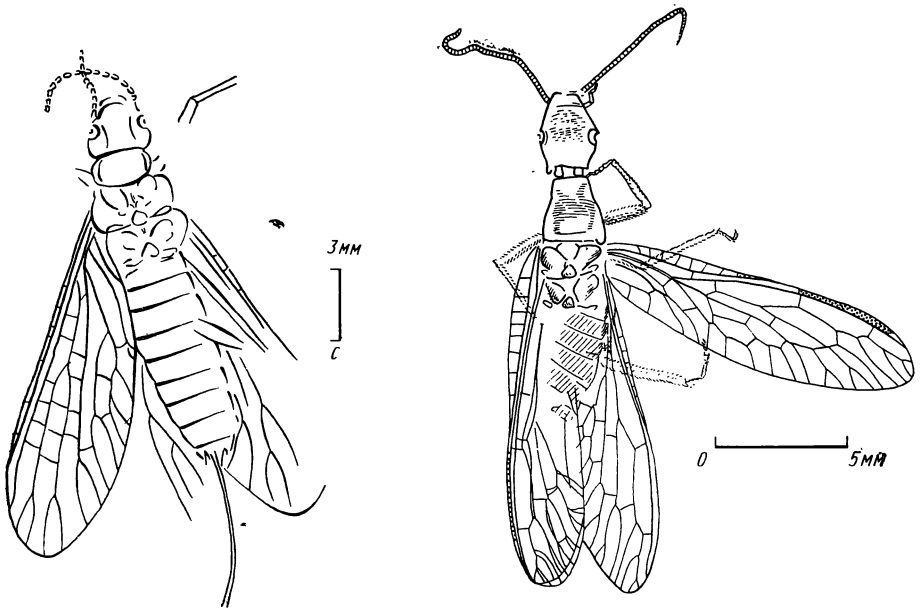


Рис. 40. *Sojanoraphidia rossica* O. Mart. (Sojanoraphidiidae); верхняя пермь, Архангельская обл. (по Мартыновой, 1952, с изменениями)

Рис. 41. *Mesoraphidia pterostigmalis* O. Mart. (Mesoraphidiidae); верхняя юра, Южный Казахстан (по Мартыновой, 1947, с изменениями)

же местонахождении найден еще один остаток. Он примерно так же отличается от них, как представители описанных семейств друг от друга. По-видимому, было бы правильнее считать все эти формы относящимися к единственному семейству, чем к трем различным. В дальнейшем какие-либо находки верблюдок отсутствуют вплоть до юры, что лишний раз подчеркивает изолированность пермских форм, отсутствие прямой преемственности между ними и мезозойскими или современными верблюдками. Как уже говорилось выше, у пермских верблюдок фактически отсутствуют какие-либо специфические черты отряда, а общие признаки скорее всего представляют собой симплезиоморфии, в том числе и характерная для верблюдок форма тела. Отнесение этих палеозойских форм к верблюдкам основано, таким образом, скорее на том, что они не относятся к иным, более специализованным отрядам невроптероидов, чем на фактах их родства с мезозойскими и современными верблюдками.

В мезозое наиболее древний остаток, по-видимому принадлежащий верблюдке, был описан как представитель сетчатокрылых из семейства Solenoptilidae (*Hondelagia* Bode) из ранней юры Зап. Европы. По мнению О. М. Мартыновой, он должен относиться к наиболее распространенному в мезозое семейству верблюдок Mesoraphidiidae и роду *Mesoraphidia*. В позднеюрских ориктоценозах верблюдки необычайно обильны. В одном только местонахождении Каратау собрано около 600 их остатков (около 3% всех собранных здесь остатков насекомых, шестое место среди всех отрядов). Обилие остатков верблюдок сохраняется и в раннем мелу, в ориктоценозах нижнего мела они составляют первые проценты всех собранных форм, но в позднем мелу их число резко сокращается, и остатки верблюдок превращаются в редкие исключения.

В мезозойских биоценозах верблюдки должны были играть необычно большую роль. Трудно предполагать, что экология мезозойских верблюдок была столь коренным образом отличной от экологии современных, чтобы это обилие можно было бы объяснить просто какими-нибудь тафо-

номическими причинами. Весьма вероятно, что обилие верблюдок в ориктоценозах отражает их реальное обилие в биоценозах поздней юры и раннего мела. В настоящее время трудно дать обоснованное объяснение такого обилия верблюдок, учитывая вероятное сходство их образа жизни с современным, можно только отметить, что обилие верблюдок совпадает с обилием сетчатокрылых как раз в поздней юре и раннем мелу.

Юрские верблюдки представлены единственным семейством Mesoraphidiidae. Хотя со времени их описания число собранных остатков возросло в сто раз, вряд ли в новых сборах есть представители хотя бы одного нового семейства. В раннем мелу найдены три семейства — Mesoraphidiidae, специфически раннемеловые (в первоописании ошибочно указано «позднеюрские») Baissopteridae и верблюдки, очень близкие к современным Inocellidae типа *Fibla*. Из отложений, пограничных между нижним и верхним мелом, описаны остатки эндемичных Alloraphidiidae. Из верхнего мела пока известна единственная находка верблюдки, по крыльям также очень похожей на *Fibla*, но длиной головы и переднеспинки сильно превосходящей не только ее, но и большинство Raphidiidae.

В палеогене верблюдки встречались довольно часто и были широко распространены. Так, в известном олигоценовом местонахождении Флориссант в Колорадо найдены представители родов *Fibla* и *Raphidia*, ныне в Сев. Америке не живущие. Из кайнозоя было описано несколько специфических родов верблюдок, но ныне все они считаются принадлежащими к современным родам. Верблюдки представляют собой тот редкий среди насекомых случай, когда для большинства ныне живущих родов отряда известны вымершие палеогеновые виды. В неогене остатки верблюдок не найдены, по-видимому, в это время они сильно сократились в числе. В южном полушарии не найдено ни ископаемых, ни современных верблюдок.

ОТРЯД CORYDALIDA LEACH, 1815

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Corydalides Leach, 1815)] (=Megaloptera)

ВИСЛОКРЫЛКИ

Рис. 42—43

Небольшой отряд насекомых, ныне представленный лишь двумя семействами Sialididae и Corydalidae; оба семейства известны и в ископаемом состоянии. Современные вислокрылки имеют хищных водных личинок, их непитающиеся имаго встречаются по берегам водоемов. Подобный образ жизни имели, скорее всего, и вымершие древние вислокрылки. Известно три вымерших семейства вислокрылок. Семейство Permosialididae, считавшееся их пермским представителем, недавно (Riek, 1976b) было переведено в отряд Palaeomanteida. Одно семейство описано из триаса (Riek, 1974b) и два из поздней перми (Пономаренко, 1977а).

Таксономические отношения внутри вислокрылок далеко еще не ясны. Многожилковые Corydalidae обычно считались более примитивной группой, а маложилковые Sialididae производной от них. Все древние представители вислокрылок имели весьма маложилковые крылья, и для исторического развития вислокрылок гораздо более характерными оказались процессы полимеризации, а не олигомеризации жилкования. Полимеризация была связана с увеличением размеров насекомых, удлинением крыльев и расширением их анальной области, особенно в задних крыльях. Эти процессы проявились уже у палеозойских вислокрылок, параллельно шли в разных их группах, но наиболее характерны для современных форм.

Первичные вислокрылки были небольшими насекомыми с округлыми гомономными маложилковыми крыльями. Ближе всего к ним по жилкованию стоит *Tychtodelopterum* O. Mart., недавно выделенный в особое семейство Tychtodelopteridae (Пономаренко, 1977а). Все главные жилки

имели собственные основания, лишь MA перешла на RS, основание MA имело вид косой, а не поперечной жилки, что делало передние и задние крылья сходными и по этому признаку. Жилки кубитальной и анальной систем были простыми.

Дальнейшая эволюция шла двумя путями. В первом, начинающемся с Tychtodelopteridae, основание медианы в передних крыльях сблизилось с основанием радиуса и затем у триасовых Euchauliodidae и мезокайнозойских Corydalidae основание MA утратилось, а жилки M и Cu сохранили свои основания. Для этой ветви особенно характерна полимеризация жилкования. Вторая ветвь включает Parasialididae и Sialididae, имеющих довольно длинный общий ствол M+CuA, причем его основание, по-видимому, принадлежит M, а непосредственное продолжение образует CuA; MP отходит от этого ствола вперед. Основание MA расположено довольно далеко дистально и имеет вид поперечной жилки, причем у Parasialididae и в передних, и в задних крыльях. Parasialididae имели расширенную анальную лопасть и вряд ли могут рассматриваться как предки Sialididae. Более подробно филогения вислокрылок обсуждалась ранее (Пономаренко, 1977а).

Учитывая водный образ жизни их личинок, вислокрылки должны были бы часто встречаться в ориктоценозах; однако в действительности их остатки очень редки. Это, вероятно, связано с тем, что они всегда были немногочисленны, во всяком случае в стоячих и медленно текущих водоемах. Возможно, что большая часть их истории прошла в быстротекущих водах, обитатели которых не оставляют почти никаких следов в геологической летописи.

Наиболее древние вислокрылки известны со второй половины поздней перми. Это представители семейств Parasialididae и Tychtodelopteridae. К Parasialididae, по-видимому, принадлежит и сходная с личинками Corydalidae — Chauliodinae личинка, описанная А. Г. Шаровым (1953) из перми Каргалы, так что уже для пермских вислокрылок был характерен водный образ жизни. Следующая находка сделана в верхнем триасе Юж. Африки и описана как представитель близкого к коридалидам, но не предкового для них семейства Euchauliodidae (Riek, 1974b). Неописанные личинки коридалидного типа найдены в триасе Украины. Из триаса США были описаны и отнесены к вислокрылкам личинки *Mormolucoides* (Hitchkok, 1858), однако описание настолько несовершенно, что сказать о этой форме что-либо определенное трудно.

Первые Corydalidae известны из озерных нижнемеловых отложений в Забайкалье, где были найдены 17 остатков личинок и несколько отпечатков крыльев довольно типичного представителя подсемейства Chauliodinae — *Cretochaulus* (Пономаренко, 1976б). Хорошая сохранность найденных в озерных отложениях личинок и линочных шкурок не позволяет сомневаться в автохтонности их захоронения и, следовательно, в сильном отличии экологии *Cretochaulus* от близких по строению современных форм, живущих в горных ручьях. В верхнемеловых отложениях США и Франции найдены крупные кладки яиц, которые также были приписаны Corydalidae (Scudder, 1890). Из позднемеловых ископаемых смол Таймыра описана очень своеобразная личинка *Chauliosialis* (Пономаренко, 1976б), в строении которой присутствуют и некоторые признаки Sialididae.

В кайнозойских отложениях остатки вислокрылок редки и почти все они принадлежат Sialidae. Личинка рода *Sialis* (Weidner, 1958) и очень несовершенно описанный представитель Corydalidae известны из эоценового балтийского янтаря, отпечатки личинок и взрослых *Sialis* — из плиоценового местонахождения Виллерсгаузен (Illies, 1967). Голова, по-видимому, принадлежащая личинке из того же рода, найдена в миоценовых отложениях на озере Ханка (Дальчий Восток). Единственным ме-

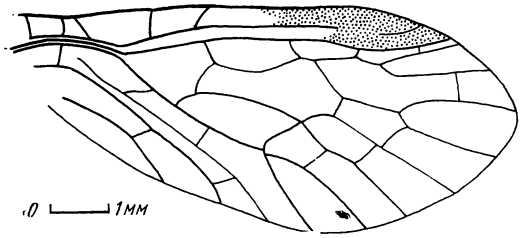


Рис. 42. *Parasialis latipennis* Pon. (Parasialidae); верхняя пермь, Архангельская обл. (Пономаренко, 1977а)

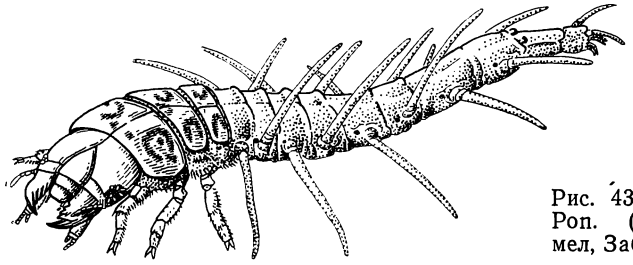
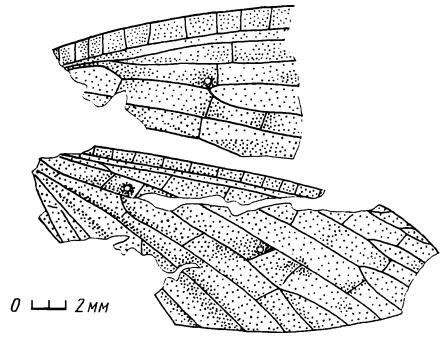


Рис. 43. *Cretochaulus lacustris* Pon. (Corydalidae); нижний мел, Забайкалье

а — крылья, *б* — реконструкция личинки (Пономаренко, 1976 б)



стонахождением, где остатки вислокрылок обильны, являются сапропели некоторых плейстоценовых озер, здесь в большом числе найдены характерные мандибулы личинок *Sialis*.

ОТРЯД JURINIDA M. ZALESSKY, 1928

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Jurinidae M. Zalessky, 1928)] (=Glosselytrodea)

ГЛОССЭЛИТРОДЕИ ИЛИ ЮРИНИДОВЫЕ

Рис. 44—45

Небольшой вымерший, преимущественно палеозойский отряд сетчатокрылообразных, характеризующийся своеобразным строением крыльев ракеткообразной формы, часто с симметричным передним и задним краем и густым сетчатым жилкованием. Были впервые описаны как цикадки (Tillyard, 1922b), а затем считались особым отрядом прямокрылообразных (Мартынов, 1938б). Недавно были выяснены их действительные филогенетические отношения, и они помещены в надотряд сетчатокрылообразных (Шаров, 1966а). В добавление к аргументации А. Г. Шарова, можно сказать, что строение передней части переднего крыла юринидовых также не свидетельствует в пользу их ортоптероидной природы, как это часто утверждалось. В поле перед радиальной жилкой большинство юринидовых имеют еще несколько продольных жилок, из которых две задние считаются субкостальной и костальной, а поле перед последней, соответственно — прекостальным. В действительности, считать это поле прекостальным нет серьезных причин. Лишь у *Glosselytrum* это поле действительно построено сходно с прекостальным полем ортоптероидов, у

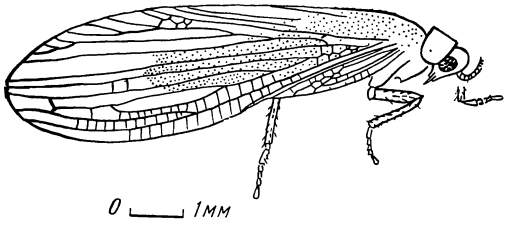
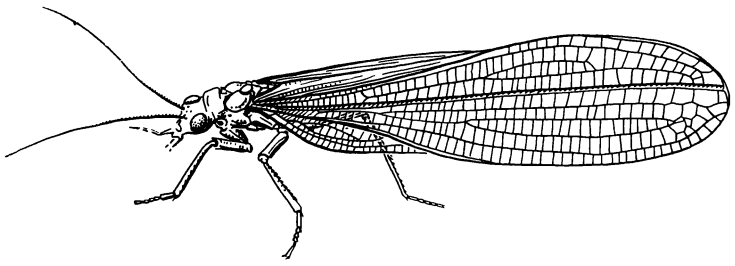


Рис. 44. *Glossopterum martynovae* Sharov (Glossopteridae); нижняя пермь, Приуралье (Шаров, 1966а)

Рис. 45. Реконструкция позднепермского юринидового *Jurina sp.* (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)



всех остальных юринидовых оно скорее сходно с аберрантным костальным полем некоторых скорпионниц, например Notiothauma, в котором вторично образовались продольные ветви субкосты. Продольные ветви субкосты можно видеть и на крыльях некоторых сетчатокрылых, особенно хорошо они видны на трахеях куколочного крыла *Sialis* (Comstok, 1918, рис. 2). В пользу этого предположения свидетельствуют и большие различия в строении этого поля у разных юринидовых. Кроме того, у рода *Glosselytrum* в оригинальном описании оно изображено не совсем верно. В действительности оно имеет строение, гораздо более похожее на строение этого поля у других юринидовых. Оно является просто костальным, в котором за счет косого расположения поперечных жилок возникают ложные продольные.

Описано 7 семейств юринидовых: 2 из ранней, 4 из поздней перми (одно из них переходит в триас) и одно из позднего триаса и ранней юры. Это число, по-видимому, несколько преувеличено, и лишь Permoberothidae и в меньшей степени Glosselytridae имеют специфическое строение. Остальные монотипические семейства отличаются между собой лишь немногим больше, чем роды больших семейств Jurinidae и Polycytellidae.

Наиболее древняя находка юринидовых указана из нижней перми (отена) Чехословакии (Kukalová, 1964а), но она до сих пор не описана. Следующей по времени находкой является раннепермская *Permoberotha* Till., найденная в Сев. Америке. *Permoberotha* занимает промежуточное положение между юринидовыми и сетчатокрылыми. Она и была описана как представитель сетчатокрылых, хотя характерное направление специализации явно указывает на ее родство с другими Jurinida.

Более разнообразны юринидовые конца ранней перми, остатки которых найдены в известном местонахождении Чекарда на Урале. Здесь найдено 5 остатков, принадлежащих трем видам двух семейств, одно из которых — Glossopteridae эндемично, а другое, представленное лишь одним остатком,— это наиболее распространенное в поздней перми Jurinidae. Первое семейство также имеет близкое к позднепермским юринидовым строение.

Поздняя пермь была единственным временем, когда юринидовые были многочисленны и разнообразны. Их остатки найдены во многих пермских местонахождениях и дают в них первые проценты собранных остатков, т. е. их роль в биоценозах была сравнима с ролью таких отрядов, как верблюдки и сетчатокрылые в периоды их наибольшего расцвета. К сожалению, об образе жизни этого отряда сказать ничего нельзя, но скорее всего взрослые были хищниками и (или) палинофагами, а ли-

чинки — мало специализованными хищниками. В этой связи необходимо остановиться на двух чертах строения крыльев глоссэлитродей. Их крылья с частыми прямыми продольными и очень многочисленными поперечными жилками рассматривались Б. Б. Родендорфом (1969) как покровные. В пользу этого предположения свидетельствует и впадение задних анальных жилок передних крыльев не в край, а в передние анальные. Возникают анальные петли, характерные для цикад и ручейников, где эти приспособления рассматриваются как аппарат для прочного сцепления сложенных крыльев. Против покровности свидетельствует значительное сходство жилкования передних и задних крыльев. Это, а также то, что именно наиболее распространенные юринидовые имели крылья с более редким жилкованием и часто с плохо организованными многоугольными ячейками, похожими на ячейки на крыльях златоглазок или стрекоз — лестоморф, заставляет предполагать, что характерный вид крыльев юринидовых скорее связан с особенностями полета, чем с покровнокрылостью. Почти все позднепермские юринидовые принадлежали к семейству Jurinidae, представители остальных трех семейств встречаются как редкие исключения.

В мезозое юринидовые намного, по крайней мере на порядок более редки, чем в поздней перми. Их остатки найдены в отложениях верхней части триаса Азии и Австралии, в нижней половине юры Азии. Почти все они принадлежат к Polycytellidae; в триасе встречаются и немногочисленные Jurinidae.

ОТРЯД MYRMELEONTIDA LATREILLE, 1802

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Myrmeleontides Latreille, 1802)] (=Neuroptera)

СЕТЧАТОКРЫЛЫЕ

Рис. 46—49

Самый большой отряд сетчатокрылообразных, включающий до 5000 современных видов, относящихся к двум десяткам семейств. Описано еще около полутора десятков вымерших семейств, но самостоятельность многих из них весьма сомнительна. В многочисленных материалах, хранящихся в коллекции Палеонтологического института АН СССР (около полуторы тысяч экземпляров) имеются представители нескольких неописанных семейств.

Система как вымерших, так и ныне живущих форм разработана крайне слабо; единое представление о надсемейственной структуре отряда отсутствует, оценка разными авторами одной и той же группы сетчатокрылых может колебаться от трибы до семейства (см. Popov, 1973). Лишь Coniopterygoidea все авторы единодушно считают особым надсемейством, о всех остальных семействах, даже столь своеобразных, как Ithonidae или Nemopteridae, мнения значительно расходятся.

Экология сетчатокрылых сходна, число морфо-экологических типов и имаго, и личинок невелико. Все личинки — хищники, имаго афаги, хищники или питаются пыльцой. Взрослые сетчатокрылые по большей части плохо летающие формы, но встречаются и хорошие летуны, такие, как Stilbopterygidae и Ascalaphidae. У некоторых Berothidae и всех Mantispidae развиваются хватательные передние ноги, сходные с ногами богомолов. У некоторых вымерших форм (Kalligrammatidae, рис. 47), по-видимому, палинофагов, ротовые органы были сильно вытянуты. Личинки высасывают свою жертву через канал, образованный длинными верхними и нижними челюстями. У одних личинок челюсти прямые, торчащие вперед, длинные или короткие, у других серповидно изогнутые, всегда длинные. Первые, как кажется, имеются у форм, охотящихся в ограниченных пространствах или питающихся неподвижной пищей, как сизиры на губках; вторые встречаются у хищников, нападающих на от-

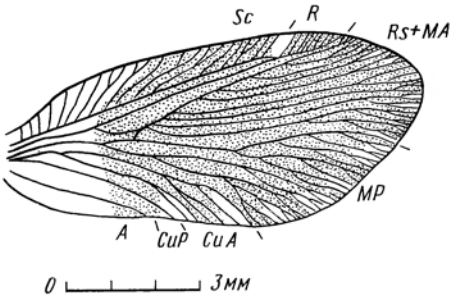
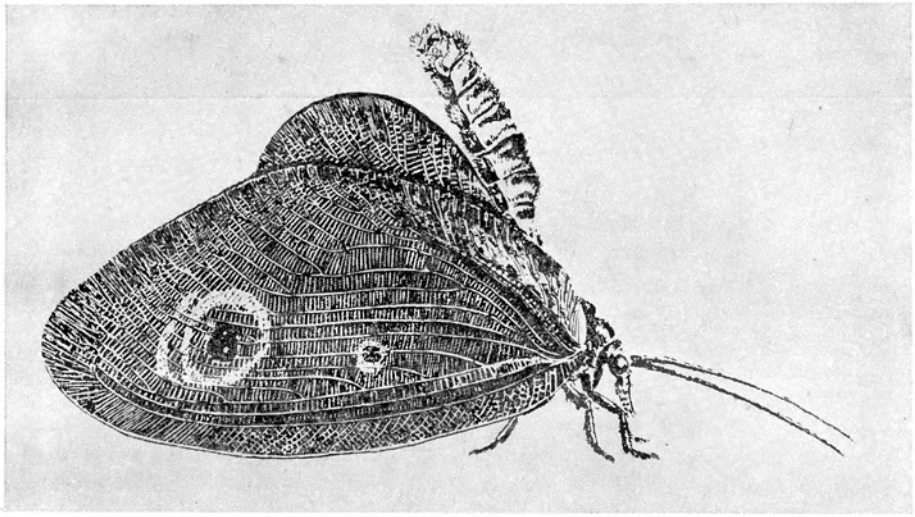


Рис. 46. *Permithonopsis obscura* O. Mart. (Permithonidae); верхняя пермь, Архангельская обл. (по Мартыновой, 1952, с изменениями)

Рис. 47. Реконструкция гигантского сетчатокрылого *Kalligramma sp.* (Kalligrammatidae), позднеюрского аналога бабочек (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)



крыто живущую подвижную добычу. Очень малое отличие в строении современных и древних взрослых сетчатокрылых позволяет реконструировать для древних сетчатокрылых примерно ту же экологию, что имеют и современные формы.

Наиболее древние остатки сетчатокрылых найдены в отложениях начала перми (отен) Чехословакии (Kukalová, 1964a), но, как и другие собранные здесь сетчатокрылообразные, остались неописанными. Древнейшее описанное сетчатокрылое, отнесенное к Permithonidae, происходит из артинских отложений нижней перми США (Carpenter, 1976). Неописанные остатки сетчатокрылых собраны в отложениях конца ранней перми на Урале, в известном местонахождении Чекарда. Здесь найдено около десятка остатков форм, принципиально не отличающихся от позднепермских, но характеризующихся рядом особенностей. Так, у них гораздо чаще встречаются нарушения строгой гребенчатости RS+MA, что у позднепермских и более поздних форм бывает лишь как редчайшее исключение. Один из остатков имеет две продольные ветви субкосты. Две субкосты были изображены М. Д. Залесским (1928) при описании *Sialidopsis kargalensis*, но сам автор сомневался в правильности такой интерпретации, все же последующие исследователи, по-видимому, посчитали это просто артефактом. Интересно, что *S. kargalensis* также имеет нарушение гребенчатости RS+MA. Выше, при обсуждении юринидовых, мы пытались доказать, что присутствие больше чем одного продольного ствола субкосты у сетчатокрылообразных вполне возможно.

Заметно многочисленнее становятся сетчатокрылые в поздней перми. Их остатки найдены в Европе, Азии и Австралии. Они дают первые проценты всех собранных остатков, т. е. примерно так же обильны, как в

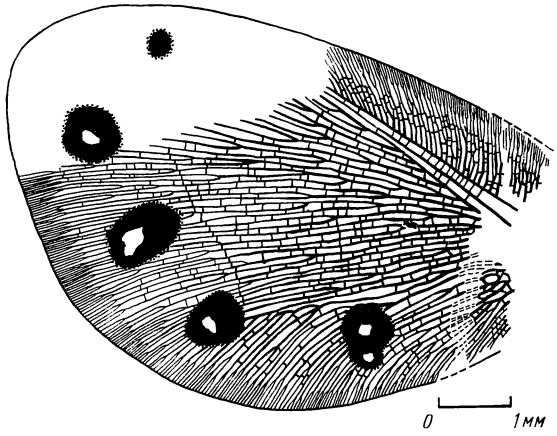


Рис. 48. *Calopsychops extinctus* Panf. (Psychopsidae); верхняя юра, Южный Казахстан (Панфилов, 1979)

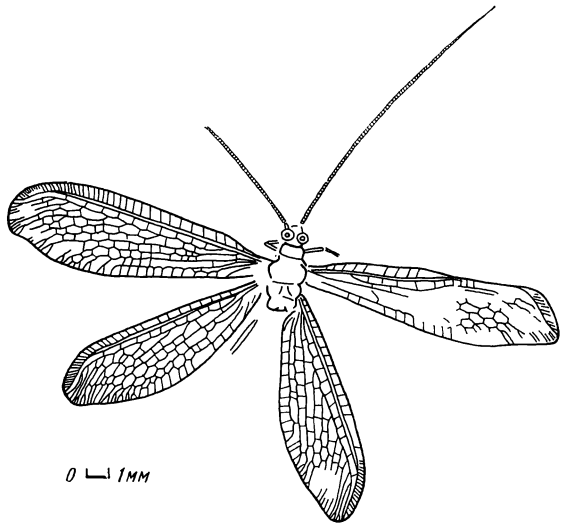


Рис. 49. *Epiosmylus longicornis* Panf. (Osmylidae); верхняя юра, Южный Казахстан (Панфилов, 1979)

кайнозойских отложениях и, следовательно, в современных ценозах. Позднепермские сетчатокрылые мало разнообразны. Они описаны в качестве представителей нескольких эндемичных для поздней перми семейств (Palaemerobiidae, Permithonidae, Permegalomidae, Permopsychopsidae, Sialidopseidae), но большинство из них ныне признается синонимами. В качестве основы для классификации принимались строение полей крыла перед RS+MA, характер взаимного положения R и RS+MA и поведение SC в вершине крыла (Brues, Melander, Carpenter, 1954; Мартынова, 1962); однако по этим признакам достоверно удается различать лишь наиболее характерные формы, а при рассмотрении обширного материала появляется много промежуточных. Низкая таксономическая ценность строения субкосты на вершине крыла показана и для некоторых современных форм, например Berothidae (Mac Leod, 1967). Оба приведенных критерия по-разному определяют таксономическое положение многих родов, так что вопрос о действительной таксономической структуре позднепермских сетчатокрылых никак нельзя считать решенным. Рассматривая последовательные фаунистические комплексы позднепермских сетчатокрылых, можно утверждать, что преимущественной эволюционной тенденцией у них была полимеризация жилкования, в первую очередь RS+MA, приобретающего к концу перми у многих форм вид частого гребня. У сетчатокрылых конца перми несравненно чаще встречается впадение SC в R, причем SC перед впадением резко

изгибается назад, а само место впадения расположено достаточно проксимально. Крылья позднепермских сетчатокрылых обычно имели неправильно-пятнистый рисунок, похожий на рисунок крыльев Hemerobiidae. Такой маскирующий рисунок обычно имеют крылья форм, активных лишь ночью и в сумерках.

Триасовые сетчатокрылые известны довольно плохо, но, как кажется, не очень отличаются от пермских. Их остатки также известны из Европы, Азии и Австралии, где они встречаются с той же частотой, что и в верхней перми (первые проценты сборов). Триасовые сетчатокрылые довольно разнообразны. Наряду с формами, неотличимыми по строению крыльев от пермских, встречаются и такие, которых помещали в современные семейства Psychopsidae и Osmylidae. Описано и несколько эндемичных семейств (Riek, 1953, 1955), однако и их самостоятельность и точные филогенетические связи остались очень мало обоснованными. Просмотр большой коллекции (около 200 остатков сетчатокрылых) из местонахождения Мадыген в Средней Азии показывает, что триасовые сетчатокрылые дают почти непрерывный ряд форм, который трудно разбить на отчетливые таксоны. В настоящее время можно говорить лишь о двух направлениях эволюции триасовых сетчатокрылых. Первое продолжает наметившуюся в перми тенденцию к крайней полимеризации жилкования. В этой ветви среди триасовых сетчатокрылых мы видим формы, сходные с современными Psychopsidae (*Triassopsychops* Till.) или даже превосходящие их (*Osmylopsychops* Riek). У последних форм, вообще очень характерных для мезозоя, практически все поле крыла замещается очень близко расположенными жилками, а поперечные жилки практически отсутствуют. Для второй ветви характерно появление очень правильного веера не слишком многочисленных косо расположенных ветвей RS+MA, между которыми относительно много поперечных. В общем эти формы похожи на современных Osmylidae и Polystoechotidae, включая и характерный изгиб назад вершины радиальной жилки, огибающей вершину крыла. Некоторые из таких форм прямо были помещены в семейство Osmylidae (Riek, 1955), однако их несомненная тесная связь с другими триасовыми формами, рассматриваемыми как представители особых семейств, заставляет сомневаться в обоснованности подобной процедуры. Можно лишь говорить, что некоторые триасовые сетчатокрылые достигли уровня развития крыловых структур, характерного для современных форм, причем не только таких примитивных, как Osmylidae, но и таких специализованных, как Psychopsidae.

Общие черты триасовой фауны сетчатокрылых сохраняются и в начале юры. Обилие сетчатокрылых увеличивается незначительно, представлены почти все те же структурные типы сетчатокрылых, что и в триасе. Большая часть сетчатокрылых начала юры описывалась как представители семейства Prohemerobiidae, характеризующегося SC, свободно оканчивающейся на переднем крае крыла. Просмотр больших материалов по раннемезозойским сетчатокрылообразным в коллекции Палеонтологического института показал, что такое строение наблюдается очень редко. Возможно, что и у многих Prohemerobiidae независимое прохождение SC и R в вершине крыла изображалось ошибочно, R постепенно приближается к радиусу и сливается с ним. Характерное для перми и отчасти для триаса строение вершины крыла, когда SC резко изгибается перед местом впадения назад, а само место впадения сильно сдвинуто проксимально, у юрских сетчатокрылых не встречается. По сравнению с пермью и триасом изменяется и наиболее распространенная форма крыльев сетчатокрылых: они становятся более узкими и вытянутыми, как у наиболее длиннокрылых из современных Osmylidae. Наряду с этим широко встречаются и очень ширококрылые формы, сходные с Psychopsidae. Последние представлены почти исключительно крайне многожилковыми формами, у которых почти вся поверхность крыла ока-

зывается занятой жилками. В начале юры появляется еще одно дожившее доныне семейство — Coniopterygidae (Meinander, 1975).

Во второй половине юры сетчатокрылые становятся намного обильнее. В разных местонахождениях их остатки образуют 5—10% всех собранных остатков насекомых. В одном лишь известном верхнеюрском местонахождении Каратау собрано около 600 их остатков. Конец юры и начало мела, по-видимому, было временем, когда сетчатокрылые играли в биоценозах самую заметную роль за всю их историю. В то же время по числу морфологических типов в юрское время они уступали современным, хотя почти наверняка намного превосходили их по относительной численности.

Для поздней юры указаны двенадцать семейств сетчатокрылых, однако таксономические отношения многих из них остаются неясными. Большая часть, если не все позднеюрские сетчатокрылые непосредственно связаны с более древними и продолжают их линии развития. Psychopsidae представлены почти исключительно крайне многожилковыми формами, для которых О. М. Мартыновой (1949) было предложено специальное семейство Brongniartiellidae. Однако таксономическую самостоятельность этого семейства никак нельзя считать доказанной. По форме крыльев на них очень похоже характерное мезозойское семейство Kalligrammatidae (рис. 47), из-за чего эти семейства считались близкородственными (Мартынова, 1962), что вряд ли верно. Как отмечала ранее сама О. М. Мартынова (1947), система параллельных жилок, занимающих почти все крыло, у Psychopsidae образована только RS+MA, тогда как у Kalligrammatidae значительная ее часть принадлежит MP. Многочисленные поперечные жилки очень характерны для Kalligrammatidae и не характерны для Psychopsidae. По-видимому, Kalligrammatidae представляют собой независимую ветвь ширококрылых мезозойских Myrmeleontida.

Наибольшее распространение в поздней юре приобретают длиннокрылые сетчатокрылые, по форме крыльев и общему характеру жилкования похожие на Myrmeleontidae, особенно на многожилковых муравьиных львов типа *Palpares*. Для них было предложено несколько семейственных названий — Solenoptilidae, Nymphitidae, Osmylitidae, Mesopolystoechotidae, и они сближались частью с Osmylidae, частью с Myrmeleontidae. В действительности, эти формы, по-видимому, являются единой группой и тесно связаны с близким к Osmylidae основным створом раннемезозойских сетчатокрылых.

Третья группа юрских сетчатокрылых — это относительно некрупные формы с сетчатым крупноячеистым жилкованием, несколько напоминающим жилкование Chrysopidae. Для них было предложено семейство Mesochrysopidae, считающееся близким к Chrysopidae. Эти семейства многими авторами, начиная с А. Гандлирша (1906—1908) и кончая современными работами (Мартынова, 1949, 1962; Adams, 1967), считались близкими, причем Адамс даже счел их принадлежащими к одному семейству. В последнем случае их таксономическая близость скорее всего преувеличена, но некоторые из Mesochrysopidae, особенно Mesochrysopa, обнаруживают значительное сходство основных структурных типов крыльев с хризопидами. Свидетельствует ли это о их генетической связи и о происхождении Chrysopidae от Mesochrysopidae или это сходство — просто результат параллелизмов, широко распространенных в эволюционных изменениях строения крыльев у сетчатокрылообразных, должны показать дальнейшие исследования.

Последняя группа позднеюрских сетчатокрылых — это представители семейства Coniopterygidae. Они представлены единственным найденным экземпляром (Meinander, 1975), в общем мало отличающимся от современных форм, что лишний раз подчеркивает изолированность этой группы сетчатокрылых.

Исключительное обилие сетчатокрылых в конце юры заставляет хотя бы кратко и предположительно остановиться на их экологии. Поскольку хищниками являются все личинки современных сетчатокрылых, подобный образ жизни следует реконструировать и для мезозойских форм. Судя по наиболее распространенным типам крыльев у мезозойских сетчатокрылых и по образу жизни личинок наиболее сходных современных форм, среди мезозойских личинок доминировали скрытноживущие формы с прямыми челюстями, нападавшие на малоподвижные жертвы в каких-то тесных пространствах: под корой, в подстилке, возможно, и в почве. Распределение взрослых форм достаточно равномерно, отчетливое доминирование каких-либо видов отсутствует, что позволяет предположить и отсутствие форм с полуводными личинками, которые ныне и для имаго обнаруживают четкую приуроченность к берегам водоемов (некоторые Osmylidae). Отсутствуют и такие специализированные формы, как Sisyridae, личинки которых питаются на пресноводных губках и мшанках, или Mantispidae, личинка которых живет в яйцевых коконах пауков. Лишь для Mesochrysopidae и некоторых высоко продвинутых осмилоидов типа *Mesonymphes* можно предположить наличие относительно открыто живущих и более подвижных личинок, нападавших на подвижную же добычу. Эти личинки также могли иметь щипцеобразные сильно изогнутые челюсти с зубцами на внутренней стороне.

Исходя из того же распределения структурных типов крыльев у мезозойских форм, можно предполагать, что большая часть мезозойских сетчатокрылых во взрослом состоянии относительно плохо летали и были активными преимущественно ночью и в сумерках. О том же свидетельствует и распространенный у них поперечно-полосатый нерезкий рисунок на крыльях, ныне характерный именно для таких форм. Часть наиболее длиннокрылых форм могла быть и достаточно гелиофильной, как некоторые современные Myrmeleontidae и Ascalaphidae. Но и они по летным качествам заметно уступали наилучшим среди современных сетчатокрылых летунам Ascalaphidae и Stilbopterygidae, достигая лишь уровня умеренно продвинутых Myrmeleontidae. Современные ширококрылые сетчатокрылые — это сумеречные и ночные формы, днем скрывающиеся в различных убежищах. Можно было бы реконструировать подобный образ жизни и для ширококрылых мезозойских форм, тем более, что их крылья были очень густо покрыты волосками, что также характерно для насекомых, активных ночью. Судя по строению удлиненных ротовых органов *Meioneurites* (Kalligrammatidae), они были высоко специализованными палинофагами. Для растений с обоеполыми цветкоподобными стробилами, например для беннетитов, они вполне могли выступать в качестве активных опылителей. Кроме них, в подобной роли могли выступать и некоторые длиннокрылые формы. Для всех подобных палинофагов скорее можно предполагать активный дневной образ жизни, подобный образу жизни дневных бабочек. Возможно, что именно с антофилией связано значительное увеличение обилия сетчатокрылых во второй половине юры. Сейчас это единственное объяснение их расцвета в то время. Его трудно было бы объяснить какими-либо особенностями экологии личинок из-за единообразия экологии личинок современных сетчатокрылых и близости к ним многих мезозойских форм.

Сетчатокрылые первой половины мела были сходны с позднеюрскими, и их состав и обилие приблизительно совпадали. Однако соотношение разных морфологических типов раннемеловых сетчатокрылых сильно отличается от такового позднеюрских. Почти половину всех сетчатокрылых, собранных в самом обильном по собранным остаткам нижнемеловом местонахождении Байса в Забайкалье (около полусотни остатков), составляют наиболее многожилковые Psychopsidae типа *Epactinophelebia*. Psychopsidae с более редким жилкованием и Kalligrammatidae довольно редки. Осмилоиды типично мезозойского облика, наиболее

обильные в юре, в раннем мелу составляли только от четверти до трети форм, причем среди них преобладали длиннокрылые формы, типа наиболее продвинутых Nymphitidae; довольно часто встречались и Mesochrysopidae.

Сетчатокрылые позднего мела значительно отличаются от раннемеловых форм. Из мезозойских сетчатокрылых в поздний мел переходят только ширококрылые формы — Kalligrammatidae и Psychopsidae. Каллиграммы встречаются редко, но их находки известны вплоть до отложений, которым приписывается датский возраст. Впрочем, эти позднейшие Kalligrammatidae сильно отличаются от более древних. Psychopsidae, как и в раннем мелу, довольно обычны, но наряду с позднемезозойскими формами с очень обильным и густым жилкованием в позднем мелу встречаются и относительно маложилковые формы, похожие, впрочем, не на маложилковых современных Psychopsidae, а на раннемезозойских. Интересно отметить находку в переходных от нижнего к верхнему мелу отложениях на п-ове Лабрадор в Сев. Америке крайне своеобразной формы, описанной как *Palaeoleon* Rice. Это крупное длиннокрылое насекомое с очень обильным жилкованием, больше всего похожее на раннеюрских сетчатокрылых. К современному семейству Myrmeleontidae он явно не относится. Среди очень многочисленных позднеюрских и раннемеловых сетчатокрылых формы с таким жилкованием не найдены.

Доминирующее положение среди позднемеловых сетчатокрылых занимают современные семейства. Здесь найдены Chrysopidae (Schlüter, 1975), Coniopterygidae (Meinander, 1975). Неописанный материал содержит Sisyridae, Berothidae, возможно, Ascalaphidae. По-видимому, как и во многих других группах насекомых, современная фауна сетчатокрылых на семейственном уровне сформировалась очень быстро на границе между ранним и поздним мелом.

Тем не менее даже состав сетчатокрылых палеогена, по-видимому, еще значительно отличался от современных. Хотя все или почти все ныне живущие семейства к началу кайнозоя уже существовали, соотношение численности представителей разных семейств сильно отличается от современного. Сильно отличается и территория, на которой они были распространены. Частично особенности распространения палеогеновых сетчатокрылых могут быть объяснены наследованием некоторых черт их мезозойского распространения. Так, на Дальнем Востоке Psychopsidae мезозойского многожилкового типа встречаются во всем палеогене вплоть до границы неогена. Изменениями климата достаточно легко объяснить исчезновение в Европе Nymphidae и Psychopsidae, остатки которых известны из балтийского янтаря, но гораздо труднее понять, почему в Сев. Америке, несравненно лучше сохранившей древнюю фауну и флору, исчезли жившие там в олигоцене Флориссант, Колорадо Nemopteridae и Psychopsidae.

В палеогеновых местонахождениях обычно отчетливо доминируют Chrysopidae и Hemerobiidae. Последние, как кажется, наиболее часто встречаются в эоцене Дании (Larsson, 1975). Описанные из эоцена Дании Hemerobiidae помещены в современный род *Micromus* (Henriksen, 1922), но справедливость такого отнесения сомнительна. Ф. Карпентером (Carpenter, 1935) было показано, что все палеогеновые Chrysopidae[1], известные из Сев. Америки, могут быть противопоставлены современным как более примитивные. К этой же группе принадлежат и палеоценовые Chrysopidae из Приморья. Ф. Адамс (Adams, 1956) указал на присутствие в современной фауне трех родов Chrysopidae, не менее примитивных, чем палеогеновые, но они имеют признаки, которые противопоставляют их и палеогеновым, и прочим современным родам. Поэтому можно

[1] Карпентер называет отложения, где найдены их остатки, миоценовыми, но ныне показано, что они должны относиться к олигоцену.

утверждать, что палеогеновые златоглазки были достаточно специфичными. К наиболее примитивным типам принадлежат и другие палеогеновые сетчатокрылые, например, Nemopteridae (Carpenter, 1959), Nymphidae (Mac Leod, 1970) или упомянутые выше Psychopsidae мезозойского типа.

Неогеновые сетчатокрылые гораздо ближе к современным. Среди них также многочисленны Chrysopidae, принадлежащие к наиболее распространенным ныне семействам, встречаются и другие сетчатокрылые современного типа. Наиболее интересными чертами неогеновой фауны, которые следует отметить, является большая редкость остатков Myrmeleontidae и Ascalaphidae, к которым принадлежит большинство современных сетчатокрылых. Даже в неогене их остатки встречаются столь редко, что это вряд ли можно объяснить лишь тафономическими причинами. По-видимому, эти насекомые, связанные преимущественно с открытыми пространствами, приобрели свое современное господствующее положение лишь в конце неогена, когда площади открытых пространств заметно увеличились. Интересно отметить и общий облик самого обширного комплекса сетчатокрылых неогена, происходящего из миоцена Сев. Кавказа. Он состоит из Chrysopidae и Hemerobiidae, что характерно для более умеренного климата, чем обычно реконструируется для этого времени.

НАДОТРЯД PAPILIONIDEA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Papilionides Laicharting, 1781)] (=Mecopteroidea)

Одна из крупнейших групп насекомых с полным превращением (Scarabaeiformes), объединяющая насекомых весьма разнообразного облика, но в огромном большинстве сохраняющих крылья во взрослом состоянии и не обнаруживающих заметной тенденции к покровнокрылости. Наиболее близки к сетчатокрылообразным и, вероятно, происходят от каких-то примитивных представителей этого надотряда. Сходство с сетчатокрылообразными, равно как и с жуками, проявляется, прежде всего, в утрате третьими створками яйцеклада функции ножен (в тех редких случаях, когда первичный яйцеклад сохраняется и выполняет свою функцию, активную роль в проникновении в субстрат играют именно третьи створки, а первые две пары более или менее редуцированы). Два других признака — замыкание головной капсулы между ротовым и затылочным отверстием и наличие у личинок шестичленной глазной розетки — не всегда выдержаны. В частности, у личинок Panorpida (=Mecoptera) развиты настоящие сложные глаза. Тем не менее первичность обоих указанных выше признаков для папилионидей весьма вероятна (подробнее см. Расницын, 1980).

Экологические причины дивергенции сетчатокрылообразных и папилионидей не вполне ясны. Обе группы первично развивались, по-видимому, в подстилке, гнилой древесине и т. д., а имаго вели открытый образ жизни, вероятно, преимущественно на растениях и были в основном палинофагами. Личинки папилионидей первично сапрофаги в противоположность жукам и сетчатокрылым, личинки которых хищники (у жуков — первично хищники), однако неясно, как питались личинки общего предка всех трех надотрядов.

Среди важнейших отличий папилионидей от сетчатокрылообразных можно указать полную редукцию основания передней ветви медианы, целиком перешедшей на сектор радиуса, и образование в результате «дихотомически ветвящегося RS» (у сетчатокрылообразных MA обычно сохраняет свое основание хотя бы в заднем крыле и, кроме того, слабо ветвится, так что RS+MA обычно выглядит гребенчатой). У личинок папилионидей ноги несут один коготок (первичное состояние), а

у сетчатокрылообразных почти всегда два. Далее, для личинок папилионидей весьма характерна реактивация закладок брюшных ног, принимающих локомоторную функцию; у сетчатокрылообразных придатки, гомологичные брюшным конечностям, также нередки, но там они, кроме последней пары, выполняют функцию жабер, а не органов передвижения.

Наиболее примитивный, предковый отряд папилионидей — скорпионницы (Panorpida=Mecoptera), появившиеся в начале перми. Необычайное обилие остатков скорпионниц в пермских, особенно верхнепермских захоронениях, и длинное обильное опушение многих пермских скорпионниц наводит на мысль о приводном их образе жизни (среди современных есть и настоящие водные группы, известные с перми Nannochoristidae; других водных скорпионниц, судя по отсутствию остатков их личинок в захоронениях, вероятно, не было). Уже в начале перми от древнейших околоводных скорпионниц возникли ручейники. Не зная строения личинок у пермских представителей обоих отрядов, трудно говорить об исходных личиночных адаптациях ручейников. У имаго же изменилось положение анальных жилок переднего крыла, освободивших задний край анальной области крыла и впадающих одна в другую с образованием характерной анальной петли. Свободный, ровный задний край передних крыльев обеспечивает плотное смыкание сложенных крыльев, что в свою очередь облегчает выход имаго из куколки в воде и его погружение в воду при яйцекладке без потери пузыря воздуха под крыльями (Сукачева, 1976).

Ручейники, в свою очередь, дали начало бабочкам (Papilionida= =Lepidoptera), которые, следовательно, представляют вторично наземную группу. Об этом, помимо многочисленных признаков сходства с ручейниками, свидетельствует сохранение у них анальной петли. Становление чешуекрылых было связано с выходом на сушу, развитием чешуйчатого покрова крыльев у имаго и брюшных ног у личинки (гусеницы). Древнейшие бабочки известны со второй половины раннего мела. Незадолго до них появляются покрытосеменные растения, однако причинная связь между обоими событиями не очевидна, так как в наиболее примитивных подотрядах бабочек, Micropterygina (=Zeugloptera) и Eriocraniina (=Dacnonypha) широко распространено питание голосеменными и даже мхами.

Двукрылые (Muscida=Diptera) возникли как потомки специализированных скорпионниц подотряда Mesopsychina (=Pafatrichiptera), уже обладавших функциональной, а иногда и морфологической двукрылостью. Становление двукрылых было связано, во-первых, с совершенствованием полета, в частности с дальнейшим развитием двукрылости и гетерономии грудных сегментов, во-вторых, с преобразованием грызущего ротового аппарата в сосущий (впоследствии часто в колюще-сосущий), в-третьих, с появлением безногой червеобразной личинки. Сочетание совершенного полета и безногой личинки возникло как ответ на переход предка двукрылых к развитию в особо благоприятных (хорошо защищенных и богатых пищей), но локальных и сравнительно редких условиях, требующих длительного и активного их поиска (Родендорф, 1964). Очевидно, речь идет о развитии внутри какого-то специфического пищевого субстрата, но какого именно, пока неясно.

Пятый отряд папилионидей — блохи (Pulicida=Aphaniptera), включающий около 2000 описанных видов, также происходит непосредственно от скорпионниц (раньше его часто выводили из двукрылых, но против этого свидетельствует целый ряд признаков и прежде всего гомономное расчленение груди). Существуют указания на близость предков блох к ледничникам (Boreidae). Блохи лишены крыльев, но обладают мощным прыжком; тело их сжато с боков, ротовые органы превращены в колюще-сосущий хоботок. Личинки блох безногие, с грызу-

щим ротовым аппаратом. Имаго эктопаразиты (кровососы) млекопитающих и птиц, личинки обитают в субстрате в гнездах прокормителей имаго и питаются различными органическими веществами, редко экто- или эндопаразиты; иногда личинка не питается. Подробнее о блохах см. Дж. Голланд (Holland, 1964), М. Ротшильд (Rotschild, 1975). Блохи найдены в эоценовом балтийском янтаре (два вида современного рода *Palaeopsylla* Wagn.; Peus, 1968) и в нижнемеловых отложениях Австралии, откуда указаны более или менее типичная блоха и гораздо более примитивное длинноногое насекомое, тем не менее обнаруживающее определенные признаки отряда (Riek, 1970a). В раннем мелу (неокоме) Забайкалья найдено еще одно паразитическое насекомое (*Saurophthirus longipes* Ponom., табл. V, фиг. 17), близость которого к блохам почти несомненна, но существуют сомнения в том, целесообразно ли включать его в Pulicida (Пономаренко, 1976а).

ОТРЯД PANORPIDA LATREILLE, 1802

[nom. transl. Rohdendorf, 1977 (Panorpatae Latreille, 1802)] (=Mecoptera)

СКОРПИОННИЦЫ

Рис. 50—53; табл. V, фиг. 16

Насекомые весьма разнообразного облика, от умеренно мелких до умеренно крупных, обычно средних размеров (15—20 мм). Головная капсула модифицирована (утрачен клипеолабральный шов, развит рострум, часто весьма длинный, и т. д.; подробнее см. Hepburn, 1969). Ротовой аппарат грызущий. Грудь в общем примитивного строения, ноги ходильные, реже прыгательные (Boreidae) или хватательные (Bittacidae). Крылья приблизительно гомономные (гетерономные у Mesopsychina), в архетипе (у Kaltanidae и близких к ним пермских семейств) наиболее примитивного строения в пределах всего надотряда Papilionidea (нормальные, не петлеобразные анальные жилки, примитивное строение Cu); у остальных сильно редуцированы ветви SC и утрачен развилок CuA, либо жилкование вторично полимеризовано. Иногда крылья рудиментарные. Брюшко первично мало специализированное, у самки с трехчлениковыми (первично) церками, вторично может быть значительно измененным, особенно у самца (скорпионоподобным, с «нотальным органом» — фиксатором крыльев самки при копуляции и т. д.). Строение тела известно преимущественно для современных видов, так что многие упомянутые выше специализации скорпионниц вполне могут характеризовать лишь наиболее продвинутых членов отряда. В частности, Permochoristidae обладали еще короткой головой.

Личинки обычно эруковидные, преимущественно сапрофаги, реже С-образные (скарабеиформные) малоподвижные фитофаги (Boreidae, Panorpodidae) или удлиненные (элатериформные) хищники (Nannochoristidae), обитатели подстилки, мохового покрова и т. д., редко гидробионты (Nannochoristidae). Нередко развиты настоящие сложные глаза и образование, подобное переднему глазку, но примитивно ли это состояние, не вполне ясно (подробнее см. Расницын, 1980). Имаго Panorpidae сапрофаги, Bittacidae — хищники, остальные — фитофаги.

В современной фауне отряда около 400 видов, принадлежащих 7 семействам и распространенных преимущественно в областях с умеренным и субтропическим климатом; 17 семейств, 66 родов и около 300 видов описано по ископаемому материалу, охватывающему интервал с ранней перми до начала неогена и представленному почти исключительно остатками имаго (преимущественно изолированными крыльями). Палеонтологические данные сведены О. М. Мартыновой (1948, 1962) и Р. Вильманом (Willman, 1978).

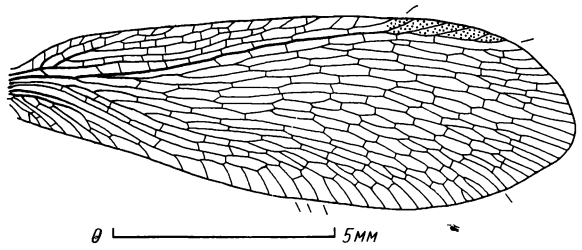


Рис. 50. *Thaumatomerope neuropteroides* A. Rasn. (?Meropeidae); средний или верхний триас, Средняя Азия (Пономаренко, Расницын, 1974)

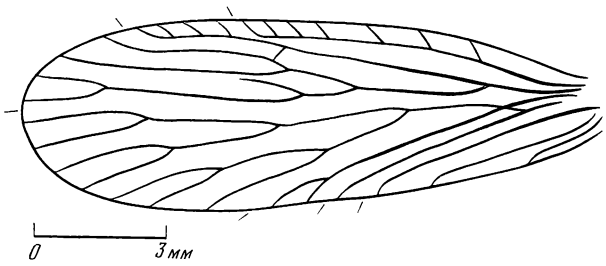


Рис. 51. *Tomiochorista minuta* O. Mart. (Tomiochoristidae); верхняя пермь, Кузнецкий бассейн (Родендорф и др., 1961)

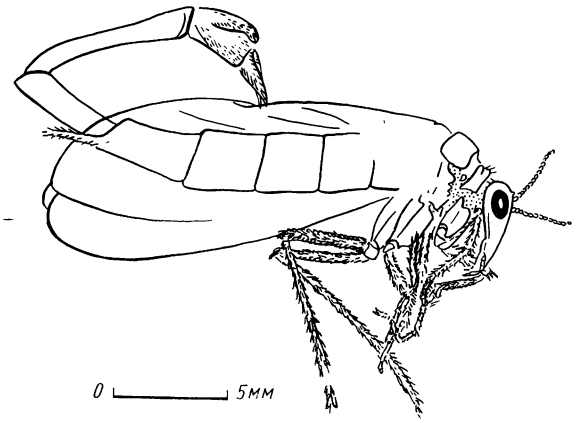


Рис. 52. *Orthophlebia sp.* (Orthophlebiidae); верхняя юра, Южный Казахстан (экз. ПИН № 2997/2801; ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

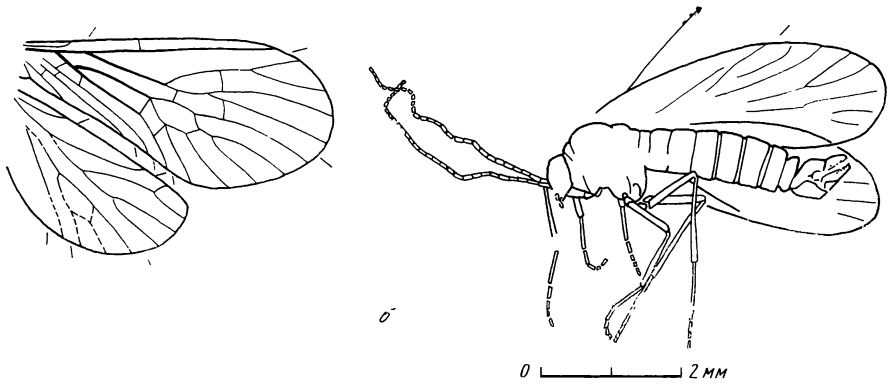


Рис. 53. Скорпионницы подотряда Mesopsychina (предки двукрылых) *Pseudopolycentropus lalipennis* Mart. (Pseudopolycentropodidae); верхняя юра, Южный Казахстан

а — крылья (Родендорф и др., 1962), *б* — общий вид отпечатка (экз. ПИН № 2239/1816, Каратау), предположительно определенного как Pseudopolycentropus sp. (ориг.).

Основные данные по системе и филогении отряда приведены О. М. Мартыновой (l. c.) и Н. Пенни (Penny, 1975) и в цитированной там литературе. И тот, и другой вопросы разработаны совершенно недостаточно, по крайней мере на уровне, более высоком, чем семейства. Система и филогения, охватывающие отряд в целом (Мартынова, 1962), основаны преимущественно на жилковании крыльев и не удовлетворяет современным знаниям морфологии отряда, а более новая схема, учитывающая эти данные (Penny, 1975), крайне недостаточно использует ископаемый материал. В морфологическом отношении она тоже уязвима: в ее рамках не находит объяснение сходство Meropeidae и Eomeropidae (=Notiothaumatidae) по необычной для скорпионниц форме глаз, по типу полимеризации жилкования (особенно у *Austromerope* Kill. и Eomeropidae), по форме крыла и т. д. Это сходство кажется не менее существенным, чем наличие нотального органа у Eomeropidae, Panorpidae и Panorpodidae, тем более, что сходные, но не вполне гомологичные и расположенные частично на других сегментах образования известны, например, у Boreidae и Orthophlebiidae (парные отростки на 6 тергите у *Holcorpa* Scudd., пальцевидный на четвертом у верхнеюрских *Orthophlebia* Westw. из Юж. Казахстана). Не выглядит обоснованным также сближение Boreidae и Panorpodidae на единственном основании — С-образном (скарабеиформном) облике и малой подвижностью личинок. По этим причинам о системе и эволюции скорпионниц можно сейчас сказать весьма немногое.

Несомненно обособленным и заслуживающим сохранения является вымерший подотряд Mesopsychina (=Paratrichoptera), обладавший резко гетерономными крыльями и давший, по-видимому, начало двукрылым насекомым (Muscida=Diptera). Мезопсихиновые существовали с поздней перми до раннего мела и были наиболее разнообразны в триасе. Описано семь семейств. Выделение мезопсихиновых в особый отряд (Tillyard, 1919, Родендорф, 1969, 1977) недостаточно обосновано, а их включение в отряд чешуекрылых (Riek, 1976b) совершенно безосновательно.

Широко распространенное деление остальных скорпионниц на Protomecoptera и Eumecoptera, по-видимому, недостаточно обосновано (Penny, 1975). Палеозойские «протомекоптеры» (Kaltanidae, Cycloristidae, Cyclopteridae и Tomiochoristidae), вероятно, предковые как для остальных скорпионниц, так и для ручейников и бабочек (их крылья нередко несут обильное, длинное опушение), от других скорпионниц отличаются присутствием ряда простых ветвей на SC и развилка на CuA. По этой причине Пенни вообще исключает их из этого отряда. Действительно, доказательства их принадлежности к Panorpida (общие с ними специализации) отсутствуют, но нет и доказательств противного. Более того, нет и резкой грани между этими и другими скорпионницами (у Belmontiidae SC с малым числом ветвей, при ветвистой CuA). Поскольку Panorpida вообще самый примитивный отряд папилионидей, имеет смысл отнести сюда же и обсуждаемую группу, вероятно, исходную для всего надотряда, а не создавать для нее особый отряд. Вполне возможно, что эти семейства заслуживают выделения в особый подотряд, но сейчас наши знания о них недостаточны для этого.

Что касается остальных скорпионниц, то здесь мы можем только отметить, что, несмотря на данные Пенни (Penny, 1975), нельзя считать полностью исключенной близость друг к другу и обособленность от других семейств Meropeidae и Eomeropidae, а также триасовых *Thaumatomerope* A. Rasn. и *Blattomerope* A. Rasn. Последние два рода были описаны как Meropeidae (Пономаренко, Расницын, 1974), но они лишены характерной для меропеид лопасти заднебазального края переднего крыла. Систематическое положение этих родов не вполне ясно;

не исключено, что они относятся к семейству Archipanorpidae, описанному по неполным остаткам крыльев из верхнего триаса Австралии.

Геологическая история отряда на всех этапах характеризуется доминированием «нормальных» скорпионниц (не Mesopsychina, и не «Protomecoptera»). В пермское время, когда скорпионницы были наиболее многочисленными (особенно в поздней перми), доминировали Permochoristidae, считающиеся предками Orthophlebiidae — доминантов мезозойской фауны, в свою очередь связанных почти непрерывным переходом с Panorpidae, наиболее характерными скорпионницами кайнозоя. Различия между этими семействами очень малы, и самостоятельность их не очевидна. Orthophlebiidae доживают, по-видимому, до палеогена (*Austropanorpa* Riek[1], *Holcorpa* Scudd.). Второе по обилию мезозойское семейство, Neorthophlebiidae, дало начало комаровкам (Bittacidae), второму по объему среди кайнозойских семейств скорпионниц. В палеогене остатки скорпионниц редки, представлены в основном современные семейства Panorpidae, Bittacidae и Choristidae, известны также современные Panorpodidae и Eomeropidae и вымершие Orthophlebiidae (см. выше). В неогеновых отложениях найдено по одному отпечатку Panorpidae и Eomeropidae, но и они происходят практически с его нижней границы (Ротт в ФРГ и р. Гранатная в Приморье).

Среди современных семейств наиболее древние несомненно Nannochoristidae (пермь, а также нижний мел Австралии, см. Riek, 1970b). Bittacidae известны с ранней юры, Choristidae — с раннего мела, Panorpidae и Panorpodidae — достоверно только с палеогена (сомнительные находки Panorpidae также в мелу).

В заключение можно отметить, что скорпионницы — узловая группа в своем подотряде — довольно разнообразны экологически и морфологически, но все же не настолько прогрессивны и разнообразны, чтобы этим можно было легко объяснить их длительное существование и обилие в мезозое и особенно в поздней перми. Возможно, что важную роль здесь играли свойственные им приспособления к микрофагии, как морфологические (строение преджелудка), так и физиологические. Однако вопрос этот далек от разрешения.

ОТРЯД PHRYGANEIDA LATREILLE, 1810

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Phryganides Latreille, 1810)] (=Trichoptera)

РУЧЕЙНИКИ

Рис. 54—56, табл. IV, фиг. 13—15

Насекомые от умеренно мелких до умеренно крупных размеров, внешне напоминающие ночных бабочек.

Голова имаго гипогнатная, с нитевидными усиками; мандибулы редуцированы или слабые, максиллы и нижняя губа без внутренних лопастей, но с хорошо развитыми челюстными щупиками и гипофаринксом, приспособленным к слизыванию жидкостей. Глаза большие. Переднегрудь узкая; средне- и заднегрудь большие. Ноги бегательные, лапки пятичлениковые, голени с вершинными и предвершинными шпорами. Крылья почти всегда хорошо развитые, жилкование, сходное с таковым скорпионниц и особенно чешуекрылых. В отличие от первых анальные жилки образуют петли (выходят друг на друга, а не на край крыла), что имеет значение для сцепления крыльев при их складывании. Поперечных жилок много лишь у древних, вымерших форм. Крылья покрыты волосками, иногда густыми и длинными.

[1] Выделение этого рода в особое семейство (Willmann, 1977) трудно считать оправданным, так как четырехветвистая M известна и у Orthophlebiidae (*Mesopanorpa kushmurunensis* O. Mart.).

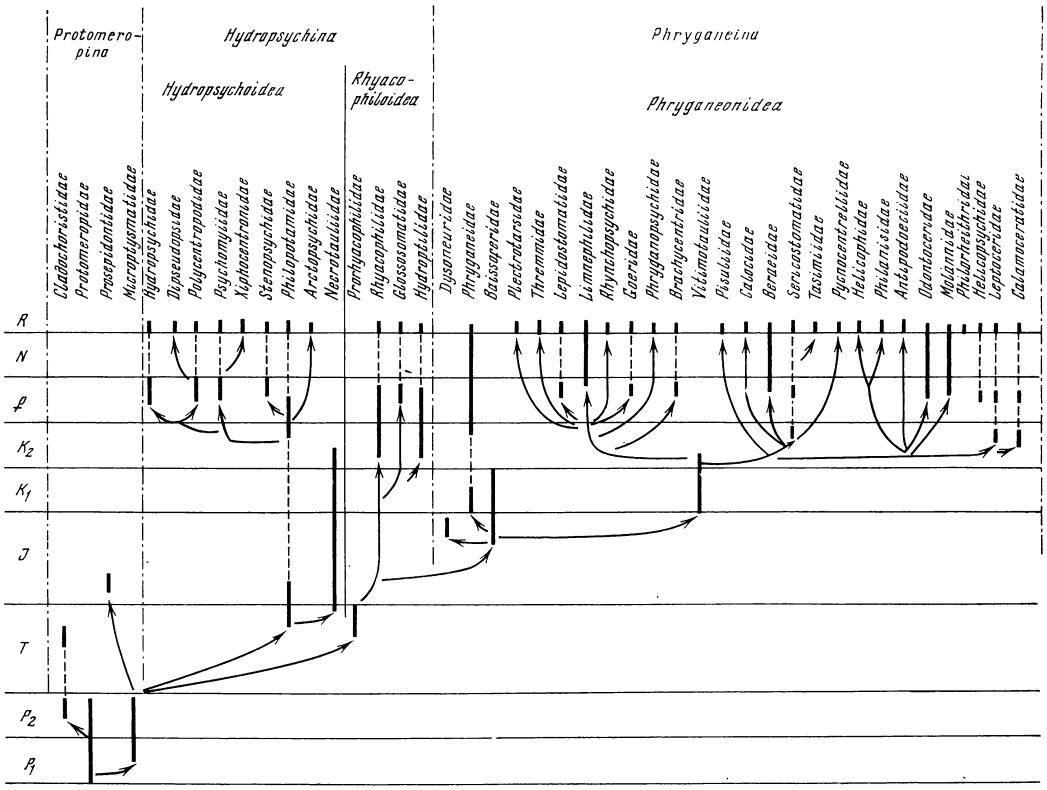


Рис. 54. Схема филогенетических отношений ручейников (Phryganeida)

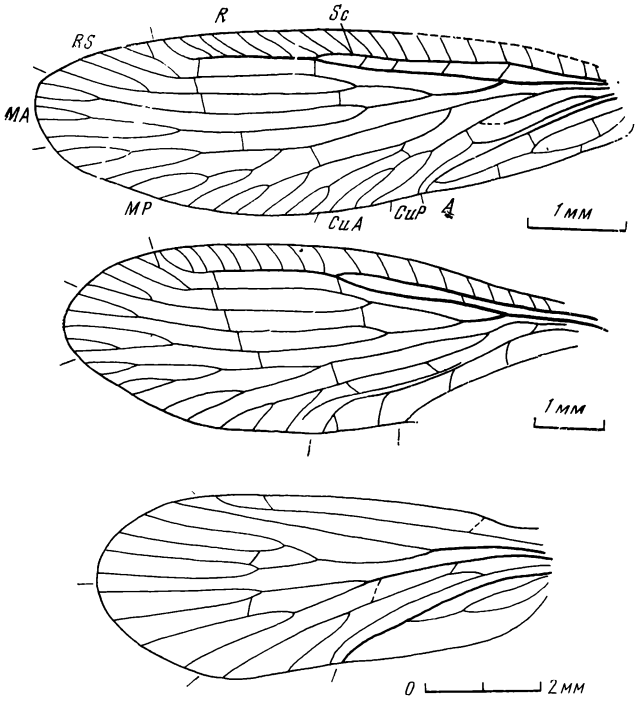


Рис. 55. *Permomerope karaungirica* Suk. (Permomeropidae); верхняя пермь, Восточный Казахстан (Сукачева, 1976)

Рис. 56. *Prophilopotamus asiaticus* Suk. (Philopotamidae); средний или верхний триас, Средняя Азия (Сукачева, 1973)

Личинки камподеевидные у Hydropsychina (=Annulipalpia), эруковидные или почти эруковидные у Phryganeina (=Integripalpia), с двумя обычно двучленистыми придатками на конце брюшка и большей частью с трахейными жабрами.

Развитие типичное для насекомых с полным превращением. Яйца, окруженные слизистыми выделениями, откладываются в воду, реже около воды; в первом случае самка уходит под воду. Личинки развиваются почти всегда в воде, в проточных и стоячих водоемах разного типа, в домике, обычно переносном (у Phryganeina), либо в паутинном гнезде или свободно (у Hydropsychina). Личинки Hydropsychina обычно хищники, Phryganeina — фитофаги или обладают смешанным питанием. Куколка, в отличие от имаго снабженная мощными мандибулами, весьма активна, перед окрылением самостоятельно выходит из домика, всплывает, поднимается на водные растения, камни и т. д. Имаго держатся у водоемов, часто обладают сумеречной активностью.

Ручейники известны с ранней перми и включают около 700 родов с более чем 6000 видов.

Современные представления о системе и филогенезе ручейников обоснованы Г. Россом (Ross, 1967) и Г. Малицким (Malicky, 1972—1973); их система принята здесь с небольшими изменениями. Палеонтологические данные сведены О. М. Мартыновой (1962), кроме того, см. Сукачева (1968а, б, 1973), Вялов, Сукачева (1976).

Филогенетические отношения и геологическое распространение семейств показаны на рис. 54.

Отряд подразделяется на три подотряда: Protomeropina (=Permotrichoptera), Hydropsychina (=Annulipalpia) и Phryganeina (=Integripalpia). Подотряд Protomeropina известен главным образом по останкам крыльев и характеризуется особым типом жилкования: поперечными в субкостальном и радиальном полях (иногда многочисленными), большим количеством окончаний RS (+MA), M и CuA, довольно короткими CuP и A_1 и гомономными крыльями. Распространен с перми до ранней юры Евразии, Сев. Америки и Австралии; включает четыре

семейства — пермских Protomeropidae и Microptysmatidae, пермско-триасовых Cladochoristidae и юрских Prosepididontidae.

Подотряд Hydropsychina (=Annulipalpia) характеризуется кольчатым или заостренным последним члеником нижнечелюстных щупиков и присутствием в крыльях обычно всех пяти развилков. Анастомоз (расположение интеррадиальной и радиомедиальной поперечных на одном уровне) не выражен, задние крылья короче передних. Личинки камподеевидные, обычно не строят переносных домиков, живут свободно или в прикрепленных паутинных домиках. Современные гидропсихиновые обитают преимущественно в текучих водах; небольшая часть видов — в стоячих водоемах, но в больших и чистых. Два надсемейства, Hydropsychoidea и Rhyacophiloidea соответственно с 10 и 4 семействами (см. рис. 54). Оба надсемейства известны со второй половины триаса доныне.

Подотряд Phryganeina (=Intergripalpia) характеризуется цельным последним члеником нижнечелюстных щупиков, частой редукцией жилок, особенно апикальных развилков. Анастомоз обычно хорошо выражен. Задние крылья короче передних. Личинки эруковидные или субэруковидные, обычно строят переносные домики из различных минеральных или органических частиц, редко из одного секрета (без обкладки). Обитают как в текучих, так и в стоячих водах. Известны со средней или поздней юры доныне, включают 27 семейств (надсемейства не выделены).

В ископаемом состоянии остатки ручейников встречаются довольно часто, представлены остатками имаго (обычно изолированными крыльями) и домиками личинок, иногда очень многочисленными; изредка встречаются отпечатки куколок. Остатки имаго нередки также в ископаемых смолах, где встречаются главным образом мелкие формы.

Геологическая история отряда рисуется в следующем виде. Древнейшие его представители еще не описанные известны из низов нижней перми Чехословакии (Kukalová, 1964a). В перми ручейники представлены лишь наиболее примитивным подотрядом Protomeropina и встречаются довольно редко. В среднем — позднем триасе наряду с Protomeropina появляются представители обоих надсемейств кольчатощупиковых, в том числе современного семейства Philopotamidae и очень характерного для мезозоя семейства Necrotauliidae. В юрских ориктоценозах Necrotauliidae среди ручейников доминируют. Вероятно, в отличие от современных кольчатощупиковых, это семейство было богато представлено в стоячих водоемах. Вместе с тем в нижней юре еще встречаются последние Protomeropina (Prosepididontidae), а во второй половине юры в очень небольшом количестве появляются первые цельнощупиковые — вымершие Baissoferidae в Сибири и Dysoneuridae в Казахстане. В нижнем мелу цельнощупиковым (по крайней мере, в озерных захоронениях) принадлежит уже доминирующее положение. Наиболее обильны в это время впоследствии вымершие Vitimotauliidae, но встречены и древнейшие представители Phryganeidae. Вероятно, цельнощупиковые впрямую вытесняют в это время некротаулиид. Эти последние сохраняются до конца раннего мела (апт или альб Забайкалья), но, по-видимому, уже только в той же обстановке, в которой гидропсихоиды существуют и ныне (горные чистоводные озера и, возможно, текучие воды). В нижнем мелу впервые обнаруживаются и домики цельнощупиковых, к которым мы еще вернемся ниже. Vitimotauliidae доживают, по-видимому, до сеномана (кындалская свита Приамурья), но в целом позднемеловая фауна состоит из представителей современных семейств как цельнощупиковых (Sericostomatidae, Leptoceridae и, возможно, Calamoceratidae), так и кольчатощупиковых (Philopotamidae, Rhyacophilidae, Hydroptilidae). К сожалению, в озерных верхнемеловых отложениях пока найдены только домики ручейников,

а все остатки имаго встречены либо в ископаемых смолах (Таймыр, Сев. Америка), либо в отложениях речных долин (цагаян Приамурья) или эстуариев (турон Казахстана) и потому отражают скорее фауну рек, чем фауну озер. Все же само по себе исчезновение в позднем мелу вымерших семейств достаточно показательно. К тому же не исключено, что озерная фауна ручейников позднего мела вообще была бедной и мало разнообразной. Во всяком случае, ни в верхнем мелу, ни в палеогене мы почти не встречаем захоронений, содержащих более 2—3 видов даже домиков.

Тем не менее общее разнообразие ручейников (по крайней мере, в палеогене) явно было не ниже, чем ныне — по-видимому, за счет огромного разнообразия реобионтов. На это указывает прежде всего богатейшая фауна балтийского янтаря. Согласно сводке Г. Ульмера (Ulmer, 1912), в ее составе известно 152 вида 56 родов — очень высокая цифра для локальной фауны. Так, в современной фауне Нидерландов насчитывается 177 видов (Geijskes, Fischer, 1971), а во всей Скандинавии с включением Дании, Фарерских островов и Исландии — 239 (Svensson, Tjeder, 1975). Между тем не подлежит сомнению, что фауна этих территорий известна значительно полнее, чем эоценовая. Поэтому создается впечатление, что реобионтные ручейники раннего палеогена были даже разнообразнее современных.

Из балтийского янтаря известно уже большинство рецентных семейств отряда. В палеогеновых фаунах резко доминируют Polycentropodidae, субдоминирующее положение занимают Psychomyiidae и Lepidostomatidae. Это отличает палеогеновые фауны как от позднемеловых (с доминированием Sericostomatidae и Philopotamidae), так и от неогеновых и современных (с доминированием Limnephilidae, Leptoceridae, Hydropsychidae).

Современный состав ручейников устанавливается (по крайней мере в Голарктике) лишь в неогене. Характернейшие для голарктической фауны Limnephilidae (самое обширное рецентное семейство отряда) впервые обнаруживаются в среднем или позднем олигоцене США. В начале раннего миоцена они уже обильны на Дальнем Востоке, но не встречаются в Европе, где их доминирование устанавливается лишь в среднем миоцене. Интересно, что при этом в Европе в раннем миоцене характер доминирования уже отличался от палеогенового; преобладающей группой здесь оказываются в это время Phryganeidae.

Сказанное выше основано на данных по остаткам имаго ручейников. Ископаемые домики ручейников освещают иные аспекты истории отряда. Как уже говорилось, типичные переносные домики строят только цельнощупиковые ручейники, и, по-видимому, не все. Имаго этой группы известны по крайней мере с поздней юры (Dysoneuridae и Baissoferidae), а домики появляются, притом сразу в массе и одновременно с появлением Vitimotauliidae, лишь в начале мелового периода, причем только в Центральной Азии (Забайкалье, Монголия). В конце нижнего мела домики обнаруживаются, помимо этих территорий, также на Дальнем Востоке и на севере Сибири (Таймыр, Магаданская обл.), а в начале верхнего мела в Европе и Сев. Америке.

Поскольку таксономическую принадлежность домиков определить обычно не удается, для них предложена формальная классификация, согласно которой домики распределяются среди девяти формальных родов (Вялов, Сукачева, 1976). Обширный формальный род *Terrindusia* Vial. (домики из минеральных частиц) объединяет большое число видов из нижнего мела Монголии и Забайкалья; немногие виды описаны из верхнемеловых и кайнозойских отложений. Домики типа *Terrindusia* ныне строят многие ручейники, но в основном реофильные. По-видимому, сокращение числа и разнообразия *Terrindusia* в середине мела было связано с вытеснением строивших их ручейников из озер в

текучие воды, т. е. в условия инфрафаций, не способствующие сохранению ископаемых остатков.

К формальному роду *Secrindusia* Vial. et Suk. (секреторные домики) относятся только четыре вида: один из неокома Забайкалья, два из палеоцена Приморья и один (неописанный) из верхнего неогена Исландии. *Ostracindusia* Vial. (домики из раковин остракод), включает несколько видов из неокома Забайкалья и МНР и эоцена и олигоцена США. Домики *Indusia* Brongn., построенные из раковин гастропод, известны только из кайнозоя (начиная с эоцена) и мало разнообразны. *Conchindusia* Vial. et Suk., состоящие из обломков раковинок листоногих ракообразных (Conchostraca), известны только из альба — сеномана Приморья (один вид); современные ручейники с такими домиками неизвестны. Формальный род *Pelindusia* Vial. домики из кусочков раковин пелеципод также включает единственный вид из неокома Забайкалья и не имеет современных аналогов.

Домики из растительных остатков (*Folindusia* Berry) очень разнообразны и впервые появляются в неокоме, где очень редки; в заметном количестве они встречаются, по-видимому, только начиная с баррема. Древнейшие фолиндузии строились из беспорядочно расположенного растительного детрита. В конце раннего мела (апт — альб) появляются первые фолиндузии из правильно расположенных фрагментов растений. В альбе впервые встречены и фолиндузии с высоко совершенной спиральной укладкой частиц. Домики из хвоинок (*Acrindusia* Vial.) появляются только в верхнем мелу и достигают значительного разнообразия к концу олигоцена — началу миоцена. На примере фолиндузий особенно хорошо заметен быстрый и в то же время длительный процесс совершенствования строительного поведения ручейников (Сукачева, 1977).

Чрезвычайно показательны различия, выявляющиеся при сравнении данных по геологической истории взрослых ручейников и домиков их личинок. Наиболее высокие темпы изменения и усложнения конструкций домиков (что должно обозначать и наибольшие темпы эволюции поведения личинок) отмечаются в раннемеловое время. Однако имаго цельнощупиковых в захоронениях этого возраста представлены почти исключительно однообразными Vitimotauliidae, различающимися, самое большее, на родовом уровне. Напротив, на фоне замедления темпов эволюции поведения личинок в позднем мелу и кайнозое наблюдается быстрая морфологическая эволюция имаго, приводящая уже в позднем мелу к появлению ряда современных семейств. Таким образом, морфологическая дивергенция имаго цельнощупиковых имела место в основном позже поведенческой дивергенции личинок.

Нечто подобное, возможно, наблюдается и в неогене. Широко распространяющиеся в это время лимнефилиды, по-видимому,— наиболее поведенчески пластичная современная группа цельнощупиковых. Ни в каком другом современном семействе не наблюдается такого разнообразия конструкций домиков; более того, конструкции домика могут меняться у одного и того же вида Limnephilidae, что указывает на высокую сложность их поведения. Другим свидетельством высокой лабильности поведения лимнефилид является разнообразие их питания. Будучи, как и почти все цельнощупиковые (кроме хищных Molannidae), фитофагами, они способны в случае необходимости переходить к смешанному питанию и даже хищничеству. Вероятно, лимнефилиды обязаны своим быстрым эволюционным успехом именно сложности своего поведения. Можно предполагать, что, подобно Vitimotauliidae, Limnephilidae должны в будущем дать обширный пучок радиирующих ветвей, обособляющихся в новые таксоны ранга семейства.

ОТРЯД PAPILIONIDA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Papilionides Laicharting, 1781)] (=Lepidoptera)

ЧЕШУЕКРЫЛЫЕ ИЛИ БАБОЧКИ

Рис. 57; табл. IV, фиг. 12

Обширный отряд, объединяющий хорошо известных насекомых характерного облика, от мелких до очень крупных. Голова имаго гипогнатная, с большими выпуклыми глазами и длинными многочлениковыми антеннами различной формы; ротовой аппарат обычно сосущий (у Micropterygina — грызущий) или редуцирован. Переднегрудь небольшая. Ноги длинные, ходильные, средние и задние голени обычно с 1—2 парами шпор. Крылья покрыты чешуйками, жилкование в типе довольно мало изменено по сравнению с ручейниками. SC короткая, часто с одной ветвью; M и Cu в основании часто слиты и образуют крупную ячею; CuA с развилком; CuP простая; анальных жилок одна — три; A_2 дистально сливается с A_1, образуя короткую петлю. Крылья в покое складываются разнообразными способами: крышевидно, плоско, подняты над спиной или распростерты в стороны.

Личинки чешуекрылых (гусеницы) эруковидные, с хорошо развитой головой, с грызущим ротовым аппаратом; личиночные глазки обычно в виде 6-членной розетки; 3 пары грудных ног и 3—5 пар брюшных ножек; иногда ноги редуцированы. Фитофаги или детритофаги, очень редко хищники. Живут открыто на растениях или в различных укрытиях (в почве, подстилке, в свернутых листьях, в паутинных гнездах, внутри растительных тканей и т. д.), иногда строят переносные домики — паутинные или из фрагментов растений. Почти исключительно наземные формы. Большинство бабочек связано с покрытосеменными, причем не только в фазе гусеницы, но и в фазе имаго (питание на цветах).

Современные взгляды на систему и филогению отряда отражены в работах Дж. Коммона (Common, 1970, 1975). Об ископаемых бабочках см. Мартынова (1962), Skalski (1976), (Whalley, 1978), и цитированные там работы.

Отряд разделяется на четыре подотряда. Наиболее обособленный из них — Micropterygina (=Zeugloptera) с единственным семейством Micropterygidae. Его представители — мелкие бабочки с грызущим ротовым аппаратом (питаются пыльцой), с функционирующими мандибулами и лацинией и с гомономными крыльями. Гусеницы живут на мхах. Куколка свободная. Многие черты микроптеригиновых, как морфологические, так и экологические (характер питания), очень архаичны. Древнейшие Micropterygidae известны из отложений второй половины нижнего мела (Ливан и Забайкалье).

К подотряду Eriocraniina (=Dacnonypha) относятся мелкие бабочки с гомономными крыльями, развитой лацинией и свободной куколкой, у которых имаго лишены функционирующих мандибул. Гусеницы — специализированные внутритканевые паразиты растений (минеры или сперматофаги), живущие на покрытосеменных или (Agathiphagidae) на араукариевых. Эриокранииновые — явно реликтовая группа, включающая три небольших по объему современных семейства и в ископаемом состоянии известная с верхнего мела или палеогена.

Представители подотряда Hepialina (=Monotrysia) лишены мандибул и лацинии, имеют гомономные крылья, одно половое отверстие у самки и покрытую (несвободную) куколку. Гусеницы — фитофаги, живут в почве или внутри тканей растений. В состав подотряда входят три надсемейства (Hepialoidea, Nepticuloidea и Incurvarioidea) с 11 семействами. В ископаемом состоянии известны с нижнего мела.

Наиболее обширный подотряд Papilionina (=Ditrysia) характеризуется отсутствием мандибул и лацинии, наличием у самки второго полового отверстия (обособленная капуляционная сумка), развитием

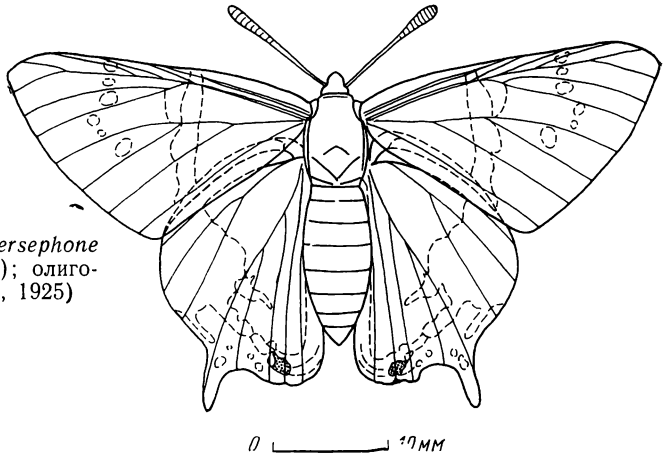


Рис. 57. *Prodryas persephone* Scudder (Nymphalidae); олигоцен, США (Handlirsch, 1925)

гетерономии крыльев и покрытой куколкой. Гусеницы — детритофаги или фитофаги, очень редко хищники, открыто или скрытноживущие. Подотряд включает 18 надсемейств с 92 семействами и приблизительно 110 тысячами видов. Ряд надсемейств (Tortricoidea, Tineoidea, Yponomeutoidea, Gelechioidea, Pyraloidea) известен из эоцена, а Tineoidea и из верхнего мела. Древнейшие находки Cossoidea, Zygaenoidea, Hesperioidea, Papilionoidea и Noctuoidea сделаны в олигоцене, Geometroidea и Sphingoidea — в миоцене, Notodontoidea — в плиоцене, а надсемейства Copromorphoidea, Castnioidea, Pterophoroidea, Calliduloidea и Bombycoidea в ископаемом состоянии не обнаружены.

Геологическая история отряда известна пока довольно фрагментарно. Кратко она представляется в следующем виде. Древнейшие остатки бабочек обнаружены в отложениях второй половины нижнего мела (апта — альба) в Ливане и Забайкалье и принадлежат представителям наиболее примитивного подотряда Micropterygina. Вместе с ними в Ливане обнаружены и древнейшие Hepialina (Incurvarioidea; Whalley 1978). Скорее всего, формирование отряда и его первичная дивергенция имели место в раннем мелу. В верхнем мелу наряду с Micropterygina (сеноман Франции, сантон Таймыра) встречены также Papilionina (неописанный остаток Tineoidea в коньяке Таймыра, голова гусеницы из того же надсемейства в кампане Канады; Mac Kay, 1970, и личное сообщение А. Скальского). Кроме того, с самого начала верхнего мела в ряде местонахождений (сеноман Чехословакии, турон Казахстана и Сев. Америки) обнаруживаются многочисленные мины на листьях покрытосеменных, принадлежащие скорее всего эриокранииновым или нептикулоидам (Жерихин, 1978). Меловой возраст может иметь и бирманский «янтарь», в котором найден один вид Eriocraniidae. На обилие в позднем мелу бабочек-минеров косвенно указывает также высокая численность их паразитов в сенонских смолах Таймыра (Расницын, 1975).

Палеоценовые бабочки неизвестны, но в эоцене обнаружены представители 17 семейств (в основном в балтийском янтаре; Thyrididae и мина Phyllocnistidae известны из эоцена США). Почти все эоценовые бабочки относятся к вымершим родам. В фауне балтийского янтаря наиболее богато представлено семейство Oecophoridae (14 описанных видов). Чрезвычайно интересно, что из верхнего мела и нижнего палеогена известны только бабочки со скрытноживущими (детритофаги, минеры, мицетофаги) или имеющими переносные чехлики (Psychidae и Coleophoridae) гусеницами. Число находок чешуекрылых в палеогене сильно возрастает по сравнению с мелом: если в верхнемеловых смолах Таймыра они составляют около 0,1% всех находок насекомых, то

в балтийском янтаре — около 1%. Анализ фауны балтийского янтаря с учетом тафономических искажений дал А. Скальский (Skalski, 1975).

В олигоцене впервые появляются бабочки с открытоживущими гусеницами — Hesperioidea, Papilionoidea, Zygaenoidea и Noctuoidea. Характерными чертами олигоценовой фауны является резкое доминирование Nymphalidae Nymphalinae среди Papilionoidea и высокое разнообразие Cossidae и Libytheidae. Noctuoidea представлены только примитивными Amatidae. Вымершие роды по-прежнему преобладают.

В миоцене систематический состав бабочек, по-видимому, приближается к современному; в это время впервые обнаруживаются такие крупные современные семейства, как Lycaenidae, Geometridae, Sphingidae, Noctuidae и др. Из всех крупных надсемейств бабочек в миоцене не встречены только Notodontoidea и Bombycoidea. Из-за слабой изученности миоценовых бабочек трудно оценить число вымерших родов, но, по-видимому, они еще встречаются. Плиоценовые чешуекрылые почти неизвестны; можно отметить первое появление Notodontidae и наличие ряда современных видов.

В силу недостаточной изученности ископаемых чешуекрылых нелегко решить, насколько надежно их известная геологическая история отражает действительную историю отряда. В частности, отсутствие доолигоценовых находок Papilionoidea, Noctuoidea, Cossoidea и др. может быть связано с тем, что более древние бабочки известны, главным образом, из ископаемых смол, где крупные насекомые почти не встречаются. А. Скальский (Skalski, 1975) показал, что набор семейств в смоле современных деревьев мало отличается от такового в балтийском янтаре. Однако в других типах захоронений доолигоценовые бабочки также редки и представлены теми же группами. Так, из эоценовой фауны Грин-Ривер (США) известны только Yponomeutidae и пиралоиды (Thyrididae), хотя в осадочных породах мелкие бабочки встречаются значительно реже крупных. Поэтому представляется правдоподобным, что бабочки с открытоживущими гусеницами действительно появились лишь в олигоцене. Преобладание среди них в олигоцене форм, связанных предположительно с древесной растительностью (Nymphalinae, Libytheidae) или с лианами (примитивные Papilionidae) при отсутствии многих важных групп, связанных преимущественно с травянистыми растениями (Nymphalidae Satyrinae, Lycaenidae и др., появляющиеся лишь в миоцене), также едва ли объясняется тафономическими искажениями. Скорее она отражает слабое развитие открытых травянистых ландшафтов в палеогене и резкое увеличение их площади в неогене.

ОТРЯД MUSCIDA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Muscoides Laicharting, 1781)] (=Diptera)

ДВУКРЫЛЫЕ

Рис. 58—61; табл. VI, фиг. 18—19

Мелкие или средней величины насекомые, ныне широко распространенные на земле. Характеризуются разнообразными процессами морфологической специализации — редукцией заднегрудных крыльев, потерявших функцию органов тяги и превратившихся в особые сенсорные органы, редукцией жилкования среднегрудных крыльев, всегда имеющих простые и сближенные переднюю и заднюю кубитальные ветви, превращением ротовых органов крылатого насекомого в колющий или сосущий хоботок, теряющий грызущую функцию, наконец, полной редукцией грудных ног у личинок, превращающихся в червеобразные формы, способные передвигаться в толще субстрата их обитания.

Среди других Papilionidea существуют отдельные примеры указанных морфологических особенностей — редукция задних крыльев (некоторые Phryganeida, Panorpida Mesopsychina, Papilionida), редукция

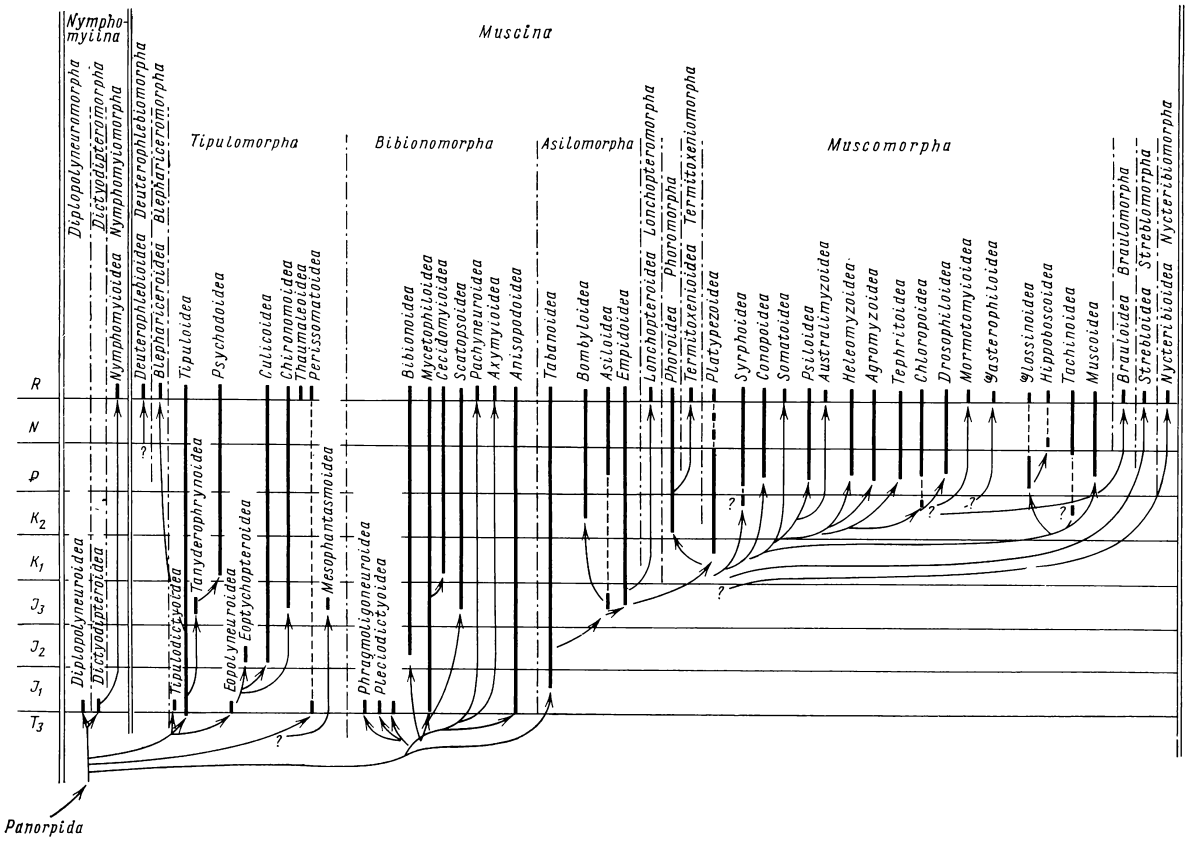


Рис. 58. Схема филогенетических отношений двукрылых (по Родендорфу, 1964, с изменениями)

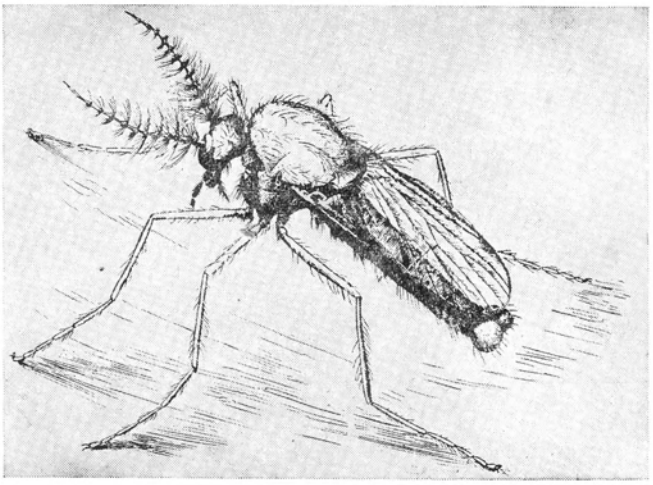


Рис. 59. Реконструкция очень характерного для азиатской юры и нижнего мела комара *Chironomaptera sp.* (Chaoboridae); (ориг. рис. В. Г. Ковалева)

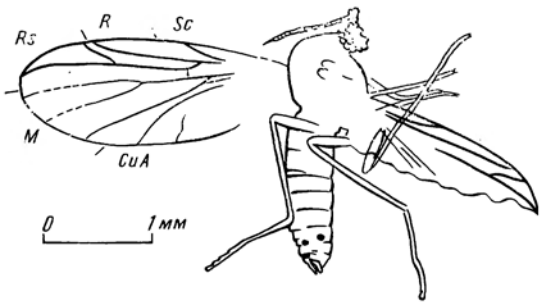


Рис. 60. *Eohesperinus weberi* Rohd. (Pleciofungivoridae); верхняя юра, Южный Казахстан (ориг. рис. Н. С. Калугиной)

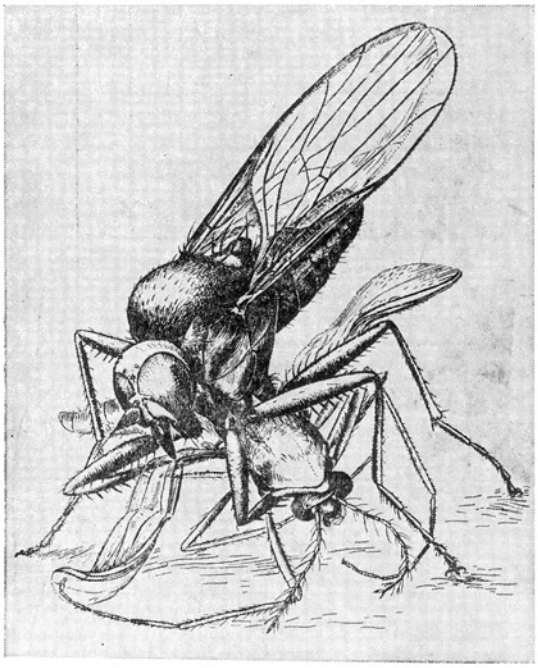


Рис. 61. Реконструкция *Archiplatypalpus cretaceus* Kov. (Empididae) по материалам из верхнемеловых смол Таймыра (ориг. рис. В. Г. Ковалева)

грызущего ротового аппарата (Papilionida), редукция грудных ног личинки (некоторые Papilionida). Но в целом указанные черты четко обособляют двукрылых от всех других панорпидей.

Основные данные по системе, филогении и палеонтологии двукрылых приведены Б. Б. Родендорфом (1964, 1974, 1977б) и В. Геннигом (Hennig, 1973). Отряд подразделяется на два подотряда — Nymphomyiina (=Archodiptera) и Muscina (=Eudiptera) (рис. 58).

Первый подотряд представлен в современной фауне единственным инфраотрядом Nymphomyiomorpha с двумя семействами, Nymphomyiidae (3 рода и 4 вида) и Oreomyiidae (монотипное). Эти двукрылые имеют характер ярко выраженных специализованных филогенетических реликтов. Они мелки (0,5—3 мм) и обитают в текущих горных водоемах и таежных ручьях, где живут среди бентических насекомых. Кроме современных нимфомийоморф, геологическая история которых до сих пор неизвестна, к этому же подотряду, по-видимому, принадлежат своеобразнейшие раннеюрские формы (первоначально ошибочно описанные как позднетриасовые) [1], сильно обособленные друг от друга и составлявшие два вымерших инфраотряда — Dictyodipteromorpha (с тремя семействами и пятью родами) и Diplopolyneuromorpha (с одним монотипичным семейством). Все эти древние двукрылые известны лишь по остаткам крыльев весьма своеобразного строения. Общие черты этих насекомых заключаются в богатом жилковании, состоящем, кроме продольных жилок, также и из многочисленных поперечных, особой удлиненной форме крыла и мелких размерах, не превышающих 4,5 мм. Юрские виды этого древнего подотряда еще недостаточно известны.

Второй подотряд, настоящие двукрылые или Muscina, включает все другие виды отряда и состоит из 12 инфраотрядов очень разного объема, строения и филогенетического значения. Ряд инфраотрядов носит резко выраженный реликтовый характер — таковы Deuterophlebiomorpha и Blephariceromorpha, специализированные обитатели горных потоков. Deuterophlebiomorpha представлены пятью видами единственного семейства Deuterophlebiidae, распространенного в горах Голарктики. Другой инфраотряд горных реликтов, Blephariceromorpha, более разнообразен и заключает более 160 видов 21 рода одного семейства Blephariceridae, распространенного всесветно. Оба эти инфраотряда известны только в современной фауне, однако наличие некоторых плезиоморфных черт (например, длинные мандибулы у Blephariceridae, длинные антенны и крылья Deuterophlebiidae) и особенно высокая специализация как личинок — реофилов, так и крылатой фазы, обладающей сильным летательным аппаратом, а также дезимагинизация развития (особенно у Deuterophlebiidae) свидетельствуют о древности этих инфраотрядов, несомненно возникших еще в мезозое.

Другие обособленные, бедные видами инфраотряды являются узкоспециализованными паразитическими группами: таковы Braulomorpha (немногие виды единственного рода семейства Braulidae, паразиты домашних пчел), Termitoxeniomorpha (около 30 видов немногих родов Termitoxeniidae), Streblomorpha (около 90 видов 18 родов Streblidae, паразитов летучих мышей) и Nycteribiomorpha (около 15 видов 8 родов Nycteribiidae, также паразитов летучих мышей). Палеонтологические документы по этим паразитическим инфраотрядам отсутствуют.

Очень своеобразны представители бедного видами инфраотряда Lonchopteromorpha (=Musidoromorpha): около 30 видов единственного, почти всесветного рода семейства Lonchopteridae), характерного апоморфными чертами строения личинок и крылатой фазы. Обособленность инфраотряда велика и свидетельствует о древности группы; ископаемые остатки, однако, до сих пор неизвестны.

[1] В настоящее время остатки нимфомийиновых найдены и в триасовых отложениях Средней Азии (Мадыген), но еще не изучены.

Характерен весьма специализированный инфраотряд Phoromorpha, несомненный дериват первичных мускоморф — платипезоидов, отличающийся далеко зашедшими апоморфными изменениями как личинок, так и крылатой фазы. Фороморфы распространены всесветно и еще недостаточно изучены: известно свыше 1600 видов более 60 родов трех семейств, из которых Phoridae включают подавляющее большинство форм. Ископаемые остатки форид известны начиная с верхнего мела (ископаемые смолы Таймыра).

Четыре инфраотряда двукрылых — Tipulomorpha, Bibionomorpha, Asilomorpha и Muscomorpha (=Myiomorpha) — включают подавляющее большинство (примерно 97%) видов отряда в современной фауне и представлены большим числом подчиненных таксонов. Первые два инфраотряда ранее относились к искусственному «подотряду» длинноусых Nematocera и являются наиболее древними двукрылыми, известными еще с ранней юры или даже со второй половины триаса (Tipulomorpha). Asilomorpha несколько моложе, появляются с ранней юры. Muscomorpha возникли в раннем мелу.

Инфраотряд Tipulomorpha включает шесть надсемейств в современной фауне; к ним еще следует добавить не менее четырех вымерших мезозойских, еще недостаточно изученных надсемейств. Наиболее характерной чертой типуломорф является их связь с водной средой, в которой развивались их личинки.

Надсемейство Tipuloidea наиболее многообразно и состоит из восьми семейств. Древнейшие, средне- или позднетриасовые типулоиды из местонахождения Джайляучо еще не описаны, и их систематическая принадлежность не установлена. Два семейства — Architipulidae и Eolimnobiidae — полностью вымерли; первое из них известно только из юры, второе — из юры и раннего мела. Крупнейшее (около 5700 видов) современное семейство Limoniidae было богато представлено уже в юре; в мелу и в кайнозое Limoniidae очень разнообразны. Второе по объему современное семейство — Tipulidae (около 2650 видов) известно только начиная с палеогена. Остальные семейства невелики и имеют ныне реликтовый характер; древнейшие представители Trichoceridae известны из раннего мела, Cylindrotomidae — из позднего мела, Ptychopteridae — из палеогена.

Второе по разнообразию надсемейство Chironomoidea состоит из шести семейств, из которых два вымершие юрские (Architendipedidae и Protendipedidae), одно известное с верхней юры доныне (Chironomidae) и три известны с мелового периода (Ceratopogonidae, Leptoconopidae, Simuliidae). Крылатая фаза хирономоидов часто обладает колющим ротовым аппаратом и является хищником или кровососом (три последние семейства), реже дезимагинизированным афагом (Chironomidae). Подавляющее большинство хирономоидов в личиночной фазе обитает в водоемах и дышит жабрами; лишь некоторые Ceratopogonidae и немногие Chironomidae (отдельные формы Orthocladiinae) живут в почве. Общее число видов хирономоидов превышает 5200, причем наиболее многообразны комары-звонцы Chironomidae, распространенные всесветно (свыше 3200 видов многочисленных родов восьми подсемейств). На втором месте стоят Ceratopogonidae (около 1200 видов 30 родов трех подсемейств). Мошки Simuliidae включают около 800 видов примерно 20 родов. Кровососущие Leptoconopidae представлены небогато и распространены всесветно, для них очень характерны крайние морфологические специализации личинок (безголовые, лишенные грызущих челюстей) и крылатой фазы (крыло); из верхнего мела известны своеобразные представители этого семейства с коротким, неколющим хоботком.

Третье надсемейство, Culicoidea (+Dixoidea) включает четыре семейства — известные с палеогена кровососы Culicidae, Chaoboridae, известные с юры (Chironomapterinae, рис. 59; Калугина, 1977б), ныне ре-

ликтовые афаги, вымершие юрские Dixamimidae, а также Dixidae, возможные дериваты диксамимид. Для куликоидов характерны активные водные нектические личинки, хищные у Chaoboridae и обычно микрофаги у Culicidae, и земноводные, живущие у уреза воды личинки Dixidae. Общее число видов надсемейства превышает 300, из них 140 принадлежит к Culicidae, 100 — к Dixidae и 60 — к Chaoboridae. Распространение надсемейства всесветное.

Надсемейство Psychodoidea недостаточно изучено и состоит не менее чем из четырех обособленных семейств. Личинки, как правило, живут в водной среде или почве. Крылатая фаза психодоидов кровососы (Phlebotomidae) или же не питается, дезимагинизированная (Psychodidae, Trichomyiidae и Bruchomyiidae). Семейства известны с раннего мела (Phlebotomidae и Trichomyiidae) или палеогена (все остальные), причем Trichomyiidae и Bruchomyiidae ныне оказываются несомненными реликтовыми группами; в этом убеждает их относительное обилие в фауне балтийского янтаря. В современной фауне около 1100 видов, из которых почти 500 принадлежат к Phlebotomidae, столько же к Psychodidae, остальные (около 85) к Trichomyiidae и Bruchomyiidae. Общее распространение надсемейства всесветное.

Последние два надсемейства типуломорф современной фауны имеют яркий реликтовый характер — бедны видами, резко обособлены и характерны узкой специализацией. Надсемейство Thaumaleoidea состоит примерно из 70 современных видов 4 родов одного всесветного семейства Thaumaleidae, морфологически обособленных обитателей горных водоемов. Надсемейство Rhaetomyioidea известно с юры, где оно было представлено семейством Rhaetomyiidae. В современной фауне от этого надсемейства сохранилось реликтовое своеобразнейшее семейство Perissommatidae, включающее всего два вида одного рода из Австралии. Личинки Perissommatidae развиваются в гниющих грибах.

Второй древнейший инфраотряд двукрылых, Bibionomorpha, представлен в современной фауне семью надсемействами, из них трем — Mycetophiloidea, Cecidomyioidea и Bibionoidea — принадлежит подавляющее большинство видов инфраотряда (около 7250 или 96%), остальные надсемейства имеют в различной степени выраженный реликтовый характер. Таковы Scatopsoidea, Anisopodoidea, Axymyioidea и Pachyneuroidea. Еще следует указать три вымерших надсемейства из ранней юры Средней Азии, пока недостаточно изученных (Pleciodictyoidea, Protoligoneuroidea, Phragmoligoneuroidea).

Надсемейство Mycetophiloidea, одно из самых древних, известное с ранней юры и вместе с тем наиболее многообразное, с 16 семействами, из которых 7 известны лишь из мезозоя. В современной фауне 3350 видов и 9 семейств, причем лишь 3 из них многообразны и включают 95% всего состава надсемейства: Mycetophilidae (около 2300 видов), Sciaridae (около 660) и Keroplatidae (около 300). Остальные семейства представлены немногими таксонами и имеют более или менее выраженный характер филогенетических реликтов. Юрская фауна мицетофилоидов целиком состоит из вымерших семейств; в раннем мелу впервые появляются Mycetophilidae, в позднем мелу — Keroplatidae и Sciaridae. Большинство современных семейств известно с палеогена; Bolitophilidae пока найдены только в неогене. Личинки мицетофилоидов обитают в почве, подстилке, гниющей древесине и плодовых телах высших грибов и характеризуются развитым грызущим ротовым аппаратом и многочисленными дыхальцами.

Надсемейство Cecidomyioidea, наиболее богатое видами (свыше 3400), известно с раннего мела и заключает два семейства — более продвинутых фитофагов Cecidomyiidae, известных с палеогена (свыше 3200 видов), и примитивных Lestremiidae (свыше 200). Для этого надсемейства характерно развитие из первичной сапромицетофагии спе-

циализированной фитофагии (галлообразование), выработка внекишечного пищеварения у личинок, карликовость и дезимагинизация вплоть до выработки педогенетического размножения.

Надсемейство Bibionoidea (около 500 современных видов) включает восемь семейств, из которых четыре вымерло в юре (Eopleciidae, Paraxymyiidae, Protobibionidae) или в раннем мелу (Protopleciidae). Из трех современных семейств Pleciidae известны с позднего мела, Bibionidae и Hesperinidae — с палеогена. Наиболее многообразное современное семейство — Bibionidae (около 400 видов) — богато представлено в олигоцене и особенно в неогене; в более древних фаунах чрезвычайно многочисленны Pleciidae.

Надсемейство Pachyneuroidea является ярко выраженной реликтовой группой, слагаясь в современной фауне из двух резко обособленных и редких семейств — Cramptonomyiidae (пять видов трех родов) и Pachyneuridae (два вида одного рода). Для этих бибиономорф характерно плезиоморфное жилкование и в особенности строение основания крыла, не выработавшего специализированной базиали, как у всех других представителей инфраотряда. Эти черты заставляют сближать пахиневроидов с самым архаичным инфраотрядом двукрылых, именно типуломорфами; с другой стороны наличие замкнутой интермедиальной ячейки сближает крамптономийид с Anisopodoidea. Строение личинки и куколки объединяет пахиневрид и крамптономийид: учитывая архаичное строение крыла, их приходится помещать в особом надсемействе. В ископаемом состоянии пахиневроиды почти не встречаются; неописанные представители Cramptonomyiidae или особого, но близкого семейства найдены в позднемеловых сеноманских смолах Азербайджана.

Обособленное надсемейство Scatopsoidea заключает в современной фауне два семейства — относительно многообразное Scatopsidae (около 140 видов примерно 12 родов), в ископаемом состоянии известное с нижнего мела, и реликтовое семейство Hyperoscelididae (шесть видов трех родов). Среди меловых Scatopsoidea имеются, возможно, и представители еще неописанных семейств.

Надсемейство Axymyioidea, представленное в современной фауне единственным семейством Axymyiidae с тремя бедными видами родами, несомненно носит реликтовый характер, хотя его представители в ископаемом состоянии еще не найдены. Систематическое положение надсемейства не вполне ясно. О древности аксимийид свидетельствуют особенности морфологии личинки и куколки, сближающие аксимийид с типуломорфами (строение головной капсулы личинки) и даже нимфомийионовыми (подвижная голова куколки). Имаго имеет дополнительные латеральные глазки, что среди двукрылых, кроме аксимийид, свойственно только Nymphomyiomorpha. Вместе с тем многие признаки морфологии имаго — явные апоморфии, сближающие аксимийид с бибионоидами и анизоподоидами. По-видимому, это сходство отчасти и конвергентное.

Последнее надсемейство бибиономорф, Anisopodoidea (=Rhyphoidea),— одно из древнейших в инфраотряде и известно с ранней юры. Ныне оно носит ярко выраженный реликтовый характер и включает лишь около 100 видов двух близких семейств Anisopodidae и Olbiogastridae. Первое семейство известно с верхнего мела (канадский «янтарь»), второе с ранней юры (Средняя Азия и Зап. Европа). Юрская фауна была значительно богаче анизоподоидами; наряду с Olbiogastridae в ее составе известно три вымерших семейства (Oligophryneidae, Protorhyphidae, Protolbiogastridae). Очень характерны для анизоподоидов быстро развивающиеся прогнатные личинки со вторичной сегментацией тела, малая специализация плезиоморфного ротового аппарата личинки и полное плезиоморфное жилкование. Это надсемейство имеет очень

важное филогенетическое значение как реликт предковой группы высших инфраотрядов двукрылых (Asilomorpha и Muscomorpha).

Инфраотряд Asilomorpha значительно многообразнее в современной фауне, чем рассмотренные выше, и представлен более чем 23 тыс. видов, распределяющимися среди четырех надсемейств. Наиболее характерны для азиломорф процессы олигомеризации различных систем органов и особенно первичное возрастание размеров насекомого, обусловившее сохранение богатого, мало костализованного плезиоморфного жилкования крыла. Кроме того, в этом инфраотряде проходила специализация ротового аппарата личинок, развитие втяжной головной капсулы и выработка внекишечного пищеварения. Возникли первые азиломорфы в ранней юре, к поздней юре стали довольно многообразными, и уже в середине мела их систематический состав приблизился к современному.

Наиболее многообразно в современной фауне надсемейство Tabanoidea, включающее 11—14 современных семейств разного объема, группирующихся около двух наиболее многообразных — Tabanidae (около 3650 видов) и Stratiomyiidae (около 2000 видов). Первое из них известно с палеогена, второе — с мела. Насчитывающее свыше 400 современных видов семейство Rhagionidae s. l. (включая Vermileonidae, Bolbomyiidae и Athericidae) известно с юры. Остальные современные семейства носят явно реликтовый характер, характеризуясь смесью плезиоморфных и специализованных черт, но ни одно из них пока не найдено в отложениях, более древних, чем верхнемеловые. Ряд вымерших семейств известен из мезозоя, особенно из верхней юры. К Tabanoidea относится, в частности, древнейшее семейство азиломорф — Protobrachycerontidae, известное из ранней юры Зап. Европы. Близкие к Protobrachycerontidae формы найдены в ранней или средней юре Кузбасса и Забайкалья (неописанный материал).

Образ жизни табаноидов очень разнообразен — как крылатой фазы, так и личинок. Имаго обычно нектарофаги, иногда кровососы млекопитающих (Tabanidae, некоторые Rhagionidae), редко афаги. Это обширное надсемейство иногда разделяется на два (Tabanoidea и Stratiomyioidea), которые, однако, тесно связаны переходами через многочисленные реликтовые семейства, что затрудняет их обособление.

Второе надсемейство азиломорф, Asiloidea, в современной фауне объединяет шесть семейств, из которых одно (Asilidae) резко превосходит все другие своим многообразием (более 4900 видов). Наиболее характерно для азилоидов сильное развитие хетома тела, крепкие цепкие ноги, хищный образ жизни всех фаз развития. Иногда имаго сокращают способность принимать пищу и становятся нектарофагами или даже совсем афагами (Therevidae, Mydidae, Apioceridae, Leptogastridae). Надсемейство известно с поздней юры Казахстана (Каратау), откуда были описаны своеобразные Protomphralidae, близкие к современным Scenopinidae. Многочисленными Asiloidea становятся лишь с палеогена.

Особое обособленное надсемейство образуют паразитические азиломорфы Bombylioidea с шестью семействами в современной фауне (Bombyliidae, около 3000 видов; Cyrtosiidae, около 250 видов; Usiidae, около 70; Systropodidae, 60; Nemestrinidae, около 270; Acroceridae, около 300 видов), еще недостаточно исследованными. Помимо паразитизма личинок, надсемейство характеризуется развитием сильного полета и соответственно крыльев, слабыми тонкими ногами, нектарофагией и случаями афагии (дезимагинизации) крылатой фазы. Древнейшие остатки бомбилоидов (Nemestrinidae и Acroceridae) известны из верхней юры, Cyrtosiidae найдены в верхем мелу Таймыра.

Наиболее прогрессивное надсемейство азиломорф, Empidoidea (рис. 30), ныне представлено тремя семействами (Empididae, около

3100 видов; Dolichopodidae, около 3800 видов и реликтовые Hilarimorphidae, около 5 видов), характеризуется далеко зашедшими процессами специализации крыльев (костализация жилкования), антенн (укорочение и олигомеризация), укреплением бегательных ног. Личинки живут свободно, совершенствуют внекишечное пищеварение. Возникло надсемейство в юрском периоде: древнейший представитель надсемейства описан из поздней юры Казахстана (Protempididae). Empididae известны начиная с раннего, а Dolichopodidae с позднего мела.

Наконец необходимо еще указать своеобразное вымершее юрское надсемейство Eremochaetoidea, составленное единственным семейством Eremochaetidae (2 рода), характеризующееся специализированными крыльми со своеобразным жилкованием, укороченными антеннами и мало интегрированным телом, почти отсутствием крепкого хетома. Связи этого надсемейства с другими еще недостаточно известны (Усачев, 1968).

Последний и наиболее многообразный ныне инфраотряд двукрылых, именно Muscomorpha (=Myiomorpha), возник, вероятно, в мелу: первые малоспециализованные мускоморфы (Platypezidae) известны из фауны раннего мела Сибири. Общее многообразие мускоморф очень велико (более 33 тыс. видов современной фауны); инфраотряд подразделяется на большое число надсемейств (18) и семейств (свыше 60). Такое многообразие обусловливает большие трудности освещения системы инфраотряда. Морфологические исследования филогенетических отношений, проводившиеся многими авторами (Roback, 1951; Hennig, 1958; Griffiths, 1972), в настоящее время наметили довольно полно взаимные связи надродовых таксонов. Все многообразие надсемейств мускоморф распадается на четыре комплекса. Таков прежде всего мускоидный (или калиптратный) комплекс (всего около 1400 видов) с надсемействами Tachinoidea (10—12 семейств, около 8700 видов), Muscoidea (6 семейств, около 5200 видов) и специализированные бедные видами Glossinoidea (1 семейство, 30 видов) и Hippoboscoidea (1 семейство, около 150 видов). Эта обширная группировка объединяет мускоморф, обладающих развитым хетомом и, как правило, паразитическим или сапробным образом жизни: фитофагия развивается как исключение. Древнейшие остатки представителей этого комплекса — пупарии *Cretophormia* McAlp. — описаны из верхнего мела, но до неогена мускоидные мускоморфы оставались малочисленными.

Вторая, не менее многообразная группировка надсемейств, именно конопоидный (или акалиптратный) комплекс, включает 12 надсемейств различного объема (всего около 60 семейств и более 13 200 видов). Таковы Tephritoidea (не менее 5 семейств, около 4200 видов), Drosophiloidea (3 семейства, около 2460 видов), Sapromyzoidea (10 семейств, около 1800 видов), Agromyzoidea (4 семейства, около 1200 видов), Heleomyzoidea (не менее 12 семейств, 2700 видов), Chloropoidea (8 семейств, около 1600 видов), Psiloidea (9 семейств, около 1000 видов), Conopoidea (2 семейства, 670 видов), Gastrophiloidea (1 семейство, 30 видов), Somatioidea (1 семейство, 2 вида), Australimyzoidea и Mormotomyioidea (в каждом по 1 семейству с единственным родом). Эти весьма многообразные мускоморфы характеризуются малым развитием хетома, как правило, мелкими размерами тела, сапробионтным, часто чисто растительноядным, эндофитным образом жизни. Паразитизм или хищничество развиваются относительно редко. Древнейшие достоверные остатки представителей этого комплекса известны из палеогена.

Третий комплекс мускоморф составлен надсемейством Syrphoidea (2 семейства, около 4900 видов) и характерен малым развитием хетома и отсутствием лобного пузыря. Личинки живут в гниющих веществах, хищничают в колониях тлей, живут в гнездах общественных перепончатокрылых, реже являются настоящими фитофагами. Одно из се-

мейств сирфоидов — Pipunculidae — внутренние паразитоиды различных цикадок. Древнейшие остатки сирфоидов известны из верхнего мела.

Наконец, последняя группировка мускоморф — надсемейство Platypezoidea (3 семейства, 150 видов) характеризуется малоспециализованным жилкованием, отсутствием лобного пузыря и умеренно развитым хетомом. Экологически эти двукрылые недостаточно изучены; известные их личинки живут в плодовых телах высших грибов или питаются плесневыми грибами. Очевиден реликтовый характер этой группы, известной еще с раннего мела, и, вероятно, древнейшей, первичной среди мускоморф.

Геологическая история двукрылых в самом кратком виде может быть описана следующим образом.

Древнейшие двукрылые, представленные, по-видимому, нимфомийиновыми и типулоидами, обнаружены в среднем или верхнем триасе Ферганы. Этот материал пока не описан и точно не определен. Очевидна лишь чрезвычайная редкость триасовых двукрылых, остатки которых составляют доли процента от общего числа насекомых. Предками двукрылых были, вероятно, скорпионницы подотряда Mesopsychina, и обособление их от этой группы можно связывать с совершенствованием локомоции и с переходом к обитанию личинок в полужидком субстрате.

В ранней юре, судя по европейским и среднеазиатским местонахождениям, существовала уже довольно богатая фауна двукрылых, в состав которой входили нимфомийиновые, типуломорфы и бибиономорфы, представленные частично особыми, вымершими группами (диктиодиптероморфы, диплополиневроморфы, Pleciodictyoidea, Protoligoneuroidea, Phragmoligoneuroidea), частично дожившими доныне (Tipuloidea, Rhaetomyioidea, Mycetophiloidea, Anisopodoidea). В ранней юре появляются первые, еще очень редкие азиломорфы (Protobrachycerontidae). К концу юры разнообразие двукрылых значительно возрастает; в позднеюрское время они, несомненно, уже стали одним из самых крупных отрядов насекомых. Характерными чертами позднеюрских фаун является обилие представителей вымерших семейств мицетофилоидов и азиломорф; из доживающих доныне семейств более или менее обильны только Limoniidae, Chaoboridae и примитивные Rhagionidae.

Раннемеловое время ознаменовалось прежде всего появлением главнейшего в современной фауне инфраотряда мускоморф, представленного здесь наиболее примитивным надсемейством Platypezoidea. Кроме того, в раннем мелу многочисленны Mycetophilidae, постепенно заменяющие мезозойские семейства мицетофилоидов. Появляются также первые Bibionoidea и Scatopsoidea. Очень характерно для юры и раннего мела обилие архаичных Chaoboridae подсемейства Chironomapterinae; лишь в конце раннего мела они теряют положение господствующей группы среди водных двукрылых, каковой становятся Chironomidae.

В позднем мелу появляются фороморфы и быстро растет разнообразие и обилие мускоморф, среди которых к концу мела уже появляются не только сирфоиды, но и представители мускоидного (*Cretophormia* McAlp.) и, возможно, конопоидного комплексов; однако они играют еще довольно скромную роль. В начале позднего мела еще отмечаются представители некоторых вымерших семейств среди Asilomorpha и, вероятно, среди Scatopsoidea, но позднее они исчезают. Можно назвать еще такие впервые появляющиеся в позднем мелу семейства, как Sciaridae, Pleciidae, Bombyliidae и (к концу эпохи) Dolichopodidae.

Палеогеновые фауны по составу семейств еще более близки к современным, чем меловая; однако в деталях можно усмотреть существенные отличия. Так, среди мускоморф еще мало представителей мускоидного комплекса, причем Tachinoidea совершенно отсутствуют. Конопоидные мускоморфы довольно обильны уже в эоцене, но и среди них нет пред-

ставителей некоторых крупных современных семейств, в частности Tephritidae. Характерно для палеогена также обилие Pleciidae и архаичных Mycetophiloidea (Keroplatidae, Macroceridae и др.). В неогене фауны двукрылых окончательно приобретают современный облик.

НАДОТРЯД VESPIDEA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Vespoides Laicharting, 1781)] (=Hymenopteroidea)

ОТРЯД VESPIDA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Vespoides Laicharting, 1781)] (=Hymenoptera)

ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫЕ

Рис. 62—66; табл. VI, фиг. 20—21

Отряд перепончатокрылых, эволюция которого подробнее рассмотрена в работах А. П. Расницына (1969, 1975, 1980), относится к числу наиболее массовых и важных групп насекомых, в значительной мере определяющих облик позднемезозойских и кайнозойских биоценозов. Число современных видов перепончатокрылых точно не определено, по-видимому, их не менее 300 тыс. Наиболее характерны для перепончатокрылых следующие признаки, помимо общих для всех Scarabaeiformes. Крылья и соответственно птероторакс резко гетерономные. Полет функционально двукрылый, причем сцепление крыльев обеспечивается крючковидными щетинками на переднем крае заднего крыла, фиксируемыми на подогнутом заднем крае переднего. Заднее крыло меньше переднего, однако до морфологической двукрылости (полной редукции пластинки заднего крыла) дело почти никогда не доходит. Жилкование бедное, более одного развилка бывает только на SC переднего крыла; RS переднего и SC заднего иногда с двумя окончаниями, остальные жилки простые. Число поперечных между основными стволами не превышает двух-трех. Ход жилок изменен резкими изгибами, связанными отчасти с тенденцией к слиянию стволов (длинный общий ствол M+CuA; в переднем крыле почти всегда слиты на некотором протяжении RS и M). Первично хорошо развиты птеростигма на переднем крыле и югальная лопасть (подгибающийся при складывании крыльев участок позади второй анальной жилки) — на заднем. Крылья в покое первично складываются облегающе или плоско, при этом у большинства низших перепончатокрылых (подотряд Siricina=Symphyta, кроме Cephoidea) и у Orussoidea среди высших (Vespina=Apocrita) шероховатое поле близ основания заднего края переднего крыла фиксируется на ценхрах — кожистых лопастинках заднеспинки. В остальных группах аппарат фиксации редуцирован, крылья в покое часто остаются поднятыми над брюшком. Широко распространена редукция жилкования вплоть до очень глубокой, когда на каждом крыле сохраняется по одной жилке (R). Сильная редукция жилкования характерна для мелких и первично мелких, но вторично увеличившихся в размере форм.

Голова с грызуще-лижущим или грызуще-сосущим ротовым аппаратом.

Почти всем перепончатокрылым свойствен чистящий аппарат передних ног, образованный искривленной шпорой голени и выемкой на нижней стороне первого членика лапки, покрытой щеткой волосков.

У большинства высших перепончатокрылых развито высоко подвижное сочленение между двумя первыми сегментами брюшка. Его появление связано с совершенствованием в использовании яйцеклада. Яйцеклад в основе примитивного строения, с третьими створками, сохраняющими функцию ножен, и приспособлен для откладки яиц в толщу более или менее однородного субстрата, а не в его скважины. Помимо откладки яиц, у Vespina яйцеклад принимает на себя функцию парализации добычи, а нередко также и защиты, и впоследствии (у жалоносных) теряет

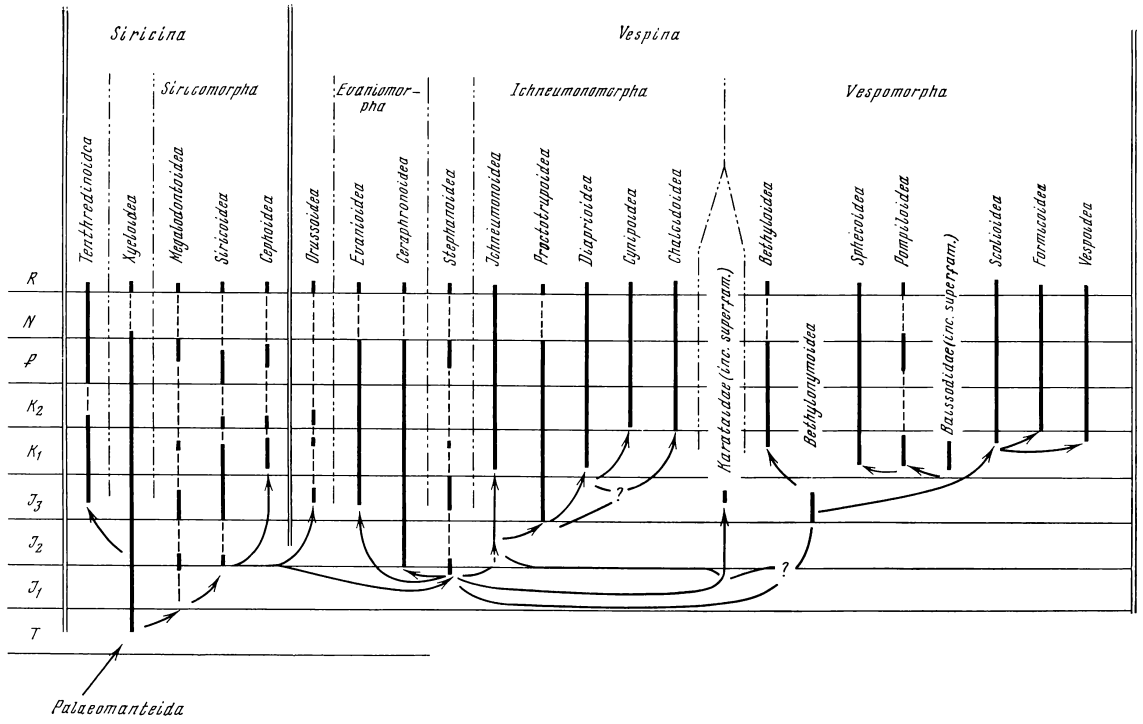
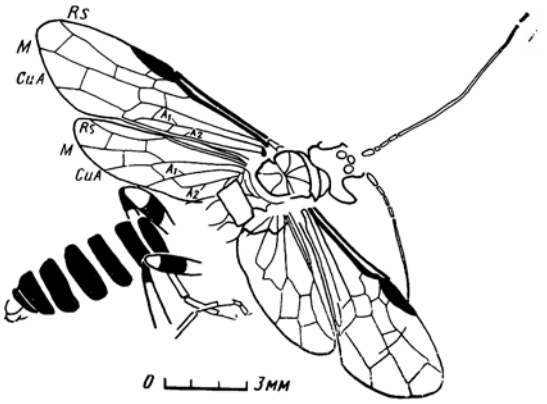


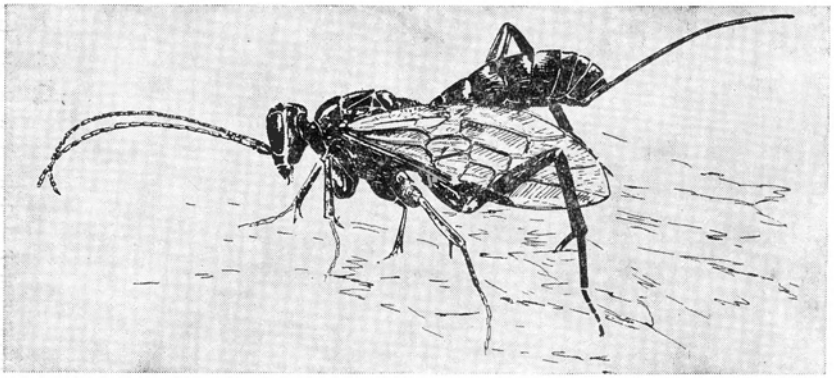
Рис. 62. Схема филогенетических отношений перепончатокрылых (Расницын, 1979)



Рис. 63. Реконструкция триасовой *Archexyela smilodon* A. Rasn. (Xyelidae); представителя предковой группы перепончатокрылых (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

Рис. 64. *Karatavites angustus* A. Rasn. (Karatavitidae); верхняя юра, Южный Казахстан (Расницын, 1975). Представитель наиболее примитивной группы высших перепончатокрылых





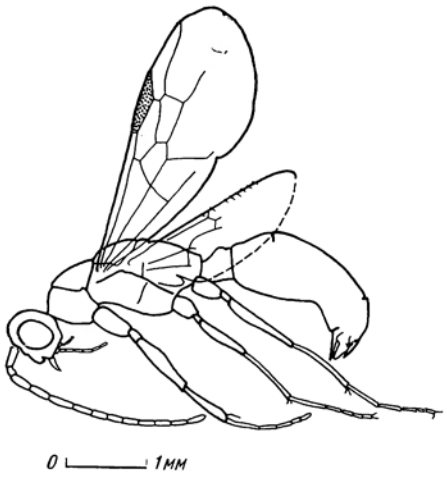


Рис. 65. Реконструкция примитивного позднеюрского наездника *Leptephialtites sp.* (Ephialtitidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

Рис. 66. Один из древнейших муравьев *Palaeomyrmex arnoldii* Dlussky (Formicidae) из верхнемеловых смол Таймыра (Длусский, 1975)

первичную функцию и становится исключительно орудием нападения и защиты.

Биологически для перепончатокрылых характерно питание живой растительной и животной пищей, реже мертвой, но лишь слабо переработанной микроорганизмами (мертвая древесина у Siricoidea, свежеубитые насекомые у некоторых жалоносных). Первичная пища перепончатокрылых — пыльца растений, у личинок она сохранилась только у *Xyela* Dalm. (Xyelidae), у имаго широко распространена и поныне.

Сложность и лабильность адаптивного поведения, общеизвестная для высших перепончатокрылых, в большой мере свойственна по-видимому, и более примитивным формам. Во всяком случае, сравнение низших перепончатокрылых надсемейств Tenthredinoidea и Megalodontoidea с такой молодой и, казалось бы, прогрессивной группой, как бабочки, с которыми эти насекомые весьма сходны по строению и биологии личинок, показало в среднем значительно более высокую индивидуальную устойчивость низших перепончатокрылых (Расницын, 1969). Эта устойчивость едва ли может объясняться чем-либо, кроме большей сложности поведения.

Отряд перепончатокрылых делится на два подотряда — низших (Siricina=Symphyta) и высших перепончатокрылых (Vespina=Apocrita). В первом подотряде выделены три инфраотряда — Xyelomorpha, Tenthredinomorpha и Siricomorpha, причем первые два включают по одному надсемейству, а Xyelomorpha представлены и единственным семейством (Xyelidae). Siricomorpha включают три надсемейства — Megalodontoidea, Siricoidea и Cephoidea, последнее из которых монотипическое. В Vespina выделено пять инфраотрядов — Stephanomorpha, Orussomorpha, Evaniomorpha, Ichneumonomorpha и Vespomorpha. Первые два состоят из одного надсемейства каждый, третий из двух (Evanioidea и Ceraphronoidea). Последние два инфраотряда, включающие основную массу видов перепончатокрылых, велики и по числу надсемейств (и семейств). Ichneumonomorpha объединяют пять надсемейств (Ichneumonoidea, Proctotrupoidea, Diaprioidea, Cynipoidea и Chalcidoidea), Vespomorpha — семь (Bethylonymoidea, Bethyloidea, Pompiloidea, Sphecoidea, Scolioidea, Vespoidea и Formicoidea).

Биологически низшие перепончатокрылые развиваются как фитофаги (обычно — филлофаги, реже — ксило-, палино-, карпофаги и т. д.), высшие — энтомофаги (иногда — вторичные фитофаги). Для высших перепончатокрылых характерна экологическая радиация в разных направлениях от общего исходного состояния (паразитизм на постоянно парализуемой скрытоживущей добыче) — к временной парализации и далее часто к развитию на открытоживущих жертвах и к эндопаразитизму (наиболее характерно для различных Ichneumonomorpha) или к транспортировке добычи и устройству специальных гнезд для нее и для своего потомства (большинство Vespomorpha). На основе последнего варианта нередко развивается общественный образ жизни.

Палеонтологическая история перепончатокрылых начинается со второй половины триаса. В это время в Средней Азии существовала уже довольно богатая фауна примитивных Xyelidae — семейства, предкового для остальных перепончатокрылых. Остаток перепончатокрылого, очень близкого к среднеазиатским, найден и в приблизительно одновозрастных отложениях Австралии.

В начале юрского периода (ранний лейас) в среднеазиатской фауне (другие фауны перепончатокрылых этого возраста не известны) появилось на фоне доминирования ксиелид еще одно семейство низших перепончатокрылых (Megalodontoidea, ?Xyelydidae). В более поздней — ранне- или среднеюрской фауне Средней Азии доминирование перешло к примитивным мегалодонтоидам (Xyelydidae) и сирикоидам (Gigasiricidae, Sepulcidae, Pararchexyelidae) и появились первые, еще очень

примитивные представители высших перепончатокрылых (Karatavitidae). В Сибири в ранней или средней юре сохранялось доминирование ксиелид, но появились гораздо более продвинутые, чем в Средней Азии, высшие перепончатокрылые (Ceraphronoidea: Megalyridae). В Китае в приблизительно одновозрастных отложениях найден остаток также сравнительно продвинутого высшего перепончатокрылого (Proctotrupoidea: Mesoserphidae).

В позднеюрское время на территории Юж. Казахстана существовала уже очень богатая и разнообразная, хотя и довольно архаичная фауна перепончатокрылых. К этому времени появились все инфраотряды и многие надсемейства, доминирование здесь перешло к нескольким примитивным группам высших перепончатокрылых (Stephanoidea: Ephialtitidae; Evanioidea: Praeaulacidae; Proctotrupoidea: Mesoserphidae) и в меньшей степени — к сирикоидам семейства Anaxyelidae. Современные семейства составляли в этой фауне еще значительно менее половины общего числа.

Позднеюрские перепончатокрылые известны и из других регионов (Зап. Европа, Забайкалье), однако данные по этим фаунам невелики. В Зап. Европе найдены только своеобразные сирикоиды семейства Myrmiciidae (=Pseudosiricidae), в Забайкалье фауна (не исключено, что несколько более древняя — среднеюрская) разнообразнее. Доминирование здесь осталось за низшими перепончатокрылыми (Megalodontoidea и редкие Xyelidae), но присутствовали и высшие (Megalyridae, Mesoserphidae и Bethylonymidae). Таксономически эта фауна очень близка к казахстанской (в основном виды тех же или близких родов), отличаясь преимущественно более узким спектром жизненных форм (подобно ранне- или среднеюрским и раннемеловым фаунам Сибири, здесь отсутствуют или по крайней мере редки обитатели древесины — ксилофаги Siricoidea и их паразиты из числа высших перепончатокрылых).

Перепончатокрылые раннего мела, точнее неокома (приблизительно первые две трети раннемеловой эпохи), известны из довольно большого числа точек на территории Евразии, но материал из них невелик. Из нижнего неокома Испании известна одна находка высшего перепончатокрылого, весьма близкого к позднеюрским (Ephialtitidae). В остальных местонахождениях, вероятно, более молодого возраста (Забайкалье, Монголия, Сев. Китай, Англия), высшие перепончатокрылые в огромном большинстве уже сильно отличались от юрских. Низшие перепончатокрылые были представлены преимущественно ксиелидами; последние особенно многочисленны были в том варианте фауны, который существовал в более прохладных условиях. В более термофильном варианте доминирование принадлежало высшим перепончатокрылым, и, в частности, группам, не известным в юре (Ichneumonidae, Proctotrupidae и настоящие, хотя еще примитивные, жалоносные, преимущественно Sphecidae и Baissodidae). Жалоносные и Ichneumonidae, как известно, играют важную роль в кайнозойских энтомофаунах. Вместе с найденными здесь первыми перепончатокрылыми, связанными с покрытосеменными растениями (Cephidae в более термофильном варианте фауны, Xyelidae Macroxyelini в менее термофильном), они придавали фауне неокома облик, сильно продвинутый по сравнению с юрой и уже довольно близкий к современному. Семейства, не доживающие до современности, составляли в этой фауне уже явное меньшинство.

В позднем неокоме или апте, судя по фауне Бон-Цагана в Монголии, появляются многие перепончатокрылые, характерные для позднего мела и кайнозоя (Tenthredinidae, Aulacidae s. l., Trigonalidae, продвинутые Ichneumonidae Scelionidae, Scoliidae, Masaridae) или только для позднего мела (Cretevaniidae, Stigmaphronidae). По-видимому, в еще более молодых отложениях (апт или альб Забайкалья) найдены 2 остатка архаичных, характерных для юры перепончатокрылых из семейства Xye-

lotomidae и Megalyridae (о временной экспансии реликтов в это время подробнее см. раздел III).

Позднемеловые перепончатокрылые известны по обширным материалам из смол Таймыра, Канады и некоторых других районов и по коллекциям отпечатков из Магаданской обл. и Юж. Казахстана. В позднемеловое время появляются многочисленные группы перепончатокрылых, характерные для кайнозоя, среди которых следует особо упомянуть муравьев. В южных районах они доминировали среди крупных перепончатокрылых, на северо-востоке Азии доминантами были Ichneumonidae. Среди мелких перепончатокрылых, известных по включениям в ископаемых смолах, в начале позднего мела резко доминировали Scelionidae, в середине — Scelionidae и Serphitidae. В конце эпохи роль обеих групп падает, и фауна становится более полидоминантной. Роль вымерших и ныне реликтовых семейств перепончатокрылых в позднемеловое время была весьма невелика (единственное исключение — Serphitidae), однако по общему облику эта фауна заметно отличалась от более молодых.

Палеогеновые перепончатокрылые на уровне семейства уже практически не отличались от современных. Эволюция отряда в течение палеогена и неогена затрагивала в основном низшие таксономические уровни, а также соотношения между некоторыми семействами. Можно отметить, в частности, что в середине кайнозоя (конец олигоцена — начало миоцена) сильно увеличилась численность пчел (особенно одиночных) и паразитов высших мух и настоящих галлиц, а среди муравьев резко падает роль Dolichoderinae, уступающих свое место подсемейству Myrmicinae.

В общем, в истории перепончатокрылых можно выделить несколько последовательных (в эволюционном, но не всегда в строго хронологическом отношении) комплексов фаун: 1) триасово-раннелейасовый (появление и первичное доминирование Xyelidae, в лейасе появление первых представителей других групп; этот этап, вероятно, заслуживает расчленения на триасовый и раннелейасовый, но данные по последнему отрезку пока недостаточны для этого), 2) ранне-среднеюрский среднеазиатский (расцвет низших перепончатокрылых, первое появление высших), 3) средне-позднеюрский, может быть, включая часть ранней юры и самое начало раннего мела (расцвет архаичных высших перепончатокрылых, рост разнообразных низших), 4) неоком, вероятно, кроме раннего (появление новой, более продвинутой фауны высших перепончатокрылых), 5) апт-альб (вымирание фауны неокома и кратковременный расцвет реликтов), 6) альб-ныне, т. е. кайнофит (появление фауны современного типа и постепенное ее изменение). Кайнофитный этап может быть разбит на три: а) позднемеловой (доминирование сцелионид среди мелких перепончатокрылых, б) палеогеновый (доминирование Formicinae и Dolichoderinae среди муравьев) и в) неогеновый — современный (доминирование Formicinae и Myrmicinae). Приведенная периодизация истории перепончатокрылых носит предварительный характер.

ИНФРАКЛАСС LIBELLULONES LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Libelluloides Laicharting, 1781)]

СТРЕКОЗООБРАЗНЫЕ

Этот высокоспециализированный ныне инфракласс насекомых отделился от примитивных скарабеоновых еще в раннем карбоне. Масштаб изменений стрекозообразных настолько велик, что заставляет присвоить им ранг инфракласса. Наряду с сохранением столь примитивной особенности, как отсутствие криптостернии, стрекозообразные характеризуются развитием только им присущего прямомышечного мотора крыльев,

обе пары которых совершают несинхронные взмахи посредством сильно развитых плевральных мышц. Эта характерная черта стрекоз обусловила и своеобразие скелета грудного отдела тела, построенного преимущественно из плевральных склеритов. Тергальные склериты птероторакса резко сокращены в размерах, что обусловлено редукцией продольных и дорзовентральных мышц. Другая специализация стрекоз заключается в образовании своеобразного вторичного копулятивного аппарата самцов на передних стернитах брюшка наряду с редукцией первичных придатков на конце брюшка. Наконец, очень характерны специализации личинок стрекоз, выработавших особую хватательную маску (видоизмененную нижнюю губу) и дыхательно-локомоционный анальный аппарат. Что особенно важно, все эти специализации носят ярко выраженный синапоморфный характер, четко доказывая филогенетическое единство всей этой группы.

Инфракласс включает один обширный отряд стрекоз (Libellulida).

ОТРЯД LIBELLULIDA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Libelluloides Laicharting, 1781)] (=Odonata)

СТРЕКОЗЫ

Рис. 67—69; табл. VII, фиг. 22—23

Средней величины или крупные насекомые с неполным превращением, хищные и в имагинальной, и в личиночной фазе. Голова очень подвижна, с большими фасеточными глазами. Антенны короткие, щетинковидные, состоят из 3—7 члеников. Небольшая переднегрудь подвижна относительно мощного птероторакса, образованного слившимися средне- и заднегрудью. Их тергиты и стерниты малы, плевриты большие. Ноги выдвинуты далеко вперед благодаря косому положению крылоносных сегментов. Голени и бедра вооружены многочисленными шипами и щетинками; лапки 3—5-члениковые; при ловле добычи ноги образуют «ловчую корзину». Особенностью летательного аппарата стрекоз является мощный мотор, составленный комплексом плевральных мышц прямого действия, обусловливающих функциональную четырехкрылость. Крылья в основе гомономные, удлиненные, в покое либо распростерты в стороны, либо складываются над брюшком дорзальными поверхностями внутрь. Брюшко состоит из 10 видимых сегментов, почти всегда длинное, цилиндрическое; тергиты покрывают 1/2—2/3 сегмента, стерниты развиты слабо. Брюшко заканчивается у обоих полов верхними анальными придатками, морфологически церками. У самцов, кроме того, имеются нижние анальные придатки, парные парапрокты или непарный эпипрокт. Анальные придатки самцов служат для укрепления на голове или переднеспинке самки при спаривании. Половое отверстие самца находится на IX стерните, а копулятивный аппарат — на II. Это важная морфологическая особенность отряда, отличающая его от всех других насекомых. Половое отверстие самки лежит между VIII и IX сегментами и у некоторых стрекоз снабжено яйцекладом.

Личинки мезо-кайнозойских стрекоз водные и мало похожи на взрослую крылатую форму. Голова малоподвижна, прикрепляется к переднегруди широким основанием. Своеобразно строение так называемой «маски», высоко специализированной как хватательный орган нижней губы. Три пары ходильных ног; известны личинки вымерших стрекоз с плавательными ногами (Hemeroscopidae). Брюшко личинок Libellulomorpha заканчивается анальной пирамидой, состоящей из эпипрокта, парапроктов и церок. Длина и взаимное расположение частей пирамиды зависят от способности личинок к плаванию способом реактивного движения. Органом дыхания у таких личинок являются трахейные жабры прямой кишки. У личинок раннемеловых Hemeroscopidae (Cordulegas-

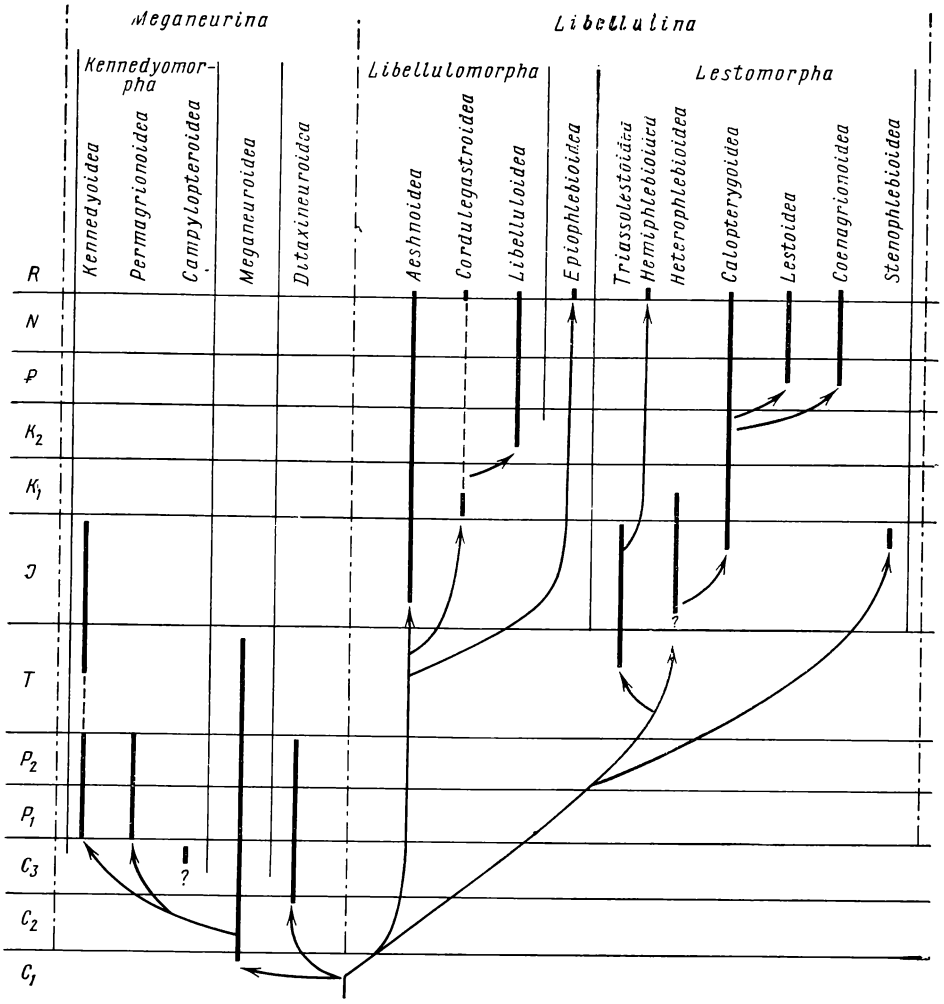


Рис. 67. Схема филогенетических отношений стрекоз

troidea) анальная пирамида еще не сформирована: эпипрокт и парапрокты расположены обособленно. У Lestomorpha брюшко заканчивается тремя каудальными «жабрами», листовидно расширенными эпипроктом и парапроктами. При передвижении эти сложенные вместе пластинки действуют как гребная лопасть. Личинки палеозойских стрекоз вели, возможно, наземный образ жизни. На это прежде всего указывает полное отсутствие остатков личинок в отложениях древнее триасовых при довольно большом числе находок имаго.

Стрекозы распространены по всему земному шару, но особенно многочисленны в областях с жарким и влажным климатом. В настоящее время известно около 4000 видов стрекоз и около 500 родов, относящихся к 24 семействам.

В прошлом стрекозы были также многочисленны и разнообразны. Об этом свидетельствуют довольно частые находки остатков стрекоз в отложениях разных геологических возрастов, начиная с карбона. Всего известно около 300 ископаемых видов, 50 родов и 30 семейств.

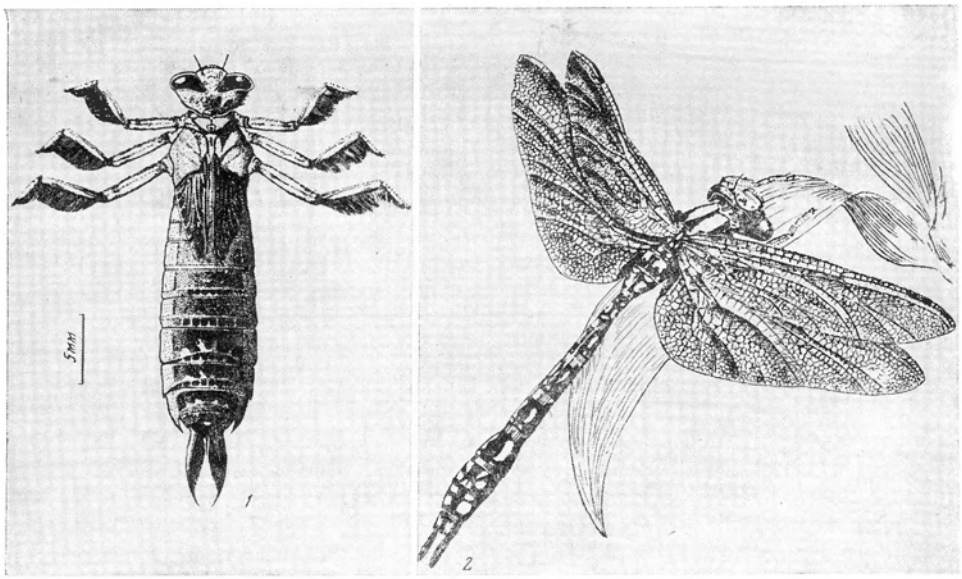
Система отряда недостаточно разработана, в особенности по отношению к палеозойским и мезозойским группам. Ранг принятых ныне подотрядов представляется завышенным, более соответствующим инфраотрядам других насекомых, тогда как подотрядам скорее отвечают



Рис. 68. Реконструкция одной из примитивных палеозойских стрекоз, позднепермской *Arctotypus sp.* (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

Рис. 69. Примитивная разнокрылая стрекоза *Hemeroscopus baissicus* Prit. (Hemeroscopidae); характерная для отложений некоторых из раннемеловых озер Забайкалья и Монголии

1 — личинка (Притыкина, 1977), *2* — реконструкция имаго (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)



группы типа «Permodonata» и «Neodonata» по Мартынову (1927, 1928); здесь приняты подотряды Meganeurina Handlirsch, 1907 [nom. transl. Pritykina, hic (ex Meganeuridae Handlirsch, 1907)] (=Permodonata) и Libellulina Laicharting, 1781 [nom. transl. Pritykina, hic (ex Libelluloides Laicharting, 1781)].

Палеозойские Meganeurina обладали пятичлениковыми лапками, относительно небольшой головой и мало специализированными крыльями, в то время как мезо-кайнозойские Libellulina характеризуются трехчлениковыми лапками, специализированными крыльями, крупной головой. Эти черты главных подразделений отряда показывают большую специализацию мезо-кайнозойского подотряда, выработавшего совершенный полет.

Подотряд Meganeurina включает три описанных инфраотряда и один неописанный инфраотряд стебельчатокрылых стрекоз, близкий к Mega-

neuromorpha из триаса Средней Азии. К инфраотряду Meganeuromorpha Handlirsch, 1907 [nom. transl. Prityкina, hic (ex Meganeuridae Handlirsch., 1907)] (=Meganisoptera) относятся крупные и гигантские стрекозы с размахом крыльев до 70 см. Глаза не соприкасаются на темени, ноги крепкие, довольно толстые; умеренно длинное широкое брюшко заканчивается широкими листообразными придатками. Основание крыла широкое, заднее крыло несколько шире переднего. Узелок, птеростигма и дискоидальная ячейка отсутствуют. Поперечные жилки многочисленны и неправильны или немногочисленны, с остатками архедиктия между ними. Длина крыла 40—310 мм. В инфраотряде 4 семейства (Erasipteridae, Paralogidae, Meganeuridae, Triadotypidae) и 14 родов из намюра Чехословакии, верхнего карбона Сев. Америки и Зап. Европы, перми Сев. Америки, Европы и Азии, триаса Европы и Азии.

К инфраотряду Ditaxineuromorpha Tillyard, 1925 [nom. transl. Prityкina, hic (ex Ditaxineuridae Tillyard, 1925)] (=Permanisoptera) относятся средней величины стрекозы с умеренно толстым брюшком. Крылья в покое распростерты в стороны; основания крыльев широкие; заднее крыло немного шире переднего, узелок примитивный, расположен на границе апикальной трети крыла; птеростигма неправильной формы, не ограничена жилками. Сеть поперечных жилок умеренно густая. Длина крыла 26—60 мм. Описаны 4 семейства (Ditaxineuridae, Polytaxineuridae, Callimokaltaniidae, Permaeschnidae) и 6 родов из верхнего карбона Сибири, нижней перми Сев. Америки и Европы, верхней перми Австралии.

К инфраотряду Kennedyomorpha Tillyard, 1923 [nom. transl. Prityкina, hic (ex Kennedyidae Tillyard, 1923)] (=Protozygoptera+Archizygoptera) принадлежат мелкие и средней величины стрекозы. Крылья резко стебельчатые (сильнее, чем у Lestomorpha), в покое косо складываются над брюшком дорзальными поверхностями внутрь. Узелок развит в разной степени, у всех представителей инфраотряда имеется птеростигма. Передние и задние крылья не отличаются ни по ширине, ни по жилкованию. Длина крыла 12—90 мм. Своеобразно строение ног кеннедиоморф (по материалам из нижней перми Урала, Чекарда). Тазики необыкновенно длинные, составляют 2/3 длины голени, расставлены в основании и соприкасаются вершинами. Толстые изогнутые бедра и голени складываются таким образом, что их внутренние поверхности почти соприкасаются. «Ловчая корзина» не выражена, передние и задние ноги почти одинаковой длины и сравнительно мало выдвинуты вперед. Судя по строению ног, кеннедиоморфы схватывали сидящих насекомых, прилагая значительное усилие, чтобы оторвать их от субстрата. Инфраотряд включает 3 надсемейства, 7 семейств (Kennedyidae, Permagrionidae, Permolestidae, Solikamptilonidae, Permepallagidae, Protomyrmeleontidae, Campylopteridae) и 23 рода с 37 видами из верхнего карбона Западной Европы, нижней перми Сев. Америки и Урала, верхней перми Фольклендских островов, верхней перми Архангельской обл., верхнего триаса Австралии и Средней Азии, нижней юры Зап. Европы и верхней юры Казахстана.

Подотряд Libellulina включает три инфраотряда, из которых Libellulomorpha Laicharting, 1781 [nom. transl. Prityкina, hic (ex Libelluloides Laicharting, 1781)] (=Anisoptera) объединяет в основном средних и крупных стрекоз, крылья которых имеют широкие основания и в покое распростерты в стороны. Заднее крыло значительно шире переднего, особенно в базальной трети. Основной орган дыхания личинки — кишечные жабры. Анальные придатки личинки — простые трехгранные выросты, заостренные на конце, служат для умерщвления добычи и защиты от врагов; у личинок, способных к реактивному движению, они образуют анальную пирамиду. Инфраотряд известен с ранней юры доныне, включает 4 вымерших семейства (Liassogomphidae, Aeschnidiidae, Ak-

tassiidae и Hemeroscopidae) и 6 современных, имеющих также и ископаемых представителей (Aeshnidae, Petaluridae, Gomphidae, Corduliidae, Cordulegastridae и Libellulidae). Около 350 родов с учетом ископаемых.

Особый инфраотряд Epiophlebiomorpha Muttkowski, 1911 [nom. transl. Pritykina, hic (ex Epiophlebiidae Muttkowski, 1911)] (=Anisozygoptera p. p.) образует реликтовое современное монотипическое семейство Epiophlebiidae, неизвестное в ископаемом состоянии и распространенное в числе двух видов в Азии.

Обширный инфраотряд Lestomorpha Calvert, 1901 [nom. transl. Pritykina, hic (ex Lestinae Calvert, 1901)] включает шесть надсемейств, которые раньше помещались в подотряды Anisozygoptera и Zygoptera. Характерная особенность этого инфраотряда заключается в тенденции к сужению крыла с образованием стебелька и в развитии особых листовидных жабр на конце брюшка личинки, служащих органом не только дыхания, но и плавания.

Два надсемейства инфраотряда вымершие: Heterophlebioidea с восемью семействами (Triassolestidae, Oreopteridae, Archithemistidae, Liassophlebiidae, Karatawiidae, Heterophlebiidae, Tarsophlebiidae, Isophlebiidae) известно с позднего триаса или ранней юры до раннего мела, отличается упрощением дискоидальной ячейки переднего крыла, и надсемейство Stenophlebioidea с единственным позднеюрским семейством, обладающее различными плезиоморфиями.

Реликтовое современное надсемейство Hemiphlebioidea с единственным монотипическим семейством характеризуется процессами мельчания и филетически родственно триассолестидам.

Три надсемейства лестоморф — Calopterygoidea, Lestoidea и Coenagrionoidea — богато представлены в кайнозойской фауне, в том числе и в современной. Надсемейство Calopterygoidea наиболее древнее и, по-видимому, исходное для других. Оно включает девять семейств, из которых одно юрское (Steleopteridae), одно эоценовое (Zacallitidae), пять современных известных с позднего мела (Pseudolestidae) или палеогена (Amphipterygidae, Calopterygidae, Polythoridae, Epallagidae) доныне, два семейства только в современной фауне (Heliocharitidae, Chlorocyphidae).

Надсемейство Lestoidea объединяет три семейства, из которых Perilestidae известны с эоцена, Lestidae — с олигоцена доныне, а Chlorolestidae лишь из современной фауны. В надсемействе Coenagrionoidea шесть семейств, причем Megapodagrionidae и Platycnemididae известны с эоцена, Coenagrionidae с олигоцена доныне, а Platystictidae, Protoneuridae и Pseudostigmatidae представлены лишь в современной фауне.

Геологическая история стрекоз начинается с карбона. Из конца нижнего карбона (намюр) Чехословакии описан древнейший вид отряда *Erasipteron larischi* Pruvost, примитивный представитель инфраотряда Meganeuromorpha. В позднем карбоне гигантские стрекозы становятся обычными; они описаны из Сев. Америки (2 рода), Англии (1 род) и Франции (1 род). Два других палеозойских инфраотряда — Ditaxineuromorpha и Kennedyomorpha — имеют по одному каменноугольному представителю.

В перми стрекозы представлены теми же инфраотрядами, что и в карбоне, но их разнообразие резко увеличивается. Остатки пермских стрекоз найдены в Сев. Америке, Европе, Средней Азии и Австралии. В перми СССР разнообразие Meganeuromorpha невелико, они представлены только подсемейством Typinae (Meganeuridae). Фауна стрекоз ранней и поздней перми мало различается, лишь комплекс раннепермских стрекоз Сев. Америки отличается бо́льшим разнообразием меганеврид. Личинки палеозойских стрекоз совершенно неизвестны, что наводит на мысль об их наземном образе жизни.

Находки триасовых стрекоз сравнительно немногочисленны. Из нижнего триаса Европы описан один род Meganeuromorpha. Лучше известны стрекозы второй половины триаса по находкам в Юж. Африке, Австралии, на Украине и особенно в Средней Азии (Джяйляучо). Фауна эта имеет еще в значительной степени пермский облик: только один вид из 29 принадлежит мезо-кайнозойскому инфраотряду Lestomorpha, но и он представляет эндемичное для триаса и ранней юры семейство. Господствуют инфраотряды палеозойского подотряда Meganeurina — Kennedyomorpha, Meganeuromorpha и неописанный инфраотряд стебельчатокрылых стрекоз, близкий к Meganeuromorpha. В верхнем триасе Украины (Гаражовка) найдены древнейшие остатки личинок лестоморф (не описаны).

В юре на смену палеозойским инфраотрядам пришли инфраотряды мезо-кайнозойской группы: Libellulomorpha и Lestomorpha, имеющие водных личинок и более совершенный летательный аппарат. Юрские стрекозы известны из многих местонахождений в Зап. Европе, Сибири и Средней Азии, Антарктиде, Китае и Монголии. На территории СССР их остатки собраны не менее чем в 20 точках, преимущественно в Средней Азии. Раннеюрские стрекозы Средней Азии относятся к широко распространенным в юре семействам инфраотряда Lestomorpha: Liassophlebiidae, Karatawiidae, Architemistidae и Oreopteridae. Наиболее многочисленны Liassophlebiidae, к которым принадлежат также все раннеюрские стрекозы Сибири. Возможно, однообразие сибирской фауны сравнительно с таковой Средней Азии объясняется более прохладным климатом.

Для фауны ранней юры Зап. Европы характерны разнообразные Heterophlebioidea, самые примитивные из Lestomorpha, здесь же найдены Libellulomorpha — вымершие Liassogomphidae и доживающие доныне Gomphidae. По-видимому, инфраотряд Libellulomorpha в этих фаунах имел второстепенное значение сравнительно с Lestomorpha. В поздней юре Зап. Европы (Зольнгофен) большая часть видов уже принадлежала Libellulomorpha. Одновременно шло распространение инфраотряда на восток. В верхней юре Казахстана Libellulomorpha многочисленны, хотя и в меньшей степени, чем в Зольнгофене. Это может быть связано с климатическими условиями. В Сибири и Монголии Libellulomorpha появляются лишь начиная с раннего мела, а в поздней юре здесь обнаружены только Karatawiidae, Tarsophlebiidae и «*Samarura*» (личинки Heterophlebioidea). Обедненность сибирской фауны, вероятно, связана с климатом.

В целом юрская фауна ближе к меловой, чем к триасовой. Только одно семейство Protomyrmeleontidae перешло из триаса в юру, в то же время для юры и мела известно 6 общих семейств: Aeshnidae, Petaluridae, Gomphidae, Aeschnidiidae, Karatawiidae и Tarsophlebiidae. На протяжении юрского периода существенных изменений в составе отряда не происходит, лишь увеличивается разнообразие появившихся в ранней юре групп.

Местонахождения неокома (нижняя часть нижнего мела) Забайкалья и Монголии имеют фауну, близкую к позднеюрской. Heterophlebioidea очень редки и к середине мела вымирают. В Забайкалье найдено по одному роду из типичных позднеюрских семейств Tarsophlebiidae и Karatawiidae, причем первое представлено тем же родом *Turanophlebia* Prit., что в юре Каратау. Доминируют Hemeroscopidae, встречены также Aeshnidae и Aeschnidiidae. В конце раннего мела (апт-альб) найдены преимущественно Heterophlebioidea, а также Aeschnidiidae. Сообщение Р. Вуттона (Wootton, 1972) о нахождении остатка Libellulidae в пограничных отложения юры и мела Испании не подтвердилось.

Немногочисленные верхнемеловые (туронские) стрекозы найдены на территории СССР в Казахстане (Кзыл-Жар) и Зап. Сибири (Кемь). Эта

фауна резко отличается от раннемеловой. Из всех известных ранее семейств здесь найдены только Aeshnidae, но и они представлены не Gomphaeschninae, как в раннем мелу, а другим, более продвинутым подсемейством (пока не описано); впервые появляются Libellulidae и Pseudolestidae. Еще более молодая маастрихт-датская фауна Приамурья (Архара) отличается разнообразием Calopterygoidea, в том числе характерных для палеогена Pseudolestidae. В общем фауна стрекоз позднего мела имеет уже вполне кайнозойский облик.

Кайнозойская фауна стрекоз в общих чертах соответствует современной, причем палеогеновая по соотношению инфраотрядов ближе к позднемеловой (доминируют Lestomorpha), неогеновая — к современной (доминируют Libellulomorpha, в основном Libellulidae). Наблюдаемая среди стрекоз в конце палеогена — начале неогена эволюционная смена (исчезновение Zacallitidae и Pseudolestidae палеогенового типа, расцвет Libelluloidea) — пожалуй, самое крупное изменение среди насекомых в это время.

Наши представления о филогении стрекоз изображены на рис. 67. Основные работы по систематике и филогении стрекоз принадлежат А. Гандлиршу (Handlirsch, 1906—1908), Р. Тильярду (Tillyard, 1929), Ф. Фрэзеру (Fraser, 1957), Ф. Карпентеру (Carpenter, 1931) и А. В. Мартынову (1938а). Палеонтологические данные по отряду в основном сведены Б. Б. Родендорфом (1962), а для мела — В. В. Жерихиным (1978), юрская и раннемеловая фауна стрекоз описывалась Л. Н. Притыкиной (1968, 1970, 1977).

ИНФРАКЛАСС GRYLLONES LAICHARTING, 1781

[nom. transl. A. Rasnitsyn, 1976
(ex Grylloides Laicharting, 1781] (=Polyneoptera)

ГРИЛЛОНОВЫЕ

Инфракласс характеризуется прежде всего плоским или облегающим складыванием крыльев с подгибанием всей или почти всей анальной области заднего крыла, а также сохранением ряда примитивных особенностей, унаследованных от паолиидовых: птероторакс с наружными стернитами, т. е. без криптостернии; стили девятого сегмента у самца не выполняют хватательной функции, у самки стили и кокситы первично (у некоторых примитивных тараканових и гриллоблаттидовых) короткие, далеко не достигают вершины яйцеклада, хотя и объединены с ним. Обычно кокситы удлиненные и принимают активное участие в проникновении в субстрат, но никогда не превращаются в ножны яйцеклада, как у большинства скарабеоновых. Онтогенез эмбрионизованный, с сильно адультизированной первой постэмбриональной стадией (выходит из яйца с развитыми глазками и сложными глазами и полностью расчлененными ногами), соответствующей стадии нимфы; дальнейшее развитие плавное, постепенное. Эти особенности развития, связанные со сходным, по крайней мере первично, образом жизни бескрылых и крылатых стадий (исходно — в полостях в скоплениях крупномерных растительных остатков, т. е. в «макроподстилке») возникли не одновременно со становлением инфракласса, поскольку еще у пермских Grylloblattida (=Protoblattodea s. l.) нимфы некоторых семейств обладали трех- или четырехчлениковыми лапками при пятичлениковых у имаго. Наиболее примитивные гриллоновые, в частности некоторые Grylloblattida (Atactophlebiidae, Narkemidae), еще сохраняли имагинальные линьки и соответственно стадии субимаго. Исходный режим питания не вполне ясен, скорее всего это была сапрофагия, чистая или дополненная более или менее случайным хищничеством. Питание генеративными частями растений и специализованное хищничество кажутся

менее вероятными для примитивных крупных насекомых, тесно связанных со скважинами «макроподстилки».

Гриллоновые принимаются здесь в составе четырех надотрядов (Blattidea, Perlidea, Geraridea и Gryllidea) без выделения когорт. Взаимоотношения между надотрядами представляются сейчас в следующем виде. Все четыре надотряда обладают как апоморфными, так и плезиоморфными признаками: Blattidea и Perlidea первично сохраняют более или менее скрытый образ жизни и примитивное строение переднеспинки с обособленными, более или менее утоньшенными параноталиями, нередко снабженными «жилкованием». При этом у тараканообразных изменено строение анальной области переднего крыла, превращенной в характерный «тараканий» клавус, более или менее ланцетной или овальной формы с дугообразно изогнутыми жилками. У веснянкообразных CuA заднего крыла угловато изогнута в месте впадения M_5 (вторично в этом месте часто возникает анастомоз M+CuA). Geraridea и Gryllidea сохраняют примитивное строение анальной области переднего крыла (как у Perlidea) и CuA заднего крыла (как у Blattidea), но параноталии переднеспинки сокращены в размерах и слабо обособлены. Далее, оба надотряда, по-видимому, с самого начала утратили сапрофагию и скрытый образ жизни и стали хищными, открытоживущими насекомыми. Кроме того, у прямокрылообразных (Gryllidea) очень рано развились прыгательные задние ноги, обеспечивающие в отличие от полета определенную безопасность от хищников не только для взрослых насекомых, но и для нимф (о происхождении палочников от прыгающих форм свидетельствует строение задних ног у триасовой *Prochresmoda* Sharov), и прекостальное поле, отделенное выпуклой «костальной» жилкой. Скорее всего, «свободная C» представляет собой обособленную переднюю ветвь SC или же превратившийся в жилку перегиб мембраны крыла. На последнее указывает существование такого перегиба у некоторых примитивных Grylloblattida, в частности у *Narkemina angustata* Mart. В других случаях, например у *Aenigmidelia incredibilis* Shar. и *Euryptilodes cascus* Shar. (Grylloblattida), да и у других гриллоновых «свободная C» больше похожа на обособленную ветвь SC. Аналогичное образование встречается и в других группах насекомых.

Описанное распределение признаков по надотрядам Gryllones указывает, что ни один из них не был, по-видимому, предком для других надотрядов и что предковая группа инфракласса не известна. Не исключено, однако, что такую группу могут представлять какие-то из уже описанных карбоновых насекомых, известных лишь по изолированным передним крыльям, такие, как *Coselia* Bolton, *Omalia* Van Beneden et Coemans, *Thoronysis* Handl., *Merlenbachia* Waterlot, *Pachytylopsis* de Borre, *Schuchertella* Handl., *Protocollaria* Brongn., *Prototettix* Giebel., *Homalophlebia* Brongn. и другие.

Древнейшие из несомненных Gryllones, а именно некоторые тараканы, известны из самых древних посленамюрских отложений (указание Durden, 1969, на присутствие их остатков в самых верхних слоях намюра, по-видимому, нуждается в более надежном доказательстве намюрского возраста соответствующих отложений). Причиной возврата первичных гриллоновых к скрытому образу жизни могло быть появление активных хищников — стрекоз, появившихся не позднее позднего намюра. Определенное влияние на этот процесс могли оказать и насекомоядные позвоночные карбона, так как в это время у ряда открытоживущих насекомых, включая и гриллоновых (некоторые Gerarida), появляется вооружение из мощных шипов на теле, для которого трудно предположить иную адаптивную роль, чем защита от позвоночных.

НАДОТРЯД BLATTIDEA LATREILLE, 1810

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Blattariae Latreille, 1810)]

ТАРАКАНООБРАЗНЫЕ

Тараканообразные первично сохраняют такие плезиоморфные признаки, как широкие обособленные параноталии (переднеспинка у карбоновых тараканов нередко утоньшенная и со следами «жилок») и плавно изогнутая в основании CuA заднего крыла. В то же время анальная область их переднего крыла превращена в характерный «тараканий» клавус (рис. 71—74); у большинства термитов, кроме Mastotermitidae, он вторично редуцирован. Для современных представителей надотряда характерен также перфорированный мост тенториума и мозг с относительно очень крупными грибовидными телами. Существует также ряд характерных тенденций в морфологической эволюции надотряда, особенностей, едва ли свойственных общему предку, но рано и неоднократно возникавших у его потомков. К ним относится прежде всего редукция яйцеклада, наиболее глубокая у кайнозойских и некоторых позднемезозойских тараканов, у термитов и у богомолов, но ясно выраженная и у некоторых, а может быть даже у всех Eoblattida. При этом современные тараканы, богомолы и наиболее примитивные термиты (Mastotermitidae) откладывают яйца компактными двухрядными пакетами, которые у двух первых отрядов одеты единой оболочкой — оотекой. Строение оотеки тараканов и богомолов различно; вместе с фактом отсутствия ее у термитов, которые более близки, чем богомолы, к тараканам, делающим оотеки, это указывает на независимое появление оотеки в двух группах.

Экологически Blattidea разнородны, среди них есть сапрофаги и полифаги (тараканы и, вероятно, Eoblattida), высоко специализированные хищники (богомолы, некоторые тараканы, в частности Raphidiomimidae), ксилофаги (термиты и некоторые тараканы) и мицетофаги (высшие термиты) и даже общественные насекомые (термиты). Первично же тараканообразные подобно современным тараканам были, вероятно, специализированными сапрофагами и полифагами, сочетавшими сапрофагию с хищничеством.

В состав тараканообразных включаются отряды Eoblattida, Blattida, Termitida и Manteida. Взаимоотношения отрядов не вполне ясны. Эоблаттиды изучены недостаточно, но примитивность их очевидна, и признаки сколько-нибудь глубокой специализации у них не описаны. Поэтому эоблаттиды, вероятно, были предками трех других отрядов тараканообразных.

Представление о тесном родстве тараканов, термитов и богомолов очень широко распространено; нередко их даже объединяют в один отряд Dictyoptera (Marks, Lawson, 1962; Kristensen, 1975). Действительно, современные представители этих отрядов обладают сходным строением сильно редуцированного яйцеклада, сходным способом яйцекладки, перфорированным тенториумом. У большинства тараканов, кроме наиболее примитивных (карбоновые *Aphthoroblattina* Handl., *Manoblatta* Pruvosot), утрачивается деление радиальной системы на R_1 (=RA) и RS; то же самое характерно для термитов и богомолов (развилок на вершине R у некоторых богомолов скорее всего вторичен; у наиболее примитивных богомолов семейства Chaeteessidae его нет).

Некоторые признаки объединяют высших тараканов и термитов, противопоставляя их богомолам. Для эволюции жилкования тараканов очень характерно укорочение SC; у термитов эта жилка обычно полностью редуцирована; она обнаружена лишь у *Mastotermes darwiniensis* Frogg. в виде слабой, но явственно вогнутой жилки, не выходящей за пределы крыловой чешуйки. У богомолов SC вполне нормальная. Далее

известны тараканы с семейным образом жизни, каковой может рассматриваться как этап на пути формирования социальности, характерной для термитов. Наконец, тараканы рода *Cryptocercus* Scudd. обладают теми же симбиотическими жгутиконосцами, что и низшие термиты.

Все эти факты вместе с поздним появлением богомолов и термитов в геологической летописи (в мелу) указывают на происхождение термитов и богомолов непосредственно от тараканов. При этом приходится предположить значительную вторичную костализацию крыльев двух отрядов, что можно связать с открытым образом жизни богомолов и важной ролью полета (роения) для термитов. Далее, если мы предполагаем сходство в строении редуцированного яйцеклада и способе яйцекладки у термитов, богомолов и высших тараканов унаследованным, а не приобретенным независимо, то первые два отряда могли возникнуть, по-видимому, только от тараканов надсемейства Corydioidea (=Polyphagoidea). Дело в том, что термиты, как уже отмечалось, во многом более сходны с высшими тараканами, чем богомолы, и могли обособиться только после отделения этих последних. В то же время у мастотермитид анальная область заднего крыла не складывается веерообразно, а просто подворачивается. Такое примитивное состояние среди высших тараканов сохраняют только коридиоиды. У богомолов складывание веерообразное, но эта особенность часто возникает независимо в самых различных группах, тогда как возврат от него к простому подворачиванию анальной лопасти кажется маловероятным. Поэтому даже термиты, не говоря уже о богомолах, могли возникнуть только от тараканов, продвинутых не далее, чем коридиоиды.

Что касается сходства термитов с *Cryptocercus* по составу эндосимбионтов, то оно едва ли доказывает тесное родство этих насекомых. Не только Cryptocercus, но и его ближайшие родичи (Panesthiinae) слишком специализованы, чтобы быть предками термитов. Учитывая, что распределение эндосимбионтов среди самих термитов не укладывается в гипотезу однократного приобретения термитами каждого типа симбионтов и свидетельствует скорее в пользу возможности перехода их от группы к группе в результате перезаражения (Wilson, 1971, fig. 6—7), логичнее предположить, что и *Cryptocercus* получил своих симбиотических жгутиконосцев от термитов инфекционным путем, а не унаследовал их от общего предка с термитами. Весьма вероятно, что многие насекомые случайно заражались симбиотическими простейшими термитов, но так как сохранение этих симбионтов требует постоянного перезаражения (что было, кстати, одним из важных стимулов в развитии социальности термитов, см. ниже), такой «наведенный» симбиоз мог оказаться сколько-нибудь устойчивым только у насекомых с семейным поведением.

Возникновение богомолов (Mantida) было связано, помимо описанных выше изменений в строении крыльев и способе яйцекладки, с развитием хищных хватательных передних ног, сопряженным с удлинением переднегруди и с увеличением подвижности переднегруди и головы. У наиболее примитивных представителей отряда (Chaeteessidae, Mantoididae) адаптации к хищничеству выражены относительно слабо. Ископаемых богомолов известно очень немного; древнейшие находки (неописанный род Chaeteesiidae, близкий к олигоценовой Lithophotina Cock.) происходят из нижнего мела (неоком Забайкалья и верхний неоком или апт Монголии). Все известные ранне- и позднемеловые, а также палеогеновые богомолы принадлежат к наиболее примитивным семействам Chaeteessidae и Mantoididae, тогда как продвинутые Mantidae известны лишь начиная с миоцена.

ОТРЯД EOBLATTIDA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Eoblattidae Handlirsch, 1906)]

Рис. 70

Голова свободная, не прикрытая переднеспинкой и не гипогнатная, как у большинства тараканов. Переднеспинка с параноталиями. Ноги бегательные, не специализованные. Крылья умеренно костализованные, без глубоких изменений жилкования, связанных с элитризацией, SC длинная, R и RS хорошо дифференцированы.

К отряду отнесены средне- и позднекарбоновые насекомые, составлявшие ядро отряда Protoblattodea в системе Гандлирша (Handlirsch, 1906—1908; исключены Blattinopseidae, Protoperlidae Strephocladidae).

В составе Eoblattida принимаются следующие группы (здесь, как и у других авторов, они фигурируют в ранге семейства, хотя необходимость пересмотра системы отряда вполне очевидна): Anthracothremmidae (включая Epideigmatidae и Adiphlebiidae) из среднего карбона Сев. Америки (Мэзон Крик) с вогнутым передним краем сильно удлиненных крыльев; Anthracoptilidae из позднего карбона Франции (Комментри) с M, ветвящейся раньше и не менее обильно, чем CuA; Stenoneuridae из того же местонахождения с RS, отходящим от M; Eoblattidae из Комментри с обильно и неправильно ветвящейся CuA. К Eoblattida могут относиться также *Fayoliella* Meunier и *Protophasma* Brongn. из Комментри, *Agogoblattina* Handl., *Megalometer* Handl., *Pseudoblattina* Handl., *Polyernus* Scudd. и Gerapompidae (включая Cheliphlebiidae?) из Мэзон Крик. Правда, Карпентер и Ричардсон (Carpenter, Richardson, 1976) сближают последнюю группу с Eucaenidae из отряда гераридовых.

ОТРЯД BLATTIDA LATREILLE, 1810

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Blattariae Latreille, 1810)]

ТАРАКАНОВЫЕ

Рис. 71—74; табл. VII, фиг. 24—25

Размеры от умеренно мелких до крупных. Тело более или менее дорсовентрально уплощенное. Голова подвижная, гипогнатная, способна подгибаться под переднеспинку, у Raphidiomimidae — прогнатная. Антенны длинные, многочлениковые, щетинковидные. Глаза крупные, иногда редуцированы, глазки обычно в числе двух, широко расставлены. Ротовой аппарат грызущий. Переднеспинка разнообразной формы; стерноплевральная область птероторакса сильно редуцирована. Крылья гетерономные, в покое плоско складываются на брюшке, часто редуцированы. Передние крылья широкие, превращены в кожистые, реже мембранизованные или роговые надкрылья, обычно с богатым жилкованием и крупной, ограниченной CuP, анальной областью. Задние крылья широкие, треугольные, преданальная область более плотная, в основном повторяет жилкование надкрылий, ано-югальная область мембранизована, подгибается под переднюю часть крыла целиком или складываясь веерообразно, дистальная часть крыла иногда свертывается спирально или складывается поперек. Ноги бегательные; тазики крупные, уплощенные; бедра обычно стройные, снизу с продольными килями; голени тонкие, длинные, реже укороченные и расширенные; бедра и голени вооружены шипами. Лапки 5-члениковые, претарз из двух коготков и аролия или редуцированный и асимметричный. Брюшко из 10 сегментов, может быть разнообразно модифицировано вследствие редукции концевых сегментов, скрытых увеличенным 7 сегментом. Церки многочлениковые, длинные или укороченные. Эпипрокт редуцирован, парапрокты хорошо развиты. Коксоподиты 9 сегмента брюшка самца исход-

но раздельные, с многочлениковыми грифельками или сросшиеся в гипандрий с двумя или одним нечленистыми грифельками (рецентные формы); копулятивный орган образован 3 или 2 асимметричными парамерами. Яйцеклад древнейших тараканових наружный, образованный 3 парами створок, из которых укороченные наружные морфологически соответствовали грифелькам 9-го сегмента брюшка. У современных тараканових яйцеклад редуцирован, превращен во внутренний, скрытый в генитальной полости орган из трех пар створок, из которых наружные морфологически соответствуют коксоподитам 9 сегмента, а рудиментарные грифельки сохраняются лишь у нимф некоторых видов; такой яйцеклад приспособлен для ориентировки яиц в яйцевой капсуле (оотеке). Размножение половое и партеногенетическое. Докайнозойские тараканові в большинстве были яйцекладущими, современные образуют оотеки, которые самки носят с собой, для некоторых известно яйцеживорождение и живорождение; забота о потомстве у современных тараканових проявляется в маскировке самкой откладываемой оотеки, более или менее длительном ношении ее за собой, инкубировании в генитальной полости и охране молоди. Превращение неполное, в постэмбриональном периоде 5—9 нимфальных возрастов; развитие длится от нескольких месяцев до нескольких лет.

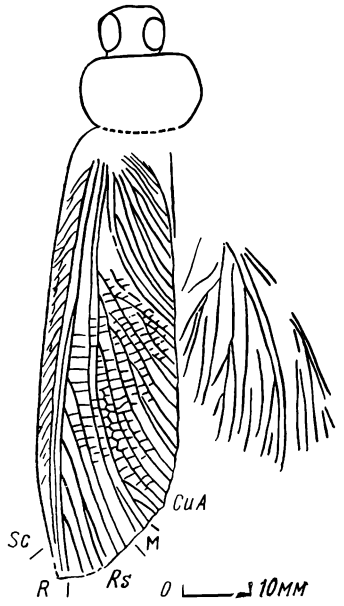


Рис. 70. *Eoblatta robusta* Brongn. (Eoblattidae); верхний карбон, Франция (Handlirsch, 1906—1908)

Тараканові — термофильные и гигрофильные насекомые, широко распространенные в тропических и субтропических областях; в засушливых районах и областях с умеренным климатом избирают наиболее увлажненные и прогреваемые стации; чаще связаны с лесными биоценозами, в большинстве ведут скрытый образ жизни в подстилке, но известны также тамно- и дендробионты, ксилобионты, мирмекофилы, термитофилы и троглобионты. Очень подвижные насекомые, активные обычно в ночное время; для большинства полет не имеет существенного значения. Преимущественно сапрофаги, реже — фитофаги, специализация питания характерна для мирмекофилов и термитофилов (микофагия) и ксилобионтов, утилизирующих отмершую древесину с помощью кишечных бактерий — симбионтов.

В современной фауне около 5000 видов, из которых более 80% приурочено к тропическим областям.

Таксономия вымерших тараканових основана преимущественно на использовании признаков строения крыловых органов, остатки которых часто встречаются в ископаемом состоянии (Handlirsch, 1906, 1920; Waterlot, 1934), а также на способах размножения (Laurentiaux, 1959). В систематике современных, напротив, в большей степени используются признаки строения тела (число видимых сегментов брюшка, строение конечностей и мужских гениталий — Handlirsch, 1925, 1930; Бей-Биенко, 1950; Princis, 1960; Beier, 1961, а также пищеварительной системы, мускулатуры половых придатков и этологии размножения — McKittrick, 1964).

Здесь принимается деление отряда на два подотряда, предложенное Д. Лорантьо (Laurentiaux, 1959), с изменениями.

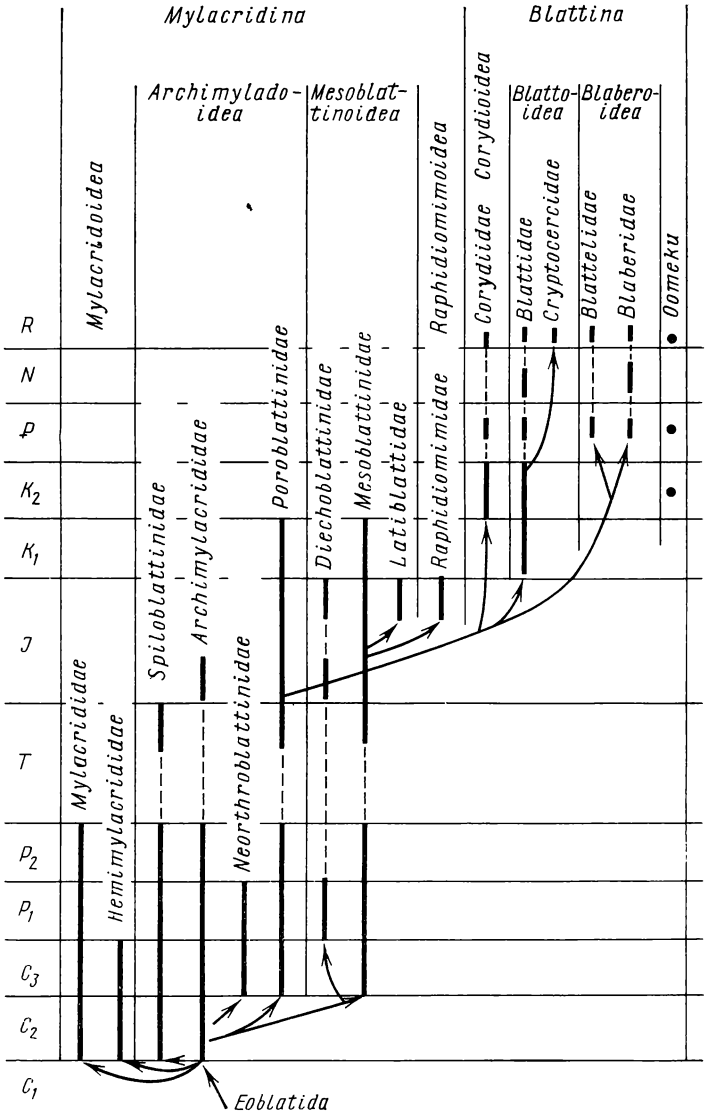


Рис. 71. Схема филогенетических отношений тараканов

Подотряд Mylacridina объединяет докайнозойских тараканових с богатым жилкованием крыльев, самки которых имели наружный яйцеклад и откладывали яйца во внешнюю среду, а самцы характеризовались раздельными коксоподитами 9-го сегмента брюшка и членистыми грифельками. В подотряде 4 надсемейства (Archimylacridoidea, Mylacridoidea, Mesoblattinoidea, Raphidiomimoidea), распространенных со среднего карбона до позднего мела.

Надсемейство Archimylacridoidea характеризуется богатым жилкованием полукожистых и кожистых надкрыльев, место прикрепления которых к груди смещено к переднему краю; относительно небольшой аноюгальной областью крыльев, подгибающейся под переднюю часть крыла, не складываясь веерообразно; 10-члениковым брюшком, длинными многочленными церками, разнообразно специализированным наружным яйцекладом, полуцилиндрическим или слабо дорсовентрально уплощенным телом. Древнейшие находки сделаны в среднем карбоне Сев. Америки и Зап. Европы, последние — в верхнем мелу Сибири и Казахстана.

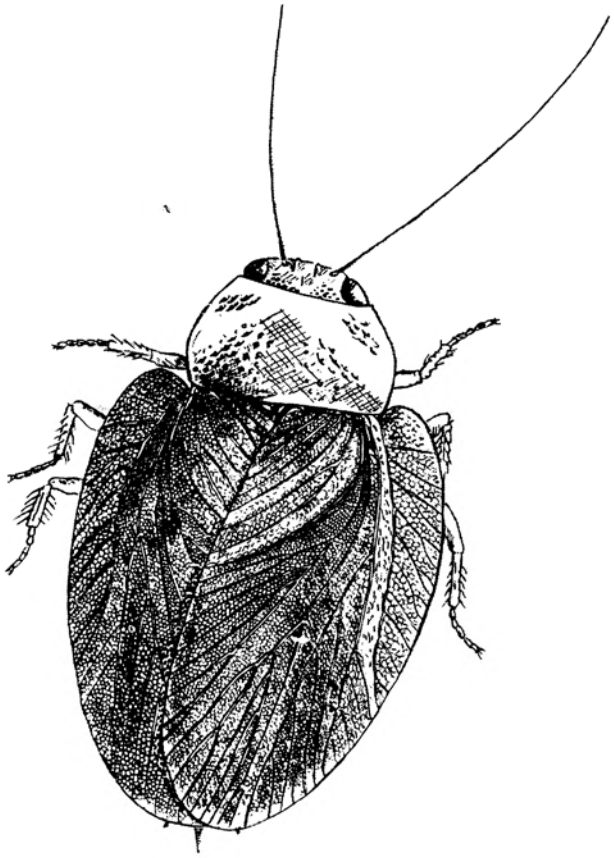


Рис. 72. Реконструкция позднекарбонового таракана *Phyloblatta sp.* (Archimylacrididae); карбон Сибири (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

Известны 4 семейства: Archimylacrididae (свыше 100 родов и 500 видов), Spiloblattinidae (15 родов, 100 видов), Neorthroblattinidae (3 рода, 20 видов) и Poroblattinidae (8 родов, около 40 видов).

Надсемейство Mylacridoidea характеризуется расширенными плотными надкрыльями, место прикрепления которых смещено на середину их основания; костальное поле треугольное, SC с радиально отходящими от основания ветвями; ано-югальная область задних крыльев небольшая, по-видимому, не складывалась веерообразно; переднеспинка сильно поперечная. Два семейства: Hemimylacrididae (15 родов, 50 видов) и Mylacrididae (20 родов, 70 видов). Древнейшие милакридоиды найдены в среднем карбоне Зап. Европы и Сев. Америки, наиболее молодые — в поздней перми Африки.

Надсемейство Mesoblattinoidea характеризуется удлиненными надкрыльями с сигмоидально изогнутыми R, M, CuA, редуцированным костальным полем, апикально маловетвистой или простой SC; R занимает передний край до вершины, M и CuA развиты в различной степени, анальная область удлиненная, ее жилки впадают в задний край надкрылья; ано-югальная область задних крыльев увеличенная, складывается веерообразно; брюшко из 10 сегментов; яйцеклад длинный или в различной степени укороченный. Древнейшие остатки найдены в верхнем карбоне Зап. Европы и Сев. Америки, наиболее поздние представители надсемейства — в нижнем мелу Забайкалья и Монголии. Надсемейство включает



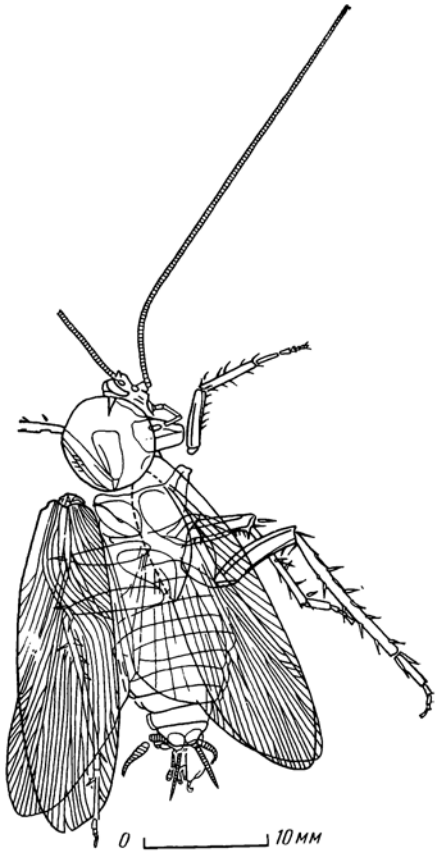


Рис. 73. *Kunguroblattina microdictya* B.-M. et Vish. (Archimylacrididae); нижняя пермь, Приуралье (Родендорф и др., 1962)

Рис. 74. *Aktassoblatta pullata*, Vish. (Mesoblattinidae); верхняя юра, Южный Казахстан (Вишнякова, 1971)

три семейства: Mesoblattinidae, (50 родов, 120 видов), Diechoblattinidae (5 родов, 6 видов) и Latiblattidae [1].

Надсемейство Raphidiomimoidea характеризуется прогнатной головой, удлиненной переднеспинкой, полукожистыми надкрыльями, короткими членистыми церками и сильно укороченным яйцекладом. Сюда относится единственное семейство Raphidiomimidae с 2 родами и 3 видами из поздней юры Казахстана.

Подотряд Blattina объединяет тараканових с редуцированным, скрытым в генитальной полости яйцекладом; яйца откладываются в яйцевой кокон (оотеку); коксоподиты 9-го сегмента брюшка самца образуют симметричный или асимметричный гипандрий с 2 или 1 нечленистым грифельком; крыловые органы развиты в различной степени, иногда атрофированы. 3 надсемейства: Corydioidea, Blattoidea и Blaberoidea. Древнейшие блаттиновые известны из раннего мела.

[1] Latiblattidae, Vishniakova, fam. nov. отличаются от Mesoblattinidae плотными покровами тела; переднеспинка угловатая сзади, выпуклая, скрывает голову; ноги укороченные, с массивными бедрами; церки короткие, с консолидированными члениками, яйцеклад укороченный, в основании расширен; грифельки самца короткие, малочлениковые; тело широкое; жилкование, как у Mesoblattinidae. Включает род Latiblatta Vishniakova, 1968 и еще два рода из верхней юры Казахстана (Каратау). (Неопубликованные материалы.)

Надсемейство Corydioidea (=Polyphagoidea) характеризуется наличием границы между лбом и расчлененным клипеусом, редуцированным вооружением бедер, не складывающейся веерообразно ано-югальной областью задних крыльев. Одно семейство: Corydiidae (=Polyphagidae), включающее более 40 родов и существующее с позднего мела доныне.

Надсемейство Blattoidea характеризуется плоской лицевой поверхностью головы без ясной границы между лбом и нерасчлененным наличником, крыловые органы развиты в различной степени или атрофированы; ано-югальная область крыльев складывается веерообразно; гипандрий симметричный, грифельки парные; оотека недолго носится самкой, ориентирована килем вверх. Два семейства: Blattidae (около 40 родов) и Cryptocercidae (1 род и 3 вида). Древнейшие блаттоиды найдены в раннем мелу Сибири.

Надсемейство Blaberoidea характеризуется плоской лицевой поверхностью головы без ясной границы между лбом и нерасчлененным наличником, крыловые органы развиты в различной степени или атрофированы; ано-югальная область крыльев складывается веерообразно; гипандрий в большинстве специализированный с 2 асимметричными парными или 1 непарным грифельком; оотека длительно носится самкой, в большинстве ориентирована горизонтально, часто инкубируется в генитальной полости; для некоторых известно яйцеживорождение и живорождение. Два семейства: Blattellidae (около 140 родов) и Blaberidae (около 70 родов). Древнейшие остатки блабероидов известны из палеогена Зап. Европы.

Геологическая история тараканових начинается с границы раннего и среднего карбона, где в Зап. Европе и Сев. Америке найдено несколько видов Archimylacrididae наиболее архаичного подсемейства Archimylacridinae, включавшего крупных, слабо дорсовентрально уплощенных тараканов с длинным массивным яйцекладом и примитивным строением крыльев. Архимилакридиды не обладали быстрым полетом и обитали, вероятно, на почве среди крупномерного опада. Под влиянием конкуренции и воздействия хищников архимилакридины эволюционировали в двух направлениях — усиления и, наоборот, ослабления полета. Оба направления реализуются в семействе уже в конце среднего карбона и далее прослеживаются в других палеозойских семействах, являющихся дериватами архимилакридид. В своем распространении архимилакридиды были связаны с лесами Вестфальской флористической области и играли важную роль в карбоновых фаунах Зап. Европы, Сев. Америки и Азии.

Одной из групп, возникшей в конце среднего карбона от архимилакридин и развивавшейся в направлении совершенствования полета, было семейство Spiloblattinidae (средний карбон — ранняя юра), объединявшее хорошо летавших дневных тараканов с удлиненными мембранизированными крыльями, обитавших на растениях и откладывавших яйца внутрь их тканей с помощью пиловидного яйцеклада.

Эволюционное направление ослабления полета продолжили другие потомки архмилакридин — средне-верхнекарбоновые Hemimylacrididae с увеличенными параноталиями переднеспинки и паратергитами брюшка и уплотненными и расширенными в основании надкрыльями; по-видимому, они вели скрытый образ жизни на растениях или в растительном опаде. Возникшие от них в среднем карбоне Mylacrididae (средний карбон — верхняя пермь), очевидно, были еще теснее связаны с растительностью, вследствие чего их надкрылья приобрели криптическое сходство с перышками широко распространенных пермокарбоновых папоротников *Neuropteris* и *Odontopteris*.

Более продвинутые архимилакридиды типа *Mesitoblatta* Handl. дали начало семейству Neorthroblattinidae (поздний карбон — ранняя пермь),

отчасти сходному с гемимилакридидами, но отличающемуся от них мембранизацией надкрылий, необычным для тараканових подгибанием ано-югальной области крыла вдоль гребенчатой CuP и расширенным основанием укороченного яйцеклада.

Потомками своеобразных мелких архимилакридид, близких к родам *Barroisiblatta* Pruv. и *Archaetiphe* Pruv., было небольшое семейство Poroblattinidae (конец среднего карбона — начало позднего мела), для которого характерно дальнейшее совершенствование жилкования надкрыльев и расширение ано-югальной области заднего крыла, не складывавшейся еще веерообразно, и укорочение яйцеклада. Кроме палеозойских форм, сюда относится обширный мезозойский род *Blattula*. По-видимому, именно пороблаттиниды были предками ряда мезозойских и современных семейств.

Характерное для мезозоя семейство Mesoblattinidae возникло от ранних пороблаттинид еще в позднем карбоне. Ему свойственно дальнейшее усиление полетных качеств крыльев и веерообразное складывание ано-югальной области заднего крыла. Мезоблаттиниды, вероятно, обитали на растениях и откладывали яйца в трещины коры и тому подобные скважины субстрата. Потомками мезоблаттинид были два эндемичных для поздней юры Казахстана семейства — коренастые с уплотненными покровами Latiblattidae и стройные, длинноногие и «длинношеие» Raphidiomimidae, представлявшие уникальный для тараканових тип активного хищника. Оба семейства имели редуцированный яйцеклад и, по-видимому, слабую защиту яйцекладок, с чем могло быть связано их быстрое вымирание.

С мезоблаттинидами, возможно, филогенетически связано небольшое семейство Diechoblattinidae (ранняя пермь — поздняя юра), включающее мелкие формы, конвергентно сходные по жилкованию надкрылий с подсемейством Ectobiinae рецентного семейства Blattelidae.

Другая группа потомков пороблаттинид, перешедшая к более скрытому образу жизни и утратившая наружный яйцеклад, приобрела способность формировать защитный яйцевой кокон (оотеку) из секрета придаточных желез. Так возник подотряд Blattina.

Одно из его надсемейств, Corydioidea, сохранившее не складывающуюся веерообразно ано-югальную область заднего крыла и эпистомальный шов лицевой поверхности головы, возникло в начале позднего мела в виде двух подсемейств — Corydiinae (=Polyphaginae) и Euthyrraphinae — единственного его семейства Corydiidae; оба подсемейства известны также из эоценового балтийского янтаря. Коридииды дожили доныне, но в современной фауне играют относительно скромную роль, тогда как в позднем мелу были, видимо, обильны.

Другие потомки первичных блаттиновых приобрели независимо от мезоблаттинид очень широкую, веерообразно складывающуюся ано-югальную область заднего крыла и одновременно утратили эпистомальный шов на лицевой поверхности головы. Эта линия представлена надсемействами Blattoidea и Blaberoidea, доминирующими в кайнозойской фауне (включая современную). Для обоих надсемейств характерно усиление заботы о потомстве (более или менее длительное ношение оотеки), в общем сильнее выраженное у блабероидов (вплоть до яйцеживорождения и охраны молоди). Блаттоиды, именно Blattidae подсемейства Pseudomopinae известны с раннего мела («*Mesoblattina*» vitimica Vishn); в эоцене (балтийский янтарь) блаттиды уже представлены современным родом *Periplaneta* Burm. Реликтовое семейство Cryptocercidae, ксилофаги, ведущие семейный образ жизни, в ископаемом состоянии неизвестны.

Несомненные блабероиды, как Blattellidae (Ectobiinae, Nyctiborinae), так и Blaberidae (Perisphaerinae), известны начиная с эоцена (балтийский янтарь).

В общем история таракановых характеризуется двумя периодами расцвета — в среднем и позднем карбоне и в позднем триасе — юре. Первая вспышка формообразования, связанная преимущественно с расцветом архимилакридоидов и милакридоидов, была относительно более мощной: едва ли не в большинстве ориктоценозов остатки таракановых доминируют над другими отрядами насекомых. Обилие таракановых здесь, как и в более поздние периоды, характерно для районов предположительно тропического климата (Еврамерия); в Сибири роль их гораздо скромнее.

В ранней и особенно поздней перми обилие и разнообразие тараканов очень сильно падает, что связывают с возрастающей в этот период ксеротермностью климата Земли. Новый, однако значительно менее пышный расцвет тараканов наблюдается во второй половине триаса (для первой нет данных) и в юре, причем доминирующей группой являются мезоблаттиниды. Общее разнообразие и относительное обилие (роль в энтомофауне в целом) мезозойских таракановых все же ниже, чем в палеозое — очевидно, вследствие более резкого по сравнению с карбоном роста разнообразия и обилия других насекомых.

Важнейшим ароморфным приобретением таракановых в условиях формирования в конце мезозоя новых биоценозов кайнозойского типа явилась способность формировать защитный яйцевой кокон (оотеку) и дальнейшее совершенствование материнского инстинкта, обеспечившие максимальное выживание потомства. В результате в современной фауне тараканы, несмотря на свою глубокую древность, широко распространены и весьма разнообразны. Однако в целом их роль в кайнозое по сравнению с мезозоем сильно снизилась.

ОТРЯД TERMITIDA LATREILLE, 1802

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Termitina Latreille, 1802)] (=Isoptera)

ТЕРМИТЫ

Рис. 75

Общественные насекомые с ярко выраженным полиморфизмом. Кроме крылатых имаго, имеются бескрылые и бесплодные касты рабочих и солдат; часто образуются неотенические дополнительные половые особи с недоразвитыми крыльями.

Тело небольшое до крупного (6—40 мм), с мягкими неокрашенными покровами. Голова большая, свободная: на ее дорзальной стороне иногда заметно отверстие лобной железы. Ротовой аппарат грызущий, мандибулы обычно асимметричные. Две пары крыльев складываются горизонтально, выступая за вершину брюшка. Передние и задние крылья гомономные, за исключением Mastotermitidae, у которых задние крылья с широкой анальной лопастью. После кратковременного брачного лета термиты обламывают крылья по характерному поперечному шву. Жилкование у современных только продольное, настоящие поперечные жилки и замкнутые ячейки отсутствуют. У представителей примитивных семейств обильно развита сеть мелких жилок (архедиктий), иногда преобразующаяся в слабые интеркалярные жилки; у более специализованных наблюдается редукция жилкования, которая сопровождается усилением костального поля и слиянием некоторых жилок. Очень короткая и слабая SC сохраняется у Mastotermitidae. R без ясной дифференциации на R_1 и RS. M занимает срединное положение или сдвинута к костальному краю, обычно сильно ветвится, занимает заднюю основную область крыла. У Mastotermitidae развит CuP. Веер анальных жилок в заднем крыле есть только у Mastotermitidae; анальная лопасть у них при складывании подворачивается, не складываясь веерообразно. Ноги короткие, ходильные, лапка обычно 4-члениковая, редко 3- или 5-члениковая. Брюшко состоит из 10 сегментов, у самца 7

стернит расширен и прикрывает два последующих. Копулятивные органы полностью мембранозные. У Mastotermes имеется редуцированный яйцеклад, подобный таковому современных тараканов. Церки 1—8-члениковые.

Рабочие — личинкоподобные особи с мягкими, бесцветными покровами. Морфологически они похожи на имаго, но, как и солдаты, не имеют глазков и, как правило, фасеточных глаз. Солдаты отличаются специализированной формой головы и мандибул.

Яйца откладываются поодиночке или (Mastotermitidae) пакетами, в которых яйца расположены двумя рядами, как в оотеках тараканов и

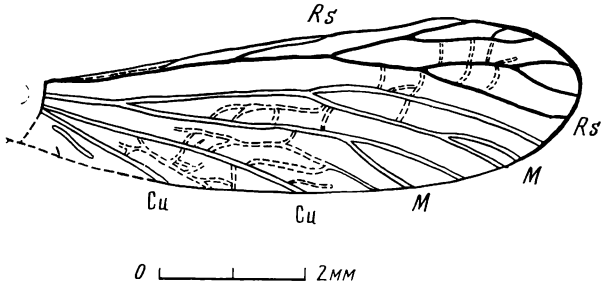


Рис. 75. Древнейший термит *Cretotermes carpenteri* Emerson (Hodotermitidae) из пограничных отложений нижнего и верхнего мела на Лабрадоре (Emerson, 1967)

богомолов. Превращение неполное. Живут в стволах, пнях, корнях старых, полусгнивших или живых деревьев, некоторые строят земляные или картонные гнезда. Питаются древесиной, сухой травянистой растительностью, гумусом, мицелием грибов. В пищеварении большую роль играют симбиотические микроорганизмы — жгутиконосцы Hypermastigidae и Polymastigidae (у низших термитов), инфузории, амебы и бактерии — у различных подсемейств высших термитов (Termitidae).

Наиболее характерная особенность термитов — их общественный образ жизни. Это единственные социальные насекомые, не относящиеся к жалоносным перепончатокрылым, и единственный отряд, все виды которого социальны. Семья термитов состоит из «царя» и «царицы» (имаго обоих полов, сбросившие крылья после брачного полета и затем основавшие семью), многочисленных рабочих (у низших термитов это слабо и обратимо измененные формы нимфы, именуемые псевдоэргатами, у Termitidae каста рабочих изменена по сравнению с нимфами более сильно и обычно необратимо) и менее многочисленных солдат, строение которых, по сравнению с нимфами, изменено необратимо и сильнее, чем у рабочих. У низших термитов старшие нимфы выполняют в гнезде те же функции, что и рабочие. Рабочие и солдаты у низших термитов образуются из нимф обоего пола, у высших солдаты представлены самцами, рабочие — самками; иногда существуют выраженные субкасты рабочих, выполняющие несколько различающиеся функции в гнезде. К числу факторов, участвующих в детерминации каст, относятся генетические особенности особи, характер питания и специфические вещества, выделяемые другими особями и именуемые феромонами или телергонами; в большинстве случаев наиболее важную роль играют, по-видимому, феромоны. Подробнее об организации семьи термитов см. Wilson, 1971.

Возникновению социальности у термитов, в отличие от перепончатокрылых, способствовало значительное сходство в строении и поведении обоих полов и, что особенно важно, нимф и имаго: это давало возможность для превращения нимф в касту рабочих и выполнении ими тех же функций, которые несут взрослые особи в период основания колонии. Непосредственным стимулом для возникновения социальности (по крайней мере, для появления длительно существующей семьи)

явилась, по-видимому, необходимость регулярной реинфекции симбиотических жгутиконосцев, так как кишечная фауна теряется у термитов при каждой линьке (Wilson, 1971; Lin, Michener, 1972).

Термиты — теплолюбивые насекомые, в современной фауне почти не выходящие за пределы 40° с. и ю. широты. Отряд включает около 2000 видов 6 семейств, из них около трех четвертей видов относится к Termitidae. В современных тропических и субтропических биоценозах термиты играют огромную роль, быстро перерабатывая растительный опад, рассеивая его на многие метры в глубь почвы и аэрируя ее своими ходами. Предполагается, что термиты вместе с муравьями в значительной мере ответственны за характер тропических биоценозов (Панфилов, 1961).

Термиты возникли, по-видимому, от тараканов надсемейства Corydioidea. На время их появления указывает находка в нижнем мелу (неокоме) Забайкалья крыльев, морфологически вполне типичных для термитов, но крупных, с четким пятнистым рисунком, большим клавусом, как у тараканов, и лишь с зачатком шва, отделяющего крыловую чешуйку (не описаны). Вероятно, это были «одиночные термиты»— переходная группа между тараканами и настоящими термитами. Остатки первых настоящих термитов (Hodotermitidae) найдены в пограничных отношениях нижнего и верхнего мела Сев. Америки (Лабрадор).

Позднемеловые термиты известны из сеномана Франции (Schlüter, 1975) и Магаданской обл. (неописанный остаток Mastotermitidae), из сантона Таймыра (Жерихин, Сукачева, 1973); позднемеловой возраст не исключен также для двух видов *Kalotermes* Hag., описанных из бирмита. По-видимому, в позднем мелу существовали Hodotermitidae, Mastotermitidae и, возможно, Kalotermitidae, т. е. наиболее примитивные современные семейства отряда.

Палеогеновые термиты обнаружены в Евразии, Сев. Америке и Австралии. Они довольно разнообразны, весьма обычны и распространены значительно шире, чем ныне. В хорошо изученной фауне балтийского янтаря, например, известно 9 видов 6 родов (Weidner, 1955). К семействам, известным из позднего мела, в палеогене добавляются Rhinotermitidae. Для палеогеновых фаун характерно большое число архаичных Mastotermitidae и Hodotermitidae (прежде всего Termopsinae). В современной фауне и Mastotermitidae, и Termopsinae низведены до положения локально распространенных и очень небольших по объему групп. Самое обширное по объему современное семейство Termitidae из палеогена неизвестно. Его древнейший, еще не описанный представитель, относящийся к Nasutitermitinae, указан из ископаемых смол Мексики, датируемых приблизительно рубежом палеогена и неогена (Wilson, 1971). Вероятно, Termitidae, ныне присущие преимущественно (но не исключительно) районам с тропическим климатом, возникли именно в них. Поскольку тропические фауны кайнозоя почти не изучены, этим может объясняться редкость ископаемых находок термитид.

Неогеновые термиты удивительно слабо отличаются от палеогеновых. Они известны по находкам в Евразии и Сев. и Юж. Америке и представлены (за исключением упомянутой находки Nasutitermitinae) теми же группами, что и палеогеновые. Mastotermitidae и Termopsinae представлены по-прежнему богато и распространены широко. Даже некоторые вымершие роды термитов оказываются долгоживущими и общими для палеогена и неогена. Таковы *Ulmeriella* Meun. (нижний олигоцен — верхний плиоцен) из Hodotermitidae и *Parastylotermes* Snyder (верхний эоцен — верхний миоцен) из Rhinotermitidae. Для родов насекомых подобное геологическое распространение весьма необычно.

В меловых и кайнозойских отложениях термиты встречаются довольно регулярно; это и естественно для общественных насекомых с массовым расселительным полетом. Обычно термиты считаются очень древним отрядом, корни которого уходят в палеозой. Будь это так, при современном уровне изученности ископаемых насекомых их остатки обязательно были бы найдены и в домеловых отложениях. В действительности, термиты оказываются одним из самых молодых отрядов насекомых, возникшим приблизительно одновременно с социальными перепончатокрылыми. Это одновременное возникновение социальности в совершенно неродственных и экологически несходных группах насекомых — один из самых загадочных и интригующих феноменов во всей истории класса.

НАДОТРЯД PERLIDEA LATREILLE, 1802

([nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Perlariae Latreille, 1802)] (=Plecopteroidea)

ВЕСНЯНКООБРАЗНЫЕ

В принятом здесь объеме веснянкообразные приблизительно соответствуют надотрядам Plecopteroidea и Dermapteroidea прежних классификаций. Общую характеристику надотряда дать довольно трудно из-за того, что некоторые их группы, в особенности эмбии и уховертки, сильно изменены и специализованы, и охватить все отряды единым диагнозом почти невозможно. Признаки, послужившие основой для выделения надотряда, приведены выше, наиболее важный из них — резкий изгиб CuA заднего крыла в месте впадения M_5, но при специализации крыльев и этот признак может утрачиваться.

В состав Perlidea входят отряды Perlida (=Plecoptera, веснянки), Grylloblattida (=Paraplecoptera+Protoperlaria+Grylloblattodea), Protelytrida (=Protelytroptera), Forficulida (=Dermaptera, уховертки) и Embiida (=Embioptera, эмбии). К этому же надотряду, возможно, относится маленький современный отряд Zorotypida (=Zoraptera), таксономическое положение которого остается неясным.

Некоторые авторы считают зоротипидовых наиболее примитивными «Paraneoptera», т. е. сестринской группой к Psocopteridea+Cimicidea (Kristensen, 1975), но опираются при этом на признаки, которые часто возникают независимо при уменьшении размеров (редукция и слияние тех или иных структур). Характер расчленения птероторакса и, в частности, отсутствие криптостернии (в том числе у крылатых особей) указывает на принадлежность зоротипидовых к Gryllones, однако родственные связи внутри этого инфракласса с уверенностью не прослеживаются. Подробнее о зоротипидовых см. Weidner, 1970.

Центральное положение в надотряде занимает наиболее примитивный и древний (средний карбон — ныне с максимумом в перми) и одновременно самый крупный отряд Grylloblattida. По некоторым признакам гриллоблаттидовые примитивнее всех других гриллоновых, поскольку среди них известны формы с имагинальными линьками и с постепенным расчленением лапки в течение нимфального периода развития (семейство Atactophlebiidae). Остальные четыре отряда отошли от гриллоблаттидовых, по-видимому, тремя независимыми стволами, давшими соответственно веснянок, эмбий и протелитридовых; последние были наиболее вероятными предками уховерток. Обособление двух из трех стволов произошло не позже перми: в начале перми уже существовали протелитридовые, в конце ранней перми — веснянки. Становление уховерток имело место не позже юры. Время происхождения эмбий не известно.

Корни трех стволов внутрь отряда Grylloblattida отчетливо не прослеживаются. Для протелитридовых нет даже гипотез об их непосред-

ственных предках или предковой группе среди гриллоблаттидовых. Относительно эмбий и веснянок таких гипотез довольно много (Tillyard, 1926a, 1928; 1937, b, c; Мартынов, 1927б, 1930, 1938a; Carpenter, 1935, 1950; Залесский, 1938, 1950; Zeuner, 1939; Шаров, 1960; Родендорф и др. 1961), но они весьма противоречивы.

Эмбии возникли как специализированные обитатели толщи рыхлого субстрата (подстилка, гниющие деревья и т. д.), строящие тоннели — трубки из шелка, выделяемого железами вздутого первого членика передних лапок. Это наиболее важный признак отряда, и отсутствие данных по строению передней лапки поздне-пермских Sheimiidae заставляет считать отнесение их к эмбиям (Мартынова, 1958) преждевременным (Carpenter, 1976). Родственные связи шеймиид с эмбиями не исключены, но это не проясняет отношений последних с гриллоблаттидовыми, так как *Sheimia* O. Mart. не обнаруживает сколько-нибудь ясных связей с семействами Grylloblattida. Несомненные эмбии известны только из кайнозоя (для *Burmitembia* Cock. не исключен позднемеловой возраст). Подробнее об отряде см. Ross, 1970 a, b.

Веснянки характеризуются водным развитием нимф, всегда трехчлениковыми лапками, с первично укороченными первым и особенно вторым члениками, редукцией яйцеклада и некоторыми особенностями жилкования. В частности, RS обычно (и первично) начинается близко к корню крыла, в основании сильно изогнут и далее идет почти параллельно R, M ветвится очень поздно, между M, CuA и CuP правильные ряды поперечных жилок. Все эти признаки встречаются по одному-два у различных Grylloblattida; так, водные нимфы с 3-члениковыми лапками известны у Lemmatophoridae и Atactophlebiidae, причем у последних базальные членики лапки, в особенности второй, укорочены; трехчлениковые лапки имаго (нимфы неизвестны) характерны для Probnisidae, сходное строение RS наблюдается у Euremiscidae и в меньшей степени у Tillyardembiidae, длинный ствол M — у Tillyardembiidae, редукция яйцеклада — у Lemmatophoridae. Перечисленные семейства не связаны между собой тесным родством, что затрудняет выбор наиболее вероятной предковой группы для веснянок. Тем не менее эти факты заставляют искать корни отряда среди «нормальных» пермских (точнее раннепермских) гриллобаттидовых, а не в такой обособленной группе, как карбоновые Narkemidae, что предлагал А. Г. Шаров (1960б, Родендорф и др., 1961). Полемизируя с Р. Тильярдом (Tillyard, 1926a, 1928), считавшим лемматофорид предками веснянок, Шаров указывал в качестве контраргументов одинаковый раннепермский возраст обеих групп, сохранение лемматофоридами свободной MP и слияние ее с CuA у веснянок, наличие у наркемид правильного ряда поперечных жилок между CuA и CuP и впадение у них SC в R. В действительности первый факт свидетельствует скорее против гипотезы Шарова (Lemmatophoridae появляются раньше веснянок и в отличие от Narkemidae, доживают до их появления). У веснянок и Narkemidae, как и почти у всех остальных насекомых, с CuA сливается не MP, а M_5, так что этот аргумент тоже отпадает. Что касается прочих признаков, то они или известны у тех или иных из перечисленных пермских семейств (в частности, Tillyardembiidae по характеру поперечных в кубитальном поле еще более сходны с веснянками, чем Narkemidae), или их плезиоморфный (первичный) характер у веснянок далеко не очевиден (впадение SC в R).

Возникновение Protelytrida было связано со специализацией к обитанию в относительно мелких скважинах субстрата, но не за счет уменьшения общих и особенно поперечных размеров, как у эмбий и многих других насекомых, а, подобно жукам, путем элитризации передних крыльев. Это делало их устойчивыми к трению о стенки скважин и позволяло проникать в более узкие пространства, чем это возможно для насекомых равного размера, но с перепончатыми крыльями. Одно-

временно облегчалось движение в обоих направлениях. Дальнейшая специализация в том же направлении привела к появлению уховерток, которые находятся, по существу, в таком же отношении к протелитридовым, как, например, Staphylinidae к предковым для них группам жуков.

ОТРЯД GRYLLOBLATTIDA WALKER, 1914

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Grylloblattidae Walker, 1914)]
(=Paraplecoptera+Protoperlaria+Grylloblattidae)
Рис. 76—78; табл. VIII, фиг. 26

Гриллоблаттидовые в принятом здесь объеме охватывают значительную часть отряда Protoblattodea в понимании А. Г. Шарова (1968), а точнее — большую часть отряда Paraplecoptera в системе Шарова (1962), исключая Strephocladoidea, большинство Geraroidea (кроме Tillyardembiidae) и Cacurgoidea (кроме Narkemidae), а также семейство Euryptilonidae из Protoblattodea (в объеме той же работы Шарова) и Grylloblattidae (прежний отряд Grylloblattodea). Последние были объединены с «Protoblattodea» после находки юрских Blattogryllidae, связывающих гриллоблаттид с Megakhosaridae (Расницын, 1976а).

Отряд объединяет крупных и средних размеров, реже довольно мелких насекомых, по внешнему облику обычно напоминающих веснянок. Голова гипогнатная, реже прогнатная, с грызущим ротовым аппаратом, антенны обычно длинные, многочленистые (сравнительно короткие у Euryptilonidae). Переднеспинка поперечная, редко слегка удлиненная, часто с широкими параноталиями, нередко образующими перепончатые лопасти, укрепленные жилками. Средне- и заднегрудь приблизительно гомономные. Ноги бегательные, обычно не специализированные, сравнительно слабо вооруженные, с 5-члениковой лапкой; реже голени обильно покрыты шипами (Euryptilonidae) или утолщенные, с шипами на вершине (копательные?) при 3-члениковой лапке (Probnisidae). Крылья перепончатые или несколько уплотненные (кожистые), от голых до густо опушенных, с весьма разнообразным жилкованием. Задние крылья с хорошо развитой, обычно широкой анальной областью, которая подвертывается, не складываясь веерообразно. Брюшко примитивного строения, тергиты иногда с параноталиями. Церки, по-видимому, всегда членистые. Яйцеклад обычно умеренно, реже весьма длинный или короткий, иногда сильно редуцирован; для некоторых случаев установлено крайне примитивное его строение: кокситы 9-го сегмента короткие, не образующие створок, их стили хотя и примыкают к яйцекладу, но далеко не достигают его вершины (Sylvaphlebiidae, Tillyardembiidae). У нимф, по крайней мере Atactophlebiidae, стили совершенно независимы от яйцеклада, как у щетинохвосток (Sharov, 1966). Развитие с нимфальной стадией, причем у Lemmatophoridae лапки нимф 3—4-члениковые (у разных видов) при 5-члениковой лапке имаго (Carpenter, 1935); у Atactophlebiidae нимфы ранних и средних возрастов с трехчлениковыми (молодые, возможно, даже с 2-члениковыми) лапками, а старшие — с 4—5-члениковыми, причем дополнительные членики отделяются от вершины первого. У Atactophlebiidae и Narkemidae линьки продолжались и у имаго [Шаров, 1957а, и аналогичные данные автора для *Narkemina angustata* Mart. (=*N. angustiformis* Shar., syn. nov.), а именно наличие в обширной выборке крыльев из верхнекарбонового местонахождения Чуня в бассейне Тунгуски нескольких размерных классов, отличающихся толщиной мембраны и степенью выраженности жилок].

Известные нам вымершие гриллоблаттидовые были преимущественно мало специализированными обитателями крупноскважинного субстрата типа валежника или «макроподстилки» и проводили немало

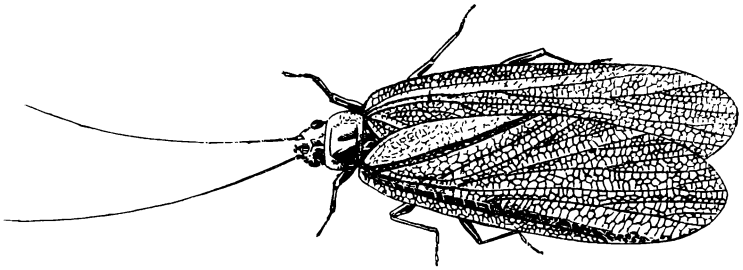


Рис. 76. Реконструкция раннепермского гриллоблаттидового *Sylviodes pertoides* Mart. (Sylvaphlebiidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

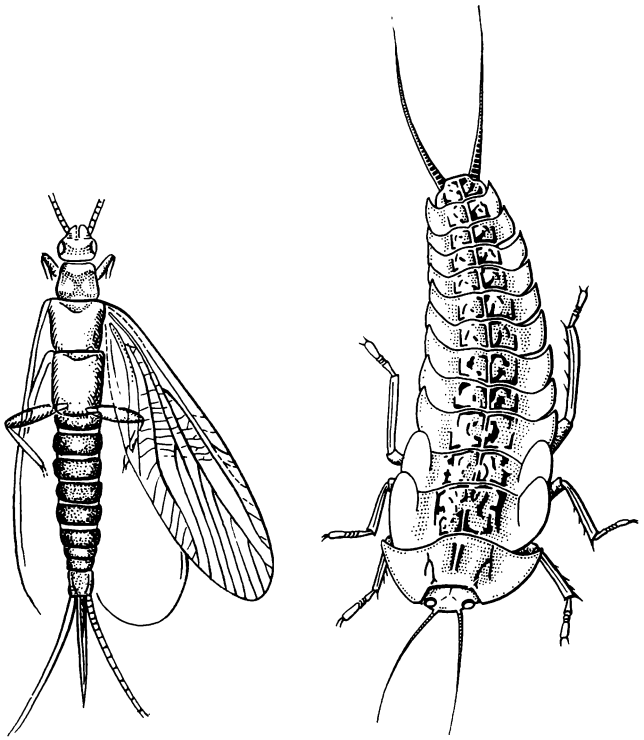


Рис. 77. *Tillyardembia brevipes* (Mart.) (Tillyardembiidae); нижняя пермь, Приуралье (по Родендорфу и др., 1962, с изменениями)

Рис. 78. Реконструкция водной личинки *Gurianovaella silphidoides* G. Zal. (Atactophlebiidae), обычной в лагунных отложениях нижней перми Приуралья (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

времени вне укрытий; об этом свидетельствует прежде всего обилие их ископаемых остатков (настоящие криптобионты в захоронениях весьма редки). Некоторые вели вполне открытый образ жизни, например *Paraprisca* Handl. (Lemmatophoridae) с ее тонкими и очень длинными, как у комаров, ногами. Специализированные криптобионты известны нам по современным Grylloblattidae — обитателям преимущественно каменистых россыпей в горах и предгорьях. Вполне возможно, что аналогичные формы были и в палеозое, но по тафономическим причинам остались неизвестными.

Трофически гриллоблаттидовые представляли собой, вероятно, сапрофагов, полифагов, сочетавших сапрофагию с хищничеством, или хищников. Современные гриллоблаттиды, по наблюдениям над североамериканской высокогорной *Grylloblatta campodeiformis*, питаются мертвым растительным и животным материалом, а также насекомыми, занесенными на снежники и обездвиженными низкой температурой (Essig, 1947).

Система отряда разработана крайне недостаточно. Даже объем и границы его не вполне ясны — существует множество недостаточно

изученных форм, принадлежность которых к гриллоблаттидовым только возможна. С большей или меньшей уверенностью в отряд включаются следующие семейства: карбоновые Narkemidae и Protoperlidae (sensu Carpenter, 1965), пермские Lemmatophoridae, Liomopteridae, Demopteridae, Camptoneuritidae, Chelopteridae, Protembiidae, Phenopteridae, Sylvaphlebiidae, Euremiscidae, Hlavatiidae, Jabloniidae, Skaliciidae, Probnisidae, Stereopteridae, Euryptilonidae, Tillyardembiidae, Ideliidae, Atactophlebiidae, Archiprobnisidae, Permoneuridae, пермско-триасовые Megakhosaridae, триасовые Tomiidae и Mesorthopteridae, триасово-юрские Geinitziidae и Blattogryllidae и современные Grylloblattidae. Более подробные сведения о вымерших семействах содержатся в работах А. Гандлирша (Handlirsch, 1906—1908, 1911, 1919) Р. Тильярда (Tillyard, 1928, 1937 a—c), А. В. Мартынова (Martynov, 1928, 1930, 1936, 1937, 1938a), Ф. Карпентера (Carpenter, 1935, 1939, 1950, 1965, 1966, 1976, Brues, Melander, Carpenter, 1954), А. Г. Шарова (1961, 1962), Я. Кукаловой (Kukalová, 1964), Е. Рика (Riek, 1968, 1973, 1974a, в, 1976), И. Пинто (Pinto, 1972).

Самостоятельность многих семейств Grylloblattida вызывает сомнение, границы некоторых других [Liomopteridae, Lemmatophoridae и Ideliidae в понимании Шарова (Родендорф и др., 1962) и Кукаловой (1964)] весьма неопределенны. Это связано отчасти с различиями в оценке диагностических признаков и с использованием признаков, применение которых ограничено определенными типами сохранности материала (опушение и структура поверхности крыла, строение параноталий, характер яйцеклада и т. д.). Однако основной причиной является чрезвычайное разнообразие отряда и наличие плавных переходов между почти любыми крайними вариантами. Система отряда на более высоком уровне, чем семейство, была предложена А. Г. Шаровым (Родендорф и др., 1961, 1962), но следовать ей не удается, во-первых, из-за значительного изменения объема отряда, во-вторых, из-за того, что некоторые признаки, важные с точки зрения Шарова, оказались неустойчивыми (в первую очередь развитие сети или простых поперечных между продольными жилками). Таким образом, необходима ревизия системы гриллоблаттидовых, а до этого можно высказать лишь сугубо провизорные соображения о структуре отряда.

Наиболее обособленной группой в отряде представляются средне- и позднекарбоновые Narkemidae. Они резко отличаются расходящимися главными ветвями CuA, из которых передняя, дающая дистально расположенный анастомоз с M, может соответствовать свободной дистальной части M_5. В заднем крыле отсутствует анастомоз M+CuA. Свойственные Narkemidae впадение SC в R и позднее ветвление M, задняя ветвь которой остается нормальной, не вогнутой и не десклеротизованной в основании, редко встречаются у других гриллоблаттидовых. Важную, хотя и не уникальную особенность семейства представляет также сохранение имагинальных линек.

Довольно обособленным, хотя и не в такой мере, как Narkemidae, кажется пермское семейство Atactophlebiidae. Для него наиболее характерно ветвление M обычно на три основные ветви, из которых вогнутой и десклеротизованной бывает средняя (у других семейств основных ветвей две и десклеротизована задняя из них). Atactophlebiidae — второе семейство отряда, для которого предполагаются имагинальные линьки (Шаров, 1957), и пока единственное во всем инфраклассе Gryllones с постепенным расчленением лапки в течение нимфального периода развития.

Остальные гриллоблаттидовые образуют обширную, но пока не поддающуюся расчленению группу родственных семейств. Здесь намечается филогенетический ряд от Ideliidae через формы, подобные *Permothermopsis* Mart. и, может быть, Archiprobnisidae, к Megakhosari-

dae и далее через Blattogryllidae к современным Grylloblattidae. К Ideliidae близки также Mesorthopteridae (включая *Austroidelia* Riek), отличающиеся положением ствола M (у первых он проходит приблизительно посредине между R и CuA, у вторых тесно прижат к R и значительно удален от CuA, большой разрыв в характере ветвления CuA у *Mesorthopteron* Till. и *Austroidelia* Riek. заполняют неописанные представители семейства из эриаса Средней Азии). Для всей этой группировки характерно расширенное поле между CuA и CuP, заполненное либо теряющимися в сети задними ветвями CuA, либо правильным рядом длинных, обычно S-образно изогнутых поперечных жилок. Однако граница между Ideliidae и основной массой семейств, группирующихся вокруг Liomopteridae, нечеткая. Промежуточное положение занимают такие пермские формы, как *Permula* Handl. (особенно *P. aera* Kuk.), Skaliciidae, Chelopteridae, *Paridelia* Shar. и некоторые другие.

Оставшиеся многочисленные семейства («лиомоптероидный комплекс», объединяются дифференциацией CuA на обособленный, не ветвящийся задний ствол CuA_1 и обычно ветвящийся у вершины, более или менее S-образно изогнутый передний (CuA_2). Эти признаки не всегда четко выражены, но тогда обычно есть сходство по другим признакам. Выделить какие-либо подгруппы в этой обширной группировке пока не удается.

Переходя к геологическому распространению гриллоблаттидовых, нужно подчеркнуть, что приводимые ниже сведения носят провизорный характер из-за неудовлетворительного состояния системы отряда и ненадежности многих определений.

Карбоновые (точнее, средне- и позднекарбоновые) гриллоблаттидовые представлены, как уже упоминалось, всего двумя семействами, Narkemidae и Protoperlidae, первое — в Сибири, Сев. и Юж. Америке, вторые в Зап. Европе, Сев. Америке и Юж. Африке (в последнем случае — в пограничных отложениях карбона и перми). Гриллоблаттидовые в карбоне редки, лишь в одном местонахождении (Чуня в бассейне Тунгуски) встречено массовое захоронение одного вида (*Narkemina angustata* Mart.) из какого-то местообитания с экстремальными условиями.

В пермских отложениях остатки гриллоблаттидовых — одни из самых обычных. В верхнем отене (приблизительно середина нижней перми) в Чехословакии доминируют Liomopteridae. Описаны также многочисленные Lemmatophoridae, но их принадлежность к этому семейству сомнительна из-за параноталий переднеспинки, образующих полное кольцо (у типичных лемматофорид параноталии по средней линии прерваны); вероятно, это тоже лиомоптериды.

Другие крупные фауны ранней перми более своеобразны по своему составу. Следующая по возрасту за отенской, артинская фауна США (Эльмо в Канзасе) отличается резким доминированием Lemmatophoridae, второе место занимают Probnisidae, эндемичные для Эльмо. Позднекунгурская (конец ранней перми) фауна Чекарды в Приуралье выделяется резким доминированием Tillyardembiidae (около половины всех остатков отряда); вне Чекарды найдены лишь единичные сомнительные остатки тилльярдэмбий в верхней перми Архангельской обл. Второе место в чекардинской фауне занимают Liomopteridae и эндемичное семейство Sylvaphlebiidae. Более нормальный состав (с доминированием лиомоптерид) имеют фауны Воркутского бассейна, Сояны в Архангельской обл., Калтана в Кузнецком бассейне и Караунгира (хр. Саур в Вост. Казахстане). Воркутским отложениям приписывают частью раннепермский (позднекунгурский), частью позднепермский (уфимский) возраст, но их энтомофауна едина, так же как и флора (Мейен, 1970). Сояна немного моложе (начало казанского века поздней перми), возраст калтанской фауны тот же, либо уфимский. Отложения

Караунгира относят к верхней части верхней перми. В промежутках между этими местонахождениями или приблизительно на одном стратиграфическом уровне с ними располагаются местонахождения с более своеобразной фауной гриллоблаттидовых: Тихие Горы на Каме с абсолютным доминированием редких в других фаунах Atactophlebiidae, и Каргала в Юж. Приуралье, где преобладают широко распространенные, но обычно немногочисленные Megakhosaridae, и род неясного положения *Kargalella* Mart. (=*Kargalodes* Mart., syn. nov.). Причины столь пестрого состава доминантов пермских фаун гриллоблаттидовых неясны. Интересно отсутствие или по крайней мере редкость гриллоблаттидовых в перми Австралии и, возможно, Юж. Америки, тогда как в Юж. Африке они обычны.

Раннетриасовые гриллоблаттидовые исчерпываются семейством Tomiidae, известным по единственному отпечатку из Кузнецкого бассейна (Бабий Камень). Во второй половине триаса отряд был еще многочислен и разнообразен, по крайней мере в ладинско-карнийское время на территории современной Ферганы (Джяуйлачо). Правда, если в перми по числу остатков он в 5—10 раз превосходил прямокрылых, то здесь их численность уже приблизительно одинакова. Эта фауна еще почти не изучена; около половины ее составляют какие-то представители «лиомоптероидного комплекса» (вероятно, 1—3 особых семейства), около четверти — Mesorthopteridae. Довольно обычны Megakhosaridae, Blattogryllidae и Geinitziidae. В приблизительно одновозрастных отложениях Вост. Казахстана (Кендерлык), Австралии (Ипсвич) и Юж. Африки (Мольтено) найдены мезортоптериды, а в двух последних местонахождениях и гейницииды.

Megakhosaridae — единственное семейство, переходящее из перми в триас; из триаса в юру переходят два семейства, Geinitziidae и Blattogryllidae, которыми юрская фауна и исчерпывается. Гейницииды довольно редко, но регулярно встречаются в ранней и, возможно, средней юре Европы, Средней Азии, Кузнецкого бассейна и Прибайкалья. Единичные остатки блаттогриллид обнаружены в обширных сборах из верхней юры Юж. Казахстана (Каратау). Позже гриллоблаттидовые исчезают из захоронений, вероятно, вследствие вымирания открытоживущих видов. В современной фауне сохранились только скрытоживущие бескрылые Grylloblattidae, не имеющие шансов попасть в захоронение.

ОТРЯД PERLIDA LATREILLE, 1802

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Perlariae Latreille, 1802)] (=Plecoptera)

ВЕСНЯНКИ

Рис. 79—80; табл. VIII, фиг. 27

Веснянки — единственная современная группа гриллоновых, ведущая амфибиотический образ жизни. Помимо развития в водной среде, отряд характеризуется следующими признаками. Голова прогнатная, с грызущим ротовым аппаратом (мандибулы имаго иногда сильно редуцированы). Грудь примитивного строения, с богатым набором склеритов и швов; переднеспинка крупная, без параноталий; сегменты птероторакса гомономные. Ноги ходильные (у личинки нередко с плавательными волосками), лапка всегда трехчлениковая. Крылья перепончатые, складываются плоско или облегающе, почти полностью перекрывая друг друга; преанальная область обоих пар крыльев в основном сходного строения, исключая RS, потерявшую свое основание в заднем крыле и отходящую от M (в нимфальном крыле основание сохраняется), и обычно (первично) простую CuA заднего крыла. Анальная лопасть заднего крыла обычно крупная. Жилкование небогатое, все преанальные стволы ветвятся поздно (приблизительно от середины

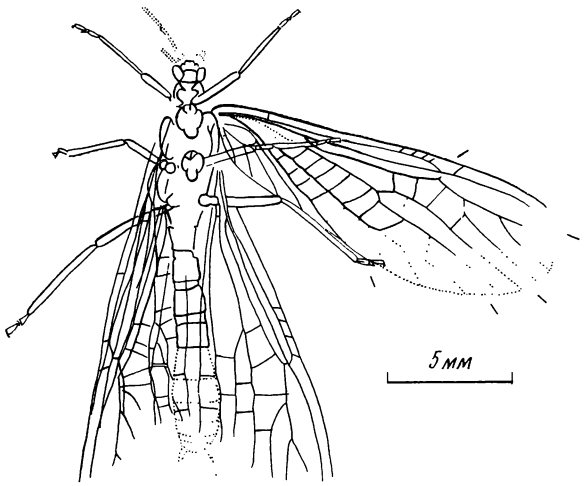


Рис. 79. Древнейшая веснянка *Perlopsis filicornis* Mart. (Perlopseidae); нижняя пермь, Приуралье (экз. ПИН № 1700/1212); пунктиром добавлены детали, видимые на других экземплярах; ориг.)

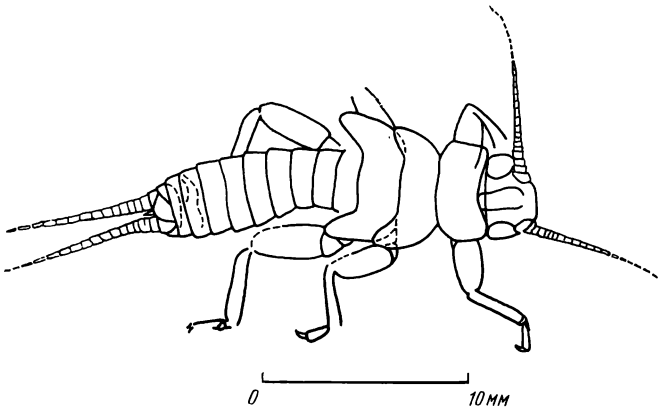


Рис. 80. Личинка веснянки, возможно *Perlopsis sp.*, нижняя пермь, Приуралье (экз. ПИН № 1700/1263; ориг.)

крыла или дистальнее), чаще всего двуветвистые (RS и CuA от простой до 4—5-ветвистой), причем не только для M, но и для CuA двуветвистость первична[1]. Поперечные жилки, помимо двух характерных рядов по обе стороны CuA, обычно и первично немногочисленные, наиболее постоянны r—rs и r—m, расположенные в области развилков RS и M приблизительно на уровне вершины SC. Характерно (вероятно, первично) очень раннее обособление RS и прохождение ее параллельно R_1. Брюшко полносегментное, тергиты без параноталий, первичный яйцеклад утрачен, церки всегда развиты, часто длинные, у имаго могут сокращаться (до одночлениковых) и модифицироваться. Нимфы часто с наружными жабрами различного строения и расположения, возникающими независимо в разных группах.

Современные веснянки развиваются в текучих водах, реже в холодных (горных, тундровых или глубоких провальных) озерах (некоторые специализованные виды обладают вторично наземным развитием); в палеозое и мезозое они были обычны и в нормальных озерах. Нимфы фитофаги, полифаги или хищники, имаго микро- и некрофитофаги или афаги, обычно короткоживущие (дезимагинизация).

Новейшая система отряда и схема его филогенеза предложены П. Цвиком (Zwick, 1973). Отряд делится им на два подотряда, Arcto-

[1] На материале некоторых современных (Peltoperlidae) и многих пермотриасовых веснянок хорошо виден переход интеркубитальных поперечных в положение ветвей CuA.

perlaria (=Perlina Latreille, 1802) [1] и Antarctoperlaria (=Gripopterygina Enderlein, 1909), первый подотряд в составе двух групп не определенного ранга (очевидно, инфраотряды) Euholognatha (=Nemouromorpha Newman, 1853) и Systelognatha (=Perlomorpha Latreille, 1802). Эвгологнаты включают надсемейство Nemouroidea с семействами Taeniopterygidae, Nemouridae, Notonemouridae, Leuctridae и Capniidae и обособленное семейство Scopuridae. Систелогнаты содержат два независимых семейства Pteronarcidae и Peltoperlidae и группу (надсемейство?) Subulipalpia (=Perloidea Latreille, 1802) с семействами Perlidae, Perlodidae и Chloroperlidae. Антарктоперларии разделены на надсемейства Eusthenioidea с семействами Eustheniidae и Diamphipnoidae и Leptoperloidea (=Gripopterygoidea Enderlein, 1909) с Austroperlidae и Gripopterygidae. Система явно не завершена на уровне надсемейства и требует доработки.

Большинство семейств перлиновых широко распространены в северном полушарии, Scopuridae ограничены Восточной Палеарктикой, Pteronarcidae и Peltoperlidae — Восточной Палеарктикой и Неарктикой, Perlidae заходят в Неотропис, Notonemouridae и все грипоптеригиновые обитают только в Неотрописе и Австралийской области.

Современная система и филогения веснянок строятся преимущественно по тонким анатомическим признакам, недоступным для использования в палеонтологии. Поскольку излагаемые ниже представления об истории веснянок существенно отличаются от прежних воззрений, в большой мере основаны на изучении неописанного материала и связаны с использованием некоторых не общепринятых признаков, ниже изложены основные практические критерии для различения важнейших современных групп отряда.

Подотряд Gripopterygina (=Antarctoperlaria). Вся дистальная часть крыла с равномерной, обычно редкой сетью поперечных жилок. Если CuA более, чем двуветвистая, то ясно гребенчатая вперед. Нимфы с брюшными жабрами, перианальными либо метамерно расположенными на первых 4—6 сегментах.

Подотряд Perlina (=Arctoperlaria). Дистальная часть крыла редко с полной сетью поперечных жилок, CuA при этом всегда более чем двуветвистая, но очень редко (у Pteronarcidae) ясно гребенчатая вперед. Брюшко только у последних с метамерными жабрами, но лишь на двух-трех передних сегментах; перианальные жабры очень редки и, по-видимому, иного строения.

Инфраотряд Nemouromorpha (=Euholognatha). Дистальная часть переднего крыла практически без поперечных. CuA часто простая, если более чем двуветвистая, то ясно гребенчатая вперед. Поперечные позади CuA скошены антеродистально, реже перпендикулярны CuA, не заходят или лишь едва заходят за вершину CuP. Не более одного укороченного членика лапки.

Инфраотряд Perlomorpha (=Systelognatha). Поперечные позади CuA скошены постеродистально и далеко заходят за вершину CuP. CuA обычно многоветвистая, но очень редко явственно гребенчатая вперед. Первые два членика лапки личинки (часто и имаго) короткие (в других группах — только у Scopuridae и среди антарктоперларий.

Древнейшие остатки веснянок происходят из отложений верхней части нижней перми (кунгурский ярус) Приуралья и Воркутского бассейна, а также, возможно, Антарктиды (в последнем случае возраст может быть и позднепермским, см. Carpenter, 1969 [2]); в верхней перми

[1] В скобках указаны используемые далее названия, измененные согласно Б. Б. Родендорфу (1977); указания «nom. transl. A. Rasnitsyn, hic. (ex...)» опущены.

[2] Здесь и далее цитируются преимущественно палеонтологические работы, ссылки на которые отсутствуют в сводках и обзорах: Родендорф и др. (1962), Illies (1965), Жерихин (1968).

они распространены много шире (Кузнецкий и Тунгусский бассейны, Юж. Приуралье, Вост. Казахстан, Юж. Африка); что касается австралийских находок, описанных Р. Тильярдом (Tillyard, 1935) и Э. Риком (Riek, 1954), то их принадлежность к веснянкам не очевидна. Все известные пермские веснянки обладают рядом общих черт и представляют, видимо, единую группировку. Исключение составляет австралийская *Stenoperlidium permianum* Till., отличающаяся от всех остальных веснянок характером ветвления CuA и формой крыла с вогнутым передним краем. Если это и веснянка, то представитель какой-то резко обособленной группы, но не менее вероятна и принадлежность ее к иному отряду насекомых. Другие пермские веснянки объединяются небогатым жилкованием (в частности, CuA дву-, реже трехветвистая, в последнем случае гребенчатая четко назад или, реже, нечетко вперед); расположение поперечных позади CuA такое же, как у Perlomorpha, почти всегда развиты дополнительные поперечные, причем только в районе развилка M, но не у вершины крыла (наиболее богаты поперечными раннепермские, а из позднепермских — южноафриканские формы); нимфы без брюшных жабр, всегда с двумя укороченными члениками лапки, имаго — с одним (вторым) или тоже с двумя короткими члениками. В общем, пермские веснянки по совокупности признаков наиболее близки к Perlomorpha, но едва ли могут быть туда отнесены. Таксономическое разнообразие фауны оценить трудно из-за того, что наиболее богатые материалы (из нижней перми Приуралья) слабо обработаны, но весьма существенно, что в одном и том же местонахождении встречается по нескольку видов веснянок.

Триасовые веснянки известны только для второй половины периода (найдены в Средней Азии, Вост. Казахстане, Австралии и Юж. Африке, но для последней есть только указание на присутствие отряда, см. Riek, 1974b). Среди них австралийская *Euxenoperla triassica* (Riek) отнесена к одному роду с позднепермскими видами из Юж. Африки (Riek, 1973) и действительно близка к ним, остальные (исключая австралийскую *Mesonotoperla sinuata* Riek, принадлежность которой к веснянкам сомнительна) занимают промежуточное положение между пермскими веснянками и юрскими типа *Mesotaeniopteryx* Mart. Дополнительные поперечные жилки утрачены, в остальном крыло по набору жилок не отличается от пермских, но гребень на CuA если развит, то направлен только вперед, а расположение поперечных позади CuA, как правило, характерно для Nemouromorpha, хотя встречается и такое же, как у пермских веснянок, и все переходы между этими двумя типами. Лапка известна только у одного имаго, укорочен только второй ее членик. Лапки личинок такие же или с двумя укороченными члениками, как у пермских личинок. Азиатские триасовые веснянки, по-видимому, тоже образуют единую группировку, но в отличие от пермских (и триасовых австралийских) более близкую к Nemouromorpha. Таксономическое разнообразие имаго неясно (морфологические различия невелики, а разрывы в их спектре обнаружить пока не удалось), нимфы же в разных местонахождениях различны, но в каждом из них одинаковы. Это может свидетельствовать о бедности триасовой фауны по сравнению с пермской.

На юрский период приходится время расцвета веснянок. Их остатки найдены только в Азии, но здесь, причем главным образом в отложениях, датируемых приближенно концом ранней — началом средней юры, нимфы веснянок чрезвычайно многочисленны, разнообразны и обычно доминируют в тафоценозах.

Нимфы и имаго юрских веснянок в большинстве случаев не ассоциированы, изучение их освещает разные аспекты истории отряда, поэтому рассматривать их приходится по отдельности. Начнем с раннесреднеюрской фауны (достоверно среднеюрские веснянки не известны;

в случае неуточненного или спорного ранне-среднеюрского возраста находки ниже упоминаются без указания возраста). Среди имаго важное место здесь занимает род *Mesotaeniopteryx* Mart., обычный в Средней Азии, где найден в несомненной ранней юре, но встречающийся и восточнее, до Прибайкалья. По жилкованию он весьма сходен с некоторыми триасовыми формами, у которых тоже иногда наблюдается очень длинный развилок RS, характерным образом расширенный в основании и с r-rs, впадающей в RS_1 довольно далеко от основания последней. К *Mesotaeniopteryx* близки *Mesonemura maacki* Br., Redt., Ganglb. из Прибайкалья и близкие, частью может быть идентичные ей забайкальские веснянки, а также китайская *Sinoperla abdominalis* Ping. (среднеазиатская раннеюрская «*Mesonemura*» *turanica* Mart. близка к иным триасовым формам, чем *Mesotaeniopteryx*, и вряд ли относится к роду *Mesonemura*). Строение тела *Mesotaeniopteryx* не известно; у *Mesonemura* лапки с длинным первым члеником и умеренно коротким (длиннее своей высоты, но много короче других члеников) вторым, церки членистые, но короткие, щупики гомономные. По-видимому, три перечисленных рода относятся к Nemouroidea и образуют там группу, предковую или близкую к предкам остальных семейств.

Более высокий уровень в том же надсемействе занимают мелкие веснянки из Кузнецкого бассейна и Прибайкалья. Их жилкование близко к таковому Capniidae, но несколько богаче поперечными жилками (по 3—5 по обе стороны CuA), лапки с умеренно коротким (как у *Mesonemura*) вторым члеником, церки членистые, но сравнительно короткие. Вероятно, это предки Capniidae.

В Забайкалье, в том числе в отложениях, датируемых средней или поздней юрой (что вызывает некоторые сомнения из-за сходства энтомофауны с ранне-среднеюрской, см., например, Расницын, 1975), найдены и настоящие, еще весьма примитивные Perlomorpha. Здесь достаточно уверенно ассоциируются нимфы, брахиптерные имаго и изолированные нормальные крылья. Жилкование, типичное для многожилковых Perloidea, но с обильными поперечными жилками в дистальной части крыла; укороченные крылья с сильно расширенным в основании костальным полем. У имаго, как и у нимф, мандибулы примитивного строения (не «хищные» и нередуцированные), оба первых членика лапки очень короткие. Брюшные жабры отсутствуют, как и у всех других ископаемых нимф веснянок Евразии.

Обильный материал по нимфам ранне-среднеюрских веснянок пока не определен точнее, чем до Nemouromorpha (большинство остатков) или Perlomorpha (см. выше), но на нем выявляются интересные особенности распределения веснянок в пространстве. На обширном пространстве от Прибайкалья через Кузнецкий бассейн и Караганду до Тургайской впадины распространен устойчивый комплекс из одних и тех же двух видов — *Mesoleuctra gracilis* Br., Redt., Ganglb. и *Platyperla platypoda* Br., Redt., Ganglb., лишь на крайнем западе, в Тургае, *M. gracilis* замещена вторым, неописанным видом *Platyperla*. Остатки найдены в нормальноосадочных озерных отложениях и абсолютно доминируют над всеми другими насекомыми. В Забайкалье картина совершенно иная. Остатки веснянок доминируют только в туфогенных фациях, а в нормально-осадочных по численности уступают поденкам. Фауна очень разнообразна (всего не менее десятка видов, из них по три-четыре может быть найдено в одном местонахождении), доминанты разных локальных фаун часто различны. Недостаточно изученная китайская фауна может относиться к этому же комплексу; довольно близкие по составу веснянки из предположительно средне-верхнеюрских отложений Забайкалья, упоминавшихся выше, скорее представляет особый вариант этого комплекса, так как здесь остатки веснянок не доминируют и в туфогенных отложениях.

Раннеюрские нимфы веснянок из Средней Азии (Шураб) имеют слишком плохую сохранность. По-видимому, они однообразны; в принципе не исключена их идентичность, например с *Mesoleuctra gracilis*.

В достоверно верхнеюрских отложениях остатки веснянок очень редки и принадлежат только имаго. Вероятно, к этому времени веснянки уже исчезают или почти исчезают из озерной фауны. Обнаружено всего три вида в Каратау, из которых один, хотя и сохраняет в основном характерную форму развилка RS, унаследованную от *Mesotaeniopteryx*, но в остальном весьма близок к Taeniopterygidae. Включению его в это семейство препятствует только строение лапки, два последние членика которой хотя и равной длины, но равны первому только совместно (у Taeniopterygidae все членики лапки одинаковые).

Два других близких вида тоже сохраняют черты сходства с *Mesotaeniopteryx*, но в остальном близки к Leuctridae, от которых их отличают два признака: ряд поперечных впереди CuA лишь едва короче ряда, расположенного позади нее (у Leuctridae почти вдвое короче); r-m и дистальная m-cu впадают в ветви M у самого их основания, и изгибы ветвей здесь отсутствуют.

Таким образом, в позднеюрской фауне мы встречаем только группы, близко родственные современным семействам. Более продвинутый облик фауны по сравнению с ранне-среднеюрской может быть, однако, не связанным с различием в возрасте. Аналогичные группы известны и там, а доминирование более далеких от современных могло быть следствием обилия озерных групп, отсутствующих в позднеюрской фауне. Веснянки, близкие к современным, развивались, вероятно, в текучих водах и имели мало шансов попасть в озерные захоронения. Они могли появиться и в начале юры, оставаясь незамеченными палеонтологом до тех пор, пока сборы не становятся достаточно обширными, как в Каратау.

В отложениях мелового возраста остатки веснянок также редки. Позднемеловые веснянки вообще не известны[1], раннемеловые единичны. Для неокома (первая половина раннего мела) известно всего два экземпляра из Забайкалья (оба имаго), несмотря на значительный материал, содержащий массу водных насекомых. Одна из веснянок близка или относится к *Mesonemura*, другая еще ближе к Leuctridae, чем позднеюрские, но все же сохраняет длинный ряд поперечных жилок перед CuA.

Остальные находки сделаны в более молодых, посленеокомских нижнемеловых отложениях (три близко расположенные точки в Забайкалье), или же их возраст в пределах раннего мела неясен (Кунварра, Австралия). Во всех этих точках найдены нимфы, а в двух забайкальских местонахождениях и имаго, причем по крайней мере одно из них — по всем признакам типичный представитель Taeniopterygidae, по жилкованию близкий к *Taeniopteryx* Pictet. Из Кунварры указаны Gripopterygidae (Riek, 1970).

Кайнозойские веснянки очень редки и известны (только по имаго) лишь благодаря колоссальному объему собранного материала. Все находки определены до современных родов, уже в эоцене (балтийский янтарь) найдены почти все современные европейские семейства, кроме Capniidae и Chloroperlidae, не найденных и в других местонахождениях кайнозоя. Внеевропейские семейства тоже достоверно не известны в ископаемом состоянии.

Итак, палеонтологическая история веснянок оказывается весьма преемственной и приблизительно до середины юры плавной, после чего веснянки практически исчезают из озер (исключая краткий эпизод в

[1] *Palaeopteron complexus* Rice, описанный в качестве веснянки из пограничных отложений верхнего и нижнего мела Сев. Америки, в действительности относится к прямокрылым (Жерихин, 1978).

конце раннего мела). Предки современных надсемейств и сопоставимых с ними групп обнаруживаются в начале юры; в юрское время появляются и предки отдельных современных семейств, но сами эти семейства найдены много позднее — впервые во второй половине раннего мела.

Некоторые моменты палеонтологической истории веснянок не вполне согласуются с филогенетической схемой отряда. Хотя пермские, а также австралийские триасовые веснянки ближе к Perlomorpha (=Systelognatha), чем к Nemouromorpha (=Euholognatha), именно последние через триасовую азиатскую фауну связаны с пермскими веснянками непрерывной морфологической и эколого-географической (по доминированию на Ангариде) преемственностью. Напротив, Perlomorpha появляются сразу как сформированная и первично (в юре) локально распространенная группа. С другой стороны, Antarctoperlaria в противоположность большинству других групп, свойственных ныне южным материкам, не обнаруживаются в северном полушарии и в ископаемом состоянии. Учитывая, что приводимые П. Цвиком (Zwick, 1973) синапоморфии арктоперларий выглядят весьма ненадежными, а антарктоперларии по ряду признаков сближаются с Systelognatha (симплезиоморфны по укороченным, особенно у нимф, первым членикам лапки и по продолжению ряда поперечных позади CuA далеко за вершину CuP; обнаруживают общие тенденции к утоньшению последнего членика щупиков и к переходу к хищничеству, а также к развитию метамерных брюшных жабр, по крайней мере внешне сходных у Pteronarcidae и Diamphipnoidae), можно предположить происхождение Systelognatha от общего с Antarctoperlaria гондванского предка и последующее их вселение в Лавразию. Но если это так, отряд следует разделить на подотряды Nemourina (=Euholognatha) и Perlina, а последний — на инфраотряды Perlomorpha (=Systelognatha) и Gripopterygomorpha (=Antarctoperlaria). Тогда пермские и (австралийские триасовые) веснянки попадут в Perlina, вероятно, в качестве особого инфраотряда Perlopseomorpha Martynov, 1940.

ОТРЯД PROTELYTRIDA TILLYARD, 1931

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Protelytridae Tillyard, 1931)] (=Protelytroptera)

Рис. 81

Небольшой вымерший отряд насекомых, известный из пермских отложений.

Мелкие и средней величины насекомые, внешне несколько сходные с жуками благодаря элитризованным надкрыльям. Голова широкая, не скрытая переднеспинкой; усики короткие, многочленистые; глаза относительно крупные, выступают по бокам головы; ротовой аппарат грызущего типа. Переднеспинка щитообразная, поперечная. Крылья гетерономные. Передние крылья более или менее сильно уплотненные, с обедненным, в различной степени редуцированным жилкованием, развитым (за исключением *Elytroneura permiana* Carp.) шовным краем и покрывают задние крылья и брюшко; у наиболее продвинутых форм превращены в выпуклые, лишенных жилок надкрылья. Задние крылья равны по длине передним или значительно длиннее них, широкие, в большей части мембранизованные; жилкование суженной преданальной области сильно редуцировано; обширная ано-югальная область образована в основном ветвями 2A, в покое складывается веерообразно под преданальную часть крыла; у *Protelytron permianum* Till. дистальная часть крыла, кроме того, складывается поперек через склеротизованную «подпорку» (fulcrum), образованную локальным слиянием R, M, Cu и 1A. Ноги бегательные, короткие; бедра и голени уплощенные, голени вооружены шипами; лапки 5-члениковые, апикальный членик

длиннее остальных. Брюшко из 7 нормально развитых сегментов, остальные — значительно уменьшены. Церки короткие, членистые. Самки имели наружный, более или менее сильно укороченный яйцеклад.

Система отряда основана исключительно на признаках строения крыловых органов и представляется чрезмерно дробной и нуждающейся в пересмотре. Для некоторых Protelytridae характерна широкая индивидуальная изменчивость жилкования надкрыльев (Carpenter, 1939). Установлено 11 семейств: Protelytridae, Blattelytridae, Archelytridae, Elytroneuridae, (нижняя пермь Сев. Америки и Европы), Megelytridae (нижняя пермь Сев. Америки), Apachelytridae, Planelytridae (нижняя пермь Европы), Protocoleidae (верхняя пермь Вост. Европы и Австралии), Permophilidae, Stenelytridae и Dermelytridae (верхняя пермь Австралии). Особое, еще не описанное позднепермское семейство обнаружено в Кузнецком бассейне (ильинская свита).

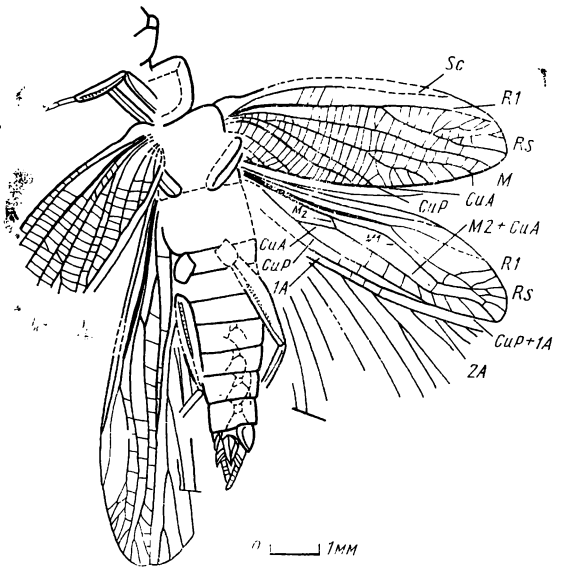


Рис. 81. Наиболее примитивный представитель протэлитридовых, раннепермский *Apachelytron transversum* Carp. et Kuk., из нижней перми ЧССР (Carpenter, Kukalová, 1964)

Основным направлением в эволюции протэлитридовых было, вероятно, приспособление к обитанию в тесных пространствах — в трещинах коры и под корой, в подстилке, может быть, в почве, в связи с чем передние крылья в значительной степени утратили летные свойства и превратились в плотные надкрылья, защищающие задние крылья и брюшко; моторная роль задних крыльев, напротив, усилилась вследствие их удлинения и расширения ано-югальной области; как результат удлинения крыла возникла способность к поперечному складыванию его.

В целом протэлитридовые иллюстрируют пример конвергентного развития с отрядом жесткокрылых.

ОТРЯД FORFICULIDA LATRIELLE, 1810

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Forficulariae Latreille, 1810)] (=Dermaptera)

УХОВЕРТКИ ИЛИ КОЖИСТОКРЫЛЫЕ

Рис. 82; табл. VIII, фиг. 28

Мелкие и средней величины насекомые с более или менее сильно дорсовентрально уплощенным длинным телом. Голова свободная, прогнатная, антенны нитевидные, из 8—50 члеников, ротовой аппарат грызущего типа. Крылья гетерономные, иногда отсутствуют; передние крылья превращены в укороченные кожистые надкрылья, у вымерших архаичных представителей отряда — с редуцированным жилкованием, у более продвинутых — без жилок; задние крылья длинные и широкие, в большей части перепончатые, с редуцированными жилками в склеротизованной преданальной области, дистально подвижно сочлененной с плотным «конечным полем»; ано-югальный веер образован в основном

ветвями 2А; в покое крылья складываются сначала поперек, а затем вдоль предкраевой жилки под преданальную часть крыла. Ноги бегательные, бедра с продольными килями; лапки у представителей архаичного подотряда Protodiplatina 4—5-члениковые, у остальных —3-члениковые; претарзус из 2 коготков и аролия. Брюшко из 10 сегментов, 8 и 9 тергиты самки у большинства уменьшены и скрыты 7 тергитом; 1 стернит у обоих полов редуцирован. Церки у древнейших вымерших форм и личинок семейства Pygidicranidae членистые, у всех остальных —1-члениковые, превращены в клещи; анальные клапаны развиты, эпипрокт из 2—3 склеритов. Гениталии самцов с парным или непарным пенисом; самки древнейших вымерших уховерток имели наружный яйцеклад, рудименты которого сохранились у Pygidicranidae, у остальных современных уховерток яйцеклад атрофирован.

Яйцекладущие, для некоторых известно живорождение; забота о потомстве выражается в охране самкой яйцекладки и молодых личинок. Превращение неполное, в постэмбриональном периоде 4—6 личиночных возрастов.

Уховертки обитают среди растительности, в подстилке, под камнями, в дуплах и под корой деревьев, иногда в почве; подвижные насекомые, активные преимущественно в ночное время; гигрофильны; в большинстве многоядные, питаются растительными и животными остатками, некоторые имеют экономическое значение как вредители культурных растений; немногие ведут паразитический образ жизни.

В современной фауне около 1200 видов уховерток, распространенных преимущественно в субтропических и тропических районах. Отряд делится на 4 подотряда.

Вымерший подотряд Protodiplatina (=Archidermaptera) объединяет наиболее архаичные формы с антеннами не менее чем из 18 члеников, кожистыми, удлиненными, частично скрывающими брюшко надкрыльями с редуцированным жилкованием, короткими ногами, передние и средние лапки которых 4-члениковые, а задние —5-члениковые; с длинными членистыми церками, наружным яйцекладом у самки и дифференцированными парамерами у самца. Одно семейство Protodiplatidae из верхней юры Юж. Казахстана.

Подотряд Forficulina (=Dermaptera s. str. =Eudermaptera) объединяет всех современных свободноживущих крылатых и бескрылых уховерток; верхние челюсти двузубчатые, с развитыми трущими поверхностями в основании; надкрылья укороченные, не скрывают брюшко, без жилок; лапки трехчлениковые; церки одночлениковые, превращены в склеротизованные клещи, членистые только у личинок Pygidicranidae; яйцеклад рудиментарный, скрыт в генитальной полости или атрофирован; половой аппарат самца парный или непарный. Подотряд делится на 4 надсемейства.

Надсемейство Pygidicranoidea (=Protodermaptera) характеризуется следующими чертами. Тело опушенное, антенны 15—50-члениковые; глазки хорошо развиты; церки (клещи) взрослых —1-члениковые, у личинок некоторых родов членистые; яйцеклад рудиментарный, скрыт в генитальной полости; половой аппарат самца парный, с функционирующими обоими лопастями. Одно обширное семейство Pygidicranidae, распространенное циркумптропически и в ископаемом состоянии известное с эоцена.

Представители надсемейства Carcinophoroidea имеют неопушенное тело, 10—35-члениковые антенны; в большинстве — бескрылые; генитальный аппарат самца парный, клещи часто асимметричные. Два семейства: Labiduridae, известные начиная с палеогена, и Carcinophoridae; в современной фауне оба семейства распространены преимущественно в тропических районах Африки и Азии.

Надсемейство Apachyoidea (=Paradermaptera) характеризуется сильно уплощенным телом; сквамопигий (10Т+пигидий) треугольный, сильно выступающий; клещи искривленные, расставленные; половой аппарат самца парный. Одно семейство Apachyidae в современной фауне тропиков Азии, Сев. Америки, Австралии и субтропиках Новой Зеландии.

Надсемейство Forficuloidea (=Eudermaptera) является крупнейшей современной группой отряда. Антенны 10—23-члениковые, глазки редуцированы или отсутствуют; генитальный аппарат самца простой, с непарным пенисом. Три семейства: Labiidae — верхняя юра

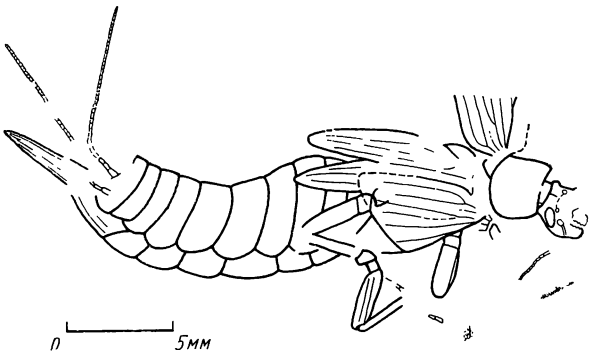


Рис. 82. *Protodiplatys fortis* Mart. (Protodiplatidae); верхняя юра, Южный Казахстан (Вишнякова, 1979)

Юж. Казахстана, в современной фауне распространены циркумтропически; Forficulidae — палеоген Зап. Европы и Сев. Америки, в современной фауне в основном в тропиках Юго-Восточной Азии и отчасти в Палеарктике; Cheliochidae — главным образом в тропиках Юго-Восточной Азии, в ископаемом состоянии не известны.

Подотряд Arixeniina известен только из современной фауны. Тело густо опушенное. Глаза редуцированы; верхние челюсти трехзубые, без трущих поверхностей в основании. Бескрылые. Ноги длинные, тонкие, лапки 3-члениковые, без присосок; половой аппарат самца цилиндрический, парный, но одна лопасть его сильно редуцирована, клещи слабо склеротизованы, искривленные, различные по форме у самцов и самок. Живородящие. Обитают в пещерах и дуплах деревьев. Сожители или факультативные паразиты рукокрылых. Одно семейство Arixeniidae в тропиках Юго-Восточной Азии.

Подотряд Hemimerina (=Diploglossata, Dermodermaptera) нередко рассматривается в качестве особого отряда, что, по нашему мнению, недостаточно обосновано. Тело опушено местами. Глаза атрофированы; верхние челюсти трехзубые, без трущей поверхности в основании. Бескрылые. Ноги короткие, лапки 3-члениковые, с присосками; 8 и 9 тергиты самки скрыты 7 тергитом; гипандрий самца асимметричный, половой аппарат непарный; церки неклещеобразные, без полового диморфизма; живородящие. Облигатные эктопаразиты грызунов. Одно небольшое современное семейство Hemimeridae, распространенное в Эфиопской области.

Возникнув, вероятно, в конце палеозоя от свободноживущих, летающих, связанных с растительностью форм, близких к Protelytrida, кожистокрылые становятся известными в составе позднеюрской фауны Юж. Казахстана (Каратау) сразу в числе двух подотрядов. Из них наиболее архаичный мезозойский подотряд Protodiplatina с единственным семейством Protodiplatidae рассматривается как предковый для остальных уховерток (Бей-Биенко, 1936); в настоящее время в тех же отложениях обнаружена богатая и разнообразная фауна уховерток этого подотряда. Другой — мезокайнозойский подотряд Forficulina представ-

лен в Каратау семейством Pygidicranidae. Этот подотряд недавно найден также в меловых отложениях Забайкалья и Монголии (неопубликованные данные). С появлением в кайнозое влажных тропических лесов современного типа подотряд Forficulina испытывает расцвет, и в третичных отложениях Зап. Европы и Сев. Америки появляются первые Forficuloidea, представленные многочисленными Forficulidae, и гораздо более редкие Carcinophoroidea (Labiduridae). К концу палеогена Forficulidae уже представлены близкими к современным или даже современными родами и видами. Небольшие, географически разобщенные подотряды Arixeniina и Hemimerina являются наиболее молодыми, по-видимому, независимо обособившимися в эоцене от разных форфикулоидных предков в связи с упрочением их контактов с позвоночными — соответственно рукокрылыми и грызунами — в местах их совместного обитания. Сходный образ жизни обусловил во многом конвергентное развитие обоих подотрядов, из них Arixeniina — сожители или факультативные паразиты рукокрылых — менее специализованы и обнаруживают бо́льшую близость к подотряду Forficulina, чем более продвинутые облигатные паразиты грызунов — Hemimerina.

Подробнее о системе и эволюции уховерток см. Gilles, 1963, 1974, Steinmann, 1975; об ископаемых — Мартынова, 1962, Вишнякова, 1980.

НАДОТРЯД GERARIDEA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Geraridae Handlirsch, 1906)]

ОТРЯД GERARIDA HANDLIRSCH, 1906

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Geraridae Handlirsch, 1906)]

Рис. 83

Единственный отряд гераридей объединяет сравнительно небольшое число средне- и позднекарбоновых насекомых, известных по остаткам из нескольких местонахождений Сев. Америки и Зап. Европы. Отряд характеризуется удлиненной, нередко очень длинной переднеспинкой, лишенной ясных параноталий и несущей свободную (не втянутую) и, вероятно, весьма подвижную голову. Тело более или менее дорзовентральное уплощенное, ноги бегательные, с 5-члениковыми лапками, передние иногда сильно удлиненные, явно хватательные, хотя и лишенные столь мощного вооружения, какое характерно для хватательных ног Mantida или Mantispidae из Myrmeleontida. Жилкование от умеренно богатого до заметно обедненного, поперечные жилки простые, не ветвящиеся и не образующие сети. Анальная область переднего крыла примитивной формы, не измененная, как у тараканових. CuA заднего крыла без резкого изгиба в месте впадения M_5. По крайней мере в некоторых случаях сохранялся хорошо развитый (у *Dieconeura* Scudd.) или короткий (у *Eucaenis* Scudd.) яйцеклад, детали строения которого, однако, остаются неизвестными. Церки короткие (у Eucaenidae).

На хищный образ жизни герарид, помимо хватательных передних ног *Cnemidolestes* Brongn., указывает характерная для отряда удлиненная переднеспинка, выносящая вперед подвижную голову с грызущим ротовым аппаратом, как у верблюдок, богомолов и т. д. Герариды не обнаруживают каких-либо признаков, характерных для скрытоживущих насекомых: вероятно, они вели более или менее открытый образ жизни.

К отряду отнесены средне- и позднекарбоновые насекомые, ранее включавшиеся в Protoblattodea, Protorthoptera или Paraplecoptera, где

они вместе с некоторыми другими насекомыми были выделены в надсемейство Geraroidea (Шаров, 1962).

Принятое здесь деление отряда на семь семейств сугубо провизорно из-за недостаточной изученности его представителей.

Eucaenidae (рис. 83) отличаются от других семейств широким костальным полем, сближенными SC, R и RS, ранним обособлением RS, характерной формой CuA, напоминающей таковую многих гриллоблаттидовых, и редукцией CuP (Carpenter, Richardson, 1976, заднюю ветвь CuA именуют CuP, но на фотографии хорошо видно ее выпуклое положение и, следовательно, она гомологична CuA).

Семейства Spanioderidae и Dieconeuridae из среднего карбона (Мэзон Крик) и Ischnoneuridae из позднего карбона Франции (Комментри) характеризуется впадением SC в R; первое семейство отличается сравнительно короткими и широкими крыльями и коротким гребнем RS, у двух других крылья узкие и длинные, гребень RS у Ischnoneuridae длинный, у Dieconeuridae короткий. Geraridae (средний карбон, Мэзон Крик) отличаются от других семейств слабым развитием CuA, Cnemidolestidae (верхний карбон, Комментри) — хватательными передними ногами. К гераридовым, возможно, относятся также *Gyrophlebia* Handl., *Danielsiella* Cock., *Paracheliphlebia* Handl., *Propteticus* Lacoe, *Miamia* Dana из Мэзон Крика.

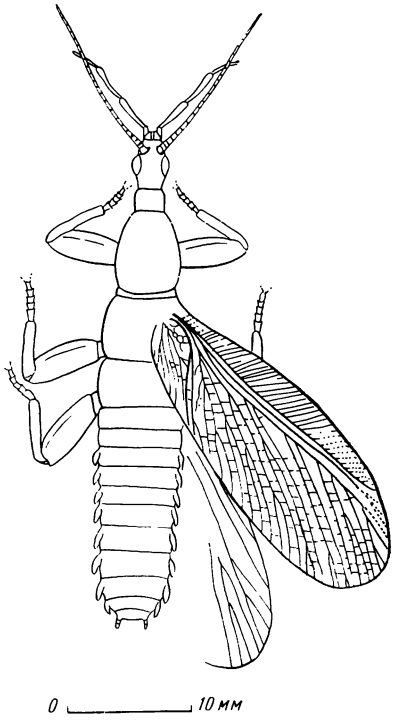


Рис. 83. *Eucaenis ovalis* Scudder (Eucaenidae); средний карбон, США (Carpenter, Richardson, 1976)

НАДОТРЯД GRYLLIDEA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Grylloides Laicharting, 1781)] (=Orthopteroidea)

ПРЯМОКРЫЛООБРАЗНЫЕ

Надотряд характеризуется, помимо общих признаков гриллоновых, слабо развитыми и не обособленными параноталиями переднеспинки, первично — анастомозом RS и передней ветви M в переднем крыле, отсутствием резкого перегиба CuA близ ее основания — в заднем, и в большинстве случаев — прыгательными задними ногами. Не прыгательные задние ноги в большинстве случаев вторичны (для палочников это доказывается строением триасовой *Prochresmoda* Sharov), лишь у Sthenaropodidae адаптация к прыжку первично слабая, но и среди них есть формы с заметно утолщенными задними бедрами. Становление надотряда было связано прежде всего с переходом к открытому образу жизни и к хищничеству, причем решающее значение для расцвета группы имела адаптация к прыжку, обеспечившая определенную безопасность от врагов не только крылатым особям, но и нимфам (Расницын, 1965).

Прямокрылообразные известны со среднего карбона доныне. Их система, эволюция и палеонтология подробно рассмотрены А. Г. Шаровым (1968), ниже излагаются по преимуществу выводы из этой работы. Основное отступление от взглядов Шарова — понижение ранга его отрядов

Protorthoptera и Titanoptera до подотрядов, соответственно Sthenaropodina и Mesotitanina, в отряде прямокрылых (Gryllida=Orthoptera). Действительно, дорзовентральная уплощенность тела этих двух групп свойственна и многим прямокрылым, особенно среди сверчков. Способность к прыжкам в той или иной мере уже была свойственна по крайней мере некоторым Sthenaropodidae. Примитивное, небольшое и лишенное жилок прекостальное поле последних и расширенные поля в средней части передних крыльев мезотитаниновых представляют недостаточно серьезные отличия для выделения этих групп в особые отряды: различия между подотрядами Gryllina и Acridina во всяком случае не менее глубоки.

Итак, прямокрылообразные принимаются в составе двух отрядов, Gryllida и Phasmatida, из которых вторые являются потомками первых (рис. 84).

ОТРЯД GRYLLIDA LAICHARTING, 1781

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Grylloides Laicharting, 1781)] (=Orthoptera)

ПРЯМОКРЫЛЫЕ

Рис. 84—89; табл. VIII, фиг. 29

Насекомые средних или крупных размеров. Голова гипогнатная. Антенны многочлениковые, нитевидные или жгутовидные. Ротовой аппарат грызущего типа. Переднегрудь короткая, обособленная. Крыльев две пары, в покое они расположены по бокам тела или плоско на спине, иногда редуцированы; передние крылья более плотные, чем задние. Передние и средние ноги ходильные (передние — иногда копательные), задние — длинные, почти всегда прыгательные, с утолщенными бедрами. Лапки из 3—5 члеников, коготки симметричные. Брюшко образовано 10 тергитами и 8 (♀) или 9 (♂) стернитами. Церки большинства вымерших и всех современных одночлениковые, грифельки имеются. Яйцеклад образован 3 парами створок, разнообразный по форме. Яйца откладываются в почву или в стебли и листья растений.

В постэмбриональном развитии 4—8 личиночных возрастов. Личинки отличаются от взрослых неполным развитием крыльев и половых органов.

Прямокрылые обитают на деревьях, кустарниках и травостое, реже на почве или в почве, большинство представителей отряда — теплолюбивые и сухолюбивые насекомые. Хищники, фитофаги или формы со смешанным питанием.

Отряд известен со среднего карбона доныне. В современной фауне 15 семейств и около 20 000 видов. Разделяется на 4 подотряда: Sthenaropodina (=Protothoptera), Gryllina (=Ensifera), Acridina (=Caelifera) и Mesotitanina (=Titanoptera).

Sthenaropodina — небольшая вымершая группа довольно крупных прямокрылых (рис. 85), включающая единственное семейство Sthenaropodidae с 6 родами из среднего карбона Сев. Америки и позднего — Зап. Европы. Стенароподиновые обладали дорзовентрально уплощенным телом, коротким, не пересеченным жилками прекостальным полем передних крыльев и небольшой анальной лопастью задних. CuP переднего крыла с ветвями на вершине, 2A многоветвистая, гребенчатая. Задние ноги были длиннее передних и средних, но с неутолщенными или слабо утолщенными бедрами и без правильных рядов шипов на дорсальном крае голеней. Хотя бы некоторые Sthenaropodina были, по-видимому, способны к коротким прыжкам. Эти примитивные прямокрылые жили, вероятно, более или менее открыто, скорее всего на растениях. Остальные прямокрылые были, скорее всего, потомками стенароподиновых.

Обширный подотряд длинноусых прямокрылых (Gryllina) известен начиная со среднего карбона. Сюда относятся насекомые, сжатые с боков (рис. 86), реже дорзовентрально уплощенные, с длинными антенна-

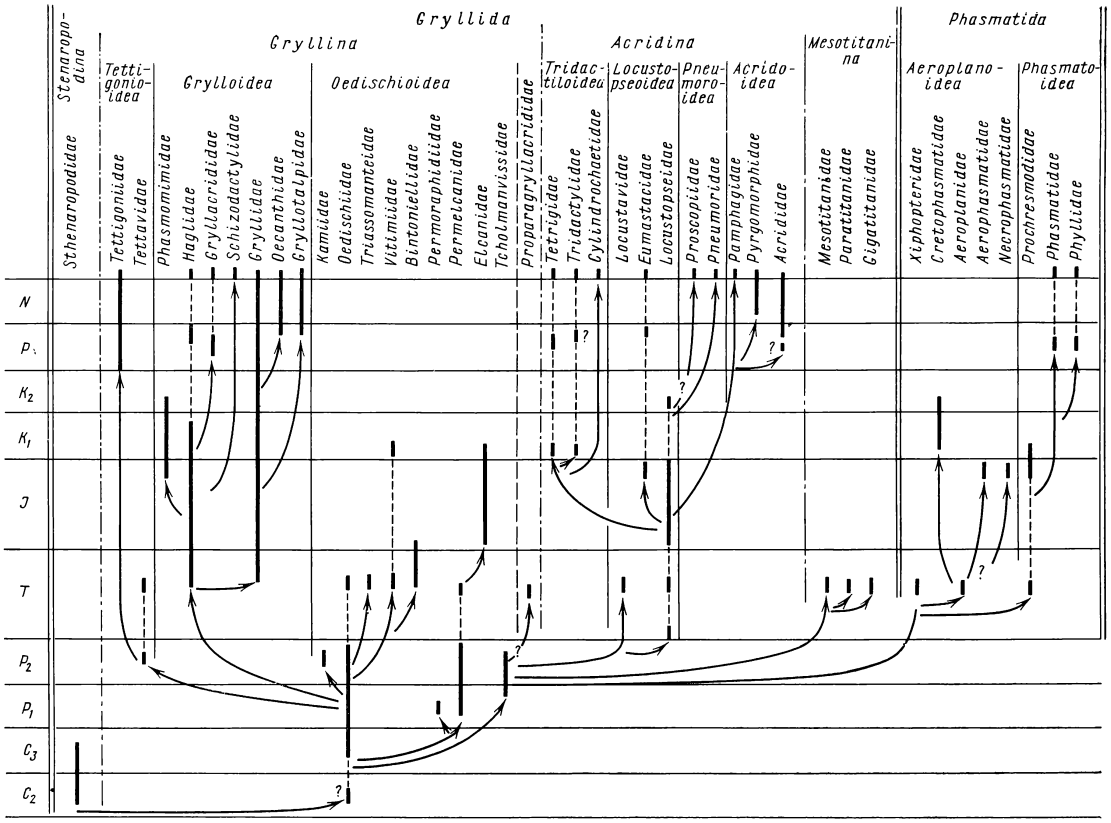


Рис. 84. Схема филогенетических отношений прямокрылообразных (по Шарову, 1968, с изменениями)

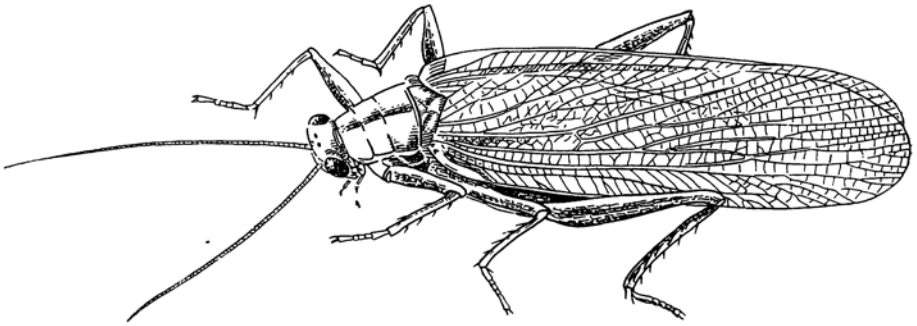


Рис. 85. Реконструкция предпрямокрылого *Sthenaropoda fischeri* Brongn. (Sthenaropodidae) из позднего карбона Франции (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)



Рис. 86. Реконструкция позднеюрской *Elcana* sp. (Elcanidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

ми и длинным яйцекладом. Прекостальное поле передних крыльев пересечено ветвями C, CuP простая, 2A с 3—4 ветвями. Задние крылья с большой анальной областью, складывающейся веерообразно. Задние голени с двумя дорзальными рядами шипов. Подотряд включает 3 надсемейства — Oedischioidea, Grylloidea и Tettigonioidea.

Наиболее примитивная группа длинноусых прямокрылых — Oedischioidea с 9 семействами, существовавшие с позднего карбона до раннего мела. Они характеризуются относительно слабой склеротизацией



Рис. 87. Реконструкция позднеюрского представителя примитивных сверчков *Aboilus sp.* (Haglidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

Рис. 88. Реконструкция триасового *Gigatitan sp.* (Gigatitanidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

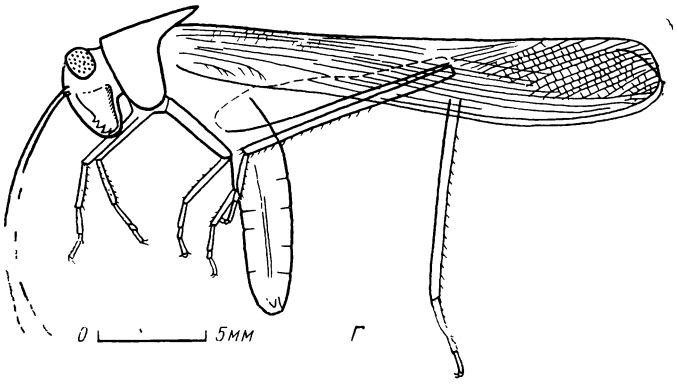


Рис. 89. *Locustopsis karatavica* Shar. (Locustopseidae); верхняя юра, Южный Казахстан (Шаров, 1968)

передних крыльев, длинными передними и средними ногами и отсутствием или примитивным строением звукового аппарата. По-видимому, пермское семейство Oedischiidae дало начало другим Gryllina, а его дериват,— также известное из перми семейство Tcholmanvissiidae,— подотрядам Acridina и Mesotitanina и отряду Phasmatida.

Кузнечиковые (Tettigonioidea) внешне сходны с Oesdischioidea, но передние и средние ноги у них короче, а передние крылья самцов (у Tettigoniidae) с хорошо развитым звуковым аппаратом в анальной области, причем смычком служит 1А. CuA_1 (Шаров, 1968, и другие авторы, обозначавшие M_5 как MP, называют эту жилку $MP+CuA_1$) в результате анастомоза с М продолжает основание последней. Лапки Tettigoniidae

4-члениковые, без аролия. К этому надсемейству принадлежит два семейства — вымершие Tettavidae (пермь — триас) и современные Tettigoniidae, в ископаемом состоянии известные с конца позднего мела (*Arctolocusta* Zeun. из датского яруса Гренландии). Большинство кузнечиковых — открыто живущие хищники.

Сверчковые (Grylloidea) в современной фауне представлены менее богато, чем кузнечиковые, хотя и довольно разнообразны; в мезозое же это надсемейство резко доминировало среди не только длинноусых, но и прямокрылых вообще. Сверчковые характеризуются относительно короткими ногами и наличием звукового аппарата в основании кубитоанальной области переднего крыла самца, причем смычком служит CuP. CuA_1 в переднем крыле не переходит на M. Ранние сверчковые обладали латерально сжатым телом и 4-члениковыми лапками, современные имеют 3-члениковые лапки и обычно дорзовентрально уплощенное тело. Древние сверчковые экологически, вероятно, мало отличались от современных кузнечиковых, что и определило их значительное (особенно у Haglidae) габитуальное сходство с последними. Позднее в эволюции гриллоидов прослеживается тенденция к выработке более скрытного образа жизни вплоть до постоянного обитания в почве у медведок (Gryllotalpidae). Древнейшие сверчковые найдены в среднем или верхнем триасе, где они представлены Haglidae и примитивными Gryllidae. Всего в состав надсемейства входят 7 семейств — Haglidae (триас — ныне), Phasmomimidae (юра — мел), Gryllacrididae (палеоген — ныне), Schizodactylidae (современные), Gryllidae (триас — ныне), Oecanthidae (палеоген — ныне) и Gryllotalpidae (палеоген — ныне).

Вымерший подотряд Mesotitanina Tillyard, 1925 [nom. transl. Vishnyakova, hic (ex Mesotitanidae Tillyard, 1925)] включает специализированных крупных и очень крупных (до 40 см в размахе крыльев) хищных прямокрылых. Его представители (рис. 88) обладали хватательными передними и вторично непрыгательными задними ногами, дорсовентрально уплощенным телом, многоветвистыми (как у Sthenaropodina) CuP и 2A и расширенными полями между RS и CuA. Возможно, эти поля образовывали звуковой аппарат, развитый, в таком случае у обоих полов. Яйцеклад укорочен, яйца мелкие с гладким хорионом. Mesotitanina были подстерегающими хищниками, экологически подобными современным богомолам. Предками мезотитаниновых были эдисхиоиды (вероятно, Tcholmanvissiidae). Подотряд представлял собой относительно недолго существовавшую тупиковую ветвь. В его составе установлено 3 семейства — Mesotitanidae, Paratitanidae и Gigatitanidae. Mesotitanina известны исключительно из среднего и верхнего триаса, но в это время были широко распространены: их остатки найдены в Европе (Украина; не описаны), Средней Азии и Австралии.

Подотряд короткоусых прямокрылых (Acridina) ныне наиболее богат видами, но в течение долгого времени (до начала неогена) его представители играли второстепенную роль. Они характеризуются короткими (не длиннее тела) антеннами и наличием стридуляционного аппарата разнообразной конструкции. Задние ноги прыгательные, с продольными килями на бедрах и рядами шипов на голенях. В жилковании передних крыльев характерно костальное поле, пересеченное ветвями C, простая CuP, бедная ветвями 2A, узкое поле между R и RS, узкая и длинная анальная область, в жилковании задних крыльев — большая веерообразно складывающаяся ано-югальная лопасть. Яйцеклад укороченный, копательный, верхние (наружные) и нижние створки с зубцами, при копании действуют независимо (отводятся друг от друга). В отличие от других прямокрылых, где она встречается лишь изредка, для короткоусых характерна фитофагия.

Предками Acridina были гриллиновые семейства Tcholmanvissiidae. Подотряд включает 4 надсемейства — Eumastacoidea, Tridactyloidea,

Pneumoroidea и Acridoidea — и в ископаемом состоянии известен с триаса.

Eumastacoidea (=Locustopseoidea) — наиболее древняя и наиболее примитивная группа короткоусых прямокрылых, давшая начало остальным надсемействам. Для эвмастакоидов характерны почти гомономные, сильно удлиненные крылья. К Eumastacoidea относятся 3 семейства: Locustavidae (поздняя пермь — средний или поздний триас), Locustopseidae (ранний триас — поздний мел) и Eumastacidae (поздняя юра — ныне). Второе из этих семейств было потомком первого и предком остальных короткоусых.

Надсемейство Tridactyloidea характеризуется редукцией аролия и звуковых и тимпанальных органов в связи с переходом к жизни на почве или в укрытиях. К нему относятся 3 семейства: Tetrigidae (с ранней или средней юры доныне), Tridactylidae (ранний мел — ныне) и неизвестные в ископаемом состоянии Cylindrachetidae. Вопрос о естественности объединения этих семейств далеко не решен; возможно, что Tridactyloidea — полифилетическая группа, а характерные для ее представителей черты редукции приобретены ими независимо (Подгорная, 1974).

Pneumoroidea — неизвестная в ископаемом состоянии группа, состоящая из двух семейств (Pneumoridae и Proscopiidae); для нее характерна адаптация к обитанию на растениях и развитие криптической (листовидной или палочковидной) формы тела.

Надсемейство саранчевых (Acridoidea) характеризуется присутствием на 1-м сегменте брюшка тимпанального органа и деталями строения мужских гениталий. В его состав входят 3 семейства — Pamphagidae (в ископаемом состоянии неизвестны), Pyrgomorphidae (миоцен — ныне) и Acrididae (олигоцен — ныне).

Геологическая история отряда прямокрылых в целом рисуется следующим образом. Древнейшие прямокрылые, известные из среднего карбона, относятся к примитивнейшему подотряду стенароподиновых. В позднем карбоне он еще сохраняется, но появляются и первые примитивные гриллиновые из числа Oedischioidea. В перми Sthenaropodina исчезают, а Oedischioidea становятся многочисленными и разнообразными. К концу перми появляются также первые Tettigonioidea и Acridina. С триаса устанавливается доминирование Grylloidea, очень характерное для мезозоя; специфической чертой триасовой фауны является наличие Mesotitanina и некоторых других групп (например, Proparagryllacrididae). В большинстве мезозойских фаун более или менее отчетливо доминируют Haglidae, во второй половине юры к ним присоединяются в качестве субдоминанта Phasmomimidae. Фауны такого состава сохраняются до начала позднего мела. Позднемеловые прямокрылые недостаточно изучены, их состав в разных местонахождениях сильно различается. Так, в туроне Казахстана доминируют Gryllidae и Locustopseidae, а в сеномане Магаданской обл.— Phasmomimidae. Для палеогена характерно доминирование Gryllidae и Tettigoniidae при очень малом числе Acrididae. Только в миоцене (возможно, в связи с более широким распространением открытых ландшафтов) роль доминантов переходит к саранчевым.

ОТРЯД PHASMATIDA LEACH, 1815

[nom. transl. Rohdendorf, 1977
(ex Phasmida Leach, 1815] (=Phasmatodea)

ПАЛОЧНИКИ

Рис. 90

Средние и крупные, иногда даже гигантские насекомые (до 33 см длины). Тело удлиненное, палочковидное или листовидное, дорсовентрально уплощенное. Голова небольшая, свободная, прогнатная; антенны нитевидные или щетинковидные, из 8—100 члеников; ротовой аппа-

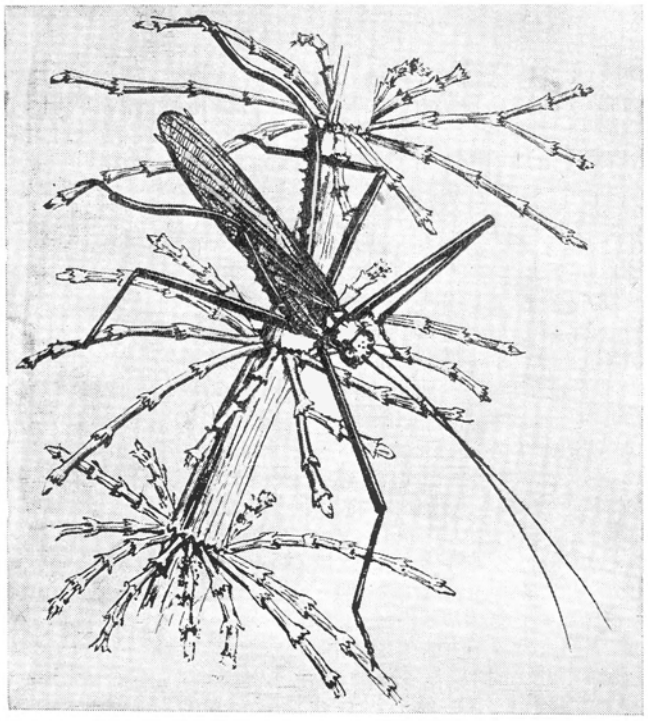


Рис. 90. Реконструкция примитивного триасового палочника *Prochresmoda sp.* (Prochresmodidae) (ориг. рис. А. Г. Пономаренко)

рат грызущий. Переднегрудь небольшая, подвижная; среднегрудь — наиболее удлиненный отдел груди. Крылья гетерономные, у мезозойских представителей отряда нормально развиты, у современных часто в разной степени редуцированные или полностью отсутствуют; жилкование обеих пар крыльев более полное у вымерших представителей отряда, у современных в значительной степени редуцировано и специализовано. Задние крылья с развитой ано-югальной областью. Ноги ходильные, лапки 3—5-члениковые; звуковые и тимпанальные органы отсутствуют. Брюшко образовано 10 сегментами. Яйцеклад современных палочников укороченный, не выступает из генитальной полости, образован 3 парами створок. Половой диморфизм резко выражен: ♀ значительно крупнее ♂, малоподвижные, часто бескрылые, с упрощенными церками. Размножение нередко партеногенетическое. Яйца овальные, с крышечкой, хорион утолщенный, скульптированный, придающий яйцам сходство с семенами растений. В постэмбриональном периоде до 6 личиночных возрастов.

Растительноядные, современные — малоподвижные насекомые, обитают среди травянистой растительности, на кустарниках и деревьях; среди мезозойских были хорошо летающие, вероятно, весьма активные формы. Отряд известен со второй половины триаса.

В современной фауне около 2500 видов палочников, распространенных почти целиком в субтропических и тропических районах. Краткое резюме системы современных палочников см. Bermejo, 1975 и Bradley, Galil, 1977.

Происхождение палочников от прямокрылых семейства Tcholmanvissiidae было связано с переходом от хищничества к фитофагии и с отказом от прыжка в пользу более активного полета. Утрата активности, отказ от полета и переход к пассивной защите (мимикрия) характерны лишь для одного, наиболее продвинутого надсемейства Phasmatoidea, особенно для его современных семейств.

В отряде два надсемейства: Aeroplanoidea и Phasmatoidea. Более примитивное надсемейство Aeroplanoidea (по Шарову, 1968, Xiphopteridea) характеризуется узкими и длинными перепончатыми передними

крыльями, в жилковании которых ствол CuA ветвится и отходит от M у корня крыла или обособлен; оно объединяет 5 мезозойских семейств: триасовых Aeroplanidae и Xiphopteridae, позднеюрских Aerophasmatidae и Necrophasmatidae и меловых Cretophasmatidae.

Надсемейство Phasmatoidea (у Шарова, 1968, Chresmodidea) характеризуется 3-ветвистой медианой, причем CuA_1 входит в ее состав как простая третья ветвь. Объединяет вымершее семейство Prochresmodidae[1] (средний или поздний триас — ранний мел) и современные семейства Phasmatidae и Phylliidae, известные с эоцена.

Мезозойская фауна палочников сильно отличается от современной. На протяжении почти всего мезозоя со среднего или позднего триаса до начала позднего мела включительно палочники были представлены активно летавшими аэропланоидами и Prochresmodidae. Остатки этих насекомых нечасто, но регулярно встречаются в мезозойских отложениях. Наиболее поздние аэропланоиды (*Cretophasma* Shar.) известны из турона Казахстана.

Впоследствии палочники почти исчезают из палеонтологической летописи: в кайнозое они представлены редчайшими находками. Это, вероятно, объясняется не столько их действительной редкостью в это время, сколько переходом к малоподвижному образу жизни на растениях, присущему современным представителям отряда и не благоприятствующему захоронению их остатков.

---

[1] А. Г. Шуров (1968) объединил в семействе Chresmodidae юрских *Chresmoda* Germar, *Chresmodella* Bode и триасовых *Prochresmoda* Sharov. Но типовой вид *Chresmoda* (*Ch. obscura* Germar sensu Handlirsch, 1906) оказался клопом-водомеркой (см. стр. 63). Поэтому для семейства, включающего *Prochresmoda* Sharov, *Gryllidium oweni* Westwood (=? *Chresmoda oweni*: Handlirsch, 1906; =*Ch. obscura*: Шаров, 1968, с. 115, 117), *Chresmodella* Bode, а также раннемелового «*Chresmoda*» *orientalis* Esaki, 1949, приходится ввести новое название Prochresmodidae Vishniakova, nom. nov. Диагноз семейства (по крыльям) дан Шаровым.

Раздел II

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ НАСЕКОМЫХ

Предлагаемый очерк общих черт эволюции насекомых имеет целью сжатый анализ особенностей организации и условий обитания, послуживших основой исторического развития этих членистоногих. Такого рода рассмотрение явлений показывает своеобразие эволюционного процесса насекомых, как, впрочем, и любого другого класса животных; особенно важно при этом отметить, что установление своеобразных черт эволюции насекомых попутно позволило раскрыть наличие особых явлений и процессов, имеющих не только частное значение для истории насекомых, но и известный общий биологический интерес.

Нет необходимости останавливаться на рассмотрении всех так называемых модусов или форм филогенетических изменений, которые обычно не имеют, собственно, какого-либо значения для осуществления того или иного результата эволюционного процесса, раскрывая лишь техническую сторону прохождения тех или иных филогенетических перестроек. Гораздо важнее оценка экологического значения этих изменений, что позволяет по ходу исследования непрерывно выяснять роль данных филогенетических процессов в эволюции. Поэтому требование освещения эколого-функциональной роли конкретных морфологических особенностей является одним из важнейших элементов филогенетического анализа.

Кроме того, хотя само освещение филогенетического процесса оказывается одним из важнейших элементов исследования эволюции, следует помнить, что раскрытие конкретного филогенеза отнюдь не является самоцелью всей работы эволюциониста. Это ограниченное значение филогенетики, недостаточной самой по себе для освещения существа эволюции, заставляет специально остановиться в особом очерке на методике филогенетики и ее взаимосвязях с систематикой. Основным недостатком филогенетического исследования оказывается невнимание к функционально-экологической оценке филетических изменений: это приводит к нарушению основного положения систематики — оценки отношений таксонов по глубине различий.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ НАСЕКОМОГО

Особенности эволюции насекомых определяются своеобразием строения этих членистоногих, отражающим общий характер среды их обитания. Взаимодействие этих двух сторон процесса — организации животного и условий его существования — объясняет процессы филогенеза.

Основным оказывается наличие прочного внешнего скелета, образованного хитином — веществом, выделяемым кожным покровом и имеющим свойства упругой перепонки. Характер опорного скелета наряду с другими чертами наземных членистоногих — метамерией, членистыми конечностями, обитанием в воздушной среде — все это обусловило прež-

де всего небольшие размеры тела, которые не превышали некоторого предела, больше которого животное не могло быть вследствие механических причин. Как известно, при возрастании абсолютных размеров тела отношение площади опоры и веса растет очень быстро, и скоро мышечный аппарат животного становится недостаточным. Это определяет мелкие размеры насекомых, при которых создаются наиболее выгодные для локомоции отношения веса тела и необходимых мышечных усилий.

Другое следствие наличия внешнего скелета заключается в особенностях роста насекомых посредством периодических линек, при которых сбрасывается старый покров тела (в том числе и все трахеи) и формируется новый, который расправляется непосредственно после акта линьки. Такого рода особенности роста обусловливают наличие у насекомых нескольких стадий развития, число которых зависит от числа линек, многочисленных у наиболее древних групп (до 25 у современных поденок) и немногих у наиболее прогрессивных отрядов (например, до двух или одной у некоторых двукрылых и перепончатокрылых).

Наконец, очень важное воздействие на весь последующий филогенез насекомых оказало появление крыльев и развитие полета. Этот процесс был неизбежным следствием описанных выше особенностей насекомых — внешнего скелета, малых абсолютных размеров тела и других; все это обусловило появление сперва подвижных параноталий, потом крыльев и полета, полезных в жизнедеятельности первичных крылатых насекомых, тизануроподобных форм, посещавших для питания генеративные органы палеозойских растений. Возникновение крыльев и полета определило в значительной мере дальнейшую историю класса насекомых, по существу предоставив им вторую среду обитания: их предки лепизматоновые активно передвигались лишь по плоскости, в то время как крылатые насекомые смогли активно двигаться в третьем измерении — в воздухе.

Небольшие размеры тела насекомых, помимо характерных особенностей их локомоции (бег и полет), определяют и другую важнейшую сторону их жизнедеятельности — именно возможность обитания в ограниченных пространствах (почве, растительных остатках, гниющих веществах или телах других организмов, прежде всего сосудистых растений и грибов) и в особенности, их питание и обмен в целом. Для насекомых характерны различного рода формы «микрофагии», иначе говоря, питание самыми различными органическими субстратами ограниченных размеров. Это определяет заселение насекомыми различных стаций, часто очень небольших пространств. Такие черты насекомых в сочетании со способностью к расселению посредством полета дают им большие преимущества в конкуренции с другими организмами и вместе с тем объясняют их повсеместное и широкое распространение и огромное разнообразие.

Само питание насекомых в общих чертах может быть охарактеризовано как прогрессивное расширение разнообразия пищевых субстратов, с одной стороны, и достижение возможно большего упрощения способов приема пищи — с другой. Разнообразие питающих субстратов насекомых достигается совершенствованием ферментных наборов в секретах пищеварительных желез, выработкой различных форм фитофагии (что очень расширило пищевые возможности насекомых) или специализированных форм питания (например, мицетофагии или гематофагии). Упрощение способов приема пищи насекомыми достигается посредством отказа от поедания твердой пищи посредством ее размельчения и заглатывания и выработки взамен способности всасывать жидкости. Такого рода упрощение приема пищи достигается, с одной стороны, выработкой сосущих или колющих хоботков путем превращения первичных грызущих ротовых органов и, с другой, посредством внекишечного пищеварения.

Онтогенез

В эволюции насекомых, как и других членистоногих, большое значение имело совершенствование индивидуального развития. Следует сказать, что прогрессивные изменения онтогенеза насекомых имели место на всех этапах этого процесса начиная с совершенствования образования зиготы путем развития внутреннего оплодотворения (сперва посредством сперматофорного переноса спермы, вплоть до настоящего внутреннего оплодотворения). Первоначальные процессы эмбрионального развития насекомых заключались в прохождении поверхностного дробления и образования зародышевой полоски и дальнейшего бластокинеза, приводящего, как правило, к эмбриону с большим запасом питательных веществ. Это обеспечивало автономность и совершенную защиту эмбриона и достижение большой активности выходящего из яйца организма.

Возникновение крыльев и полета, обусловившее «вторую» среду для половозрелого насекомого, вместе с тем заставило процессы приспособления постэмбриогенеза идти по двум различным направлениям — приспособления к обитанию в новой воздушной среде и приспособления к обитанию неполовозрелой фазы развития в так или иначе скрытых средах. Эти различные, часто противоречивые требования обусловили те разнообразные формы постэмбрионального развития, которых достигли крылатые насекомые.

Не будет преувеличением сказать, что видоизменения постэмбрионального развития оказались одним из важнейших факторов филогенеза насекомых. Только вследствие возникновения сложных форм постэмбриогенеза или превращения (=метаморфоз) класс насекомых смог достичь широчайшего многообразия и заселить практически всю сушу Земли. Характер онтогенеза насекомых оказался одной из важнейших сторон характеристики этого класса животных; значение различных стадий постэмбриогенеза в жизнедеятельности большинства насекомых стало исключительно важным и по существу определило место этих животных в биогеоценозах.

Само возникновение различнейших форм постэмбриогенеза было следствием выработки прогрессивных апоморфий — приспособительных изменений строения при заселении особых сред обитания. Различные постэмбриональные формы стали характерными чертами соответственных групп насекомых: когорт, отрядов, семейств. Так, широко известно подразделение всего класса насекомых на крупные группы, характеризующиеся тем или другим типом постэмбриогенеза, прежде всего неполным или полным превращением. Изменения постэмбриогенеза у насекомых разнообразны, и все обусловлены возникновением многочисленных приспособлений, позволивших неполовозрелой фазе заселять различные среды, обычно в той или иной мере отличные от условий обитания половозрелого насекомого, например водную среду, почву, толщу пищевого субстрата, в том числе тела и ткани других организмов. Глубина и масштаб приспособительных изменений различны и прямо пропорциональны различиям условий среды, в которых обитают фазы постэмбриогенеза и имаго. Иногда отличия фаз постэмбриогенеза от взрослого насекомого очень незначительны и сводятся к меньшей величине, отсутствию функционирующих крыльев и половых придатков — таково так называемое неполное превращение или гемиметаболия, характерное для насекомых, постэмбриональное развитие которых протекает в той же среде, в которой живут взрослые насекомые (например, прямокрылообразные, сосущие). В этих случаях развитие эмбрионизировано, т. е. основные процессы морфогенеза проходят под защитой яйцевых оболочек, в эмбрионе. Уход насекомых с неполным превращением в водную среду заставляет выработать приспособления для водного дыхания (жабры) и движения (плавательные ноги); такие приспособления значительно ус-

ложняют развитие и увеличивают отличия личинок от взрослых насекомых. Но значительно бóльшие изменения приобретают фазы постэмбриогенеза при уходе в скрытые, плотные среды (почву, толщу питательного субстрата); в этих случаях личинки приобретают удлиненную червеобразную форму тела, сокращают длину ног, вплоть до полного их исчезновения, строение личинок упрощается, и их морфогенез замедляется. В ходе развития таких насекомых возникает особая фаза покоя (куколка), характеризующаяся прекращением приема пищи и, как правило, неподвижностью. В фазе куколки идут процессы интенсивного морфогенеза, превращающие личинку в крылатую половозрелую фазу. Такое постэмбриональное развитие называется полным превращением или голометаболией и характерно для обширной, наиболее прогрессивной когорты скарабеиформных (или голометабол). Его аналоги существуют также у некоторых цимициформных насекомых.

Указанные разнообразные процессы совершенствования постэмбриогенеза, как уже говорилось, отражают приспособления насекомого к обитанию в среде, наиболее богатой пищей и вместе с тем наиболее защищенной. Такие качества среды, в которой протекает постэмбриогенез, делают ее гораздо более удобной для насекомого, чем открытый образ жизни половозрелой крылатой фазы. В результате возникает тенденция к возможно большему использованию удобных условий обитания постэмбриональных фаз и одновременно к сокращению длительности опасного периода имагинальной жизни, времени активной деятельности половозрелого насекомого.

Этот характерный процесс дезимагинации возникает во многих группах насекомых и заключается, прежде всего, в концентрации на фазах постэмбриогенеза процессов питания и роста; прием пищи половозрелым насекомым резко сокращается, и часто имаго становится афагом, совсем не принимающими пищи, даже иногда редуцирующим ротовые органы. Личинка, обитающая в защищенной среде и при обилии пищи, интенсивно растет, накопляет запасные вещества и формирует половые продукты. В результате длительность жизни фаз постэмбриогенеза увеличивается, в то время как имаго резко сокращает время своей жизни, приступая к размножению немедленно после выхода из куколки; эта функция оказывается чуть ли не единственной задачей имаго, если не считать расселения, которое может также выпадать из функций имаго в случаях редукции его локомоторных органов, часто сопровождающей дезимагинизацию. Дальнейшее совершенствование дезимагинизации приводит к полной редукции имаго и появлению настоящей неотении, при которой функция размножения переходит к личинке (например, у некоторых двукрылых — лестремиид).

Значение явления дезимагинизации велико в филогенезе многих групп насекомых. Таковы поденки (Ephemerida), крылатая фаза которых стала афагом, вероятно, еще с раннего мезозоя. У стрекозообразных дезимагинизация совсем не выражена. Это явление мало развито также у многожилковых (гриллоновых) насекомых: лишь у некоторых семейств веснянок, личинки которых обитают и хищничают в водоемах, выражена дезимагинизация, и у имаго наблюдается редукция ротовых органов. Среди цимициформных насекомых примеры дезимагинизации также редки: таковы, например, самцы червецов, которые являются афагами, лишенными ротовых частей.

Совсем иное наблюдается среди скарабеиформных насекомых, у которых дезимагинизация широко распространена почти во всех отрядах. Лишь скорпионницы (Panorpida) не проявляют черт дезимагинизации, если не считать некоторых мало известных групп (Choristidae, Meropeidae и др.). Таковы также сетчатокрылообразные, большинство которых имеют активные половозрелые фазы с хорошо развитыми ротовыми органами; явно дезимагинизированы вислокрылки (например, Sialididae)

и некоторые настоящие сетчатокрылые (например, Myrmeleontidae и др.).

Среди чешуекрылых дезимагинизация очень широко распространена и развита у широкого круга семейств отряда (например, среди тинеоидов, бомбикоидов и других надсемейств); но многочисленны и примеры отсутствия черт дезимагинизации у представителей ряда крупных групп (папилионоидов, ноктуоидов, сфингоидов). Близкий к чешуекрылым отряд ручейников характеризуется широким развитием дезимагинизации: имаго ручейников, по-видимому, способны лишь сосать влагу и фактически не принимают пищи.

Двукрылые аналогично чешуекрылым также разнообразны в отношении развития процессов дезимагинизации. Большинство видов отряда обладает полно развитыми и функционирующими ротовыми органами (сосущим, колющим или лижущим хоботком), и лишь немногие формы с редуцированными ротовыми частями являются явными афагами. Таковы известные паразиты млекопитающих, оводы (Oestridae, Hypodermatidae, Gastrophilidae и др.), а также некоторые паразиты насекомых (немногие Bombyliidae, Platystomatidae, Pyrgotidae, Sarcophagidae и др.). К этим явно дезимагинизированным афагам следует добавить еще многочисленные виды обширных семейств Chironomidae, Mycetophilidae, Sciaridae, Tipulidae, Limoniidae, Cecidomyiidae и ряда других, бедных видами, которые хотя и обладают хоботком, способным в ряде случаев сосать жидкости, но фактически не принимают пищи и обладают явными чертами дезимагинизации. Наконец, следует вспомнить явления известной редукции ротовых органов и сокращенное питание у самцов кровососущих Culicidae, Simuliidae, Tabanidae и некоторых других, показывающее несомненные зачатки процесса дезимагинизации.

Касаясь наиболее многообразного отряда насекомых, именно жесткокрылых, следует отметить относительно незначительное развитие дезимагинизации в этом отряде. Не принимают пищи половозрелые особи некоторых жесткокрылых, принадлежащих к семействам Curculionidae, Cerambycidae, Elateridae, Buprestidae, Scolytidae и ряду других. Своеобразие дезимагинизации жесткокрылых заключается в почти постоянном сохранении функционирующих мандибул, необходимых для разгрызания субстрата: этим афагия часто маскируется и выясняется лишь при детальных экологических наблюдениях.

Но, пожалуй, наименее развита дезимагинизация в отряде перепончатокрылых, характерных общей активностью половозрелой фазы. Как правило, это явление возникает у паразитических форм отряда, личинки которых обитают в условиях обилия пищи или живут в особо скрытых средах. Среди таковых следует указать прежде всего различных паразитических веспиновых Chalcidoidea, Diaprioidea, Ichneumonoidea и др. Вероятно, афагами также являются некоторые скрытноживущие сирициновые, именно рогохвосты (Siricidae). В целом, однако, биологические особенности многих групп отряда перепончатокрылых еще недостаточно известны, и судить о наличии и степени дезимагинизации многих семейств еще нельзя. Широкое развитие у перепончатокрылых инстинктов ухода за потомством, различных форм общественной жизни — все это свидетельствует об активности половозрелой фазы этих насекомых и отсутствии предпосылок для развития дезимагинизации.

Таким образом, рассмотрение онтогенеза насекомых показывает очень важную роль индивидуального развития в эволюции этих членистоногих. Экологические условия, в которых протекал филогенез насекомых, смена сред обитания и образа жизни, заставили изменить взаимосвязи главных функций онтогенеза — морфогенеза, роста, размножения, расселения. Стало необходимым отделение этих задач друг от друга, их концентрация на разных этапах онтогенеза (Расницын, 1965). Возникновение сложного превращения и его различных фаз позволило соответ-

ственно распределить между ними главные функции онтогенеза. Морфогенез стал осуществляться преимущественно в покоящихся фазах, яйце и куколке, рост — личинкой, размножение и расселение — крылатой фазой.

В этом процессе особенно важно возникновение второй морфогенетической фазы покоя в развитии после яйца, именно куколки. Помимо ускорения развития, особенности морфогенеза куколки заключаются в постепенном возникновении переходных, в дальнейшем изменяющихся стадий строения тех или иных органов взрослого насекомого. Это обстоятельство с ясностью демонстрируется возможностью той или иной задержки развития морфогенеза куколки и искусственного «проявления» такой особенности, которая считалась исчезнувшей в филогенезе. Так, в своих исследованиях по онтогенезу некоторых жуков А. Л. Тихомирова (1976) экспериментально вмешалась в развитие предкуколок и куколок жуков посредством применения аналогов ювенильного гормона, вызвавших остановку процесса морфогенеза. Это позволило получить промежуточные стадии, нормально скрытые в процессе непрерывно текущего куколочного морфогенеза. Значение этих исследований велико — они очень перспективны для филогенетических обобщений.

ОСОБЕННОСТИ ИСТОРИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ НАСЕКОМЫХ

Темпы эволюции

Переходя к рассмотрению процессов эволюционного развития насекомых, прежде всего приходится обратить внимание на скорость этих явлений, проходящих у разных организмов очень разно. Так, хорошо известен парадоксальный пример сравнения темпов эволюции двух далеких классов животных — млекопитающих и насекомых. Состав этих классов в фаунах палеогена и современной эпохи показывает глубокие их различия. В то время как в палеогене млекопитающие были представлены совсем иными, чем ныне родами, семействами и многими вымершими отрядами, насекомые палеогена в подавляющем большинстве принадлежали к современным семействам или даже родам. Все палеогеновые насекомые относятся к современным отрядам, есть даже случаи (правда, немногие), обнаружения в палеогене современных видов. Особенно разительно сравнение скорости филогенеза некоторых млекопитающих, например отряда хоботных, и семейства мушек-дрозофилид. В то время как хоботные эволюционировали очень быстро, сформировав примерно за 40 млн. лет многие семейства (6) и роды (более 35), дрозофилиды образовали за это время лишь роды и виды. Следует сказать, что длительность отдельных поколений этих животных крайне различна: у хоботных поколение сменяется не менее чем за 10 лет, в то время как у дрозофилид поколение сменяется через один месяц, т. е. в сто двадцать раз скорее. Сравнение этих данных показывает крайнюю медленность филогенеза насекомых, несмотря на существующие вследствие быстрого размножения благоприятные возможности быстрого изменения генома по сравнению с млекопитающими.

В классе насекомых известны длительно существующие отряды и другие таксоны высокого ранга. Таковы отряды поденок, стрекоз, тараканов, существующие с каменноугольного периода (300 млн. лет), прямокрылые, равнокрылые, сеноеды, скорпионницы, ручейники, сетчатокрылые, жесткокрылые, существующие с пермского периода (250 млн. лет), полужесткокрылые, перепончатокрылые, двукрылые — с триаса (200 млн лет); юрская фауна (150 млн. лет) уже слагалась практически теми же отрядами, как и последующие, меловая и кайнозойская. Следовательно, большинство отрядов насекомых существует уже не менее

200—300 млн. лет: эти цифры почти в три раза больше возраста существующих ныне отрядов млекопитающих (80—100 млн. лет).

Еще более ярко медленность темпов эволюции насекомых отражается длительностью существования ряда семейств, доживших до современной эпохи в течение длительного времени. Так, с пермского периода существуют по крайней мере два семейства: скорпионницы Nannochoristidae и жесткокрылые Cupedidae, а также, возможно, полужесткокрылые Cixiidae. С триаса известны еще пять семейств прямокрылых (Haglidae, Gryllidae), полужесткокрылых (Tettigarctidae), ручейников (Philopotamidae) и перепончатокрылых (Xyelidae). С юры существуют не менее 50—60 семейств различных отрядов.

Показанная общая картина древности крупных таксонов класса, с очевидностью свидетельствующая о медленных темпах их эволюции, однако, с большим трудом может быть уточнена. Дело в том, что наряду с длительно существующими отрядами и семействами среди насекомых имеется значительное количество семейств и даже некоторые отряды, очень мало известные палеонтологически и в то же время достаточно многообразные в современной фауне. Отсутствие ископаемых остатков этих таксонов заставляет считать многие из них молодыми, недавно сформированными группами насекомых, эволюция которых, следовательно, проходила относительно быстро.

Таким отрядом насекомых, палеонтологически мало известным, но ныне весьма многочисленным, слагающимся многими семействами, являются прежде всего чешуекрылые. В современной эпохе отряд этот включает более 100 тыс. видов, принадлежащих к 105 семействам 22 надсемейств; ископаемые остатки представителей этого отряда впервые появляются в конце раннего мела и относительно разнообразны в палеогене и неогене (36 семейств). Эти цифры показывают крайне ограниченное разнообразие этих насекомых по сравнению с их обилием в современной фауне. Целый ряд обширных и многообразных ныне надсемейств и семейств отряда до сих пор не представлен ископаемыми остатками, и мы фактически ничего не знаем об их геологической истории. Таково, например, надсемейство Bombycoidea. Другие отряды насекомых, очень неполно или совсем не представленные в геологической летописи, относятся к типичным паразитическим группам, сохранение которых в ископаемом состоянии тафономически мало вероятно — таковы блохи, вши, пухоеды, ныне богато представленные в фауне многими семействами и родами, распространенными всесветно. Но, рассматривая биологические особенности чешуекрылых, можно с уверенностью утверждать, что крылатые фазы этих насекомых ведут и, вероятно, всегда вели свободный воздушный образ жизни. Таким образом, тафономические условия захоронения чешуекрылых не могли играть той решающей роли, как в случаях захоронения паразитических насекомых: редкость ископаемых остатков чешуекрылых, вероятно, отражает действительную геологическую молодость отряда, достигающего современного многообразия лишь в недостаточно изученном неогене.

Очень примечательны отсутствие или крайняя немногочисленность палеонтологических данных по многим семействам разных отрядов, многообразных и широкораспространенных в современной фауне (см. рис. 25, 54, 58, 84). Так, крупнейшие современные семейства прямокрылых (Acrididae), тлей (Aphididae, Lachnidae), термитов (Termitidae), ручейников (Limnephilidae), высших мух (Tephritidae, Tachinidae и др.) известны лишь из неогена. Есть все основания предполагать, что эти данные отражают реальное отсутствие в фауне или немногочисленность в геологическом прошлом большинства этих групп. Если лет пятьдесят тому назад еще можно было ссылаться на неполноту палеонтологической летописи по истории насекомых, то теперь такого рода аргументы уже не выглядят убедительными. Отсутствие ископаемых остатков насе-

комых, если они вели свободный образ жизни, были летающими, подвижными и достаточно многообразными формами (о чем мы судим по ныне живущим представителям данного таксона), может отражать лишь их реальное отсутствие или по меньшей мере немногочисленность в фауне. Отсюда естествен вывод о позднем возникновении и расцвете данного таксона, его геологической молодости, с одной стороны, и о быстрых темпах эволюции таксона,— с другой.

Установление медленного или быстрого темпа эволюции само по себе важно для понимания путей исторического развития данной группы организмов. Однако это определение темпа должно получить и причинное объяснение — только при этом условии мы сможем приблизиться к выяснению направления и главных факторов исторического развития. Без этого одни голые факты филогенеза, не сопровождаемые какими-либо попытками освещения определяющих факторов эволюции, не имеют серьезного значения для выяснения закономерностей всего эволюционного процесса.

Выяснение причинных процессов филогенеза таксонов неизбежно требует знания приспособительных особенностей, развитие которых обусловило возникновение данного таксона. Такого рода задача может быть решена лишь при условии всестороннего рассмотрения взаимоотношений данного организма и среды его обитания. Конечно, всестороннее рассмотрение отношений организма и среды исключительно трудоемко: для наших целей филогенетического анализа достаточно рассмотрение главных, «диагностических» черт таксона, оценка тех особенностей организации, которые определили само его возникновение, обособление, и их роль в жизнедеятельности. Таким образом, возможно наметить определяющие, ведущие процессы в эволюции, показать направления, в которых шло филогенетическое развитие данного таксона.

В нашу задачу не входит подробное обсуждение методики анализа путей исторического развития: эта обширная тема должна основываться на конкретных филогенетических исследованиях определенной группы таксонов. Здесь лишь важно отметить необходимость освещения самых общих условий рассмотрения взаимоотношений организма и среды, которые заключаются в обязательности учета и анализа взаимоотношений не одиночных факторов или условий с развивающимся таксоном, а взаимосвязей и отношений разных развивающихся таксонов, связанных друг с другом теми или другими эко-этологическими отношениями.

Проблема коэволюции или сингенеза

Эта проблема взаимной связи и обусловленности эволюционного процесса различных групп (крупных таксонов!) организмов между собой до сих пор очень недостаточно обсуждалась. Чаще всего она затрагивалась на низком таксономическом уровне, именно при изучении паразитических групп организмов, прежде всего животных (например, млекопитающих и их паразитов мух-оводов): в этих примерах тесная связь хозяина и паразита обусловливает очевидную взаимосвязь их филогенезов. Наряду с ясно выраженной моно- или олигофагией паразита, имеет место и соответствие таксонов паразитов и хозяев, когда виды одного рода паразитов живут на хозяевах, также принадлежащих к одному таксону, в то время как у хозяев другого таксона паразитируют насекомые уже другого рода. Эти хозяино-паразитарные взаимоотношения исключительно разнообразны в разных классах животных, в том числе среди насекомых: само определение явления паразитизма в достаточной мере сложно и может быть сделано лишь при полном обзоре характера трофических связей в органическом мире. Очевидно при этом, что эволюция любых групп животных протекала как коэволюционный процесс — такой вывод неизбежен уже вследствие самой природы животных как

гетеротрофных организмов. Собственно, самой важной проблемой определения особенностей коэволюции в филогенезе данного таксона оказывается установление характера сингенетических отношений изучаемых животных: если при наличии паразитарных связей взаимоотношения соответствующих таксонов оказываются весьма тесными и продуктивными, то в других случаях, например, у насекомых-фитофагов (т. е. потребителей растительных тканей, так сказать, хищников или паразитов растений) взаимосвязи с растениями оказываются иногда менее тесными, не обусловливающими серьезного воздействия на жизнедеятельность растения. Выяснение значимости сингенетических связей таксонов животных и растений определяет роль этих связей в эволюции, большее или меньшее внимание исследователя к этим процессам, рассматриваемым уже на ином, более высоком таксономическом уровне.

Сингенетические отношения насекомых и растений безусловно являются самыми продуктивными в филогенезе этих двух групп организмов. Само возникновение крылатых насекомых обусловилось развитием контактов между лепизматоновыми предками крылатых насекомых и первичными наземными растениями, которые посещались насекомыми для питания. Посещение спорангиев и потребление спор насекомыми, вероятно, было взаимовыгодным как для насекомых, (питание и выработка крыльев и полета), так и для растений (разнос спор и получение азотистых веществ). Фитофагия насекомых, прежде всего палинофагия и карпофагия, была, несомненно, самой древней основой коэволюции этих двух самых многообразных таксонов органического мира: эти связи растений и насекомых сохраняются на протяжении всей истории класса насекомых и широко развиты и в современную геологическую эпоху. В мезозое интеграция взаимоотношений насекомых и растений существенно изменилась с появлением насекомоопыления.

Развитие сингенетических связей растений и насекомых происходило и на другом уровне: таково было питание насекомых разлагающимися растительными веществами верхнего слоя почвы, подстилки, в которой проходило разложение растительных остатков при содействии грибов и бактерий. Это «сапробное» питание или схизофагия, вероятно,— еще более древняя форма трофики насекомых, чем настоящая фитофагия. Схизофагия могла существовать уже у древних лепизматоновых.

Темпы эволюционного процесса и коэволюция

Вполне уместно рассматривать явления сингенеза и темпов эволюционного развития в их взаимной связи. С этой целью выше была упомянута хорошо известная большая скорость эволюционных изменений у паразитических насекомых, высокие темпы эволюции паразитов. Само явление паразитизма, пожалуй,— наиболее яркий и простой пример коэволюции, в дальнейшем приводящей к еще более тесным связям организмов вплоть до явлений симбиогенеза, при которых оба сингенетических организма резко улучшают условия своей жизнедеятельности. Вполне оправдано предположение, что скорость темпа эволюционных изменений непосредственно определяется интенсивностью развития сингенетических процессов, степенью четкости коэволюции двух связанных между собой экологически таксонов организмов, наличием тесных связей этих таксонов. Это предположение необходимо рассмотреть более подробно, так как оно имеет достаточно общее значение, охватывая историю всего органического мира; отношения между насекомыми и растениями — лишь частный случай этого явления.

Коэволюционные взаимоотношения таксонов могут иметь различные формы: оценка их интенсивности и большей или меньшей связи таксонов может быть проведена на основе рассмотрения конкретных при-

меров. Так, например, связи типа хищник-жертва, т. е. случаи простой трофической связи между таксонами, когда один организм служит пищей другому, могут отражать сингенетические отношения в очень разной мере, в зависимости, например, от наличия избирательности при выборе пищи. Широкая многоядность хищника или, наоборот, узкая его монофагия, совсем различно рисуют характер коэволюционных отношений: наличие одноядности, узкого выбора пищи значительно интенсифицирует сингенетическое значение отношений данной пары таксонов. При оценке фитофагии также очень важна избирательность растительноядного насекомого — узкая монофагия свидетельствует о большей сингенетичности отношений, наоборот, олигофагия или многоядность фитофага показывает меньшую сингенетичность — полная аналогия фитофагии с хищничеством очевидна. Особенно велико для сингенеза значение приспособлений растений и насекомых, имеющих ярко выраженную взаимную полезность,— таково образование нектарников и большого количества пыльцы в цветках. В этих случаях насекомые обеспечивают свое питание, а растения — опыление. Различные приспособления для осуществления избирательности в этих процессах (форма и биология цветков, строение и биология насекомых) еще более усиливают сингенетические отношения данных таксонов. Несомненно, коэволюция сосудистых растений и крылатых насекомых на «гонотрофической» основе (имея в виду перенос гамет и зигот и питание ими насекомых) была наиболее важным процессом в истории этих двух наиболее многообразных таксонов органического мира.

В результате этого сингенетического процесса возникли и быстро эволюционировали палеозойские отряды диктионевридей, хорошо летавшие посетители растений и потребители макроспор (первичные карпофаги), раннемезозойские перепончатокрылые, первоначально, вероятно, питавшиеся микроспорами голосеменных растений, разнообразные равнокрылые, развившие и углубившие связи с растениями посредством расширения использования растительности путем выработки совершенного колющего хоботка и высасывания им живых клеток зеленых тканей растений. Особо следует упомянуть возникновение и развитие в мезозое (вероятно, в раннем мелу) чешуекрылых насекомых, обладавших активными растительноядными личинками, питавшимися зелеными тканями растений, и крылатой фазой, первоначально обладавшей малой активностью и имевшей слабо развитый ротовой аппарат. Эти насекомые, в своем большинстве с чертами начальной дезимагинизации, в меловое время выделили некоторые формы, у которых процессы дезимагинизации затормозились. У этих чешуекрылых посредством относительно несложной перестройки ротовые органы удлинились и образовали мягкий, но длинный хоботок, способный всасывать жидкости и позволивший насекомым активно питаться нектаром. Длительность жизни крылатой фазы увеличилась, крылья и полет улучшились, абсолютные размеры насекомых увеличились. Кроме того, чешуекрылые выработали различнейшие яркие окраски тела и особенно крыльев, на которых возникли сложные рисунки. Возникновение яркой окраски чешуекрылых, несомненно, до некоторой степени отражает их тесные связи с покрытосеменными растениями, цветки которых насекомые посещают для питания нектаром, участвуя в процессе опыления. Необходимо при этом еще раз подчеркнуть, что темпы эволюции чешуекрылых, несомненно, высоки. История чешуекрылых и покрытосеменных являет яркий пример сингенетического развития двух далеких групп организмов, развития, которое притом протекало относительно быстрыми темпами в обоих названных группах организмов, ныне достигших большого многообразия.

Эти немногие примеры сингенетических отношений насекомых и растений достаточно четко рисуют реальность и значение коэволюции в истории названных групп организмов. Необходимо еще коснуться другой

области сингенетических отношений, которые сложились в истории насекомых и развивались, по-видимому, самостоятельно.

Речь идет о коэволюционных отношениях насекомых с микроорганизмами, бактериями, жгутиковыми и грибами, которые поселялись в кишечнике, в жировом теле или в особых органах — мицетомах — в полости тела некоторых насекомых. Жгутиковые простейшие (Polymastigina) живут в кишечнике некоторых гриллоновых — термитов и некоторых тараканових. Питаются эти простейшие клетчаткой и ксилозой и, таким образом, переводят эти углеводы в другие химические соединения, а именно в белковые соединения своих тел, тем самым доставляя насекомому более калорийные, азотсодержащие питательные вещества, белки и витамины. Такие сингенетические отношения, переросшие, собственно, в симбиотические, оказались исключительно полезными для насекомых, позволили последним крайне расширить пищевую базу — любые растительные остатки, состоящие из одной клетчатки или ксилозы, оказались полноценной пищей для термитов, которые выработали скрытый почвенный, притом общественный, образ жизни, смогли в кайнозое достичь большого многообразия и, по существу, превратились в доминирующий животный элемент биогеоценоза тропического леса.

Другой пример симбиогенеза насекомых с микроорганизмами можно видеть в истории равнокрылых насекомых (Aphidina и Cicadina) — тлей, червецов и цикадок. Эти насекомые несут в жировом теле или полости тела (брюшка), вблизи петель кишечника, особые клеточные образования (мицетомы), заключающие в себе скопления клеток дрожжевых грибов. Функция этих дрожжевых грибов аналогична таковой жгутиковых у термитов и тараканових: отличия заключаются в том, что здесь пищей дрожжей служит не клетчатка или ксилоза, а растворимые углеводы, различные сахара, имеющиеся в избытке в пище этих сосущих насекомых.

Наконец, следует упомянуть широкое распространение среди различных групп насекомых симбиотических бактерий в клетках жирового тела (тараканы), слепых выростах кишечника (некоторые клопы, жесткокрылые, двукрылые). По-видимому, для насекомых основным полезным продуктом жизнедеятельности симбиотических микроорганизмов являются азотсодержащие вещества, в том числе витамины группы В, равно как и белки в виде тел этих бактерий и грибов.

Несомненно, что развитие симбиогенеза с микроорганизмами позволило насекомым усовершенствовать свою растительноядность. На это с очевидностью указывает наличие микросимбионтов в теле именно фитофагов, как раз тех, потенциальные ресурсы пищи которых в биогеоценозах очень велики, но трудно используются.

Помимо этих, относительно простых аспектов сингенеза существуют и другие, менее очевидные и пока менее изученные, но столь же важные. Затронутая проблема сингенетических связей насекомых с другими организмами показала широкое распространение этого явления и его важную роль в эволюционном процессе, прежде всего в качестве фактора, ускоряющего приспособительные изменения в эволюции, тем самым повышая темпы филогенеза. Следует сказать, что раскрытие важной роли коэволюции в филогенезе насекомых хотя и является существенным выводом в этой проблеме, все же не оказывается исчерпывающим. Нет сомнения, что значение сингенеза гораздо более широко, и он является, вероятно, одним из важнейших факторов развития жизни вообще. Как известно, важное значение коэволюции (и ее высшей формы — симбиогенеза) давно предполагалось и лишь последнее время стало изучаться более точно: я имею в виду, например, современные симбиогенетические гипотезы происхождения клеток. Все это показывает очень широкое значение коэволюции, освещение которой составляет особую тему и обсуждение которой далеко выходит за рамки нашей проблемы.

СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНЕТИКА

Изучение исторического развития организмов освещает возникновение конкретных таксонов — пути их формирования и биологическую сущность. Это обеспечивается двумя сторонами исследования — систематикой и филогенетикой. Обе эти тесно связанные друг с другом дисциплины хотя взаимно себя дополняют, имеют, однако, различные методы и задачи.

Задачи систематики заключаются в выяснении сходств и различий единиц системы, т. е. таксонов разного ранга иерархической классификации. Этим путем устанавливается схема системы соподчиненных таксонов, отражающая реально существующие в природе отношения организмов. Решение этих задач основано на всестороннем анализе особенностей изученных организмов, который неизбежно связан с раскрытием родственных отношений таксонов, а именно с рассмотрением их филогенеза, различных изменений строения, которые проходили в историческом развитии.

Иерархическая система таксонов характеризуется сравнимостью таксонов одного ранга. В границах определенных групп органического мира, например внутри типов и уж во всяком случае в пределах одного класса животных, таксоны одноименных рангов должны быть полностью сопоставимы друг с другом, например виды, роды, семейства классов трахейных, отрядов млекопитающих и птиц и т. п. Такого рода положение является правилом, и если замечается несравнимость и несоответствие отношений таксонов одного ранга в разных близких группах сравниваемых животных, то их избегают путем изменения и подбора других рангов для соответственных таксонов.

Усложнение и дифференциация реальной системы отражается в таксономических схемах путем использования дополнительных, вставочных (интеркалярных) рангов таксонов, размещаемых на уровнях, расположенных между главными рангами, и обозначаемых обычно посредством добавления различных префиксов к наименованиям рангов основных таксонов (например, «над», «под», «инфра»), реже путем употребления особых названий рангов (например, «триба», «когорта», «фаланга» и т. п.). В итоге достигается наибольшее соответствие таксонов одноименного ранга по степени своеобразия, большей или меньшей глубине отличий. Все это создает стабильность таксономической схемы, что имеет важное значение.

Филогенетика преследует иную цель и устанавливает родственные отношения организмов и изменения, происходившие на разных этапах их эволюции на основе рассмотрения прежде всего морфологических особенностей и выяснения их эволюционного значения. Таким образом определяются плезиоморфии или апоморфии, т. е. выделяются соответственно исходные (первичные) и специализированные (вторичные, производные) черты. Особое значение имеет наличие у сравниваемых таксонов сходных специализированных особенностей или синапоморфий, доказывающее филогенетическое родство, монофилию объединяющего их таксона. Наличие сходства в первичных, исходных особенностях (=симплезиоморфия) при отсутствии сходства в специализированных, вторичных чертах, для филогенетики имеет ограниченное значение и не позволяет говорить об единстве сравниваемых таксонов, свидетельствуя лишь об отдаленном родстве.

Другая, еще более важная задача филогенетики заключается в выяснении альтернативных моментов дивергенции в филогенезе или так называемых «сестринских групп» Геннига (Hennig, 1953, 1969), отражающих моменты конкретных решений противоречий в развитии. На этой основе составляется филогенетическая схема или дендрограмма, рисующая филогенез таксона. Для филогенетики важно рассмотрение органи-

зации всех фаз индивидуального развития и их эколого-этологических особенностей. Во многих случаях решающие сведения по филогенезу добываются в результате палеонтологического исследования. Однако ископаемые остатки обычно известны лишь в немногих случаях, и потому филогенетические обобщения часто являются результатом анализа данных по современным организмам.

Смешение филогенетики и систематики, представления об идентичности системы и филогенеза, является серьезной ошибкой многих исследователей-филогенетиков. Справедливость такого утверждения легко установить при попытке приложения иерархической системы таксонов к описанию филогенетической схемы, при желании механически применить систематические ранги таксонов к описанию филогенетической дендрограммы.

Как уже говорилось, основа филогенетики заключается в нахождении и описании моментов дивергенции филогенетических стволов, в установлении так называемых «сестринских групп», отражающих моменты конкретных решений противоречий в развитии, которые, однако, не могут быть однозначно определены посредством иерархической классификации. Действительно, каждый момент дивергенции, каждую пару «сестринских групп» необходимо отмечать при составлении дендрограммы, однако в качестве таксонов систем эти «сестринские группы» могут выступать далеко не всегда и во всяком случае не будут обязательно идентичного ранга. «Сестринские группы» в системе получают совершенно иную трактовку: они зачастую должны обозначаться таксонами различного ранга, так как обозначают моменты дивергенции, во время которой проходило становление нового таксона, нового качества. Оба «сестринских» таксона оказываются таксонами различного ранга, притом часто значительно отличающимися друг от друга: если первый таксон «сестринской пары» может мало отличаться от предковой формы, то второй может обладать глубокими отличиями и иметь значительно более высокий ранг.

По самой идее филогенетической дендрограммы количество моментов дивергенции (=«сестринских групп») может быть очень велико и определяется лишь длительностью исторического развития и степенью дифференциации группы. В то же время глубина различий, степень прогрессивности изменений не имеют никакого значения для филогенетика-кладиста при установлении самой дивергенции и пары «сестринских групп». Все это полностью противоречит самому существу иерархической системы таксонов, которая определяется именно глубиной отличий таксонов друг от друга.

Этот сжатый очерк различных задач систематики и филогенетики показывает наряду с самостоятельностью указанных обеих сторон познания исторического развития многообразия органического мира также взаимообусловленность системы и филогенеза. При филогенетических исследованиях необходимо строго оценивать качественную сторону филетических изменений и соответственно применять нужные ранги таксонов. Также при анализе системы, при выяснении систематических отношений таксонов необходимо использовать данные филогенетики, устанавливать наличие синапоморфий и правильно оценивать симплезиоморфии. Только при этих условиях возможно достоверно раскрыть свойства исторического развития.

* * *

Особенности организации, индивидуального развития и экологии определили превращение насекомых в течение их исторического развития в животных, общие размеры тела которых не превысили 25—30 см (обычно не более 1 см), причем нижние пределы размеров уменьшились до 0,03 см. Эти главные черты насекомых определили развитие совер-

шенной локомоции (полета), крайней экологической пластичности (захват всех ландшафтных зон континентов Земли, кроме ледниковых щитов) и совершенной многорядности. В результате, членистоногие класса насекомых достигли очень большого таксономического многообразия, превысив по количеству видов (да и других таксонов) все другие группы органического мира, вместе взятые.

Рассмотрение эволюции насекомых показало, что наряду с относительно медленными темпами филогенетического развития, эти животные в ряде случаев показывают быстрые эволюционные изменения, определившие появление многих новых групп в течение короткого времени. Анализ этих процессов показал значение в эволюции насекомых явления коэволюции (сингенеза) с другими группами организмов — взаимных связей в процессах жизнедеятельности с другими животными или с растениями, служившими пищевым субстратом, местами укрытий и т. д. Развитие сингенетических отношений организмов, первично в элементарной форме консумента или пищи, в дальнейшем переходило во взаимно выгодные формы комменсализма или даже симбиоза. Таковы сингенетические связи насекомых и растений, паразитов и хозяев. Есть все основания предполагать непосредственную связь развития сингенеза с темпами эволюционного развития. Этот вывод имеет, конечно, более широкое значение в биологии и, вероятно, вполне может быть использован при анализе особенностей эволюции любых других групп организмов.

Раздел III

НАСЕКОМЫЕ В ЭКОСИСТЕМАХ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ПРОШЛОГО

Огромное экологическое значение современных насекомых общеизвестно. Среди многочисленных животных суши только круглые и кольчатые черви и до некоторой степени ногохвостки и хелицеровые играют во многих сообществах сравнимую с насекомыми (а иногда и большую, чем они) роль. Но почти все названные группы важны в первую очередь как почвообразователи; ни одна из них не включает такого разнообразия жизненных форм и соответственно не выполняет столь разнообразных функций в сообществах, как насекомые. В континентальных водоемах очень велика роль ракообразных (и отчасти опять-таки червей), но и здесь значение насекомых чрезвычайно существенно. Только в морских экосистемах насекомые не играют сколько-нибудь заметной роли.

Изучение экологического значения насекомых в геологическом прошлом сталкивается с рядом трудностей. Они обусловлены как неполнотой палеонтологической летописи, довольно значительной для наземных организмов (впрочем, обычно ее склонны преувеличивать), так и недостаточной разработанностью вопросов функциональной морфологии, экологии, палеоэкологии и тафономии насекомых. Представления о характере и структуре континентальных экосистем прошлого пока вообще весьма фрагментарны. Ряд соображений по поводу роли насекомых в древних экосистемах разбросан в литературе по палеоэнтомологии, экологии и филогении насекомых, растений и отчасти других групп наземных организмов, но специально экологическому значению насекомых в прошлом посвящены лишь немногие статьи (Панфилов, 1967; Hughes, Smart, 1967; Smart, Hughes, 1972; Wootton, 1972; Kevan et al., 1975). При составлении настоящего раздела эти работы были широко использованы, но значительная часть высказанных ниже положений основана на новых данных, полученных в последние годы, а также на новых представлениях о филогении класса.

Поскольку нам представляется, что естественное биогеографическое районирование должно опираться не столько на распространение отдельных таксонов, сколько на распределение определенных типов сообществ, в этой же главе вкратце рассмотрены и некоторые вопросы палеобиогеографии. При этом мы в значительной степени опираемся на те биогеографические схемы, которые предлагались палеоботаниками, и в названиях областей и провинций следуем номенклатуре, использованной в книге В. А. Вахрамеева и соавторов (1970).

НАСЕКОМЫЕ В ЭКОСИСТЕМАХ СУШИ

Древнейшие остатки крылатых насекомых найдены в намюрских[1] отложениях Европы и Сев. Америки. Они очень редки и немногочисленны, причем принадлежат систематически довольно далеким друг от друга формам, что указывает на уже значительную дивергенцию крылатых насекомых. Экологическая интерпретация намюрских насекомых затруднительна из-за скудости имеющихся данных. Исходным для насекомых предположительно считалось обитание в воде (Handlirsch, 1906—1908), в амфибиотической обстановке (Мамаев, 1975), в почве (Гиляров, 1949), на растительности (Расницын, 1976б). То, что находки намюрских насекомых столь редки, а остатки предков крылатых насекомых до сих пор не были обнаружены — сильный аргумент против непосредственной связи древнейших насекомых с водой. А. П. Расницын связывает становление Scarabaeona с обитанием на древесных растениях и питанием их генеративными органами (пыльцой или семезачатками). Это мнение тем более правдоподобно, что большинство намюрских насекомых принадлежит к группам, для которых предполагается именно такая экология (Paoliidae, *Protoprosbole* из отряда Hyporerlida и, возможно, *Metropator*, систематическое положение которого неясно). Paoliidae (=Protoptera) найдены, в частности, в намюре А (*Stygne* и *Ampeliptera*), т. е. являются древнейшими известными насекомыми вообще. Начиная с намюра В известны и специализованные сосущие фитофаги отряда Dictyoneurida (=Paleodictyoptera), по-видимому, высасывавшие семезачатки. Кроме того, известен один остаток воздушного хищника стрекозы *Erasipteron*. Приуроченность находок древнейших насекомых к территории Еврамерийской области позволяет предполагать возникновение Scarabaeona первично в тропических районах с флорой лепидофитов, мезокаламитов, папоротников и птеридоспермов. Несомненно, что первоначально насекомые по экологическому значению сильно уступали другим наземным членистоногим — хелицеровым и многоножкам, достигшим к концу раннего карбона уже значительного разнообразия.

В среднем и верхнем карбоне число находок насекомых заметно увеличивается, причем они известны как из Еврамерийской, так и из Ангарской области (предположительно средний карбон Алтая, верхний карбон Тунгусского бассейна и Кузбасса), а также в пределах Гондваны (верхний карбон Тасмании и пограничные отложения верхнего карбона — нижней перми Кашмира, Юж. Африки и Бразилии) (рис. 91). Таким образом, к концу карбона насекомые распространяются по всем климатическим зонам вплоть до холодных (в Тасмании остаток мисхоптериды *Psychroptilus* найден в отложениях ледникового озера: Riek, 1976а). Систематическое разнообразие средне- и позднекарбоновых насекомых значительно, хотя высказываемое иногда мнение, что оно могло приближаться к современному (Carpenter, 1953), едва ли справедливо. По-прежнему, очень многочисленны фитофаги, причем по числу и разнообразию на первое место среди них выходят сосущие — Dictyoneuridea (=Palaeodictyopteroidea) и в первую очередь Dictyoneurida. Во многих фаунах карбона они численно преобладают над другими насекомыми. По предположению А. Г. Шарова (1973), они высасывали семезачатки кордаитов и, возможно птеридоспермов, причем довольно сильно поражали растения (около 1/3 семезачатков, прежде всего *Samaropsis*, предположительно относимых к кордаитам, собранных в верхнекарбоновых отложениях на р. Чуне в Тунгусском бассейне, несут следы про-

[1] Поскольку не для всех находок известно точное стратиграфическое положение внутри намюрского яруса, мы здесь условно принимаем намюр в объеме западноевропейской шкалы с включением намюра С, относимого по отечественной стратиграфической шкале к низам башкирского яруса.

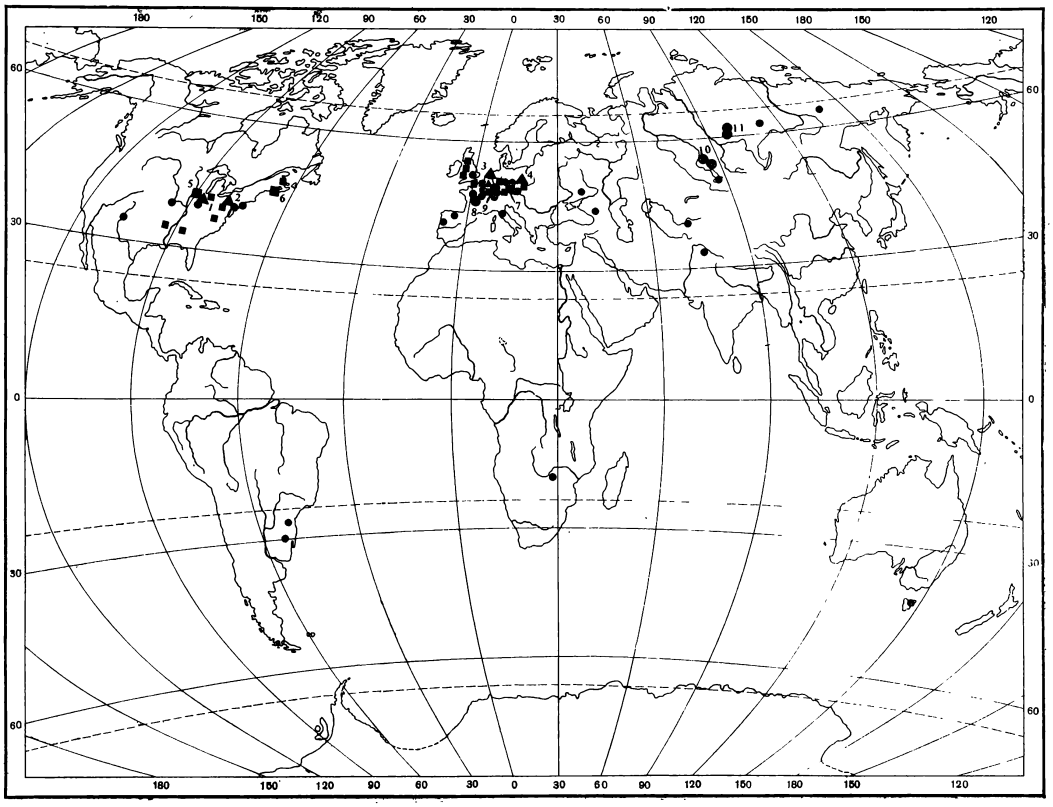


Рис. 91. Местонахождения карбоновых насекомых:

нижнекарбоновые (треугольники) *1* — Брэкстон Квэрри и Френч Лик; *2* — Альтамонт; *3* — Лимбург; *4* — Лаура; среднекарбоновые (квадраты): *5* — Мэзон Крик; *6* — Род-Айленд; *7* — Гурни Суха и др. местонахождения в Силезском бассейне; верхнекарбоновые (кружки): *8* — Комментри, *9* — Саарский бассейн (группа местонахождений); *10* — Кузнецкий бассейн (группа местонахождений); *11* — Чуня и Паймбу

колов насекомыми). Неясно, питались ли Dictyoneurida исключительно генеративными органами растений. Предполагаемые следы проколов насекомыми описывались и на стеблях растений из карбона Зап. Европы, но все они довольно сомнительны.

Другая многочисленная группа средне- и позднекарбоновых фитофагов — грызущие насекомые, питавшиеся на генеративных органах растений; многие (если не большинство) из них были, вероятно, палинофагами. К их числу принадлежат Paoliida, Blattinopseida, Caloneurida, Hyporerlida, Palaeomanteida. Отчасти они могли использовать и осыпавшуюся пыльцу, собирая ее с поверхности субстрата, как это иногда делают современные сетчатокрылые и скорпионницы. Судя по строению яйцеклада, большинство карбоновых фитофагов откладывало яйца в неглубокие надрезы в растительных тканях, но личинки, скорее всего, развивались частью свободно (как у Dictyoneurida и Blattinopseida), частью внутри стробилов (например, у Palaeomanteida; Расницын, 1980). Не исключено, что наземными личинками обладали и карбоновые стрекозы; во всяком случае, находки личинок стрекоз, вполне вероятные, если бы они обитали в водоемах, из карбона неизвестны. Возможно, что палеозойские стрекозы также откладывали яйца в насечки на растениях (эта черта сохранилась у современных Lestomorpha), что и обусловило строение режущего яйцеклада стрекоз. Но в отличие от других насекомых карбона с подобным способом откладки яиц стрекозы почти несомненно имели хищных личинок.

Серьезных оснований предполагать для карбоновых насекомых внутритканевый паразитизм на растениях нет. Правда, из карбона Зап. Европы описывались миноподобные повреждения на листьях кордаитов (Grand'Eury, 1890), но их интерпретация сомнительна и, во всяком случае, они могут принадлежать другим животным, например каким-либо червям, выедавшим ткани уже опавших листьев. Сомнительна и принадлежность насекомым предполагаемых галлов на стеблях каламитов и астерофиллитов, описанных Г. ван Амеромом (Amerom, 1973) из карбона Европы. Во-первых, они могут и не быть патологическими образованиями (что не исключает и сам ван Амером), а во-вторых, патологические разрастания могут вызываться не только насекомыми, но и бактериями, грибами и нематодами. Впрочем, предполагаемое обитание личинок Palaeomanteida в стробилах (подобно личинкам некоторых современных перепончатокрылых семейства Xyelidae) должно было уже означать по меньшей мере появление тенденции к паразитированию в растительных тканях.

Очень интересная особенность растительноядных насекомых карбона — отсутствие среди них грызущих филлофагов. Только находки предполагаемых погрызов на листьях *Neuropteris* в стефане Испании (Amerom, 1966) указывают на возможность их существования, но не исключено, что эти погрызы принадлежат не насекомым, а, например, многочисленным в карбоне диплоподам. По-видимому, в это время зеленая масса растений потреблялась животными в самой ничтожной степени. Нет убедительных доказательств существования в карбоне насекомых-ксилофагов; немногие известные следы повреждений на карбоновых древесинах могут принадлежать червям или моллюскам-сверлильщикам (Handlirsch, 1906—08). Усвоение фотосинтезирующих тканей и тем более древесины почти всегда требует участия комплекса симбиотических микроорганизмов; вполне вероятно, что в карбоне у насекомых еще не сформировались достаточно сложные связи с ними.

Насколько слабо использовались насекомыми растительные ткани (кроме наиболее питательных и легко усваиваемых тканей генеративных органов), настолько же интенсивно ими, по-видимому, потреблялись отмершие части растений, уже подвергшиеся бактериальному или грибному разложению. Часть обитателей растительности, какими пер-

вично были Scarabaeona, вторично утеряла свою связь с ней и перешла к обитанию в укрытиях, в первую очередь, вероятно, в подстилке. Этот процесс привел к обособлению обширного инфракласса Gryllones и, вероятно, происходил под мощным воздействием пресса воздушных хищников — стрекоз, заставившим других насекомых либо совершенствовать полет, либо почти отказаться от него (Расницын, 1976). Особенно богато среди карбоновых Gryllones представлены Eoblattida и Blattida, значительно менее обычны Gerarida и Gryllida, обитавшие, вероятно, более открыто, и первые, преимущественно скрытоживущие Grylloblattida. Для карбоновых Gryllones характерны довольно крупные размеры, что, возможно, связано со своеобразием подстилки карбоновых лесов. Поскольку многие лепидофиты имели фотосинтезирующую опадающую кору, растительные частицы, составляющие подстилку (или хотя бы ее верхний, неуплотненный слой), и соответственно скважины между этими частицами, могли иметь значительные размеры; в отношении скважности такая подстилка скорее напоминала валежник, чем подстилку современных лесов. Ее обитатели могли поэтому сохранить крупные размеры, типичные, по-видимому, для ранних Scarabaeona вообще.

Вероятно, среди карбоновых Gryllones существовали как сапрофаги, так и хищники, но далеко не всегда можно сказать, какой способ питания был присущ представителям той или иной группы. Судя по строению ног, приближающемуся к хватательным, хищными были Gerarida и первые Gryllida. Для тараканов можно предполагать сапрофагию, а среди Eoblattida, вероятно, существовали как хищники, так и сапрофаги.

Наряду с диктионевридами Blattida и Eoblattida являются самыми многочисленными насекомыми в захоронениях среднего и позднего карбона; в некоторых тафоценозах они явно преобладали. Возможно, скопления их остатков отражают не столько их реальное обилие, сколько характер процессов захоронения. Сильно склеротизованные надкрылья тараканов должны сравнительно мало страдать при переносе течениями, а других насекомых со столь же прочными крыльями в карбоне не было. Поэтому при транспорте течениями захоронения непропорционально обогащались надкрыльями тараканов. Примером такого селективного захоронения может служить позднекарбоновое местонахождение Желтый Яр в Кузнецком бассейне, где в одном насекомоносном слое найдено множество надкрылий тараканов вместе с листьями *Rufloria*, тогда как в другом слое, где остатки насекомых редки, они принадлежат представителям других отрядов (Родендорф и др., 1961).

Постепенное развитие наземной энтомофауны, ее количественное и качественное обогащение и увеличение экологического разнообразия насекомых в течение среднего и позднего карбона не могли не оказать влияния на развитие других групп организмов. Так, насекомые, по-видимому, сыграли очень важную роль в формировании наземных позвоночных, будучи основным ресурсом их питания, и, возможно, выход позвоночных на сушу в немалой степени был предопределен появлением достаточно богатой наземной энтомофауны (Родендорф, 1970). У некоторых карбоновых насекомых, особенно у Mischopterida и Gerarida, на теле имеются острые шипы, которые можно интерпретировать как защиту от хищных позвоночных. Весьма сложные отношения должны были возникнуть между насекомыми и многочисленными многоножками и хелицеровыми, которые ранее безраздельно господствовали среди животных суши. Здесь возникли как прямые трофические зависимости между хищниками и их жертвами, так и сложные конкурентные отношения между сапро- и фитофагами (таковыми были Diplopoda и возможно, некоторые хелицеровые). Постепенно насекомые в значительной степени потеснили других членистоногих и сильно ограничили их

роль, прежде всего благодаря своим широким возможностям к расселению (полет). Но этот процесс шел медленно и далеко не закончился не только в карбоне, но и в перми. Число остатков многоножек и хелицеровых значительно и в ряде случаев превышает число остатков насекомых. Это тем более показательно, что способные летать насекомые имеют значительно больше шансов захорониться. В кайнозое, где соотношение разных групп членистоногих в реальной фауне не отличалось или мало отличалось от современного, хелицеровые и многоножки в захоронениях совершенно непропорционально редки по сравнению с насекомыми. Поэтому обилие находок палеозойских многоножек и хелицеровых должно свидетельствовать об их очень высокой численности. Впрочем, отчасти оно может быть связано и с тем, что некоторые группы этих членистоногих вели амфибиотический образ жизни, что резко повышало шансы на захоронение их остатков.

Довольно трудно воссоздать несомненно сложную картину взаимоотношений между насекомыми и растениями карбона. Как уже говорилось, насекомые-фитофаги в это время были связаны в основном или даже исключительно с генеративными органами растений. Уничтожение насекомыми значительной части семезачатков должно было привести к выработке у растений определенных защитных приспособлений. В качестве таковых интерпретируются, например, выросты шишек кордаитов, которые могли затруднять доступ к семезачаткам (Шаров, 1973). С другой стороны, уже палеозойские растения, казалось бы, могли использовать насекомых для переноса гамет. Однако, сколько-нибудь убедительных аргументов в пользу возникновения в это время энтомофилии нет. Н. Хьюз и Дж. Смарт (Hughes, Smart, 1967) предположили возможность энтомофилии у некоторых палеозойских папоротников (продуцентов спор типа *Raistrickia*) и части птеридоспермов. С энтомофилией могла быть связана и каулифория некоторых лепидофитов, отмеченная Р. Потонье (Potonié, 1953), но возможно, она способствовала защите спорангиев от ливневых дождей, как это предполагал сам Потонье. Большинство ботаников не склонно допускать существования энтомофилии у палеозойских растений вообще. Немаловажную роль при этом играет, по-видимому, то обстоятельство, что аналоги энтомофилии у современных споровых почти неизвестны (хотя гаметы некоторых мхов переносятся мелкими членистоногими, в первую очередь орибатидами: Harvey-Gibson, Miller-Brown, 1927; Muggoch, Walton, 1942), а у голосеменных необходимым условием формирования энтомофилии часто считается возникновение обоеполого «цветка», который у палеозойских голосеменных отсутствовал. Специальные приспособления для привлечения опылителей у однополых цветков едва ли могли возникнуть до формирования довольно богатой фауны антофилов и потому расцениваются как вторичные, ставшие возможными лишь после того, как насекоопыление было уже «изобретено» обоеполыми цветками.

Вторая половина карбона характеризовалась резкой климатической зональностью (как показывают следы оледенения Гондваны) и чередованием ряда ледниковых и межледниковых эпох. Поэтому биогеографические различия должны были быть столь же значительными, как ныне, тогда как весь мезозой и почти весь палеоген (по меньшей мере до конца эоцена) характеризовались ослабленным температурным градиентом. Столь резкая зональность должна хорошо улавливаться и на палеонтологическом материале. К сожалению, карбоновые насекомые разных районов изучены очень неравномерно, и пока надежных данных об особенностях их распространения очень мало. Обращает на себя внимание тот факт, что за пределами тропической Еврамерийской области остатки карбоновых насекомых не только немногочисленны, но и принадлежат очень небольшому числу видов. Так, в местонахождении Чуня в Тунгусском бассейне подавляющее большинство остатков принадле-

жит одному виду *Tchirkovaea* из Dictyoneurida (более 100 экз.) и одному виду *Narkemina* из Grylloblattida (свыше 60 экз.); реже встречаются однообразные тараканы (около 30 остатков), а другие насекомые единичны (около 30 определенных остатков по меньшей мере пятнадцати видов). В другом сибирском местонахождении, Паймбу, почти все найденные остатки (8 из 9) принадлежат *Paimbia* (Dictyoneurida). Уже само по себе небольшое число видов при значительном общем числе остатков (что в реальной фауне должно соответствовать высокой численности немногих видов) характерно для экстремальных местообитаний. Насекомые среднего и позднего карбона Европы значительно разнообразнее ангарских, и среднее число остатков на вид здесь, по-видимому, намного меньше. Так, по 35 остаткам из среднего карбона Саарского бассейна описан 31 вид насекомых (Waterlot, 1934). Из 13 видов Dictyoneurida из карбона Франции (Комментри), ревизованных Я. Кукаловой (Kukalová, 1969a), только два представлены двумя экземплярами каждый. Таким образом, есть основания считать, что тропическая зона в карбоне характеризовалась заметно более богатой фауной насекомых, чем зоны умеренного климата.

Пока неизвестны какие-либо карбоновые насекомые, которых можно было бы считать ксерофильными; правда, надежных функционально-морфологических критериев ксерофилии, доступных на ископаемом материале, для насекомых практически не существует и, кроме того, тафоценозы даже засушливых зон всегда отражают в основном фауну приводных оазисов. Есть основания думать, что в карбоне жизнь еще вообще не вышла на водоразделы, где сохранялись первичные пустыни, и существовала лишь вблизи водоемов. Аргументом в пользу отсутствия или слабого развития растительности на водоразделах являются многочисленные в карбоне прижизненные захоронения деревьев, в частности их корневых систем. Такие захоронения возможны при быстром выносе большой массы осадков (типа селевых потоков), погребающих растения. Значительное число таких захоронений указывает на интенсивную эрозию склонов, что возможно только при отсутствии или слабом развитии растительности. Правда, многие карбоновые растения имеют определенные ксерофитные черты, но это вполне может объясняться физиологической сухостью, т. е. не отсутствием воды, а физиологическими трудностями ее использования (например, из-за обилия солей).

В связи с проблемой первичных пустынь можно высказать еще одно предположение, касающееся биоценотической роли насекомых. Как известно, смыв различных веществ, в частности микроэлементов, должен сильно обеднять почвы водоразделов. За счет тектонических поднятий обеспечивается возвращение этих веществ из областей аккумуляции в круговорот наземных сообществ. Однако определенную роль если не в предотвращении обеднения почв, то в его торможении играет в настоящее время прямой вынос вещества из водоемов на сушу животными. В системе море — суша вынос осуществляется, по-видимому, в ограниченных масштабах птицами. В пресных водоемах эту функцию выполняют прежде всего насекомые, имеющие водных личинок и имаго, способных к дальнему разлету от водоемов. Наиболее велика в этом отношении роль двукрылых, которую попытались количественно оценить О. Н. Сазонова (1970). Пожалуй, только они совмещают огромную биомассу со способностью далекого разлета (в частности, за счет пассивного переноса ветром). Однако двукрылых не существовало до триаса. Что касается карбона, то тогда, возможно, вообще не было никаких насекомых с водными личинками, и темпы обеднения почв водоразделов (если на них в это время уже формировались почвы) должны были быть особенно высокими. Не исключено, что формирование обильной фауны водных насекомых (точнее, воздушных насекомых с водны-

ми личинками) могло до некоторой степени способствовать исчезновению первичных пустынь за счет благоприятного для растительности изменения эдафических условий на водоразделах. Это предположение имеет самый предварительный характер, и для его проверки требуется гораздо более обширный фактический материал, чем имеющийся в настоящее время.

Систематический состав пермских насекомых значительно отличается от карбонового, причем, как показывают данные по отенской фауне Чехословакии (Kukalová, 1964a), остатки представителей многих новых групп обнаруживаются уже в начале перми. К числу таких групп относятся, например, сеноеды, равнокрылые, сетчатокрылые, жуки, скорпионницы, ручейники. С другой стороны, сами пермские фауны едва ли можно рассматривать как достаточно единые с точки зрения таксономического состава даже на уровне отрядов, не говоря уже о семействах. В течение всей перми продолжалась интенсивная дивергенция насекомых, и общее их разнообразие неуклонно росло, хотя параллельно шли и процессы вымирания ряда ранее существовавших групп. Вероятно, что эти процессы в немалой степени определялись формированием более независимых от воды растительных сообществ (в частности, за счет эволюции древнейших хвойных).

Тем не менее многие основные черты пермских экосистем оставались теми же, что и в карбоне, и по экологическому спектру насекомые разных отделов перми отличаются друг от друга и от карбоновых меньше, чем по таксономическому составу. Создается впечатление, что увеличение разнообразия насекомых и смена их систематического состава на протяжении позднего палеозоя в большей степени происходили за счет прогрессирующей специализации с дроблением прежних экологических ниш и за счет конкурентного вытеснения, чем за счет освоения существенно новых ниш. Впрочем, это справедливо только для насекомых суши; пресные водоемы в перми, по-видимому, вообще впервые заселяются насекомыми (что, конечно, означает переход в совершенно новые экологические условия); экологическая история водных насекомых подробно рассматривается ниже.

Среди фитофагов в перми продолжали преобладать формы с сосущим ротовым аппаратом и палинофаги, хотя систематический состав этих экологических группировок сильно изменился по сравнению с карбоном и продолжал меняться в течение всей перми. Так, заметно сократилось число Dictyoneurida. В позднюю пермь они переходят в ничтожном числе (Calvertiellidae из Сояны, являющиеся, по-видимому, последними реликтами этого столь характерного для карбона отряда). Уменьшается и разнообразие другой группы диктионевридей — Mischopterida, представленной в перми в основном специфичными, неизвестными из карбона, семействами. Зато более многочисленными, чем в карбоне, делаются Diaphanopterida и появляются Permothemistida.

Появляется также новая важная группа сосущих фитофагов — равнокрылые (Cimicida), первоначально (до кунгурского века) представленные только Archescytinidae, а в поздней перми (особенно к ее концу) достигающие значительного разнообразия. Равнокрылые перешли к высасыванию содержимого проводящих сосудов и отдельных клеток, что, вероятно, совершенно не было свойственно более древним фитофагам Dictyoneuridea. Сравнительно толстый хоботок последних позволял им лишь высасывать содержимое семезачатков, тогда как способ питания Cimicida позволял им перейти к питанию вегетативными тканями. Правда, есть основания считать, что первоначально равнокрылые сохраняли исходную связь с генеративными органами растений (скорее всего, голосеменных). В пользу этого говорит очень длинный гибкий яйцеклад Archescytinidae, использовавшийся, вероятно, для откладки яиц внутрь еще не раскрывшихся стробилов, где и развивались личинки (Беккер-

Мигдисова, 1972). Но многие позднепермские равнокрылые уже перешли к питанию на вегетативных тканях, причем их жизненные формы были весьма разнообразны. Находки в верхней перми специализированных сидячих, во всяком случае малоподвижных нимф равнокрылых (*Permaleurodes* В.-М. из Кузбасса и предполагаемая нимфа Protopsyllidiidae из Австралии, Evans, 1943) указывают на далеко зашедшее приспособление к паразитизму на растениях. Появление высших равнокрылых, питающихся на вегетативных органах растений, означало существенную интенсификацию использования насекомыми живых растительных тканей по сравнению с карбоном и с началом перми, когда примитивные Archescytinidae были единственными представителями отряда. Возможно, Cimicida вообще первыми среди насекомых начали питаться фотосинтезирующими тканями. Судя по современным равнокрылым, эти насекомые перерабатывают немалый объем растительного вещества и сильно влияют на физиологическое состояние растений. Возможно, именно равнокрылым принадлежат предполагаемые галлы на побегах позднепермского хвойного *Lebachia piniformis* (Florin, 1938). Других вероятных галлообразователей среди пермских насекомых мы пока не знаем, а нападение мелких равнокрылых нередко вызывает у современных растений уродливые разрастания побегов, до некоторой степени сходные с описанными Флореном. В перми же появляется другая группа сосущих фитофагов — примитивные трипсы Lophioneurina. Вероятно, они перешли к постоянному обитанию в стробилах, что и обусловило малые размеры этих насекомых.

Заметно меняется в перми и систематический состав грызущих фитофагов, но в отличие от сосущих среди них по-прежнему резко преобладали потребители тканей генеративных органов, разнообразие которых по сравнению с карбоном еще возросло. Правда, исчезли Paoliida, но остальные карбоновые группы палинофагов (Caloneurida, Blattinopseida, Palaeomanteida, Hyporerlida) стали в перми значительно разнообразнее и, кроме того, появился ряд новых групп (верблюдки, сетчатокрылые, скорпионницы, Jurinida). Особенно увеличилась роль насекомых с полным превращением (Scarabaeiformes), которые в карбоне были представлены лишь очень немногочисленными Palaeomanteida. Образ жизни личинок большинства пермских Scarabaeiformes неясен; личинки Palaeomanteida, как уже говорилось, могли обитать в стробилах голосеменных, а личинки сетчатокрылообразных и скорпионниц, возможно, хищничали в укрытиях (под корой, в подстилке, в почве). Многие примитивные Scarabaeiformes могли питаться пыльцой не столько непосредственно на стробилах, сколько собирая ее с субстрата. Древнейшие ручейники по характеру питания имаго едва ли отличались от Panorpida, но их развитие должно было происходить в воде.

Несомненные грызущие филлофаги среди пермских насекомых пока неизвестны, хотя имеются указания на находки погрызов на листьях растений. Интересно, что пока такие находки известны лишь с территории Гондваны: из Юж. Африки (Plumstead, 1963) и из Индии, откуда О. Фейстмантелем (Feistmantel, 1881) описаны листья членистостебельного *Schizoneura gondwanensis* Feistm. с почти несомненными повреждениями насекомых. Во всяком случае, роль грызущих филлофагов в перми была незначительной.

Таким образом, большая часть растительной продукции по-прежнему должна была переходить в опад, который потреблялся многочисленными сапрофагами. Как и в карбоне, в пермских фаунах их не всегда легко отделить от хищных герпетобионтов. Кроме весьма подвижных хищных прямокрылых, несомненными хищниками были некоторые (или многие?) гриллоблаттидовые, которые в отличие от прямокрылых в основном специализировались в направлении поисков добычи в укрытиях. Возможно, хищными были и некоторые позднепермские жуки, а именно

схизофороидные Cupedina. Появление хищных жуков должно было иметь немалое значение, поскольку сравнительно небольшие размеры, а главное плотные надкрылья, позволяли им преследовать добычу в узких скважинах субстрата, недоступных для других хищных Scarabaeona, в том числе и для Grylloblattida, населявших преимущественно крупноскважинные субстраты. Ранее эту экологическую нишу могли занимать только хищные хелицеровые и многоножки, скорее всего, они были вытеснены именно жуками. Возможно, определенную роль в их вытеснении сыграли также хищные личинки сетчатокрылообразных.

Возвращаясь к сапрофагам, следует отметить, что скважинные сапрофаги, отчасти оккупировавшие экологическую нишу диплопод, появились среди насекомых еще раньше, чем скважинные хищники,— уже в начале ранней перми. Они были представлены древнейшими жуками и габитуально сходными с ними, но систематическими далекими Protelytrida. Эти группы должны были стать серьезными конкурентами диплопод, которые ранее, скорее всего, удерживали свои позиции именно потому, что могли проникать в глубокие слои уплотненной подстилки, недоступные для насекомых с мягкими крыльями. Таким образом, появление жуков и Protelytrida означало проникновение насекомых в такие экологические ниши, которые ранее использовались только другими наземными членистоногими.

Возможно, что первые жуки были обитателями разлагающейся древесины (Пономаренко, 1969). В таком случае, их появление в самом начале перми (как и экологически сходных с ними Protelytrida) могло иметь определенное значение и в отношении увеличения скорости разрушения мертвой древесины, которая ранее едва ли сколько-нибудь эффективно использовалась животными и в основном подвергалась медленному грибному и бактериальному разложению. Только на его поздних стадиях древесина использовалась такими сапрофагами, как тараканы и Grylloblattida. Конечно, и пермские жуки, и Protelytrida едва ли питались неразложенной, а тем более живой древесиной, но они могли заселять ее на гораздо более ранних стадиях разрушения, чем упомянутые выше отряды.

Систематический состав насекомых-сапрофагов по сравнению с карбоном значительно изменился уже в ранней перми. Здесь впервые появляются не только жуки и Protelytrida, но и скорпионницы, резко увеличивается обилие и разнообразие Grylloblattida. Одновременно исчезают Eoblattida и сокращается число тараканов; во всяком случае, захоронений с доминированием тараканових в перми нет. Особенно редкими тараканы делаются в конце поздней перми; во многих местонахождениях они совершенно отсутствуют. Судя по коллекциям пермских насекомых с территории СССР, в ранней перми среди сапрофагов наиболее многочисленны Grylloblattida, а в поздней сильно возрастает число скорпионниц. Неизвестно, насколько эта закономерность приложима к другим районам, поскольку количественных данных по составу насекомых для большинства пермских местонахождений в литературе нет. Однако, судя по числу описанных представителей различных отрядов, можно думать, что та же тенденция отмечается в глобальном масштабе. Что касается резкого сокращения числа тараканових, то оно, несомненно, происходит по всему миру, хотя и не везде в одинаковой мере.

О возможной роли насекомых в экологической эволюции позднепалеозойских растений и позвоночных уже говорилось выше.

Для перми гораздо легче установить особенности географического распределения насекомых, чем для карбона, поскольку число местонахождений пермских насекомых очень велико. Пермь — единственный геологический период, для которого местонахождения насекомых известны на всех континентах (рис. 92). Наиболее богаты пермские фауны Сев. Америки, Центральной и Северо-Восточной Европы и Ангари-

ды, но и в пределах Гондваны известен целый ряд местонахождений. Крупнейшие из них обнаружены в Австралии; пермские насекомые найдены также в Юж. Америке (Бразилия, Аргентина, Фолклендские острова), в Индии, на Мадагаскаре, в Юж. Африке и в Антарктиде. Наименее известны пермские насекомые Катазиатского царства, где сделаны лишь единичные находки.

Судя по данным палеоботаники (Вахрамеев и др., 1970), биогеографическая дифференциация в перми по сравнению с карбоном еще усиливается, причем наиболее обособленными выглядят гондванские флоры. Несмотря на габитуальное сходство растений из пермских отложений различных районов, они обнаруживают мало общего по систематическому составу. Для пермских насекомых, несмотря на их довольно хорошую изученность, нет столь же определенных свидетельств значительной географической дифференциации. Правда, некоторые отряды насекомых-фитофагов не найдены в гондванской перми (в том числе такие обычные в северном полушарии, как Blattinopseida, Caloneurida, Hyporerlida, Diaphanopterida), но значительная часть пермских насекомых Гондваны принадлежит к тем же семействам, а в ряде случаев и в тем же родам, которые известны в Европе и в Сибири. Особенно близки к фаунам северных материков пермские фауны Австралии, Бразилии и, возможно, Антарктиды (последняя еще слабо изучена), тогда как недавно описанная (Riek, 1973) позднепермская фауна Юж. Африки выглядит несколько более обособленной. Все же наличие довольно существенных региональных особенностей несомненно. Пожалуй, один из наиболее интересных биогеографических фактов — приуроченность к территории Гондваны находок листьев с повреждениями. Вообще, больше всего имеют между собой общего сапрофаги и хищники различных материков, тогда как по составу фитофагов отмечаются серьезные различия. Этот факт интересно сопоставить с резкой географической дифференциацией флор. Возможно, расселительные потенции пермских растений были низки по сравнению с насекомыми, и потому биогеографические различия заметнее в тех таксонах, которые непосредственно связаны с растениями.

К сожалению, пока практически нет данных по изменениям состава насекомых на рубеже палеозоя и мезозоя. Это связано в первую очередь с совершенно недостаточной изученностью насекомых триаса. Хотя они найдены на всех материках, кроме Антарктиды, но достаточно богатые триасовые энтомофауны пока открыты лишь в Австралии (Квинсленд), Средней Азии (Фергана) и Европе (Франция, где, впрочем, фауна пока не изучена) (рис. 93). При этом все они относятся к верхнему или, в лучшем случае, к среднему (Бруквейл в Австралии) триасу, а раннетриасовые насекомые остаются почти неизвестными. В настоящее время, это — самый крупный пробел в палеонтологической летописи класса. Тем не менее есть основания думать, что здесь не было более глубокой смены систематического состава насекомых, чем на границе карбона и перми. Фауны конца поздней перми уже обладали рядом черт, присущих фаунам средне- или позднетриасового возраста, и различия по систематическому составу между фаунами поздней перми и среднего — позднего триаса не больше, а, пожалуй, даже меньше различий между фаунами позднего карбона и ранней перми. Среди фитофагов в триасе продолжают численно преобладать сосущие, представленные почти исключительно разнообразными равнокрылыми, специализированными потребителями вегетативных тканей. Dictyoneuridea, связанные с генеративными органами растений, обладавшие сравнительно толстым хоботком, неспособным к высасыванию содержимого отдельных клеток, и, в сущности, не имеющие экологических аналогов в более поздних фаунах, окончательно исчезают к концу перми, вероятно, в связи с вымиранием антракофитной флоры. Из сосущих насекомых триаса тесную связь

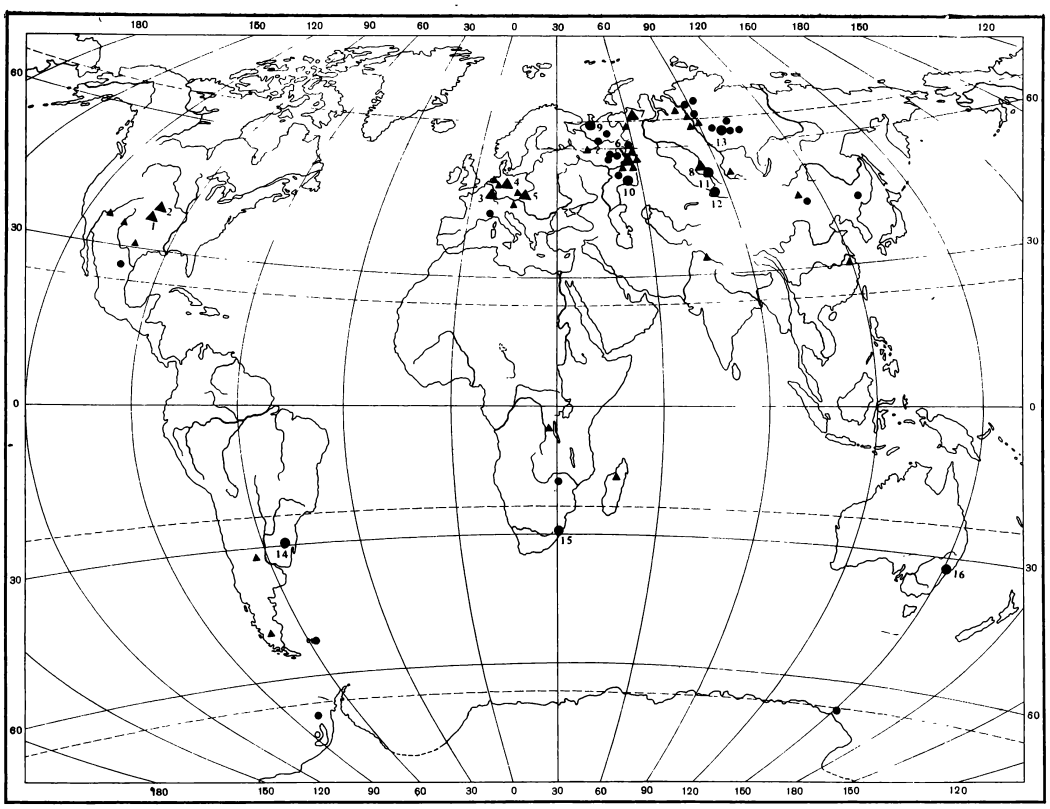


Рис. 92. Местонахождения пермских насекомых:

нижнепермские (треугольники); *1* — Эльмо; *2* — Нобль; *3* — Вейссиг и др. местонахождения в Тюрингии; *4* — Брайтенбах, Брюкен и др. местонахождения в Саар-Наэ-Пфальце; *5* — Обора; *6* — Чекарда; *7* — Воркутский бассейн (группа местонахождений); *8* — Кузнецкий бассейн (группа местонахождений); верхнепермские (кружки): *9* — Соянал; *10* — Каргалинские рудники (группа местонахождений); *11* — Кузнецкий бассейн (группа местонахождений); *12* — Караунгир; *13* — Кербо и др. местонахождения в Тунгусском бассейне; *14* — Ирати; *15* — Эскурт; *16* — Ипсвич

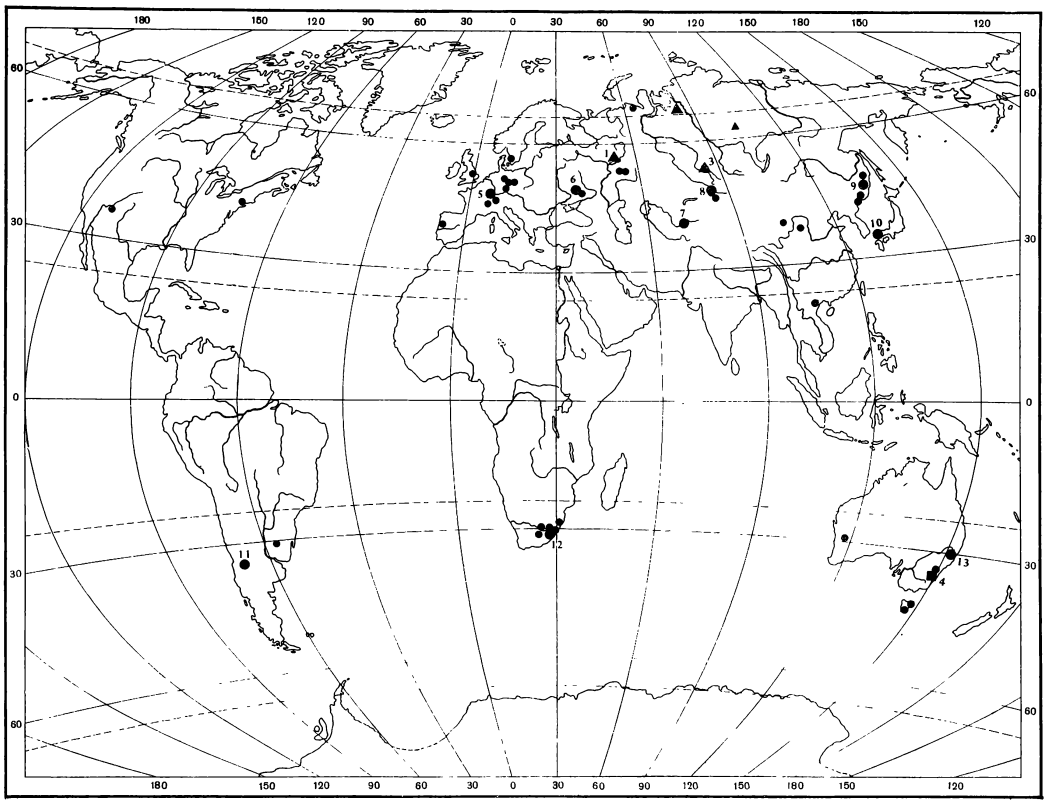


Рис. 93. Местонахождения триасовых насекомых:

нижнетриасовые (треугольники): *1* — Залазна; *2* — Малая Хета; *3* — Бабий Камень; среднетриасовые (квадраты): *4* — Бруквейл; верхнетриасовые (кружки); *5* — Вогезы; *6* — Гаражовка; *7* — Мадыген и Джайляучо; *8* — Кендерлык; *9* — Малиново; *10* — Омине; *11* — Мендоза; *12* — Дордрехт; *13* — Маунт Кросби и Денмарк Хилл

с генеративными органами растений можно предполагать лишь для общих с пермью Lophioneuridae.

В триасе впервые появляются несомненные грызущие филлофаги — Phasmatida. Не исключено, что к филлофагии перешли и некоторые прямокрылые (Locustopseidae, обладавшие определенным сходством с саранчовыми). Поэтому можно думать, что масштаб потребления насекомыми фотосинтезирующих тканей в триасе по сравнению с пермью увеличился.

Грызущие насекомые, связанные с генеративными органами растений, разнообразны и представлены, по-видимому, в основном палинофагами. Среди них сохраняются представители некоторых вымерших отрядов (Palaeomanteida, Jurinida), но основную роль играют разнообразные сетчатокрылые и высшие скорпионницы (Panorpina и Mesopsychina). Впервые появляются в триасе перепончатокрылые. Вероятно, на стробилах питались и некоторые жуки. Такие важные палеозойские группы, как Blattinopseida, Hyporerlida, Caloneurida совершенно исчезают. Эти изменения систематического состава, видимо, аналогичны изменениям среди сосущих фитофагов (исчезновение потребителей тканей антракофитных растений). Но немалую роль, вероятно, сыграла и конкуренция между различными палинофагами — не столько за пищевые ресурсы, используемые имаго (в которых едва ли был недостаток), сколько конкуренция между личинками и давление хищников. Наконец, в вымирании этих групп, приуроченных к умеренному Ангарскому царству, могло сыграть известную роль ослабление температурного градиента.

С разнообразной фауной фитофагов должен был быть связан и обширный комплекс хищных фитобионтов. К их числу относились личинки сетчатокрылых, различные прямокрылые, в том числе специфичные для триаса подстерегающие хищники подотряда Mesotitanina. По-видимому, хищники появились среди скорпионниц (Neorthophlebiidae, близкие к современным Bittacidae). Обилие хищников-фитобионтов привело к увеличению числа скрытоживущих фитофагов, причем обитание в укрытиях в первую очередь служило для защиты личинок. У многих триасовых фитофагов с генеративными органами растений были связаны не только имаго, но и личинки, развивавшиеся за счет тканей стробилов. Как уже говорилось, такой образ жизни вероятен для Palaeomanteida. Почти несомненно обитателями стробилов были личинки триасовых перепончатокрылых (семейство Xyelidae). В триасе найдены также древнейшие жуки-долгоносики семейства Eobelidae. Формирование этой группы было связано с адаптацией к паразитизму личинок на растениях — первоначально, возможно, в полости нераскрывшихся стробилов, а впоследствии внутри растительных тканей. Для Eobelidae можно предполагать развитие в стробилах саговников, подобно во многом сходному с ними современному роду *Rhopalotria* Chevr. из семейства Oxycorynidae.

Учитывая все сказанное, можно думать, что по крайней мере ко второй половине триаса в основном сложился своеобразный и довольно обширный комплекс мезозойских антофильных насекомых, связанный с голосеменными — преимущественно с цикадовыми и беннеттитами. Поскольку у триасовых беннеттитовых уже существовали обоеполые цветки, то для триаса наличие энтомофилии у некоторых растений можно предполагать со значительно большими основаниями, чем для палеозоя. Первыми опылителями могли быть жуки (кантарофилия часто признается за древнюю, возможно, исходную форму энтомофилии: см. Тахтаджян, 1970), низшие перепончатокрылые, сетчатокрылообразные, скорпионницы, ручейники и древнейшие двукрылые. Триасовый комплекс антофилов, по-видимому, беднее, чем более поздние комплексы (прежде всего из-за низкого обилия и разнообразия перепончато-

крылых и двукрылых), но сложная коэволюция энтомофильных голосеменных мезофита и антофильных насекомых в это время уже началась.

Среди сапрофагов очень многочисленными стали тараканы, резко отличавшиеся от пермских и представленные в основном многочисленными Mesoblattinoidea. Сохранялись Grylloblattida, но их число и особенно разнообразие заметно уменьшились. Богато представлены скорпионницы, среди которых имелись, в частности, своеобразные специализированные формы с тенденцией к покровнокрылости, говорящей о тенденции к скрытому образу жизни не только у личинок, но и у имаго. Впервые появились двукрылые, личинки которых адаптированы к обитанию внутри субстрата (в почве, в подстилке, в скоплениях разлагающегося органического вещества). К числу детритофагов, возможно, относились многочисленные Progonocimicidae, габитуально напоминавшие клопов. По-видимому, они наиболее близки к современному семейству Peloridiidae, представители которого обитают в лесной подстилке и питаются жидкими и полужидкими продуктами разложения органических остатков.

Среди разрушителей древесины основную роль играли жуки (прежде всего Cupedina), по-прежнему питавшиеся, вероятно, древесиной, затронутой процессами грибного разложения. Из триаса известно сравнительно много ходов в древесине. Вероятно, все они принадлежат жукам. Сильно разложенной древесиной могли также питаться личинки скорпионниц и двукрылых и таракановые.

Среди скрытоживущих хищников основная роль принадлежала попрежнему жукам, и, возможно, личинкам сетчатокрылых. Вероятно, в триасе к хищничеству перешли и личинки некоторых ксилобионтов, например примитивных щелкунов, появившихся в это время.

Находки остатков многоножек и хелицеровых в триасовых отложениях известны (диплоподы в триасе Кузнецкого бассейна, скорпионы в триасе Франции), но очень редки и приурочены к нижнему триасу. В это время насекомые, не только успешно освоившие скважины субстрата, но и научившиеся прокладывать ходы в плотном субстрате, окончательно завоевали основное место среди скрытоживущих наземных членистоногих.

Небольшое число известных триасовых энтомофаун не позволяет судить о географическом распространении насекомых. Отдельные находки в триасе Сев. и Юж. Америки, Юж. Африки, Восточной и Юго-Восточной Азии мало что́ дают в этом отношении, а в Европе сравнительно богатая триасовая фауна Франции (Вогезы) пока остается практически необработанной. Богатые фауны Ферганы (Джайляучо, Мадыген) и Австралии (Маунт Кросби в Квинсленде), по-видимому, близкие по возрасту, поразительно сходны по составу (вплоть до наличия общих родов). Это позволяет думать, что биогеографическая зональность в триасе была выражена слабо, причем гондванская фауна мало отличалась от фауны северных материков и едва ли развивалась существенно независимо. Замечательно, что даже новые группы (например, перепончатокрылые, представленные в обеих фаунах подсемейством Archexyelinae, и двукрылые) появляются в Средней Азии и в Австралии приблизительно одновременно.

Несколько особняком стоят катазиатские триасовые энтомофауны. В Японии (фауна Омине; см. Fujiyama, 1973), во Вьетнаме (Scudder, 1903 и неописанный материал) и в Приморье (неописанные фауны Садгорода и Малиново) триасовые насекомые представлены преимущественно или даже исключительно однообразными таракановыми из числа Mesoblattinoidea. Хотя остатки тараканов вообще обычны в триасовых местонахождениях, все же в других районах они никогда не составляют абсолютного большинства. Но чтобы уверенно говорить об обособ-

ленности катазиатской триасовой энтомофауны, нужны более обширные материалы, и пока это не более чем предположение.

Юрские насекомые известны сравнительно хорошо благодаря наличию ряда богатых местонахождений в различных районах Евразии (Англия, ФРГ, Казахстан, Средняя Азия, Кузнецкий бассейн, Восточная Сибирь, Китай); но на других материках сделаны лишь единичные находки (Антарктида, Северная Америка) (рис. 94). Трактовка юрских энтомофаун сталкивается с определенными затруднениями, прежде всего из-за недостаточной точности многих датировок. Сколько-нибудь крупных местонахождений, уверенно относимых к доггеру (средней юре), вообще не существует. Состав фаун различных юрских местонахождений сильно отличается, что связано, по-видимому, как с возрастными, так и с географическими различиями.

По систематическому составу юрские фауны в целом сильно отличаются от триасовых, особенно на уровне семейства. Если в триасе известны единичные ныне живущие семейства (среди наземных насекомых — Gryllidae, Cupedidae, Xyelidae и некоторые другие), то в юре их число возрастает и к мальму (верхней юре) достигает почти половины общего количества семейств. Особенно заметна прогрессивная дифференциация жуков подотрядов Carabina и Scarabaeina, двукрылых и перепончатокрылых. Отдельные остатки Grylloblattida, Palaeomanteida и Jurinida еще встречаются в юрских отложениях, но редки и зачастую принадлежат резко аберрантным формам. Сколько-нибудь заметной роли в юре они уже не играли.

Из всех известных юрских фаун наиболее близки по составу к триасовым раннелейасовые (начало ранней юры) фауны Средней Азии (местонахождения Кызыл-Кия, Согюты; последнее ранее считалось верхнетриасовым). В этих фаунах скудно представлены, например, продвинутые группы жуков и основная роль еще принадлежит Cupedina (прежде всего Cupedidae). С другой стороны, двукрылые представлены уже довольно богато, а среди перепончатокрылых появляются новые группы Siricina (Xyelydidae). Но высшие перепончатокрылые (подотряд Vespina) отсутствуют, как и продвинутые ветви низших (Siricina).

В других районах юрские фауны такого типа не обнаружены. Возможно, что остальные известные лейасовые фауны моложе перечисленных. В Европе в сколько-нибудь заметном количестве найдены только позднелейасовые насекомые (в Англии, в ФРГ и в ГДР); к сожалению, их трудно сравнивать с азиатскими, прежде всего из-за низкого качества описаний и изображений большинства остатков. Все же можно сказать, например, что роль Cupedina среди жуков в европейских позднелейасовых комплексах невелика, а двукрылые представлены более продвинутыми группами, чем в Средней Азии.

Еще менее сходны со среднеазиатскими относимые к лейасу-доггеру сибирские энтомофауны — фауны присаянской свиты Иркутского бассейна и ее аналогов, фауна Лягушьего в Кузнецком бассейне, фауна ичетуйской свиты Забайкалья и др. Наземные насекомые во всех этих захоронениях редки, но благодаря большому объему собранных коллекций судить о их составе все же можно. Сибирские фауны имеют весьма продвинутый облик: жуки в них представлены только Carabina и Scarabaeina, тогда как Cupedina вообще не обнаружены; среди перепончатокрылых, помимо низших, обнаружены и высшие (Megalyridae-Cleistogastrinae в ичетуйской свите); среди двукрылых регулярно присутствуют Bibionomorpha и Asilomorpha. По общему составу эти сибирские комплексы ближе к позднеюрским, чем к лейасовым фаунам Средней Азии.

В Средней Азии (Сагул в Фергане) и в Европе также известны местонахождения, для которых предполагается доггерский (среднеюрский) возраст, но, как и сибирские, они требуют дополнительных исследова-

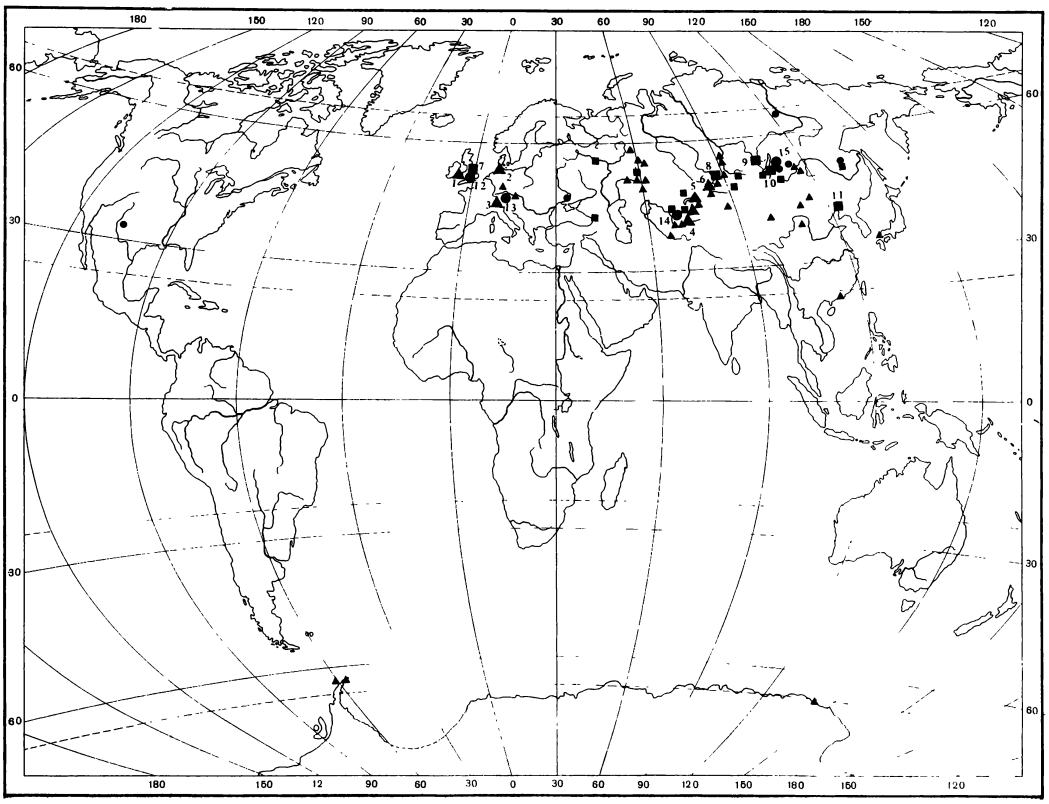


Рис. 94. Местонахождения юрских насекомых:

нижнеюрские (треугольники): *1* — Чэрмут и др. местонахождения в Англии; *2* — Доббертин; *3* — Шамбелен; *4* — Кизил-Кия; *5* — Согюты; *6* — Кендерлык; среднеюрские (квадраты): *7* — Стоунсфильд, Севнгэмптон и др. местонахождения в Англии; *8* — Лягушье и др. местонахождения в Кузнецком бассейне; *9* — Усть-Балей, Ия; *10* — Тугнуйская депрессия (группа местонахождения); *11* — Бэйбяо; верхнеюрские (кружки): *12* — пурбекские местонахождения в Англии; *13* — Зольнгофен; *14* — Каратау; *15* — Уда

ний. Мальмские (позднеюрские) насекомые обнаружены в Англии, в ФРГ, в Казахстане, в Восточной Сибири. Наиболее известные местонахождения этого возраста — литографские известняки Зольнгофена (Бавария) и Каратау в Юж. Казахстане. Предположительно мальмские (или позднедоггерские) фауны Сибири (удинская свита Забайкалья) в общем сходны с охарактеризованными выше более древними фаунами того же района.

Все это показывает, что известные юрские энтомофауны не однородны. Поэтому приводимая ниже общая экологическая характеристика юрских фаун не ко всем комплексам приложима в полной мере. В частности, раннелейасовые фауны (судя по среднеазиатским) еще не обладали такими чертами, как наличие паразитических насекомых или разнообразных жуков-фитофагов, и были ближе к триасовым, чем к типичным юрским, хотя и потеряли ряд характерных для триаса таксонов.

Среди юрских фитофагов богато представлены как грызущие, так и сосущие насекомые, питавшиеся за счет различных органов растений. Среди сосущих фитофагов основное место продолжали занимать равнокрылые, весьма разнообразные и представленные отчасти общими с триасом, отчасти вновь появляющимися семействами. Среди них имеются как разнообразные цикады, так и листоблошки и другие представители Aphidina. Из мальма известны несомненные представители тлей, относящиеся к нескольким различным семействам (в том числе к современному семейству Callaphididae). Известны из юрских отложений и находки специализированных сидячих нимф равнокрылых (Aleurodoidea). Возможно, что растительноядные формы к концу юры появились и среди клопов, но это остается недоказанным. Представители современных чисто растительноядных семейств клопов из юры неизвестны, а для позднеюрских Miridae или Pentatomoidea трудно с уверенностью говорить о фитофагии или хищничестве; оба способа питания для них равновероятны. Далее, к числу сосущих фитофагов следует отнести и хотя бы часть юрских трипсов. Если для *Karataothrips* Sharov, близкого к рецентным Aeolothripidae, можно по аналогии с последними предполагать смешанное питание (пыльцой и мелкими членистоногими), то *Liassothrips* Priesn. и неописанные Heterothripoidea из Каратау, вероятно, были специализированными палинофагами.

Грызущие фитофаги представлены как филло-, так и палинофагами; возможно, среди них имелись также специализированные карпо- и ризофаги. По сравнению с триасом среди фитофагов возрос удельный вес жуков и перепончатокрылых. Личинки многих из них были паразитами различных органов (прежде всего стробилов) растений. В мальме Каратау богато представлены, например, Eobelidae, жившие, скорее всего, на саговниках или беннеттитах. С этими же растениями, вероятно, были связаны и известные из мальма примитивные Chrysomelidae подсемейства Protoscelidinae. Обе эти группы приурочены к Индоевропейской области, где их предполагаемые кормовые растений более обильны. Напротив, такие группы, как Xyelidae, свойственны преимущественно Сибирской области и, вероятно, развивались в стробилах хвойных. Не исключено, что личинки некоторых низших перепончатокрылых (Xyelotomidae) перешли к открытому обитанию на растениях, подобно личинкам многих современных Tenthredinidae. Очень разнообразны и обычны такие палинофаги, как сетчатокрылые и скорпионницы. Палочники представлены как близкими к триасовым, так и более продвинутыми формами, по-видимому, менее подвижными, чем примитивные Aeroplanoidea. Грызущие палинофаги сохраняются, вероятно, и среди сеноедов (Archipsyllidae).

Существенным изменением по сравнению с триасом было появление первых несомненных потребителей мало измененной древесины; некоторые из них могли питаться не только на отмерших, но и на ослабленных

живых деревьях. К их числу принадлежат прежде всего разнообразные Siricoidea из перепончатокрылых, известные с лейаса или доггера. Ксилофагами были также златки, древнейшие представители которых найдены в небольшом количестве в мальме ФРГ и Казахстана. Среди потребителей отмершей древесины возросла роль жуков подотряда Scarabaeina и личинок двукрылых. Среди последних наряду с сапромицетофагами и ксиломицетофагами появились, видимо, и специализированные мицетофаги (из числа Mycetophiloidea, представленных в юрских фаунах рядом семейств), связанные с плодовыми телами грибов. К мицетофагии, возможно, перешли от ксиломицетофагии и некоторые жуки из числа многочисленных в юре Cucujoidea (как Clavicornia, так и Heteromera, но юрские представители этого надсемейства пока почти не изучены).

Другим важным экологическим изменением по сравнению с триасом было появление паразитов, развивавшихся за счет других насекомых, в частности скрытоживущих. Таковы паразитические перепончатокрылые, к мальму достигающие значительного разнообразия, и некоторые двукрылые (Nemestrinidae). Значительная их часть развивалась, по-видимому, за счет ксилофагов. Об этом говорят как сравнение с наиболее близкими родственниками в современной фауне, так и морфологические особенности (очень длинный яйцеклад многих юрских Vespina, позволявший достичь жертву через толстый слой коры и древесины). Часть Vespina с более коротким яйцекладом, вероятно, паразитировала на жуках-подкорниках (Расницын, 1975). Но ксилофаги и подкорники едва ли были единственными хозяевами юрских паразитических насекомых. Многие Vespina с коротким яйцекладом, скорее всего, нападали на открытоживущих насекомых. Древнейшие Vespomorpha семейства Bethylonymidae могли активно отыскивать свои жертвы в скважинах субстрата (Расницын, 1975). Появление паразитических насекомых, возможно, было обусловлено формированием под давлением хищников труднодоступных для последних скрытоживущих насекомых и должно было оказать серьезное влияние на их дальнейшую эволюцию. Прямая энергетическая роль паразитических насекомых невелика из-за небольшой биомассы, но зато их значение в качестве регуляторов численности других насекомых огромно.

Состав хищных фитобионтов во многом оставался сходным с триасовым, но определенные изменения произошли и здесь. Прежде всего следует отметить появление клопов, достигших к мальму значительного разнообразия. Появились также хищники среди двукрылых (такие, как Empididae). Очень обильны в юре хищные прямокрылые, прежде всего Haglidae, специализированные хищники появились среди тараканов (Raphidiomimidae, бывшие, вероятно, подстерегающими обитателями растительности). Важное значение должны были иметь личинки очень многочисленных сетчатокрылых и верблюдок. Довольно обычны в юре хищные скорпионницы (Neorthophlebiidae и Bittacidae), известные как в Индоевропейской, так и в Сибирской области. Увеличилось по сравнению с триасом и разнообразие хищных жесткокрылых.

Сапрофаги в юре представлены преимущественно таракановыми (тех же надсемейств, что и в триасе), скорпионницами (среди которых особенно обильны Orthophlebiidae), разнообразными жуками. Резко возросла роль двукрылых, среди которых многочисленны Tipulomorpha и Bibionomorpha. Progonocimicidae, богато представленные в лейасовых фаунах Индоевропейской области, теряют свое значение к мальму, где их остатки становятся очень редкими.

Хищники, преследовавшие скрытоживущих насекомых, в общем также напоминают по составу триасовых. Изменения в их составе во многом параллельны изменениям среди хищных фитобионтов. Здесь также

следует отметить появление ряда групп клопов (судя по находкам в триасе отдельных остатков водных клопов, наземные представители этого отряда также должны были появиться в триасовое время, но были тогда редки и, возможно, населяли лишь немногие биотопы). Резко возросла роль хищных личинок двукрылых, прежде всего очень разнообразных (по крайней мере в мальме) Asilomorpha. Значительно выросло и значение хищных жуков из подотрядов Carabina и Scarabaeina, представленных Trachypachеidae, примитивными жужелицами, стафилинами, примитивными щелкунами подсемейства Protagrypninae (личинки последних, вероятно, были хищными ксилобионтами). Как уже говорилось, на скрытоживущих насекомых развивались многие паразитические перепончатокрылые и Nemestrinidae из двукрылых. О взаимоотношениях насекомых с другими юрскими наземными беспозвоночными почти ничего неизвестно. Разумеется, перечисленные выше скрытоживущие хищники должны были нападать не только на насекомых, но и на других членистоногих и на червей. Следует отметить, что в предположительно верхнелейасовых или доггерских отложениях Сибири (ичетуйская свита) и в мальме Каратау обнаружены в небольшом числе остатки пауков, остающиеся пока неописанными. Судя по габитусу этих юрских пауков, все они без исключения — бродячие охотники типа современных Lycosidae; тенетные пауки среди них отсутствуют. Пищу пауков, безусловно, в значительной мере составляли насекомые.

Что касается отношений юрских насекомых и позвоночных, то следует отметить прежде всего роль насекомых в питании рептилий и древнейших птиц и млекопитающих. Для многих мезозойских, в том числе юрских рептилий, есть все основания предполагать насекомоядность (прежде всего, по строению их зубного аппарата). Для юры известны и прямые свидетельства поедания позвоночными большого числа разнообразных насекомых. В мальме Каратау найдены многочисленные погадки, зачастую почти целиком состоящие из остатков летающих насекомых. Обычны в них, в частности, крылья стрекоз. Скорее всего, погадки принадлежат птерозаврам, несколько скелетов которых найдено в Каратау, а не птицам, которые были в юре еще немногочисленными. Правда, в Каратау найдено и перо примитивной птицы (Раутиан, 1978). Несомненно, в формировании и эволюции летающих рептилий и птиц насекомые сыграли важнейшую роль в качестве основного (если не единственного) источника их питания. Кроме того, преимущественно насекомоядными должны были быть и мезозойские млекопитающие.

О взаимоотношениях насекомых и растений мезофита уже говорилось выше; вопрос о развитии энтомофилии у мезофитных растений подробнее разобран далее. Находки в юрских отложениях (прежде всего в пределах Сибирской области) большого количества двукрылых с водными личинками показывают, что роль насекомых в выносе на сушу микроэлементов и обогащении ими почвы в юре уже была сравнима с современной.

О географических различиях юрских энтомофаун известно немного. За пределами Евразии находки юрских насекомых столь малочисленны, что не позволяют делать никаких зоогеографических выводов. Можно лишь отметить, что в юре Антарктиды обнаружена стрекоза, близкая к описанным из Казахстана (Carpenter, 1969). Зато на территории Евразии можно вполне надежно установить определенные различия между фаунами разных районов — как по систематическому составу, так и по спектру жизненных форм. В экологическом отношении особенно интересно, что в Сибирской области, занятой в основном хвойно-гинкговыми лесами с чекановскией в нижнем ярусе, почти совершенно отсутствуют ксилофаги (и соответственно связанные с ними хищники и паразиты), массовые в индоевропейских местонахождениях. В юрских фаунах Сибирской области не обнаружены такие жесткокрылые, как Cupe-

didae, Elateridae, Mordellidae, двукрылые семейства Nemestrinidae (да и вообще Asilomorpha редки), перепончатокрылые надсемейства Siricoidea и семейств Ephialtitidae и Praeaulacidae. Все они принадлежат к комплексу ксилобионтов. В индоевропейских фаунах намечается также комплекс антофильных насекомых, который можно предположительно связывать с беннеттитами или саговниками, характерными для индоевропейских флор. Сюда могут относиться многие жуки (некоторые Cupedidae, Alleculidae, Mordellidae и др.), сетчатокрылые семейства Kalligrammatidae, многие низшие перепончатокрылые и двукрылые. Их имаго, вероятно, питались на стробилах. Внутри стробилов беннеттитов и саговников, питаясь их тканями, развивались личинки жуков семейства Eobelidae и, возможно, некоторые Siricina. С этими же растениями были связаны скорее всего и примитивные листоеды подсемейства Protoscelidinae.

Напротив, такая группа фитофагов, как цикады семейства Palaeontinidae, более характерна для Сибирской области, где их остатки встречаются в большинстве местонахождений наземных насекомых; в Индоевропейской области они отчасти заменяются Tettigarctidae. Более многочисленны в сибирской юре, видимо, и Lophioneuridae. Кроме того, в пределах Сибирской области известны хищные литоральные клопы семейства Saldidae, пока не обнаруженные в значительно более богатых индоевропейских фаунах, но не встречаются схизофороидные Cupedina, обычные в последних.

Ни одно из указанных отличий, по-видимому, не является абсолютным. Правда, в юрских фаунах Сибири представители почти всех групп, перечисленных выше как нехарактерные для нее, совершенно неизвестны, но это скорее всего объясняется недостаточным объемом коллекций. В раннемеловых фаунах Забайкалья, наземные насекомые которых известны значительно лучше, обнаружены схизофороиды, Cupedidae, Elateridae, различные Heteromera, Protoscelidinae, Eobelidae, Kalligrammatidae, Siricoidea, некоторые Asilomorpha, но все они представлены немногими или единичными остатками. Вероятно, и в юре эти группы присутствовали в Сибирской области, но были там редки.

Несомненно, Сибирская и Индоевропейская области в мезозое характеризовались различным климатом. Обычно принимается, что климат Сибирской области был теплоумеренным, а Индоевропейской — тропическим или субтропическим. Нам представляется, что различия эти не были столь велики и укладывались в амплитуду температур современной субтропической зоны (в трактовке С. М. Разумовского и М. А. Лабунцовой, 1969). Аналогов умеренного, холодного и тропического климата современности в мезозое, по-видимому, не существовало (Разумовский, 1971; Жерихин, 1978).

Некоторые локальные фауны юры имеют весьма специфичный систематический состав и не вполне укладываются в общую биогеографическую схему. Так, фауна Зольнгофена в ФРГ характеризуется бедностью видового состава при значительном числе особей некоторых видов и отсутствии ряда групп, известных из мальма Казахстана. Объяснить бедность тафоценоза Зольнгофена экстремальными климатическими условиями невозможно; скорее всего, он отражает обедненную фауну сравнительно небольшого острова или группы островов, а не обширного массива суши. Наряду с типично индоевропейскими насекомыми, такими, как Kalligrammatidae, Siricoidea, Chresmodidae, в Зольнгофене довольно часто встречаются Palaeontinidae. Это наводит на мысль, что распространение палеонтинид могло быть связано не с более прохладными, а с более влажными областями, и их редкость в Средней Азии и Казахстане объясняется менее влажным климатом.

Раннемеловые фауны в экологическом отношении мало отличаются от позднеюрских. Даже в тех сравнительно немногих группах, система-

тический состав которых в неокоме сильно меняется по сравнению с мальмом, набор жизненных форм остался по существу тем же. Пожалуй, наиболее существенные изменения — появление среди перепончатокрылых различных ос, появление грибоядных мух (Platypezidae), лишенных яйцеклада тараканов, перешедших от откладки яиц в субстрат к формированию оотек, и первых богомолов.

Важно отметить первые находки насекомых, связанных с покрытосеменными (Xyelidae-Macroxyelini, Cephidae и Curculionidae в неокоме Забайкалья). Кроме того, из нижнего мела известны древнейшие остатки кровососов, нападавших на позвоночных (примитивные блохи в неокоме Забайкалья и нижнем мелу Австралии, москиты в нижнем мелу Ливана), но не исключено, что эти группы существовали и в мальме. О их возможных прокормителях можно только строить предположения. Современные москиты, как известно, нападают не только на гомойотермных позвоночных, но и на рептилий, причем некоторые виды явно предпочитают последних (Перфильев, 1966). Блохи ныне живут исключительно на птицах и млекопитающих (включая однопроходных и сумчатых), но для *Saurophthirus* Ponom. из неокома Забайкалья предполагается паразитизм на птерозаврах (Пономаренко, 1976а). В настоящее время показано, что по крайней мере у некоторых птерозавров существовал развитый волосяной покров (Шаров, 1971). Для не получившей названия раннемеловой блохи из Австралии предполагается паразитизм на млекопитающих (Riek, 1970b), но не исключено и обитание на птицах, перья которых найдены в том же местонахождении (Talent et al., 1966).

Раннемеловые насекомые, как и юрские, известны преимущественно из Евразии (рис. 95). Довольно богатая фауна Кунварры в Австралии пока почти не обработана; известно, что в ее составе присутствуют некоторые семейства, ныне эндемичные для Австралии и в ископаемом состоянии также нигде более не найденные, например Choristidae (Panorpida). С другой стороны, в северном полушарии обитали представители многих групп, ныне специфичных для южного (Chaeteessidae из богомолов, Peloridiidae и Tettigarctidae из равнокрылых, Cupedidae-Ommatini из жесткокрылых, Megalyridae из перепончатокрылых и др.). Это показывает, что фауна южных континентов (фрагментов Гондваны) была, скорее всего, менее изолированной, чем ныне.

В пределах Евразии в раннемеловое время намечаются те же области, что и в юре — Индоевропейская и Сибирская. К Индоевропейской области, вероятно, принадлежала и Сев. Африка, судя по составу недавно открытых неокомских фаун Алжира. Ни для юры, ни для раннего мела в отличие от триаса нет свидетельств обособленности и специфического характера катазиатских фаун, хотя и юрские, и раннемеловые насекомые известны в восточных районах Китая. Фауны, напоминающие триасовые катазиатские чрезвычайным обилием тараканових, в нижнем неокоме обнаружены в различных районах Индоевропейской области (Алжир, Казахстан).

Позднемеловые насекомые отличаются от раннемеловых очень резко, причем уже сеноманские фауны вполне типичны для позднего мела и сохраняют лишь отдельные архаичные черты. По-видимому, эта смена, самая быстрая и резкая в истории насекомых вообще, связана с экспансией покрытосеменных в конце раннего мела. Вопрос о взаимоотношениях насекомых и покрытосеменных в конце мезофита — начале кайнофита очень важен для понимания истории как обеих групп, так и наземной биоты в целом. Нам эти взаимоотношения представляются следующим образом (подробнее см. Жерихин, 1978).

Покрытосеменные сложились, скорее всего, в позднеюрское или даже раннемеловое время, первоначально как растения, не входившие в закономерные сукцессионные ряды (ценофобы, по терминологии С. М. Ра-

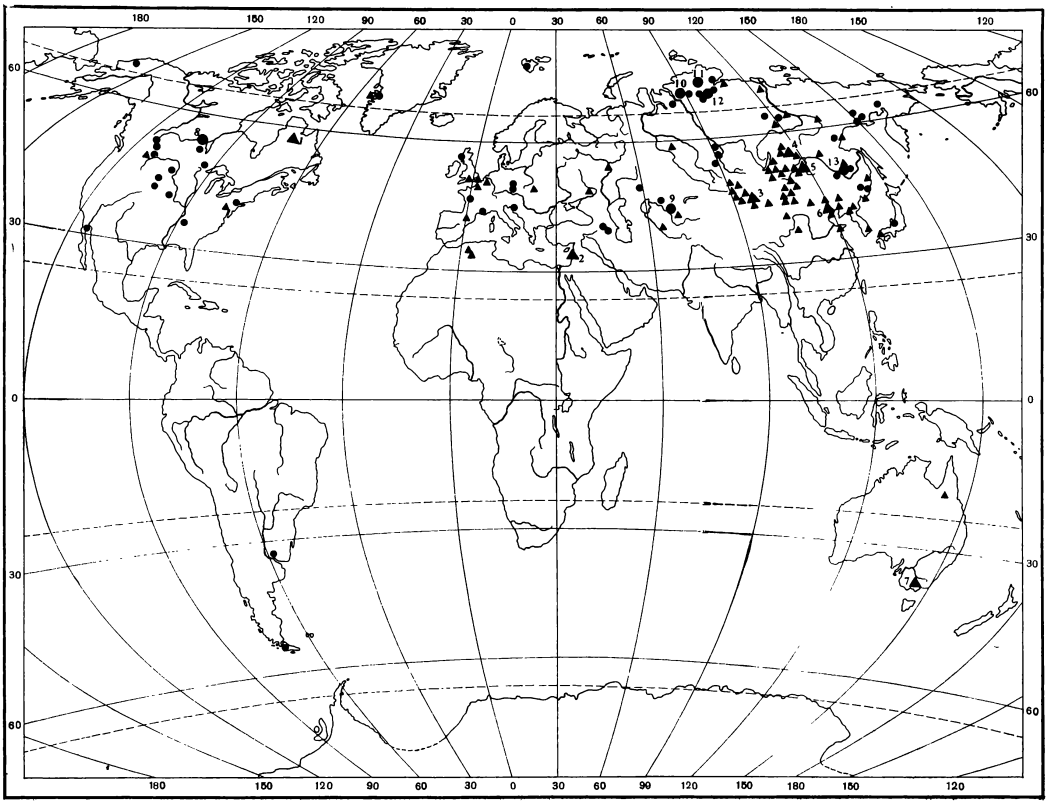


Рис. 95. Местонахождения меловых насекомых:

нижнемеловые (треугольники): *1* — Редмонд; *2* — Джеззин; *3* —Бон-Цаган; *4* —Байса и др. местонахождения на Витимском нагорье; *5* — Унда и Дая; *6* — Лайян; *7* — Кунварра; верхнемеловые (кружки): *8* — Сидер-Лэйк; *9* —Кзыл-Жар; *10*— Нижняя Агапа; *11* — Байкура-Неру; *12* — Янтардах и др. местонахождения в Хатангской впадине; *13* — Архара и др. цагаянские местонахождения

зумовского, 1969). Они росли лишь по незанятым другими растениями участкам — на аллювии, береговых оползнях и т. п. Подобные участки, занимающие небольшие площади, непосредственно соседствовали со значительно более обширными участками, занятыми зрелыми сообществами мезофитной растительности. Среди мезофитных голосеменных было немало энтомофильных (беннеттиты, саговниковые, возможно также кейтониевые), и богатая фауна опылителей на них к этому времени уже сложилась. Вероятно, в комплекс этих опылителей входили многие перепончатокрылые и двукрылые, некоторые жуки, сетчатокрылые (так, Kalligrammatidae были, возможно, специализированными антофилами), некоторые скорпионницы, ручейники и др. Покрытосеменные, скорее всего, первично были энтомофильными и смогли сформироваться только в окружении энтомофильных голосеменных, используя их опылителей. Среди ботаников распространена точка зрения, согласно которой многие основные особенности покрытосеменных сложились именно под влиянием насекомых. В частности, цветок покрытосеменных, возможно, сформировался в процессе адаптации к насекомоопылению для защиты завязи от повреждений опылителями (Тахтаджян, 1970). Необычайно быстрая экспансия покрытосеменных в середине мела может объясняться рядом факторов. Нам представляется вероятным, что решающую роль сыграло закрепление покрытосеменных в качестве нормальной пионерной растительности. Если первичные покрытосеменные — ценофобы не выдерживали конкуренции с мезофитными растениями и исчезали на первых стадиях закономерных сукцессионных рядов, то впоследствии они смогли вытеснить прежних пионеров и тем самым совершенно подорвать существующие биоценозы, разрушив сукцессионные ряды. Возможно, здесь сыграла роль и их энтомофилия. Если среди пионерных растений мезофита покрытосеменные были единственными энтомофилами, то это должно было дать им огромное преимущество: именно для локально распределенных, не образующих обширных зарослей пионеров энтомофилия особенно выгодна. Но вполне возможно, что энтомофилы существовали и в пионерных сообществах мезофита, а их вытеснение покрытосеменными произошло за счет прямой конкуренции за опылителей (более эффективное привлечение насекомых, более эффективная защита от повреждений антофилами и т. п.). Так или иначе, становление и ранняя эволюция покрытосеменных, без сомнения, были теснейшим образом связаны с эволюцией антофильных насекомых, и в вытеснении мезофитной растительности кайнофитной взаимоотношения растений и насекомых сыграли очень важную (хотя и не обязательно решающую) роль.

В свою очередь грандиозные процессы смены растительности, в геологически очень короткое время охватившие весь земной шар, оказали сильнейшее действие на насекомых. Исчезновение мезофитной растительности означало полный развал прежних биоценозов и неизбежное вымирание большинства входивших в них животных. Особенно интенсивные процессы деструкции биоценозов приходились, по-видимому, на альб и, возможно, захватывали поздний апт и ранний сеноман. Энтомофауны этого возраста выглядят совершенно необычно. Многие семейства, характерные для мезозоя, обнаруживаются в них в последний раз, тогда как сколько-нибудь заметного появления новых групп не отмечается. Пожалуй, самой необычной чертой этих фаун является присутствие в них большого числа древних реликтов. Так, цикады семейства Mesogereonidae известны только из триаса и из апта-альба. Известное лишь из альба-сеномана семейство Labradorocoleidae близко к пермским Tshekardocoleidae, а в триасе и юре никакие близко родственные группы не обнаружены. Другая древняя группа жуков подотряда Cupedina — ромбоколеоиды — после лейаса встречена только в альбе Приморья. В апте-альбе Забайкалья обнаружены очень сходные с лейасо-

выми жуки семейства Trachypachеidae и другие реликтовые группы. Столь значительное число реликтов в фаунах самого конца раннего — начала позднего мела невозможно объяснить простой случайностью или пресловутой «неполнотой палеонтологической летописи». Скорее всего, оно связано с исчезновением доминирующих групп раннемеловых сообществ, позволившим на сравнительно короткое время резко увеличить численность некоторым из тех групп, которые ранее занимали очень скромное место в биоценозах. Лишь немногие из этих реликтов смогли впоследствии удержать завоеванные ими позиции. Так, сетчатокрылые семейства Psychopsidae часто встречаются в триасе, заметно более редки в юрских и раннемеловых фаунах и вновь становятся очень обычными в позднем мелу. В раннем палеогене они еще многочисленны и вновь становятся малозаметными реликтами, по-видимому, только к началу неогена.

Складывавшиеся на совершенно новой основе раннекайнофитные сообщества первоначально были несбалансированными и неустойчивыми. Слабая биоценотическая регуляция и обилие незанятых экологических ниш способствовали очень быстрой, эксплозивной эволюции различных групп организмов, и в том числе насекомых. Уже в альбе-сеномане появляются многие новые группы, и впоследствии приблизительно до эоцена отмечается быстрая эволюция и интенсивная дивергенция насекомых, сопровождающаяся обособлением новых групп весьма высокого таксономического ранга. По мере усложнения структуры кайнофитных элементов они становились обильнее.

Среди наиболее существенных в экологическом отношении изменений в первую очередь следует отметить появление в апте бабочек, а в сеномане — общественных насекомых. Последние представлены термитами, известными начиная с пограничных отложений альба и сеномана, и муравьями, известными из сеномана Магаданской области. Сеноманские и туронские муравьи были уже довольно разнообразны. Что касается бабочек, то древнейшие остатки представителей этого отряда найдены в апте Ливана и в апте или альбе Забайкалья; в верхнем мелу бабочки встречаются довольно регулярно и представлены не только Micropterygina и Eriocraniina, но и крупнейшим современным подотрядом Papilionina. Очень быстрая эволюция отмечается также среди двукрылых (в первую очередь среди мух инфраотряда Muscomorpha), среди паразитических перепончатокрылых и, по-видимому, во многих других группах насекомых. Все эти быстрые эволюционные преобразования привели к насыщению биоценозов и постепенному снижению темпов эволюции.

По экологическому облику и систематическому составу позднемеловые фауны значительно сильнее отличаются от раннемеловых, чем от кайнозойских, и, без сомнения, могут рассматриваться как ранний, первоначально сильно обедненный вариант этих последних. В сущности, по набору жизненных форм они имеют не так уж много отличий от современных. Уже в самом конце раннего-начале позднего мела существовали специализированные фитофаги, связанные с покрытосеменными, причем не только филлофаги, но и внутритканевые паразиты. Об этом свидетельствуют, помимо находок самих минирующих бабочек, галлы на листьях позднеальбского «*Sassafras*» *potomacensis* Berry из США и многочисленные мины на листьях сеноманских и туронских покрытосеменных из Чехословакии, Казахстана и США, принадлежащие, возможно, низшим бабочкам (?Eriocranioidea, ?Nepticulidae); из сеномана известны специализированные паразиты бабочек — минеров из числа Braconidae (Расницын, 1975). Таким образом, сложные трофические цепи в новых кайнофитных сообществах сформировались в довольно короткое время и далее менялись относительно мало. Замечательно, что упомянутые сеноманские Braconidae принадлежат к рецентным родам.

Судя по ботаническим данным, наиболее сходны с раннекайнофитными современные сообщества лавролистных субтропических лесов (Разумовский, 1971). Это хорошо согласуется и с данными по насекомым. По-видимому, в наименее измененном виде биоценозы раннекайнофитного облика сохранились в условиях островной изоляции на Новой Зеландии. Ряд групп, сохранившихся в современной энтомофауне Новой Зеландии, в позднемеловое время имели глобальное распространение, как показывает изучение позднемеловых фаун Сибири и Канады. Новозеландская биота сохранила не отдельные реликты раннего кайнофита, а, по-видимому, раннекайнофитную биоценотическую структуру и вполне может рассматриваться с экологической точки зрения как современный аналог позднемеловых сообществ (с учетом островного обеднения, позднейшей иммиграции некоторых групп через океанические пространства и нарушений, вызванных деятельностью человека). По-видимому, немногим сильнее изменены биоценозы внетропической части Юж. Америки, а также Тасмании и внетропических влажных частей Австралии. На биоте таких территорий, как Новая Каледония, остров Лорд-Хау и т. п. эффект островного обеднения сказался сильнее, чем на новозеландской. Наконец, определенные раннекайнофитные черты сохранили, по-видимому, и биоценозы наиболее влажных районов Юж. Африки (Кап). Детальное изучение сообществ этих районов и выявление общих для них черт экологической структуры может позволить реконструировать ряд особенностей позднемеловых биоценозов. В северном полушарии сообщества такого типа, по-видимому, претерпели больше изменений. Аналогов современных тропических сообществ типа гилеи, в которых чрезвычайно велика роль таких насекомых, как муравьи, термиты и социальные пчелы, в позднем мелу существовать еще не могло; сообщества же, сходные с распространенными ныне в условиях умеренного или холодного климата, если и складывались, то в горных областях, о биоте которых мы ничего не знаем по тафономическим причинам.

Немалый интерес представляет вопрос о существовании в позднем мелу открытых пространств, покрытых травянистой растительностью. Мнение о том, что в позднем мелу существовали своеобразные травянистые покрытосеменные, высказывалось палинологами, например Е. Д. Заклинской (Вахрамеев и др., 1970), исходившими из резких различий в составе палинофлор и листовых флор. Свидетельством в пользу существования обширных участков с травянистой растительностью служит и облик позднемеловых рептилий (значительная часть растительноядных динозавров в это время вторично переходит от бипедальности к передвижению на четырех ногах). Возможно, что продолжение исследований позднемеловых насекомых позволит обнаружить среди них группы, связанные с этими древними травами и впоследствии (в палеоцене) исчезнувшие. Однако пока такие группы неизвестны. Единственный случай, когда мы, возможно, сталкиваемся с меловыми хортобионтами,— фауна Кзыл-Джара в Казахстане, где среди прямокрылых положение доминантов занимают Locustopseidae, внешне сходные с современными саранчевыми и, возможно, бывшие их экологическими аналогами. В других мезозойских местонахождениях они представлены единичными остатками.

Быстрая эволюция насекомых в раннем кайнофите в основном шла в направлении интенсивной дивергенции, дробления экологических ниш, прогрессирующей узкой специализации и соответственно увеличения разнообразия. Процессы вымирания, существенные на уровне таксонов ранга рода или трибы, сравнительно мало затрагивали семейства и более высокие таксономические категории. По-видимому, с сеноманского времени доныне дожили около 70% всех существовавших тогда семейств,

с туронского — не менее 80% и т. д. На некоторых группах из числа фитофагов сильно сказывались продолжавшиеся изменения растительности — так, особенно тесно связанные с растениями тли представлены в сантоне и кампане не только рецентными, но и рядом вымерших семейств.

Отличия позднемеловых фаун от кайнозойских в основном сводятся к отсутствию или слабому развитию тех или иных систематических групп. Так, открытоживущие филлофаги оставались, по-видимому, сравнительно немногочисленными. К их числу относились, например, палочники, паразиты которых из числа перепончатокрылых найдены в сеноне Сибири, и пилильщики-тентрединиды. Среди бабочек и растительноядных жуков, по-видимому, не было или почти не было форм с открытоживущими личинками, саранчевые отсутствовали. Возможно, что малая численность открытоживущих фитофагов препятствовала достижению высокой численности муравьями. Любопытно, что и в современных лавролистных лесах самых различных районов эти последние немногочисленны (Brown, 1973).

Основную роль среди открытоживущих фитофагов играли сосущие — разнообразные равнокрылые, клопы, трипсы. Из позднего мела известны многие современные семейства цикад, ряд семейств тлей, белокрылки, примитивные червецы, близкие к Ortheziidae и Margarodidae. Более продвинутые группы кокцид (щитовки, ложнощитовки) и трубкохвостые трипсы, по-видимому, еще отсутствовали. Среди клопов начиная с конца раннего мела отмечается связанное с покрытосеменными чисто растительноядное семейство Tingitidae. Внутритканевые паразиты растений, и в том числе покрытосеменных, в раннем кайнофите были представлены богато. Помимо бабочек-минеров, среди них можно отметить долгоносиков, многочисленных уже в туроне (фауна Кзыл-Джара в Казахстане), растительноядных орехотворок (сеноман и сенон Сибири и Канады) и др. Некоторые важные группы паразитов растений, например растительноядные галлицы, из мела неизвестны. О широком развитии паразитизма в растительных тканях говорят не только находки самих растительноядных насекомых, но и повреждений на растениях: уже упоминавшихся мин из сеномана и турона Евразии и Америки, галлов на побегах и листьях из альба и сеномана США и маастрихта — дания Приамурья. Нередко встречаются следы повреждений и на позднемеловых древесинах. Среди насекомых-ксилофагов, известных из отложений этого времени, следует упомянуть златок, очень обильных в сеномане Магаданской обл., туроне Казахстана и маастрихте — дании Приамурья, и Cerophytidae, обычных в позднемеловых смолах Сибири.

Что касается потребителей подземных органов растений, то по крайней мере некоторые специализованные ризофаги в позднем мелу существовали, как показывают, например, находки цикад семейства Cicadidae в туроне Казахстана и Колымского бассейна. Возможно, ризофаги имелись также среди позднемеловых щелкунов. Пока в верхнемеловых отложениях не найдены остатки короткохоботных долгоносиков и хрущей, и возможно, что эти важные современные группы ризофагов тогда еще не сформировались.

Позднемеловые комплексы насекомых-опылителей также отличались сравнительно бедным составом. Такие специализированные группы опылителей, как пчелы, высшие бабочки, продвинутые Bombyliidae, в это время, по-видимому, еще отсутствовали, и основную роль среди опылителей играли разнообразные двукрылые. В кампане—маастрихте Таймыра найдены, в частности, первые Syrphidae, перепончатокрылые, некоторые жуки, сетчатокрылые, низшие бабочки и т. д. В современных реликтовых новозеландских сообществах основное значение в качестве опылителей имеют жуки и двукрылые (Dugdale, 1975), причем среди жуков наиболее важны Curculiopidae, Helodidae, Mordellidae — семейст-

ва, богато представленные уже в меловых фаунах. Обильны также низшие бабочки.

Среди хищных фитобионтов следует назвать различных хищных жуков, двукрылых (прежде всего из инфраотряда Asilomorpha), сетчатокрылых, перепончатокрылых. Среди последних особенно важно появление муравьев. Они играли в позднемеловое время несравненно меньшую роль, чем ныне, но все же остатки муравьев обнаружены в ряде местонахождений и иногда оказываются довольно многочисленными (Обещающий в Магаданской обл., Кзыл-Джар в Казахстане). В позднем мелу существовали весьма разнообразные Vespomorpha, нападавшие на различных насекомых. Среди них можно назвать, например, различных Bethyloidea, Sphecidae, Masaridae-Euparagiinae; в верхнемеловых отложениях найдены также гнезда, приписываемые сфецидам. В ряде случаев с той или иной степенью надежности можно судить о систематической принадлежности жертв этих перепончатокрылых. Так, позднемеловые Dryinidae, как и современные, несомненно развивались на цикадках, Euparagiinae (судя по экологии современного реликтового рода *Euparagia*) — на жуках и т. д. То же относится к разнообразным паразитическим перепончатокрылым инфраотряда Ichneumonomorpha — Ichneumonidae, Braconidae, Scelionidae, Serphitidae и др. Среди них есть предполагаемые паразиты пилильщиков, жуков, минирующих бабочек, яиц прямокрылых и клопов и т. д. (Расницын, 1975). Обращает на себя внимание доминирование среди мелких Ichneumonomorpha Diaprioidea (Scelionidae, Serphitidae) при подчиненной роли Chalcidoidea, число и разнообразие которых возрастает к концу мела.

Среди сапрофагов особенно существенно появление термитов, представленных семействами Hodotermitidae, Mastotermitidae, и, возможно, Kalotermitidae. Быстро растет в течение позднего мела разнообразие высших мух, причем к маастрихту появляются уже первые Calyptrata (*Cretophormia* McAlp. из маастрихта Канады), но все же Muscomorpha в позднемеловых фаунах представлены в основном примитивными Platypezoidea. Богато представлены другие двукрылые с детритоядными личинками, прежде всего Mycetophiloidea, Scatopsidae и Penthetriidae. Важную роль играли различные жуки, в частности такие разрушители отмершей древесины, как Cerophytidae, Mordellidae, Melandryidae и др. Многочисленны тараканы, представленные рецентными семействами; мезозойские группы тараканов, обладавшие наружным яйцекладом, еще сохраняются в туроне, но позднее, видимо, исчезают. Специализированных копрофагов, подобных Scarabaeinae, Aphodiinae или Geotrupidae, по-видимому, еще не существовало. О составе некрофагов известно очень мало. Пупарии *Cretophormia* захоронены вместе с разрушенным трупом крупного рака, которым, видимо, питались личинки (McAlpine, 1970). Нелегко отделить от сапрофагов возможных мицетофагов; вероятно, они были представлены теми же основными группами двукрылых и жуков, что и ныне (Mycetophiloidea, Platypezidae, различные Cucujoidea). Хищники и паразиты, нападавшие на скрытоживущих сапрофагов, также были многочисленны. К их числу принадлежат многие жуки (Carabidae, Staphylinidae, Cleroidea и др.), двукрылые (личинки Lestremiidae, различных Asilomorpha и др.), многие перепончатокрылые.

Из числа кровососов, нападавших на позвоночных, известны многочисленные остатки мокрецов современного рода *Culicoides* Latr. из ископаемых смол Сибири. Таких групп, как кровососущие комары, слепни и другие кровососущие мухи, вероятно, еще не существовало. О постоянных эктопаразитах позднемеловых позвоночных данных пока нет.

Не подлежит сомнению, что насекомые служили основным источником питания позднемеловых птиц, мелких рептилий и амфибий и многих примитивных млекопитающих. Эволюция этих групп в немалой степени была связана с эволюцией способов их охоты на насекомых. О взаимо-

отношениях насекомых и других беспозвоночных данных мало. В позднемеловых ископаемых смолах известны находки хищных клещей (например, Bdellidae) и разнообразных пауков, в том числе тенетных, а также остатки паутины. По-видимому, в течение позднего мела число и разнообразие пауков постепенно увеличивается. Эволюция паукообразных должна была сильно сказаться на насекомых, но оценить характер этого влияния пока не удается.

Данных о географическом распределении позднемеловых насекомых мало (рис. 95).. Большая часть остатков найдена в позднемеловых смолах Сибири и Сев. Америки, причем эти фауны очень сходны по составу, а различия между ними имеют в большинстве случаев явно возрастную природу. За пределами Сибирско-Канадской области остатки насекомых найдены в туроне Казахстана (Кзыл-Джар). При сравнении фауны Кзыл-Джара с сеноманскими фаунами Обещающего и Аркагалы (пока единственными верхнемеловыми фаунами крупных насекомых в Сибири) заметны некоторые различия. Так, в Кзыл-Джаре прямокрылые представлены преимущественно Locustopseidae и Gryllidae, а в Сибири — почти исключительно Phasmomimidae. Палочники и богомолы в Сибири отсутствуют, хотя имеются термиты. Златки и особенно Throscidae гораздо более обильны в Сибири и т. д. Единичные и не имеющие значение для биогеографии находки позднемеловых насекомых сделаны в Юж. Америке.

Находки кайнозойских насекомых многочисленны, хотя и приурочены в основном к Евразии и Сев. Америке (рис. 96, 97). Судя по богатым фаунам различных районов, в кайнозое продолжалось прогрессивное усложнение и дифференциация тех типов экосистем, которые сложились в позднемеловое время. Основную роль при этом играли процессы специализации и дробления экологических ниш в рамках прежней основной биоценотической структуры. Более радикальные изменения в структуре экосистем были связаны с формированием в конце олигоцена и в миоцене обширных пространств, занятых преимущественно травянистой растительностью, и с растущей климатической дифференциацией.

Первый из этих процессов определялся прежде всего коэволюцией травянистых покрытосеменных и млекопитающих, но в немалой степени затронул и насекомых. Позднемеловые травянистые сообщества, существование которых предполагалось нами выше, исчезли к началу палеогена вместе с таким своим непременным компонентом, как крупные позвоночные (динозавры). Трудно решить, каковы были причины их исчезновения. Возможно, в конце мела появились древесные растения, по тем или иным причинам устойчивые к стравливанию динозаврами; определенную роль могли сыграть и климатические изменения. В течение большей части палеогена обширных травянистых пространств (типа степей или саванн) не существовало. В олигоцене их формирование началось вновь на основе новых групп травянистых покрытосеменных, прежде всего злаков. Как показывают палеоботанические данные (Elias, 1942, 1946), в позднем олигоцене травянистые сообщества местами существовали уже на обширных площадях. В миоцене их роль еще увеличилась. Существование травянистых сообществ поддерживалось деятельностью крупных травоядных млекопитающих, препятствовавших восстановлению на их месте лесной растительности, прежде всего в областях более сухого климата. Быстрая коэволюция млекопитающих и трав привела к установлению стабильно существующих биомов с преобладанием травянистой растительности.

Роль насекомых в этих процессах также была немаловажной. Прежде всего, установление стабильных травянистых сообществ было бы невозможно без появления копрофагов, эффективно перерабатывающих огромную массу экскрементов травоядных. Как показал опыт интродукции копытных в Австралии, в отсутствие важнейших групп копрофагов

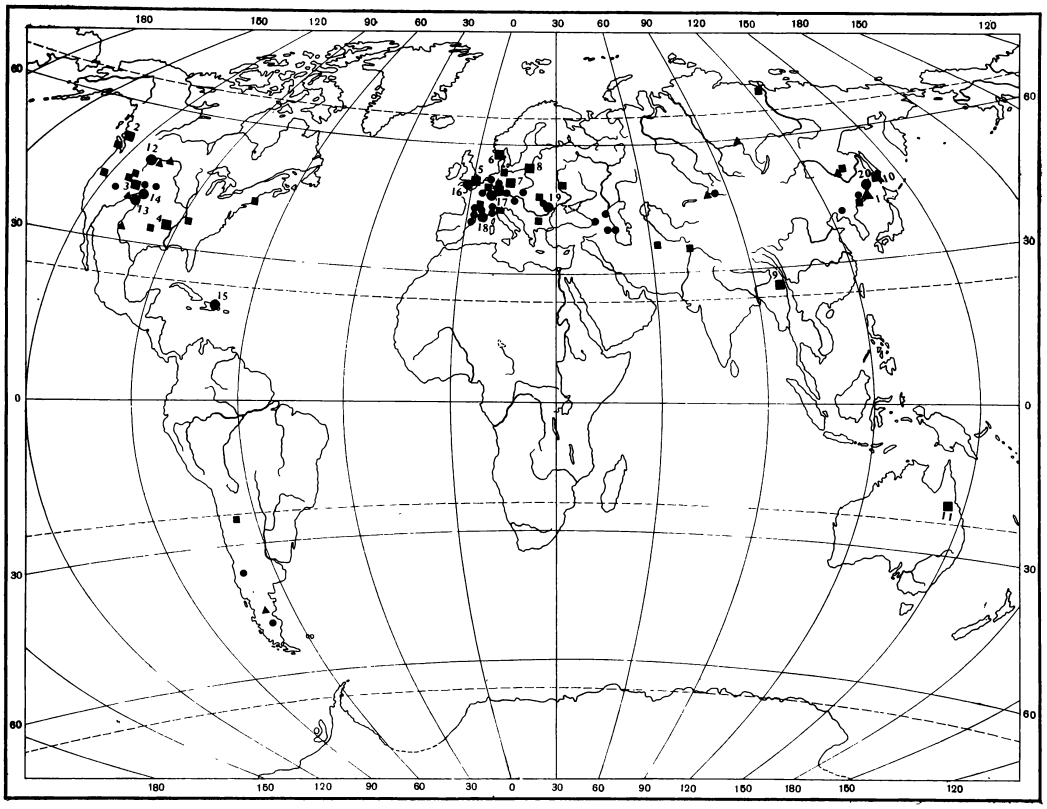


Рис. 96. Местонахождения палеогеновых насекомых:

палеоценовые (треугольники): *1* — Зеркальная и Пеструшка; эоценовые — (квадраты): *2* — Хорсфлай, Дрифтвуд-Крик и другие местонахождения в Британской Колумбии; *3* —Грин-Ривер (группа местонахождений); *4* — Уосетч; *5* — лондонские глины и бэгготские слои (группа местонахождений); *6* — Лимфьорд; *7* — Гейзельталь; *8* — балтийский янтарь; *9* —Ирравади (бирмит); *10*— Стародубское и др. местонахождения ископаемых смол на Сахалине; *11* — Редбанк Плэйнз (возраст местонахождений *9—11* условен); олигоценовые (кружки): *12* — Раби Ривер; *13* — Флориссант; *14* — Крид; *15* — Кордильера Септентриональ; *16* — о-в Уайт; *17* —Клейнкемб, Виттенгейм и др. местонахождения в Эльзасе; *18* — Экс, Села и др. местонахождения на юге Франции; *19*— Бузэу (румэнит); *20* — Большая Светловодная

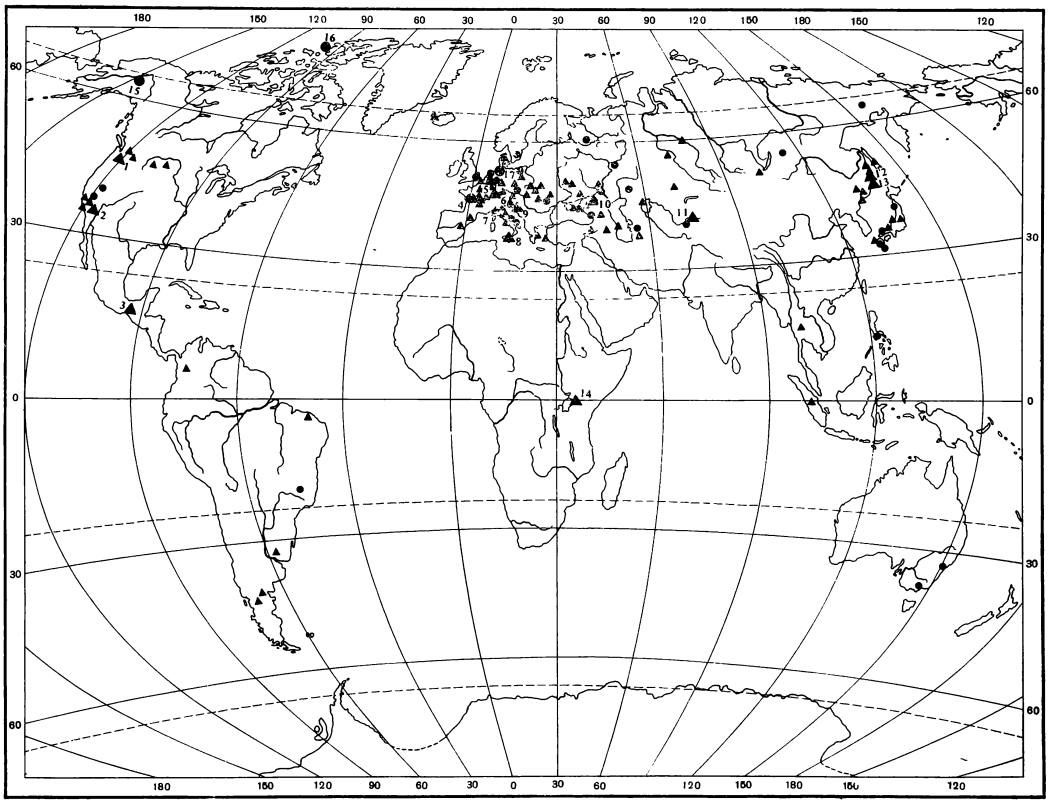


Рис. 97. Местонахождения неогеновых насекомых:

миоценовые (треугольники):
1 — Споукейн, Джульетта и др. местонахождения свиты Лейта; *2* — пустыня Мохаве (группа местонахождений); *3* — Симоховел и др. местонахождения мексиканского «янтаря»; *4* — Центральный массив (группа местонахождений); *5* — Ротт; *6* — Энинген; *7* — Габбро; *8* — Симето; *9* — Радобой; *10* — Ставрополь (группа местонахождений); *11* — Чон-Туз, *12* — Гранатовая; *13* — Великая Кема; *14* — оз. Ньясса; плиоценовые (кружки); *15* — Лава Кэмп; *16* — о-в Миен; *17* — Виллерсхаузен

накопление неразложенных экскрементов на пастбищах останавливает возобновление трав (Ferrar, 1975). Судя по палеонтологическим данным, важнейшие группы копрофагов — высшие навозники (Geotrupinae, Scarabaeinae) и мухи-копрофаги (Muscidae, Sphaeroceridae, Scatophagidae и др.) — в заметном количестве появляются в захоронениях в конце олигоцена—начале миоцена. В более древних отложениях они либо вообще не найдены, либо (как, например, Muscidae) представлены единичными остатками. Экскременты лесных млекопитающих, не достигающих столь значительной биомассы, как пастбищные копытные, в палеогене эффективно перерабатывались более древними группами копрофагов, такими, как Aphodiinae, известные в ископаемом состоянии начиная с эоцена. Помимо переработки экскрементов травоядных, в травянистых экосистемах оказалась необходимой и интенсификация переработки их трупов. Эту функцию приняли на себя те же группы насекомых — высшие мухи и отчасти жуки. Развитие комплексов копро- и некрофагов привело, в свою очередь, к формированию хищных и паразитических копро- и некробионтов. Так, различные группы перепончатокрылых, паразитирующих на высших мухах, появляются или резко увеличивают свою численность и разнообразие в конце олигоцена и в миоцене. Таковы Braconidae-Alysiinae, Diapriidae, Chalcididae и др. Увеличивается также разнообразие копро- и некробионтов в таких группах, как мухи с хищными личинками, стафилины, Histeridae.

Другой аспект эволюции насекомых в связи с формированием травянистых ландшафтов — прогрессивное развитие специализированных опылителей, обеспечившее существование разнотравных ассоциаций с высокой степенью мозаичности. Разнообразие и численность таких групп, как пчелы, многие бабочки (Papilionoidea, Noctuoidea, Geometroidea и др.), сирфиды и другие антофильные двукрылые, в неогене заметно увеличивается. Особенно важным, по-видимому, было увеличение числа одиночных пчел. Парадоксальным образом в доолигоценовых фаунах пчелы представлены в основном социальными Apinae, тогда как одиночные пчелы, даже примитивные, очень редки. По-видимому, в условиях лесных биоценозов социальность дает Apinae крупные преимущества, поскольку большие семьи, система коммуникации между особями-сборщиками и т. п. позволяют им успешно использовать лесные цветковые растения с малой плотностью популяций. В ходе же формирования разнотравных сообществ началась бурная эволюция одиночных пчел, ранее малочисленных. Существенное значение имело и формирование антофилии у быстро эволюциировавших высших мух как «Acalyptrata», так и «Calyptrata».

Третий аспект эволюции насекомых в сообществах с преобладанием трав — эволюция фитофагов в направлении интенсификации использования травянистых растений и сопряженная эволюция их хищников и паразитов. Самое заметное эволюционное событие здесь — расцвет саранчевых, наступающий в миоцене (по-видимому, с бурдигальского века). Палеогеновые саранчевые редки и мало сходны с современными, тогда как в неогене роль этой группы быстро увеличивается, появляется ряд ныне живущих родов, связанных с открытыми травянистыми участками. Соответственно формируется и комплекс врагов саранчевых. Так, мухи семейства Bombyliidae, хотя и не составляют редкости в олигоценовых фаунах, но современные их группы, связанные с саранчевыми, там не найдены; основу олигоценовой фауны Bombyliidae составляют паразиты перепончатокрылых. Роды, паразитирующие на саранчевых, формируются лишь в неогене. В миоцене же появляются паразитирующие на саранчевых нарывники (*Mylabris*) и, вероятно, другие связанные с ними группы. Другая группа фитофагов, достигшая расцвета лишь в неогене — растительноядные мухи. Судя по неописанной фауне Вишневой балки (Ставрополь), в среднем миоцене становятся много более

многочисленными, чем ранее, злаковые мушки (Chloropidae). Одна из крупнейших современных групп растительноядных мух — Tephritidae — вообще неизвестна из палеогена и впервые появляется в миоцене (бурдигал Югославии, караган Ставрополья). Для современных травянистых сообществ характерно также обилие мелких цикадок и растительноядных клопов. Ряд представителей этих групп описан из неогена, но их систематическое положение в подавляющем большинстве случаев установлено недостаточно надежно. Поэтому изучение эволюции сосущих насекомых, связанных с травами, требует специальных исследований. То же относится к бабочкам, роль которых в травянистых ландшафтах весьма значительна. Их разнообразие явно возрастает в неогене, что позволяет говорить о общем росте их значения и как фитофагов, и как опылителей, но для исследования эволюции их трофических связей палеонтологические данные еще слишком скудны.

Второе изменение принципиального характера в кайнозойских экосистемах суши — появление новых биоценозов в связи с усилением температурного градиента и формированием новых климатических областей. Как уже говорилось, в мезозое, по-видимому, не существовало аналогов современного тропического и холодного климата, а умеренные климатические условия существовали только в горных областях за счет высотной поясности. Отсутствие холодных климатических зон не вызывает сомнения у палеоклиматологов; но зачастую они не обращают внимания на то, что в таком случае не должно существовать и климата типа современного тропического. В самом деле, наиболее правдоподобное объяснение менее резкой, чем ныне, климатической зональности в прошлом исходит из того, что температурный градиент усиливается за счет уменьшения интенсивности циркуляции между полярными и экваториальными бассейнами при концентрации больших масс суши в околополярных районах и увеличением общей площади суши (подробнее см. Брукс, 1952). Но это приводит не только к похолоданию в высоких широтах, но и к одновременному повышению температур в экваториальных районах. Независимо от того, чем были вызваны климатические изменения в кайнозое — увеличением общей площади суши в северном полушарии, миграцией Северного полюса в замкнутый бассейн, дрейфом Антарктиды к Южному полюсу или сочетанием этих причин — можно считать установленным, что в целом контрастность климатов Земли в течение кайнозоя увеличивалась.

По некоторым палеоботаническим данным можно предполагать, что формирование зоны с климатом типа современного тропического (первоначально более узкой, чем ныне) относится к эоцену (Разумовский, 1971). Наиболее древняя из кайнозойских энтомофаун, обнаруженных в пределах астрономических тропиков — фауна ископаемых смол Южной Мексики (штат Чьяпас), относящаяся к самому концу олигоцена или началу миоцена. Отдельные находки насекомых известны также в ископаемых смолах Колумбии (возраст точно не установлен) и в миоцене Бразилии, Восточной Африки и Таиланда, но они изучены еще недостаточно. Фауна ископаемых смол Чьяпаса содержит ряд родов и даже некоторые виды, общие с современной фауной тропической Америки. Здесь же найдены, например, древнейшие представители характерного для тропиков семейства Termitidae. С другой стороны, в фауне смол Чьяпаса известны и некоторые ныне внетропические группы (североамериканские роды жуков, такие, как *Micromalthus* LeC. и *Stictoptychus* Fall, биполярно распространенный род *Palaeomymar* Meun. и австралийский род *Polynemoidea* Girault из перепончатокрылых). Климатическая интерпретация этой фауны затруднительна. Возможно, в захоронениях смешаны смолы, вынесенные реками с различных гипсометрических уровней; возможно также, что фауна смол Чьяпаса отражает ранний вариант тропических фаунистических комплексов, содержащий реликты субтропиче-

ских по происхождению групп. Таким образом, палеоэнтомологические данные пока не позволяют определенно судить о времени формирования тропических сообществ. Очевидно лишь, что вопреки широко распространенному мнению, они не обладают глубокой древностью и во всяком случае значительно моложе субтропических. В фаунах районов с тропическим климатом (т. е. с климатом, характеризующимся средней температурой самого холодного месяца не ниже +18°), в том числе в их энтомофауне, отмечается ряд черт, говоряющих о их относительной молодости.

Это касается как таксономического состава тропических фаун, так и структуры тропических сообществ. Многие древние группы в тропиках представлены скудно или вообще отсутствуют. Во многих случаях представители древних групп встречаются в пределах астрономических тропиков только в горных районах, в условиях субтропического климата. Это явление отмечается даже на уровне отрядов (верблюдки, вислокрылки, скорпионницы). Число семейств, не встречающихся или почти не встречающихся в истинных (климатических или биогеографических) тропиках, очень велико, тогда как чисто тропических в этом смысле семейств среди насекомых, по-видимому, почти нет (подробнее см. Жерихин, 1978), хотя, разумеется существует ряд семейств, представленных в тропиках наиболее богато. К их числу относятся, например, Phasmatidae, Mantidae, Termitidae, Membracidae, Cetoniinae, Myrmeleontidae, Papilionidae и многие другие. Большинство из них сравнительно молоды и либо вовсе не обнаружены в донеогеновых фаунах, либо представлены в них очень скудно. По-видимому, все эндемики тропиков — неоэндемичные группы, еще не достигшие высокого таксономического ранга.

Далее, сообщества типа современной гилеи с их сложной ярусной структурой и высокой степенью полидоминантности вообще не могут существовать без участия филогенетически сравнительно молодых групп. Полидоминантность в вечнозеленых лесах поддерживается только наличием специализированных опылителей (пчелы, антофильные птицы и рукокрылые и др.), поскольку анемофилия эффективна лишь для самых высокоствольных деревьев. Возможно, именно поэтому голосеменные в тропиках представлены лишь в некоторых районах и лишь очень скудно: немногими видами энтомофильных саговников и гнетовых и высокоствольными араукариями. Деструкция органического вещества как в гилейных, так и в саванновых сообществах производится прежде всего термитами, т. е. также сравнительно поздно достигшей расцвета группой насекомых. Препятствуя образованию подстилки и выраженного гумусового горизонта (и тем самым развитого травяного яруса) они, по-видимому, обусловили превращение многих травянистых растений в эпифиты и формирование эпифитных консорций, очень типичных для гилеи. Распределяя органическое вещество в мощном слое почвенного профиля более или менее равномерно, они обеспечивают возможность развития корневых систем на различных уровнях, в том числе и глубоких, что позволяет существовать гигантским деревьям с глубоко погруженными корнями. Но в вечнозеленых лесах, где листья, не сменяясь, существуют на дереве по нескольку лет, для развития гигантизма деревьев требуется также эффективное предотвращение сильного повреждения листьев фитофагами; в противном случае деятельность листового насоса не сможет обеспечить существования дерева. Функцию подавления численности открытоживущих фитофагов выполняют чрезвычайно обильные в гилее муравьи. Существование гигантских деревьев определяет и ряд других физиономических особенностей гилеи, например обилие лиан и паразитических орхидей (в результате интенсивной конкуренции за свет). Таким образом, весь облик гилейных лесов определяется обилием в них термитов, муравьев, медоносных пчел, антофильных птиц и т. д. (Панфилов, 1961).

Современные сообщества умеренных зон содержат, по-видимому, больше архаичных элементов, чем сообщества гилеи. Типичные широколиственные и хвойно-широколиственные сообщества умеренной зоны выглядят достаточно древними как по таксономическому составу, так и по биоценотической структуре. Биоценозы такого типа (тургайские или арктотретичные) существовали уже в раннем палеогене. Криофильные леса умеренной зоны с доминированием хвойных (типа тайги) могли сформироваться в горных районах также еще в палеогене, а с похолоданием широко распространиться на низменностях. Палеонтологических данных, позволяющих судить о ходе формирования их энтомофауны, пока нет. В ходе дальнейшей дифференциации климатов сложились лесотундровые и тундровые сообщества. Древнейшей известной энтомофауной, явно существовавшей в условиях холодного климата, является фауна нижнеплиоценовых или верхнемиоценовых отложений острова Миен на севере Канадского Арктического архипелага. Судя по составу, она отвечает условиям лесотундрового редколесья (Matthews, 1973). Плиоценовые фауны Аляски соответствуют современной фауне северной тайги (Matthews, 1968). Вполне типичные тундровые комплексы насекомых известны пока только из антропогеновых отложений. Наряду с ними широким распространением в плейстоцене пользовались своеобразные фаунистические группировки с сочетанием криофильных и ксерофильных элементов. Такие группировки соответствуют своеобразным перигляциальным (криоксеротическим) ландшафтам, формировавшимся за счет вымерзания воды на массе ледника и вызванной этим аридизации. Типично тундровые влаголюбивые элементы встречались здесь лишь близ водотоков. В составе таких перигляциальных (тундростепных по терминологии Тугаринова, 1929) комплексов известны, например, жужелицы *Pterostichus* подрода *Derus*, листоеды *Chrysolina* sp. cf. *perforata*, долгоносики *Stephanocleonus* spp. в сочетании с жившими у воды тундрово-таежными *Lepyrus nordenskioeldi* Faust, *Notaris* spp. и др. (Киселев, 1976). В настоящее время группировки, сходные по составу с перигляциальными, отчасти сохранились в островных реликтовых сообществах на остепненных участках в пределах таежной и лесотундровой зон, а также в холодных аридных областях Центральной Азии, где они пользуются сравнительно широким распространением. Для зоогеографа важно помнить, что многие степные элементы в фауне Восточной и Северной Сибири (некоторые из них достигают Таймыра, Гыданского полуострова, Индигирки) унаследованы не от эпох термических максимумов, а напротив, от ледниковых эпох. Подобные группировки во время оледенений широко распространялись не только в Сибири, но и в Европе, Так, находки *Stephanocleonus* известны на Зап. Украине (Smreczynski, 1939) и в Белоруссии (не опубликованы), а отдельные ксерофильные центральноазиатские элементы, например, из числа *Aphodius*, обнаружены даже в антропогене Британских островов (Coope, 1973).

Формирование лесных экосистем умеренных и холодных зон сопровождалось, как и формирование экосистем гилеи, перераспределением экологической роли многих групп насекомых. В первую очередь это касается, по-видимому, роста числа фитофагов, причем особенно важную роль играло увеличение числа бабочек. В связи с этим интересно отметить, что современные группы бабочек с открытоживущими гусеницами, по-видимому, относительно молоды. В доолигоценовое время они неизвестны, в олигоценовое представлены лишь некоторыми семействами Papilionoidea, и сравнимое с современным разнообразие приобретают лишь в неогене. Возможно, что в палеогене возросла по сравнению с мелом роль пилильщиков. Появились растительноядные жуки с открытоживущими личинками, такие, как Chrysomelidae-Chrysomelinae и Galerucinae, Curculionidae-Hyperinae и многочисленные ризофаги (Scarabaeidae-Melolonthinae, Curculionidae-Brachyderinae и Otiorhyn-

chinae и др.). Развитие комплексов открытоживущих филлофагов привело к обогащению группировок, существующих за их счет хищных и паразитических насекомых — муравьев, хищных жуков-фитобионтов, Ichneumonidae, Braconidae, Chalcidoidea, которые в листопадных сообществах умеренной зоны представлены, по-видимому, богаче, чем в зоне лавролистных лесов. Все эти группы существовали уже в позднем мелу, но позднее их разнообразие и численность сильно увеличились. Они обычны в палеогеновых фаунах, а в неогене перепончатокрылые, например, представлены в захоронениях часто почти исключительно ихневмонидами, браконидами и муравьями (а также пчелами). Тахины, ныне являющиеся одной из важнейших групп паразитических насекомых, вообще неизвестны в донеогеновых отложениях и впервые обнаруживаются в миоцене. Соответственно складывались и комплексы насекомых, связанных с этими хищниками и паразитами — сверхпаразитов, мирмекофилов и т. д. Внутритканевые паразиты растений также претерпели определенные изменения. Существенно отметить, например, появление в палеогене растительноядных галлиц. И в этом случае параллельно формируются новые группы хищников и паразитов, например, появляющиеся в палеогене Platygastridae. Существенно обогатился состав специализированных опылителей. Наконец, довольно интенсивны были и процессы развития комплексов кровососов, связанных с позвоночными.

Помимо формирования новых типов экосистем, в ходе климатических колебаний происходили многочисленные прохорезы тех или иных типов биоценозов. В их ходе компоненты различных экосистем частично перемешивались; состав биоценозов за этот счет многократно изменялся, насколько позволяли принципиальные особенности их структуры. В ходе прохорезов некоторые биоценотические группировки были уничтожены. Так, до установления в плиоцене — плейстоцене сухопутной связи между Сев. и Юж. Америкой южноамериканская биота включала ряд групп, ныне исчезнувших из Неотропической области. Это хорошо показано на млекопитающих (Simpson, 1940) и подтверждается сведениями по ископаемым насекомым, несмотря на их скудость. Так, в кайнозое Юж. Америки найдены Formicidae-Myrmeciinae (*Ameghinoa* Viana et Haedo Rossi) и Mastotermitidae (*Spargotermes* Emerson), ныне специфичные для австралийской фауны. Очень сложные и многочисленные прохорезы имели место в результате крупных климатических колебаний в антропогене. Замечательно, что они нередко требовали сравнительно короткого времени. Так, в разрезе местонахождения Ред Мосс в Англии фиксируется смена энтомофаун, отвечающих условиям южных тундр, на лесные фауны на протяжении приблизительно 300—450 лет (Ashworth, 1972); в Сев. Дакоте в США установлена смена фаунистических комплексов хвойных лесов комплексами прерий за 1,5 тыс. лет (Ashworth, Brophy, 1972). Эти факты показывают, как велика может быть скорость прохорезов и насколько рисковано по особенностям современного распространения того или иного таксона судить о его центре возникновения и распространения в прошлом.

Чрезвычайно своеобразные группировки возникали иногда при кратковременных потеплениях во время оледенений. Так, в Англии обнаружена фауна, состоящая из термофильных жуков, но совершенно лишенная дендробионтов и обогащенная видами, связанными с раннесукцессионными и ценофобными растениями (Coope, Angus, 1975). По-видимому, из-за кратковременности потепления и трудностей реколонизации, связанных с островным положением Великобритании, сукцессионный ряд здесь не успел достичь лесных стадий. Среди насекомых, легче мигрирующих, чем растения, найдены южноевропейские, североафриканские и азиатские виды.

Таким образом, в целом в истории насекомых можно выделить, исходя из изменений систематического состава и экологической структуры

энтомофаун, четыре основных, наиболее крупных этапа, приблизительно совпадающих с карбоном, пермью, мезофитом и кайнофитом. Каждый из них поддается разделению на ряд более мелких, второстепенных этапов.

НАСЕКОМЫЕ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ПРОШЛОГО

Проследить эволюцию насекомых в водных экосистемах Земли впервые попытался Р. Вуттон (Wootton, 1972). Настоящий очерк — это вторая попытка обобщений такого рода, предпринятая на основе большого нового палеонтологического материала, обработанного коллективом Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР. Основные положения данного раздела были кратко изложены ранее (Калугина, 1977а).

Тафоценозы карбона не свидетельствуют о существовании в то время водных биоценозов, включавших в свой состав насекомых. В отложениях этого времени обнаруживаются тафоценозы двустворчатых листоногих рачков (Conchostraca), ракушковых рачков (Ostracoda) и двустворчатых моллюсков (Bivalvia), считающихся специалистами пресно- или солоноватоводными. В этих тафоценозах остатки насекомых очень редки и среди них нет ни одного, в котором можно было бы с уверенностью узнать остатки организма водного, что, впрочем, относится и ко всем известным остаткам насекомых карбона вообще.

Представление о большой роли в водоемах карбона водных насекомых невольно складывается на основе обилия и разнообразия палеозойских стрекоз (подотряд Meganeurina=Palaeodonata), весьма многочисленных уже в позднем карбоне. Но, несмотря на многочисленность остатков имаго, нимфы меганевриновых не обнаружены ни в карбоне, ни позже, а появление в отложениях остатков нимф стрекоз приурочено к появлению в конце триаса нового, мезозойского подотряда стрекоз Libellulina (=Neodonata). Это обстоятельство дало основание предполагать наземный образ жизни нимф Meganeurina (см. выше). При обсуждении этого предположения, а также вопросов, касающихся связи с водой других палеозойских групп насекомых, следует учитывать, что в условиях влажного карбонового леса и особенно в пределах стации влажной крупноскважинной подстилки границы между специфически наземным и водным образом жизни могли быть у многих организмов стерты. Так, некоторые представители типично водных групп ведут сейчас наземный образ жизни, обитая во влажных лесах: известны, например, древесные пиявки, наземные остракоды.

Вопрос о связи с водой нимф второй полностью вымершей обширной палеозойской группы — диктионевридей (Dictyoneuridea=Palaeodictyopteroidea) является дискуссионным. Из карбона известно несколько хорошо сохранившихся остатков нимф и довольно много отпечатков нимфальных и субимагинальных крыловых зачатков диктионеврид (Dictyoneurida=Palaeodictyoptera) и мисхоптерид (Mischopterida=Megaecoptera). В ряде работ (Handlirsch, 1906—1908; Waterlot, 1934; Мартынов, 1938) высказывалось мнение, что нимфы диктионевридей вели водный образ жизни, однако в большинстве работ последних лет (Carpenter and Richardson, 1968, 1971; Kukalová, 1970; Шаров, 1971, 1973; Wootton, 1972; см. также раздел I) авторы склоняются к мнению об отсутствии у этих насекомых адаптаций к водному образу жизни и о сходстве образа жизни их нимф и имаго (обитание на растениях).

Среди других насекомых карбона на роль гидробионтов могли бы претендовать, по-видимому, поденки и гриллоблаттидовые (Grylloblattida=Protoblattodea s. l., подробнее см. раздел I). Что касается карбоновых поденок, то об их связи с водой трудно сказать что-либо определенное. Они, как и палеозойские стрекозы, на уровне подотряда отличаются

от более поздних групп, для нимф которых установлен водный образ жизни. При этом карбоновые поденки известны по единственной находке имаго. Гриллоблаттидовые, насекомые близкие по облику веснянкам и давшие начало отряду веснянок, ведут сейчас наземный образ жизни. Считается, что некоторые пермские гриллоблаттидовые могли вести водный или полуводный образ жизни, однако для предположения связи с водой немногочисленных и однообразных (всего два семейства) гриллоблаттид карбона достаточных оснований нет.

Долгая история развития насекомых карбона ставит вопрос о причинах задержки в широком освоении такого, казалось бы, всегда удобного, излюбленного насекомыми биотопа, как пресные воды. Одна из причин этого явления могла заключаться в гидрологических особенностях водоемов палеозоя и, в частности, в их нестабильности, вызванной предполагаемым сохранением в карбоне первопустынь на водоразделах, отсутствием на плакоре растительного покрова, регулирующего сток (см. выше). Относительно стабильными могли быть водоемы карбонового леса, однако и в их отложениях захоронений водных насекомых не обнаруживается. Возможно, что это связано с гидрохимическими особенностями их вод. Ксероморфный облик кордаитов, основных угленакопителей пермо-карбона, сочетающийся с явно гигроморфным характером их корневой системы, показывает, что эти полупогруженные в воду растения страдали от «физиологической сухости». Ее причиной могло быть не только засоление вод, но и их болотный характер, сильная степень дистрофирования (обилие гуминовых веществ, бедность биогенами, в частности, азотом, бескислородность и т. д.). Как показывают актуалистические данные, подобные условия способствуют консервации растительной органики, но неблагоприятны для обитания водных насекомых.

Для перми характерно появление некоторых групп насекомых, преимагинальные стадии развития которых были несомненно водными. Однако находки остатков водных нимф и личинок насекомых в перми еще редки, что особенно бросается в глаза на фоне обилия остатков многочисленных пермских конхострак.

Одними из первых среди насекомых перешли к водному образу жизни, по-видимому, поденки. Уже в нижней перми США (Оклахома) и Чехословакии (Моравия, Обора) обнаружено несколько нимф поденок, имеющих черты водных организмов — опушенные хвостовые нити, наружные жабры на брюшке (Kukalová, 1968).

Очень многочисленны и разнообразны становятся в перми гриллоблаттидовые, причем в ряде местонахождений, таких, как Эльмо (артинский ярус Канзаса), Чекарда (кунгурский ярус Приуралья), Верхний Калтан (уфимский ярус Кузбасса), появляется довольно много и нимф этой группы: в Верхнем Калтане их обнаружено 71 экз., а в Чекарде — более сотни. Тафоценозы этих местонахождений включают и остатки рачков-конхострак. Об образе жизни упомянутых нимф можно лишь делать догадки. Некоторые из них имеют веснянкоподобный облик, что дает основание предполагать их водный образ жизни; таковы *Liomopterites gracilis* Sharov, *Permonympha gracilis* Sharov, *P. arcuata* Sharov [1]. Другие же более напоминают наземных животных — такова, например, похожая на чешуйницу *Kaltanympha thysanuriformis* Sharov из верхней перми Кузбасса. Весьма близки по строению к веснянкам личинки раннепермских Lemmatophoridae, для которых довольно уверенно предполагается водный образ жизни (Carpenter, 1935) и которых считают возможной исходной группой Perlida.

Несколько позже, чем лемматофориды, в конце ранней перми (кунгурский ярус Приуралья) появляются в захоронениях веснянки. Весьма

[1] Две последних нимфы были ранее ошибочно отнесены к отряду Palaeomanteida (=Miomoptera).

однообразные в ранней перми, они становятся более разнообразны и многочисленны к концу периода. Во многих местонахождениях нимфы веснянок находятся по численности на втором месте после нимф грилloблаттидовых, но к концу перми это соотношение изменяется в пользу веснянок. Так, в верхнепермском местонахождении Караунгир (Вост. Казахстан) при заметном количестве нимф веснянок нимфы гриллоблаттидовых отмечаются редко.

Среди насекомых с полным превращением уже в начале перми появляется такая явно амфибионтная группа, как ручейники (известны по остаткам имаго), а в верхней перми обнаружены вислокрылки, включая их типично водных личинок, и первые водные жуки — «Schizocoleidae» (Cupedina).

Весьма существенно, что в тафоценозах перми остатки нимф, для которых можно было бы предположить водный образ жизни, обычно резко уступают по численности остаткам крылатых насекомых тех же групп. Для мезозоя, наоборот, весьма характерны тафоценозы, в которых остатки водных нимф и личинок резко преобладают над остатками имаго: например, массовые скопления остатков нимф веснянок в триасе и юре часто совсем не содержат остатков крылатых особей. Следует отметить и то, что для пермских местонахождений насекомых, так же, впрочем, как и для карбоновых, характерна частая связь с прибрежно-морской обстановкой: в слоях, подстилающих насокомоносные слои или перекрывающих их, или даже в составе сопутствующей фауны часто указываются морские организмы. Возможно, что это обусловлено чисто тафономическими причинами — размывом древних палеозойских континентальных отложений при преимущественном сохранении отложений низменных приморских равнин. Но все же не исключено, что эта черта отражает, хотя бы в некоторой мере, и тяготение водных насекомых того времени к прибрежно-морским стациям. Так, для водных жуков, обнаруживаемых в подобных захоронениях, связь с прибрежно-морской обстановкой, возможно, была прижизненной (обитание в мелководных водоемах приморских равнин). Упомянутые выше тафоценозы с преобладанием остатков имаго могли образовываться в результате сноса в дельты и лагуны, что заставляет с особой осторожностью относиться к реконструированию образа жизни захоранивавшихся среди имаго немногочисленных нимф гриллоблаттидовых и веснянок, не исключая для них ни околоводный, ни реофильный образ жизни.

Таким образом, для пермского этапа развития водных насекомых характерна малая их роль во внутренних водоемах, в которых, как и в карбоне, господствовали низшие ракообразные, постепенно нарастающее значение в водных биоценозах веснянкоподобных нимф ряда групп, из которых в дальнейшем сохранили значительную роль в водоемах только веснянки, постепенная выработка приспособлений к приводному и водному образу жизни у жуков, малая роль поденок и полное отсутствие личинок стрекоз и двукрылых. Преобладание в тафоценозах крылатых насекомых дает основание предполагать аллохтонный привнос немногочисленных нимф, захоронившихся вместе с крылатыми особями.

В триасе продолжают развиваться и обогащаться новыми звеньями пресноводные экосистемы с участием оксифильных водных насекомых. Палеонтологические данные по насекомым свидетельствуют о том, что триас был временем подготовки к возникновению обширных континентальных водных экосистем мезозоя, в которых водные насекомые играли огромную роль.

Особое значение в эволюции водных насекомых имело, по-видимому, появление в верхней перми и широкое распространение в триасе пресноводных харовых водорослей (Сайдаковский, 1966а, б), а также появление в триасе у некоторых групп высших растений травянистых форм с адаптациями к полуводному образу жизни. Возможно, что начиная с

триаса эволюция ряда групп насекомых в направлении приспособления к жизни в воде вообще проходила в тесной связи с эволюцией водных растений. По мнению В. А. Красилова (1972), у некоторых линий плауновидных и папоротниковидных наблюдается постепенное развитие адаптаций к водному образу жизни, причем первые истинно водные травянистые споровые (Isoetes) обнаруживаются в триасе. На прибрежноморских равнинах очень важной для водных насекомых должна была быть, по-видимому, замена мангровников из крупных древовидных (каламиты, древовидные папоротники) и кустарниковых (птеридоспермы) растений на марши из травянистых членистостебельных и папоротников. Особенно ощутимым было, по-видимому, вымирание каламитов и распространение травянистых неокаламитес. Стации травянистой полуводной растительности и зарослей хары создали в водоемах прибрежных равнин много новых микробиотопов, пригодных для обитания водных насекомых. Это должно было способствовать вхождению в воду ряда групп, представители которых ведут в воде лазающий образ жизни, цепляются за растения и питаются перифитоном.

Данные о водных насекомых триаса пока немногочисленны, и водных личинок в отложениях обнаружено мало. Однако на основании строения имаго можно судить о значительной эволюции водных групп в этом периоде: как и сухопутные, они приобретают в триасе уже в основном мезозойский облик.

В отличие от перми для триаса известны массовые скопления остатков нимф Plecoptera (Кендерлык, Кетмень и отдельные фации Мадыгена, средний — верхний триас В. Казахстана и Средней Азии), в чем можно видеть проявление признаков юрских водных биоценозов. Возрастает в триасе разнообразие ручейников — вплоть до появления некоторых современных семейств (Philopotamidae) и семейств, характерных для юры (Necrotauliidae). В то же время палеозойские семейства ручейников в триас не переходят.

Среди жуков в триасе сильно возрастает относительное число водных форм (Пономаренко, 1969). Среди них известны как детритофаги и хищники (Schizophoridae из Cupedina, водные Carabina), так и водные фитофаги (Triaplidae). Среди Carabina найдены формы, близкие к плавунцеобразным и вертячкам. Водные Cupedina не имели приспособлений к плаванию посредством синхронных гребных движений ног: в воде эти жуки передвигались посредством ходильных движений, как это делают современные водолюбы. Подобный способ передвижения был выгоден как для перекочевки из водоема в водоем при возникновении неблагоприятных условий, так и для обитания среди зарослей мелководий.

Среди водной растительности обитали, вероятно, и своеобразные триасовые личинки поденок, о чем свидетельствуют тонкие длинные ноги и опушенные хвостовые нити Mesoplectopteridae из триаса Франции (Вогезы) и Украины (неописанная личинка из местонахождения Гаражовка). Обнаружено несколько личинок вислокрылок (Гаражовка, не описаны); как вислокрылка описана личинка *Mormolucoides* из триаса Сев. Америки. Из верхнего триаса известны две находки водных клопов Naucoridae — в Средней Азии (Попов, 1971) и на Украине (не описаны). Весьма примечательно, что в конце триаса в Средней Азии и Австралии впервые обнаруживаются стрекозы мезо-кайнозойского подотряда Libellulina (-Neodonata), а на Украине (Гаражовка) — не только имаго, но и личинки Lestomorpha (=Zygoptera) (не описаны).

В отличие от перми для триаса известны уже целые комплексы водных насекомых, захоронившихся совместно с другими представителями водной фауны. Одно из таких захоронений обнаружено во Франции (Вогезы) (Grauvogel, 1947), другое, не менее богатое — на Украине (Гаражовка). Водный комплекс Гаражовки еще не описан. Присутствие здесь нимф поденок, стрекоз и веснянок, а также водных клопов и жесткокры-

лых делает этот комплекс сходным с типичными водными фаунами юры, однако обилие личинок вислокрылок и отсутствие водных двукрылых придает ему своеобразный облик. Вместе с насекомыми в этом тафоценозе обнаружены немногочисленные остатки мелких двустворчатых моллюсков, двустворчатых листоногих рачков и щитней, а из водной растительности — немногочисленные остатки крупных хвощевидных, в том числе *Neocalamites* sp.

Таким образом, ряд черт определяет мезозойский характер насекомых триаса, из которых главное — появление в захоронениях комплексов явно водных насекомых (включая нимф и личинок) с примесью остатков гидробионтов из других групп, появление представителей нового мезозойского подотряда стрекоз, включая и их нимф, а также появление первых водных клопов. Чертой, приближающей триас к юре, являются первые массовые скопления нимф веснянок.

Из сохранившихся в триасе палеозойских черт водной фауны насекомых можно отметить следующие. Ракообразные (двустворчатые листоногие рачки и щитни) остаются в большинстве отложений значительно более многочисленными, чем водные насекомые, и образуют богатые тафоценозы, часто совсем лишенные остатков водных насекомых. Число ныне известных из триаса местонахождений водных насекомых мало, и эти местонахождения носят локальный характер. Возможно, что редкость находок водных нимф в триасе связана с отсутствием в местах захоронений фаций, благоприятных для фоссилизации остатков этих нежных организмов. Так, примечательна редкость в триасе окремнения пород, включающих водных личинок, и доминирование захоронений в мягких, несцементированных глинистых породах (характерно и для лейаса), а также распространение грубозернистых осадочных пород, в которых отпечатки нежных организмов не сохраняются. В большинстве крупных местонахождений триаса, как и в перми, преобладают остатки имаго. Следует отметить и остающуюся в триасе связь местонахождений насекомых с прибрежно-морской обстановкой. Примечательно, что даже для комплекса водных насекомых триаса Франции (Вогезы) в составе сопутствующей фауны отмечаются морские организмы.

В отличие от триаса для юры известно уже большое число местонахождений с преобладанием в захоронениях водных нимф и личинок.

Одно из наиболее важных отличий юрской водной энтомофауны от триасовой — обилие остатков нимф стрекоз, а именно внешне однообразных крупных нимф лестоморф, относимых к формальному роду *Samarura* Br., Redtb., Ganglb. Габитуально самаруры несколько походили на нимф современных лестид, но их широкие округлые каудальные отростки были очень плотными и сравнительно небольшими. По мнению Л. Н. Притыкиной (устное сообщение), в этих придатках не было разветвленной сети трахей, они не принимали участия в дыхании и служили исключительно локомоторным органом, аналогичным хвостовому плавнику рыб. Строение маски говорит о питании сравнительно крупными животными, например, личинками насекомых.

Среди поденок в юре появляются надсемейства Siphlonuroidea и Heptagenioidea, к которым относится основная масса вымерших и современных представителей этого отряда. Нимфы поденок встречаются во многих юрских местонахождениях. Наиболее многочисленны в юре представители родов *Epeoromimus* Tshern. (сем. Epeoromimidae), *Stackelbergisca* Tshern. (сем. Siplonuridae), *Mesoneta* Br., Redtb. Ganglb. (сем. Leptophlebiidae) и *Mesobaetis* Br., Redtb., Ganglb. неясного систематического положения. Из поздней юры известны и представители очень характерного для нижнего мела вымершего надсемейства Hexagenitoidea, но в юре они не доминируют среди поденок и относятся к отдельному юрскому роду *Hexagenites* Scudd. По мнению О. А. Черновой (1977), для

нимф *Epeoromimus* и *Stackelbergisca* можно предполагать обитание в стоячей воде, а для *Mesoneta*, роющих нимф *Mesogenesia* Tshern. (Palingeniidae) и закапывающихся *Archaeobehningia* Tshern. (Behningiidae) — связь с текучей водой (два последние рода монотипические, Уда, Забайкалье).

Находки водных клопов, столь редкие еще в верхнем триасе, становятся весьма обычны уже в лейасе. Из юры известны не только плавтовые, но также гребляковые (Corixoidea) и гладышевые (Notonectoidea), несколько монотипических родов которых описано по очень большому числу остатков. В ряде тафоценозов эти остатки образуют массовые скопления (например, в верхнеюрском местонахождении Каратау).

Характерный облик придают юрским тафоценозам нимфы веснянок, которые в ранней и средней юре определенно доминируют во многих захоронениях водных насекомых. В верхнеюрских отложениях веснянки встречаются все реже, причем находки остатков имаго, как и в перми, становятся более часты, чем находки нимф. По личинкам массовых юрских веснянок описано два рода: *Mesoleuctra* Br., Redtb., Ganglb. и *Platyperla* Br., Redtb., Ganglb. Многие (в основном забайкальские и монгольские) формы еще не описаны. Облик нимф юрских веснянок, в целом сходный с таковым современных, позволяет предполагать для них оксифильность и, в основном, хищный способ питания.

В отличие от триаса, в юре уже обычны водные жуки с адаптациями к плаванию посредством гребных движений ног: это вертячки и примитивные плавунцовые из семейств Liadytidae и Coptoclavidae. Характерно и появление в захоронениях первых водных личинок жуков. Эти личинки принадлежали примитивным дитискоидным Carabina (=Adephaga) (Пономаренко, 1977). Остатки водных Carabina в юре очень разнообразны, но по сравнению с нижним мелом немногочисленны. Из юры известны примитивные водолюбы, сохраняются схизофороиды, внешне сходные с современными дриопоидами. На основании строения ископаемых жесткокрылых А. Г. Пономаренко (устное сообщение) приходит к заключению, что растительноядные водные жуки юры, схизофориды и имаго водолюбов, питались собирая одноклеточные водоросли с поверхностной пленки, подобно современному *Sperchaeus*; хищные вертячки и плавунцовые (и имаго, и личинки) вели нектонный или плейстонный образ жизни, и лишь личинка *Angaragabus* из семейства Liadytidae обитала, по-видимому, на дне.

Знаменательно появление в юре большого количества остатков водных двукрылых. Они представлены в основном отпечатками имаго и куколок Chaoboridae подсемейства Chironomapterinae (Калугина, 1974, 1977б). В нижней или средней юре Забайкалья (Новоспасское) встречены и личинки этих насекомых. По своему облику они близки личинкам современного рода *Chaoborus*, что дает основание с уверенностью предполагать уже для юрских хаоборид хищный нектонный образ жизни. С юры известны и комары-звонцы (Chironomidae). В средней или верхней юре Забайкалья (Уда) они представлены личинками, куколками и имаго современного подсемейства Podonominae. Сейчас оксифильные личинки этой группы ведут бродячий донный образ жизни, питаясь водорослями или хищничая. В верхней юре Казахстана (Каратау) обнаружены имаго современного подсемейства Tanypodinae. Личинки современных комаров — звонцов этого подсемейства — в основном донные хищники с различными требованиями к содержанию в воде кислорода. Полуводный образ жизни можно предполагать для личинок юрских Tipulomorpha. Типуломорфы юры известны по многочисленным и разнообразным остаткам имаго. В верхней юре Казахстана (Каратау) обнаружены и остатки водных куколок типуломорф (вероятно, Limoniidae). Корни водных групп двукрылых, в частности Culicoidea и Chironomoidea, уходят, по-видимому, в триас, но мы не имеем пока достаточного мате-

риала для выяснения ранних этапов эволюции этих групп. Материал по двукрылым нижнего лейаса Средней Азии (Иссык-Куль) слишком фрагментарен (Родендорф, 1964). Среди довольно значительного числа верхнелейасовых двукрылых, известных из Западной Европы (Bode, 1953, см. также ссылки у Родендорфа, 1964, стр. 193), вполне могут быть и представители водных групп, но из-за низкого качества многих описаний и изображений установить это не удается.

По своему распространению юрские захоронения водных нимф и личинок насекомых отличаются от триасовых: они известны с огромной территории, которая вся относится к Сибирской области и тянется широкой полосой от южной оконечности Уральского хребта через Забайкалье в Монголию и Китай. В Индо-Европейской области юрские водные насекомые представлены в основном крылатыми формами, что видимо связано, как и в перми, с морским генезисом захоронений, характерным для большинства европейских юрских местонахождений.

Для пород, вмещающих остатки водных нимф, в юре часто характерно сильное окремнение, свидетельствующее о значительном участии вулканических явлений в образовании этих пород. В Азии по направлению к востоку туфогенность насекомоносных пород увеличивается, и в то же время уменьшается сходство большинства обнаруживаемых здесь комплексов водных насекомых с монодоминантными комплексами веснянок триаса Средней Азии (Мадыген) и Сибири (Кендерлык, Кетмень). Так, в нижней юре Средней Азии (Шураб II) на нимф веснянок приходится почти 100% водных насекомых, в нижне-среднеюрских отложениях Сибири западнее Байкала (Прибайкалье, Кузбасс) и в Казахстане — около 90% (первые проценты приходятся на нимф поденок и стрекоз, а также водных жуков и клопов), а в юрских отложениях Забайкалья нимфы веснянок то доминируют, то уступают первое место нимфам поденок. При этом здесь в значительном количестве появляются также нимфы стрекоз (от долей процента до 50%), личинки водных жуков и, кроме того, почти всегда присутствуют, а иногда и резко доминируют (до 80%) остатки имаго и водных куколок двукрылых.

Для комплекса с доминированием веснянок, широко распространенного западнее Байкала, характерно постоянное присутствие нимф двух, и только двух видов веснянок, *Mesoleuctra gracilis* Br., Redtb., Ganglb. и *Platyperla platypoda* Br., Redtb., Ganglb., а также нахождение нимф стрекоз *Samarura gigantea* Br., Redtb., Ganglb. и нимф поденок *Mesoneta antiqua* Br., Redtb., Ganglb., *Mesobaetis sibirica* Br., Redtb., Ganglb. и *Epeoromimus kazlauskasi* Tshern.

Восточнее Байкала упомянутые виды веснянок, видимо, не идут. Здесь встречаются несколько других еще не описанных видов нимф веснянок, а из нимф поденок — *Epeoromimus beibienkoi* Tschern., *E. tertius* Tshern. и *Mesobaetis sp.* Нимфы веснянок доминируют над этими нимфами поденок лишь в туфогенных фациях, уступая им первое место в фациях нетуфогенных.

Для удинского комплекса средней или верхней юры Забайкалья, обнаруженного в сильно окремненной породе, характерны личинки поденки *Stackelbergisca sibirica* Tshern., личинки, куколки и имаго комаров-звонцов подсемейства Podonominae, а также многочисленные Chaoboridae. По личинкам стрекоз (*Samarura spp.*) и по веснянкам этот комплекс отличается от других забайкальских комплексов. Нимфы веснянок уступают в Уде по численности нимфам поденок, несмотря на сильную туфогенность вмещающей породы. Возможно, что этот комплекс моложе описанного выше.

Остатки двустворчатых листоногих рачков немногочисленны в юре среди остатков водных насекомых, что может быть связано с общим снижением обилия остатков этих ракообразных в отложениях юрского периода.

Из экологических особенностей юрских комплексов водных насекомых можно отметить следующие: во-первых, и для Сибирской (судя по личинкам) и для Индо-Европейской (судя по имаго) областей характерно обилие форм, родственных современным обитателям текучих, в том числе и быстро текучих вод, хорошо аэрируемых прибойных зон больших озер или холодных, явно олиготрофных водоемов. Как правило, обитание в таких водоемах связано с требовательностью к высокому содержанию в воде кислорода. Поэтому мы считаем возможным говорить об оксифильном характере многих компонентов упомянутых юрских фаун. В ряде случаев подобные насекомые оказываются доминирующими в обсуждаемых фаунах: это многочисленные веснянки, стрекозы *Samarura*, поденки *Mesoneta*. Эта экологическая черта характерна и для комплексов водных насекомых верхнего триаса, где к составу оксифильных организмов добавляются еще личинки вислокрылок.

Вторая экологическая особенность водных насекомых юры заключается в своеобразии их трофики. Р. Вуттон (Wootton, 1972) отметил преобладание в юре хищных водных насекомых, а не фильтраторов, которые по его мнению, появились только в середине мела. Наши данные (Калугина, 1974) значительно дополняют и уточняют эту схему. Отсутствие фильтраторов особенно ярко проявляется в составе водных двукрылых, среди которых в юре доминировали хищники (Tanypodinae из Chironomidae и Chaoboridae) и нефильтрующие альгофаги (Podonominae из Chironomidae), а фильтраторы Chironominae пока не обнаружены. Среди других насекомых также доминировали хищники-хвататели: жуки-коптоклавиды и вертячки, стрекозы *Samarura*, веснянки. Личинки юрских ручейников, вероятно, тоже были хищными, не исключено хищное или смешанное питание и для многих личинок поденок. Продуценты населенных насекомыми водоемов юры, а также первичные консументы, служившие пищей личинкам Chaoboridae, остаются пока неизвестными.

Отмеченные трофические особенности водных насекомых юры свидетельствуют, по-видимому, об олиготрофном характере населенных этими насекомыми водоемов. К сожалению, мы не имеем пока критерия для уверенного отделения автохтонных насекомых юры от насекомых, поступивших в озера из водотоков. Большая туфогенность многих насекомоносных пород юры дает основание предполагать, что гибель и захоронение водной фауны часто являлись следствием вулканической деятельности (пеплопады, дождь с пеплом). При таких обстоятельствах ручьевая и речная фауна должна была скатываться вниз и захороняться вместе с автохтонной фауной водоемов, принимающих эти стоки. Однако роль аллохтонных элементов в захоронениях не ясна. Во всяком случае целиком аллохтонными эти тафоценозы не были. Так, несомненно автохтонными были, на наш взгляд, личинки Chaoboridae и личинки водных жуков; по мнению Л. Н. Притыкиной (личное сообщение), в спокойной или медленно текущей воде должны были обитать личинки *Samarura*. Не обнаруживают отчетливых адаптаций к обитанию в потоках также многие юрские веснянки и поденки.

Причины предполагаемой олиготрофности населяемых насекомыми мезозойских озер обсуждались ранее (Калугина, 1974). Было названо пять возможных причин, из которых для юры весьма вероятной представляется специфическое влияние мезофитной растительности. Так, для растительности юры Сибири было характерно доминирование гинкговых и чекановскиевых. Наблюдение за разложением в воде листьев современного *Ginkgo biloba* L. показало их стериализующее влияние. Возможно, что подобное же влияние оказывал листовой опад гинкговых и чекановскиевых и на бактериопланктон юрских озер, в отличие от эвтрофирующего эффекта опада покрытосеменных растений.

Меловой период по характеру обнаруживаемых в захоронениях комплексов водных насекомых распадается на два этапа — ранний мел,

более близкий по этому признаку к юре и поздний — более сходный с палеогеном.

Водные насекомые раннего мела (в том числе личинки и нимфы) очень многочисленны в Восточной и Центральной Азии. Их захоронения широко распространены в Забайкалье, Приамурье, Монголии, Корее и Китае. Отдельные находки известны с Украины, из Алжира и из Австралии.

Наиболее важные отличия нижнемеловой водной энтомофауны от юрской следующие.

Если из отложений достоверно юрских ручейники известны лишь по остаткам имаго, то для отложений мела характерны остатки многочисленных и разнообразных домиков ручейников. По мнению О. С. Вялова и И. Д. Сукачевой (1976), состав меловых домиков может служить основанием для группировки местонахождений, причем эти группировки отражают постепенное усложнение строительного инстинкта ручейников и различия по возрасту. Так, появление продвинутых *Folindusia* происходит, по-видимому, не ранее середины раннего мела. Остатки имаго показывают, что систематический состав ручейников в мелу стал другим: вместо характерных для юры Necrotauliidae в мелу (и только в мелу) распространены Vitimotauliidae.

В неокоме практически исчезают из захоронений нимфы веснянок: они обнаружены пока лишь в некоторых местонахождениях Забайкалья, предположительно относимых к апту-альбу, и в Австралии, в отложениях, возраст которых в пределах нижнего мела пока не уточнен. Поденки же достигают в нижнем мелу массового развития. В отличие от юрских они относятся в основном к семейству Hexagenitidae и представлены в отложениях многочисленными, но очень однообразными по видовому составу остатками нимф, главным образом *Ephemeropsis trisetalis* Eichw. Эти крупные, достигающие 6 см в длину нимфы были, по-видимому, хорошими пловцами, о чем свидетельствуют их прочные укрепленные килями брюшные жабры, увеличивающие гребную плоскость брюшка.

Для нижнего мела характерно появление многочисленных остатков нимф разнокрылых стрекоз (Libellulomorpha=Anisoptera), и в частности Hemeroscopidae. Нимфы широко распространенного вида *Hemeroscopus baissicus* Prityk. имели на ногах длинную плавательную бахрому (рис. 69а) и были, по-видимому, хорошими пловцами. Остатки *Samarura*, как правило, не обнаруживаются вместе с остатками нимф *Hemeroscopus*. Отдельно от нимф *Hemeroscopus* они встречены в нескольких местонахождениях, относимых ко второй половине нижнего мела.

Фауны водных жуков раннего мела и юры по составу в общих чертах сходны, но по облику заметно различны. Если в юре остатки водных жуков, и в частности дитискоидных, немногочисленны и разнообразны, то в нижнем мелу водные жуки, как и поденки, представлены очень многочисленными, но крайне однообразными остатками. Так, в Восточной Азии это в основном остатки очень крупных личинок и имаго *Coptoclava longipoda* Ping, своеобразного плейстонного хищника (рис. 98, 99). Вертячки нижнего мела имеют типично мезозойский облик. Интересны водные карабоидные личинки *Cretotaenia* из нижнего мела Забайкалья (Пономаренко, 1977): они имели очень тонкие покровы и мощные трахейные стволы, возможно, функционирующие в качестве гидростатического аппарата.

Из нижнего мела Забайкалья (неоком) известны остатки имаго и личинок вислокрылок, отнесенных к современному семейству Corydalidae. Эти вислокрылки (род *Cretochaulus* Ponom.) морфологически близки некоторым представителям подсемейства Chauliodinae, обитающим ныне в быстрых холодноводных ручьях.

Водные двукрылые представлены в нижнем мелу многочисленными остатками Chaoboridae, из которых в Восточной Азии наиболее обычны

крупные куколки и имаго *Chironomaptera gregaria* (Grabau) и *Ch. gobiensis* (Cockerell). Интересно присутствие в отложениях неокома Монголии многочисленных и хорошо сохранившихся остатков яиц хаоборид, внешне напоминающих остатки пресноводных остракод. В отличие от юры остатки Chironomidae для отложений неокома Восточной Азии менее характерны и встречаются, как правило, отдельно от остатков Chaoboridae.

Обнаруживаемые в нижнем мелу комплексы водных насекомых отличны от юрских.

Выше говорилось о случаях резкого доминирования нимф *Ephemeropsis trisetalis* и личинок *Coptoclava longipoda*. По признаку доминирования этих организмов (или хотя бы одного из них) выделен комплекс, известный под названием комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava* (Жерихин, 1978). Для раннего мела этот комплекс является наиболее характерным. Он обнаруживает в нижнем мелу очень широкое распространение, охватывающее Забайкалье, Восточную и Центральную Монголию, Северный Китай и Корею. Возможно, что аналоги этого комплекса были распространены и на других территориях. Так, остатки нимф поденок гексагенитид (*Hexameropsis* Sin.) найдены в неокоме Украины и в Сев. Африке (Алжир) (Синиченкова, 1975). Комплекс *Ephemeropsis-Coptoclava* обнаруживает внутри себя некоторые географические и, возможно, экологические различия. Так, с севера на юг увеличивается обилие *Coptoclava* по сравнению с *Ephemeropsis*: вплоть до Анда-Худука и Цаганцаба в МНР, Таошаня (Внутренняя Монголия) и Бэйбяо (Жэхэ) в КНР доминирует *Ephemeropsis*, а южнее и юго-западнее, начиная с Бумбэгера, Бон-Цагана и Цаган-Цаба в МНР, Цаохуа (Ганьсу), Шицагоу (Хэбэй) и Лайяна (Шаньдун) в КНР доминирует *Coptoclava* (см. карты: В. В. Жерихин, 1978). Экологическими причинами объясняется, по-видимому, тот факт, что в одной и той же точке доминирование этих двух видов может быть разным в разных слоях (Сукачева, 1968).

Указанные представители родов *Ephemeropsis* и *Coptoclava* (рис. 98, 99) являются для данного комплекса наиболее характерными, но далеко не единственными. Ему присущи также многочисленные Chaoboridae, личинки стрекоз *Hemeroscopus baissicus* Prit., водяные клопы *Baissocorixa jaczewskii* Y. Popov (Corixidae) и *Clypostemma xyphiale* Y. Popov (Notonectidae), а также несколько видов водолюбов, личинки жука *Cretotaenia pallida* Ponom. (?Trachypacheidae), вислокрылка *Cretochaulus lacustris* Ponom. (Corydalidae), куколки Limoniidae и различные ручейники, преимущественно Vitimotauliidae. Из других гидробионтов для этого комплекса свойственны многочисленные крупные рачки Conchostraca, рачки Ostracoda, мелкие рыбки *Lycoptera spp.* и изредка — крупные осетровые *Stichopterus* Reis. Если для водных комплексов юры основным негативным признаком считается отсутствие домиков ручейников, то для раннемелового комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava* негативным признаком является отсутствие нимф веснянок и стрекоз *Samarura*.

Для Зап. Монголии намечается еще один нижнемеловой комплекс, характерной чертой которого является резкое доминирование водных клопов, в основном Corixidae. Встречающиеся здесь нимфы поденок и стрекоз отличаются от входящих в первый комплекс (Пономаренко, Попов, 1976).

Очень интересен комплекс водных насекомых, приуроченный к балейской свите и ее аналогам (несколько местонахождений в Ундино-Даинской и Оловской депрессиях Забайкалья). Считается, что балейская свита лежит выше отложений, в которых обнаружены вышеописанные раннемеловые комплексы. Однако найденная здесь фауна водных насекомых несет черты сходства с юрской. Здесь, хотя и редко, но обнаруживаются личинки веснянок, в некоторых точках (Шевья) обычны круп-

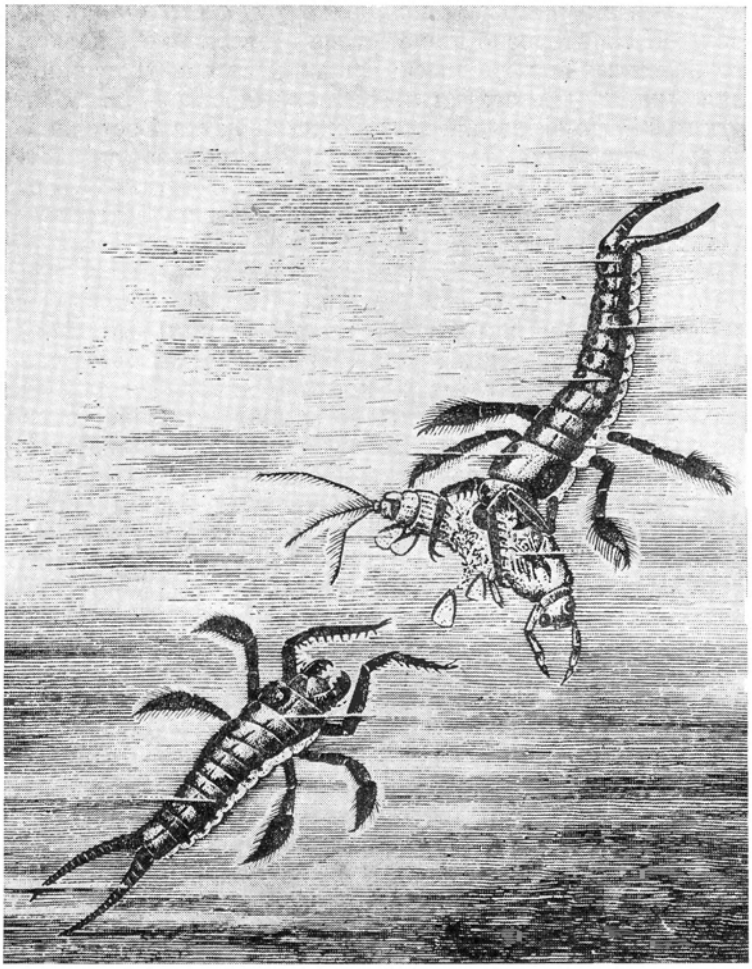
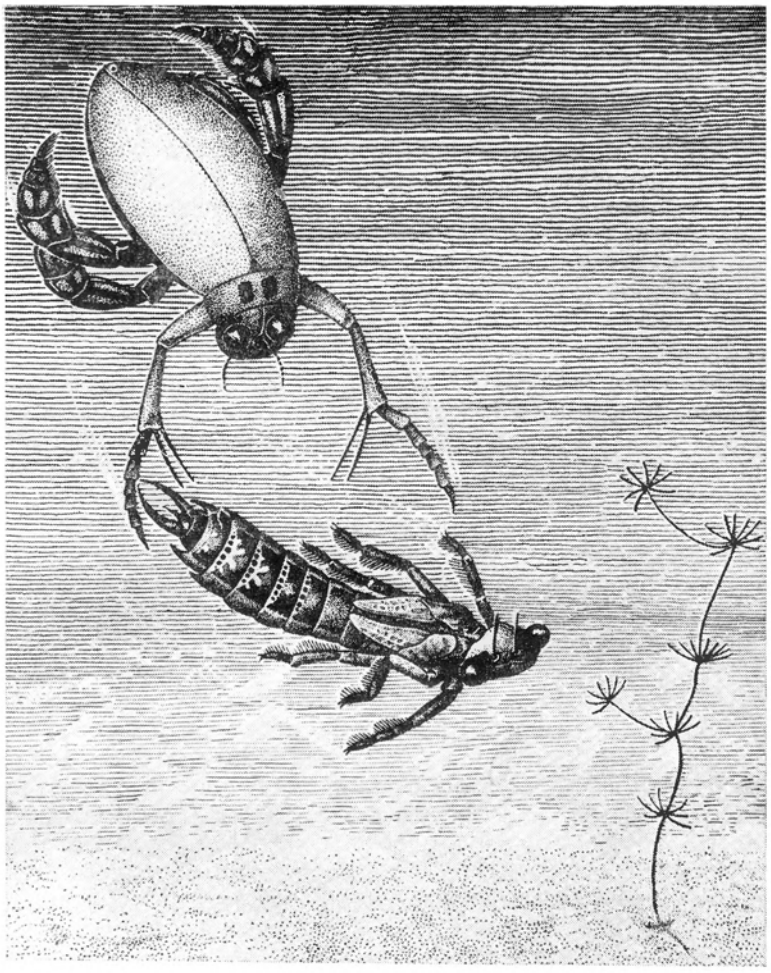


Рис. 98—99. Реконструкция участков биоценозов раннемеловых озер Забайкалья и Монголии:

98 — личинки хищного жука *Coptoclava longipoda* Ping, нападающие на личинку гигантской поденки *Ephemeropsis trisetalis* Eichw.; *99* — нападение жука *C. longipoda* Ping на личинку стрекозы *Hemeroscopus baissicus* Prit. (ориг. рис. В. И. Дорофеева по реконструкции А. Г. Пономаренко)

ные нимфы стрекоз *Samarura*, доминируют поденки *Proameletus caudatus* Sin. семейства Siphlonuridae, среди ручейников встречаются имаго характерных для юры Necrotauliidae. Однако здесь же обнаружены и домики ручейников, более продвинутого типа, чем характерные для неокома. Кроме вышеупомянутых организмов, здесь встречаются еще нимфы других видов поденок, водные жуки (Hydrophilidae, Liadytidae) и имаго двукрылых как Chaoboridae, так и Chironomidae. Из других гидробионтов интересны крупные (до 5 см) щитни *Prolepidurus spp.* Многочисленные в балейской фауне имаго зимних комариков (Trichoceridae) свидетельствуют, видимо, о холодном горном климате населенных ими территорий. Если балейская свита действительно может быть отнесена к апту или альбу, приходится предположить, что в условиях холодноводных горных ручьев и озер фауна юрского облика сохранялась до середины мела.

По своим экологическим особенностям (оксифильный характер фауны, преобладание хищников) балейский комплекс сходен с комплексами юры Забайкалья. Однако и в комплексе *Ephemeropsis-Coptoclava* эти



экологические черты проявляются. Оксифильный характер комплексу *Ephemeropsis-Coptoclava* придает обилие личинок поденок, песчаных домиков ручейников (*Terrindusia*), наличие личинок коридалид, нимф стрекоз-гемероскопид, сходных с нимфами современных реликтовых реофильных кордулегастрид, а также и отсутствие групп, характерных для эвтрофных озер современности. Так, здесь нет плавунцов (Dytiscidae), ручейников Leptoceridae и Limnephilidae, поденок Caenidae, не встречаются современные семейства стрекоз (кроме редких имаго Aeshnidae). Особенно примечательно отсутствие находок пелофильных комаров-звонцов подсемейства Chironominae — основных обитателей дна современных эвтрофных водоемов.

Для комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava* не менее, чем для юрских комплексов, характерно и преобладание хищников. Здесь присутствуют формы с уникальными приспособлениями к захватыванию добычи (*Coptoclava* longipoda), нимфы стрекоз-гемероскопид, хищные личинки двукрылых-хаоборид, не исключено хищное или смешанное питание также и для нимф поденок-гексагенитид и личинок части ручейников. Среди этих хищных и часто очень крупных насекомых мелкие рыбки *Lycoptera* не всегда играли, по-видимому, роль более высокого звена пищевой цепи: в ряде случаев они и сами могли становиться жертвами насекомых. Роль конечного звена трофической цепи могли играть здесь крупные осетровые *Stichopterus*, в копролитах которых среди остатков домиков ручейников встречаются и кости *Lycoptera*.

Как третью экологическую черту водных насекомых комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava* следует отметить, по-видимому, тенденцию к плавающему (нектонному, а иногда и плейстонному) образу жизни. В отличие от двух первых экологических черт, в не меньшей мере свойственных и юрским водным насекомым, третья черта в юре лишь намечается: она проявляется в наличии примитивных коптоклавид, обладающих плавающими личинками (Пономаренко, 1977) и в обилии двукрылых-хаоборид. Эта черта не была свойственна, вероятно, многочисленным нимфам юрских веснянок и поденок, а также личинкам двукрылых-хирономид, обитателей дна. У представителей нижнемелового комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava* адаптации к активному плаванию и к облегчению пассивного парения в толще воды более многочисленны и у ряда групп — уникальны. Таковы, во-первых, приспособления для активного плавания: две пары гребных ног у личинки жука *Coptoclava* (свойственно также юрским Coptoclavidae), длинная плавательная бахрома на ногах стрекозы Hemeroscopus, укрепленные ребрами широкие жаберные пластинки личинок поденок Hexagenitidae, а во-вторых, приспособления для уменьшения удельного веса тела — развитие гидростатического аппарата за счет расширения трахейных стволов у ряда форм (личинок жуков *Coptoclava* и *Cretotaenia*, личинок вислокрылок *Cretochaulus* и др.) и утончение покровов (например, у *Coptoclava* и *Cretotaenia*). Нектонными животными являлись также входящие в этот комплекс многочисленные водные клопы и личинки комаров Chaoboridae. Интересно отметить, что наиболее распространенными рыбами водоемов неокома Восточной и Центральной Азии были представители рода *Lycoptera* — мелкие рыбки, по способу питания похожие на современных верховок, населяющих верхние слои воды (Яковлев, 1968). Насекомые-пелофилы из состава комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava* нам неизвестны, донные насекомые в отличие от юры, здесь однообразны (почти исключительно ручейники).

Обнаруживаемые особенности водных насекомых раннего мела позволяют предположить, что наиболее распространенный в то время комплекс Ephemeropsis — Coptoclava был в значительной степени связан с поверхностными слоями воды. По-видимому, в водоемах, где обитали эти насекомые глубина фотосинтезирующего слоя была очень невелика, и ниже этого слоя часто существовали условия, неблагоприятные для живых организмов. Наблюдаемая сейчас способность личинок Chaoboridae к перенесению неблагоприятных условий (бескислородность, заражение вод сероводородом, мутность, длительное голодание), помогающая им избегать выедания, возникла у них, видимо, еще в мезозое. Фитопланктон и первичные консументы, служившие пищей личинкам Chaoboridae в раннемеловое время не изучены. Происхождение горючих «бумажных сланцев», включающих остатки насекомых, также пока неясно: остатков микроводорослей в них не обнаружено. Возможно, что в их образовании значительную роль играл принос аллохтонной растительной органики; в значительной мере они могли быть и копрогенными. Преобладание нектонных и плейстонных хищников и падалеядов, наличие плейстонных жуков — альгофагов, оксифильность многих компонентов фауны, накопление горючих сланцев на дне водоемов, широкое распространение однородного, часто монодоминантного комплекса гидробионтов — все эти черты свидетельствуют о существовании своеобразных водных экосистем, возможно весьма продуктивных, но отличных по своему характеру от эвтрофных водоемов современности. По своему характеру экосистемы раннемеловых водоемов, оставивших захоронения представителей комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava*, отдаленно напоминают экосистемы современных временных водоемов. Относительно причин своеобразия этих экосистем можно высказать следующее предположение. Возможно, что комплекс *Ephemeropsis-Coptoclava* отражает углубившееся в раннем

мелу приспособление водных насекомых к гидрологической и гидрохимической неустойчивости водоемов обширных внутриконтинентальных равнин. Палеонтологические, тафономические и некоторые литологические данные заставляют предположить, что мезофитная растительность не была еще способна обеспечить достаточную стабильность этих водоемов, и для мезозойских равнин могли быть присущи блуждающие русла рек, частые сильные разливы, переходящие в сплошное покрытие водой огромных территорий, временное слияние площадей озер и мелких рек. В подобных условиях существование единой выравненной фауны водных насекомых было вполне естественно. Эти условия вели, в свою очередь, и к возникновению богатых захоронений насекомых в часто пересыхающих неглубоких участках озер и в заливаемых водой понижениях рельефа.

Справедливости ради нужно отметить, что не для всех районов распространения комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava* можно предположить выровненный рельеф, допускающий существование водоемов описанного типа. По-видимому, этот комплекс отличался необычайной экологической пластичностью, может быть даже агрессивностью, образуя биоценозы, обитавшие в разных условиях и дававшие захоронения в самых различных фациях отложений (глинистых, известковистых, углистых, битуминозных, вулканогенных). Важную роль в обеспечении экологической пластичности комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava* могли играть многочисленные нектонные и плейстонные формы — обитатели наиболее однородных биотопов в водоемах.

Своеобразие гидрохимического режима раннемеловых водоемов обуславливали, по-видимому, листовой опад мезофитной растительности, поступление продуктов вулканизма, сильный снос терригенной мути. Таким образом, из ранее высказанных предположений о причинах своеобразия водных экосистем мезозоя (Калугина, 1974), для водоемов, населяемых водными насекомыми комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava* наиболее применимо, пожалуй, предположение о специфическом воздействии растительности, о мутности и влиянии вулканизма.

Водные насекомые позднего мела известны еще недостаточно, причем в отличие от более древних фаун большинство из них найдено не в озерных отложениях, а в осадках лагун (Кзыл-Джар в Казахстане), речных долин (цагаян Приамурья) или в ископаемых смолах. Во всех этих случаях мы имеем дело преимущественно или исключительно с реобионтами, а не с лимнобионтами, поэтому сравнение позднемеловых водных насекомых с более древними затруднительно. Однако само по себе почти полное отсутствие водных насекомых (кроме домиков ручейников и иногда водных клопов) в озерных тафоценозах верхнего мела чрезвычайно интересно. Создается впечатление, что в это время стоячие водоемы обладали исключительно бедной энтомофауной (в отличие от рек и ручьев). Это подтверждается недавно обнаруженными сеноманскими озерными фаунами Магаданской обл. с их бедным набором водных двукрылых, клопов (Corixidae) и ручейников. Та же ситуация сохраняется и в палеогене. Так, в палеоценовых озерных отложениях тадушинской свиты на р. Зеркальной (Приморье) присутствуют, кроме домиков ручейников, лишь довольно редкие Corixidae, Dytiscidae, плохо сохранившиеся куколки Chironomidae и единственная личинка стрекозы, возможно, аллохтонная. В богатой эоценовой фауне Грин-Ривер в США, захоронившейся в условиях крупного озера, автохтонный комплекс водных насекомых представлен ручейниками, жуками семейства Hydrophilidae, Chironomidae и огромным количеством личинок мух *Lithohypoderma* и *Vinculomusca* (систематическое положение этих родов неясно). В эоценовых озерных глинах Уилкокс в США также присутствуют только домики ручейников. То же относится к многочисленным другим, более мелким верхнемеловым, палеоценовым, эоценовым и отчасти олигоценовым

озерным захоронениям. Чрезвычайно интересно, что в верхнем мелу, палеоцене и эоцене в озерных осадках не встречаются личинки не только веснянок, но также поденок и стрекоз (кроме единственной личинки либеллулоида с р. Зеркальной, едва ли автохтонной, и несомненно аллохтонных обрывков личинок поденок и стрекоз из сеномана Магаданской обл.). При этом остатки имаго стрекоз (в основном остатки крыльев) в это время достаточно обычны. Большинство из них принадлежит реофильным группам Lestomorpha (Megapodagrionidae, Pseudolestidae и др.).

Исчезновение оксифильных групп, рост числа фильтрующих микрофагов, резкое преобладание бентосных форм над нектонными на фоне общего обеднения фауны и резкое падение роли пищевых цепей выедания в трофическом круговороте — все это указывает на изменения характера водных экосистем в сторону приближения к более современным экосистемам эвтрофных водоемов.

Бедность лимнобионтов — не единственная общая черта позднемеловых и палеогеновых фаун, резко контрастирующая с более древними. Они во многом сходны и по составу. Среди домиков ручейников стабильно преобладают *Folindusia* — домики из растительного материала. Обилие пелобионтных ручейников и двукрылых при общей бедности нектона также является характерной особенностью позднемеловых и палеогеновых озер. Среди реобионтов в позднем мелу мы сталкиваемся с теми же группами, что и в палеогене, хотя характер доминирования испытывает определенные изменения. Так, в позднем мелу среди ручейников встречены только представители ныне живущих семейств, в том числе и неизвестных в более древних фаунах (Hydroptilidae, Sericostomatidae, Leptoceridae и, возможно, Calamoceratidae), но очень характерного для палеогена доминирования Polycentropodidae и Psychomyiidae не наблюдается. Среди комаров-звонцов еще очень редки Chironominae, массовые пелофилы современных эвтрофных водоемов (в эоцене их процент хотя и возрастает, но остается невысоким), но другие Chironomidae имеют уже современный облик, тогда как столь характерные для мезозоя Chaoboridae становятся исключительно редкими уже в самом начале позднего мела. Очень часто встречаются мокрецы (Ceratopogonidae), представленные как современными, так и вымершими родами. Доминирующие группы стрекоз в позднем мелу и в палеогене, по-видимому, одни и те же (прежде всего Pseudolestidae). Насколько можно судить, в палеогене по сравнению с мелом резко обогащается состав мух с водными личинками за счет роста разнообразия Stratiomyiidae, появления Tabanidae, Syrphidae, Sciomyzidae и др. В палеогене появляются также Tipulidae и в небольшом количестве — Culicidae. Многие группы, характерные для современной фауны эвтрофных водоемов, отсутствуют или очень редки; таковы, кроме Chironominae, стрекозы Lestidae, Coenagrionidae и Libelluloidea, ручейники Limnephilidae и др.

Определенные изменения в сторону обогащения лимнофаун начинаются, по-видимому, в олигоцене (возможно, со второй его половины) и в основном заканчиваются к концу раннего миоцена. Основные из этих изменений сводятся к следующему.

Среди стрекоз самыми многочисленными становятся представители либеллуломорф — Libellulidae и Corduliidae. Эти семейства являются основными в современной фауне отряда, причем для неогена очень характерны массовые захоронения их личинок в озерных фациях. Значение лестоморфных стрекоз в целом сильно уменьшается, но в составе этого инфраотряда резко возрастает значение Lestidae и Coenagrionidae.

Жуки-плавунцы Dytiscidae, очень редкие в палеогене, становятся довольно разнообразны уже в самых низах миоцена — в аквитане ФРГ (местонахождение Ротт) обнаружены 8 видов пяти родов, в нижнем миоцене Западной Сибири несколько видов рода *Cybister* L. и т. д.

Среди ручейников завоевывает господствующее положение семейство Limnephilidae. Интересно отметить, что этот процесс происходил не одновременно во всех регионах, а с востока на запад — от США через Восточную Азию к Европе. В палеогене известны лишь две находки представителей этой группы из олигоцена США. В аквитане Вост. Сибири (Северный Сихотэ-Алинь, бассейн р. Гранатовой) лимнефилидам принадлежит наибольшее число остатков, но в аквитане ФРГ (Ротт) Limnephilidae еще не обнаруживаются, и ручейники представлены разнообразными Phryganeidae. В верхах нижнего миоцена Европы систематический состав ручейников остается сходным с аквитанским, но позднее, в частности в среднем миоцене Ставрополья, лимнефилиды достигают Европы и становятся здесь обильными. В современной фауне Limnephilidae — крупнейшее семейство отряда, хотя и распространенное почти исключительно в Голарктике.

Существенные изменения водной фауны насекомых в конце палеогена — начале неогена можно объяснить (Калугина и Жерихин, 1975) широким распространением в водоемах погруженных цветковых макрофитов (наяды, болотники, урути, разнообразные рдесты и др.). До этого времени биотоп подводных зарослей был развит слабо: прибрежные заросли были образованы в основном полупогруженными макрофитами. Биотоп погруженных макрофитов создал много удобных микростаций для водных насекомых и, в частности, обеспечил им убежище от рыб. Так, при массовом развитии погруженных макрофитов поверх образованного ими «ковра» могут развиваться в безопасности многие насекомые. Именно этим фактором, возможно, обусловлено возникновение комаров трибы Anophelini и ряда других групп. Кроме того, в условиях эвтрофных водоемов заросли погруженных макрофитов создают локальное обогащение воды кислородом. Возможно, это играет существенную роль в обогащении фауны зарослевого биотопа. Не могло быть безразличным для режима многих водоемов и массовое развитие в олигоцене и миоцене травоядных копытных: поступление в водоем биогенных элементов в местах водопоя должно было вызывать повышение трофности вод и стимулировать развитие активно фильтрующих микрофагов (например, Chironominae).

Антропогеновые насекомые практически не отличаются от современных. В четвертичных отложениях озер обнаруживаются остатки близких к современным формам водных насекомых; так, например, в «бумажных сланцах» ископаемого Лихвинского озера (Лихвинское межледниковье, стратотип) обнаруживаются головные капсулы личинок комаров-звонцов современного рода *Chironomus* Mg. из подсемейства Chironominae.

В настоящее время мы являемся свидетелями сильного эвтрофирования водоемов Земли под влиянием антропогенного загрязнения, вызывающего резкие изменения фауны водных насекомых, в частности исчезновение многих оксифильных видов и, напротив, массовое развитие представителей некоторых видов, приспособившихся к обитанию в широко распространенных загрязненных искусственных водоемах.

Таким образом в истории водных насекомых, так же как и в истории насекомых наземных, выделяется несколько этапов. Для первого этапа, приблизительно совпадающего с карбоном, вопрос о самом существовании водных насекомых остается открытым. В перми обнаруживаются адаптации к приводному и водному образу жизни у некоторых групп, а также связь представителей этих групп с обстановкой прибрежно-морских равнин. В триасе впервые обнаруживается, а в юре получает широкое распространение своеобразная водная энтомофауна (обычно с доминированием веснянок), сочетающая оксифильный характер с приспо-

собленностью к обитанию в стоячей воде. В раннем мелу водная энтомофауна сохраняет оксифильность, сочетающуюся с лимническими адаптациями, но резко меняет свой систематический состав. В это время был широко распространен своеобразный комплекс водных организмов, в том числе и насекомых, некоторые экологические черты которого делают его сходным с биологическими комплексами современных временных и гидрологически неустойчивых водоемов. В середине мела происходит сильное обеднение озерной энтомофауны за счет исчезновения своеобразных мезозойских групп. Часть этих групп не вымирает, а сохраняется в текучих водах. Произошедшая перестройка может быть связана с экспансией покрытосеменных, изменивших характер стоков в сторону обогащения их легко разлагающейся растительной органикой при одновременном уменьшении минеральных терригенных сносов (стабилизация водоемов), что в свою очередь повело к переходу биогенного питания водоемов на другую основу с возможным эвтрофированием озер. Возникновение богатой озерной фауны произошло лишь в неогене. В это время в пресных водах возрастает обилие и многообразие погруженных цветковых растений и формируется богатый комплекс водных насекомых современного типа, включающий и обитателей подводных зарослей, и пелофитов.

ЛИТЕРАТУРА

Бей-Биенко Г. Я. Насекомые тараканообразные.— В кн.: Фауна СССР. Нов. сер. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 344 с.

Беккер-Мигдисова Е. З. Отряд Homoptera. Равнокрылые.— В кн.: Основы палеонтологии: Трахейные и хелицеровые. М.: Наука, 1962, с. 162—208.

Беккер-Мигдисова Е. Э. Связь филогении Psyllomorpha с пищевой адаптацией на растениях-хозяевах.— В кн.: Сессия, посвященная 100-летию со дня рождения академика А. А. Борисяка. М., 1972, с. 3—4.

Богачев В. В. Бинагады. Кладбище четвертичной фауны на Апшеронском полуострове. Баку: Изд-во Азерб. филиала АН СССР, 1939, 84 с.

Бочарова-Месснер О. М. Закономерности онтогенеза птероторакса у полинеоптера в связи с проблемой происхождения и эволюции летательного аппарата насекомых.— В кн.: Вопросы функциональной морфологии и эмбриологии насекомых. М.: Наука, 1968, с. 3—26.

Бродский А. К. Организация полетной системы поденки *Ephemera vulgata* L. (Ephemeroptera).— Энтомол. обозр., 1970, т. 50, вып. 1, с. 43—50.

Бродский А. К. Эволюция крылового аппарата поденок (Ephemeroptera).— Энтомол. обозр., 1974, т. 53, вып. 2, с. 291—303.

Брукс К. Климаты прошлого. М.: ИЛ, 1952, 358 с.

Вахрамеев В. А., Добрускина И. А., Заклинская Е. Д., Мейен С. В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени.— Труды/ Геол. ин-т АН СССР, 1970, т. 208. 426 с.

Вишнякова В. Н. Строение придатков брюшка мезозойских тараканов (Insecta: Blattodea).— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1971, т. 130, с. 174—186.

Вишнякова В. Н. Сеноеды (Psocoptera) позднемеловых насекомоносных смол Таймыра.— Энтомол. обозр., 1975, т. 54, вып. 1, с. 92—106.

Вишнякова В. Н. О реликтовых сеноедах (Insecta, Psocoptera) мезозойской фауны.— Палеонтол. журн., 1976, № 2, с. 76—84.

Вишнякова В. Н. Уховертки из верхнеюрских отложений хребта Каратау (Insecta, Dermaptera).— Палеонтол. журн., 1980, № 1.

Вялов О. С., Сукачева И. Д. Ископаемые домики личинок ручейников (Insecta, Trichoptera) и их значение для стратиграфии.— Труды Совместной Советско-Монгольской палеонтол. эксп., 1976, вып. 3, с. 169—230.

Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 280 с.

Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука, 1970. 276 с.

Грунин К. Я. Первая находка личинок желудочного овода мамонта — *Cobboldia* (*Mamontia*, subgen. n.) *russanovi* sp. n. (Diptera, Gasterophilidae).— Энтомол. обозр., 1973, т. 52, вып. 1, с. 228—233.

Длусский Г. М. Семейство Formicidae Latreille, 1802.— В кн.: А. П. Расницын. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975, с. 114—122.

Долин В. Г. Ископаемые формы жуков-щелкунов (Elateridae, Coleoptera) из нижней юры Средней Азии.— В кн.: Фауна и биология насекомых Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1973, с. 71—82.

Долин В. Г. Ископаемые жуки-щелкуны (Coleoptera, Elateridae) подсемейств Negastrinae и Cardiophorinae из верхней юры Каратау. — Вестн. зоол., 1976, № 2, с. 68—75.

Дубинин В. Б. Нахождение плейстоценовых вшей (Anoplura) и нематод при исследовании трупов индигирских ископаемых сусликов.— Докл. АН СССР. Нов. сер., 1948, т. 62, № 3, с. 417—420.

Емельянов А. Ф. Гомология крыловых структур у цикадовых и примитивных Polyneoptera.— Труды Всесоюз. энтомол о-ва, 1977, т. 58, с. 3—48.

Ефремов И. А. Тафономия и геологическая летопись.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1950, т. 24. 180 с.

Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов трахейных и хелицеровых.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1978, т. 165. 200 с.

Жерихин В. В., Сукачева Н. Д. О меловых насекомоносных «янтарях» (ретинитах) Севера Сибири.— Докл. на 24-м Ежегодн. чтении памяти Н. А. Холодковского. Л., 1973, с. 3—48.

Залесский Ю. М. Пермские насекомые бассейна р. Сылвы и вопросы эволюции в классе насекомых. IV. Новые представители группы Epiembiodea и эволюция эмбий.— В кн.: Вопросы палеонтологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1950, т. 1, с. 41—60.

Залесский Ю. М. Редкие формы сохранности палеонтологических остатков насекомых из миоцена Закарпатья и других мест.— Геол. сб. Львов. геол. о-ва, 1961, № 7—8, с. 467—470.

Захваткин Ю. А. Эмбриология насекомых. М.: Высшая школа, 1975. 328 с.

Калугина Н. С. Изменения подсемейственного состава хирономид (Diptera, Chironomidae) как показатель возможного эвтрофирования водоемов в конце мезозоя.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1974, т. 79, № 6, с. 45—55.

Калугина Н. С. Основные этапы экогенеза водных насекомых.— В кн.: Тез. докл. на 13-й сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1977а, Л., с. 36—37.

Калугина Н. С. Палеонтологические данные и некоторые вопросы эволюции Culicoidea и Chironomoidea (Diptera).— В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых. Л., 1977б, с. 25—30.

Калугина Н. С., Жерихин В. В. Изменение лимнофауны насекомых в мезозое и кайнозое и их экологическая интерпретация.— В кн.: Тез. докл. IV Всесоюз. симпоз. по истории озер. Л., 1975, с. 55—61.

Кержнер И. М. Коббен Р. Х. Направления классификации Heteroptera, ч. 1.— Энтомол. обзор., 1974, т. 53, вып. 1, с. 238—240.

Киселев С. В. Позднекайнозойские жесткокрылые Колымской низменности и их палеогеографическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976, с. 1—22.

Кононова Э. Л. Новые виды тлей (Homoptera, Aphidinea) из позднемеловых отложений Таймыра.— Энтомол. обозр., 1977, т. 56, вып. 3, с. 588—600.

Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений (основные принципы и методы). Владивосток, 1972. 212 с.

Ливингстон Д., Ливингстон Ч. Путешествие по Замбези с 1858 по 1864 г. М.: Географгиз, 1956. 384 с.

Мамаев Б. М. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых.— Энтомол. обозр., 1975, т. 54, вып. 3, с. 499—506.

Мартынов А. В. О некоторых новых материалах членистоногих животных из Кузнецкого бассейна.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1936, № 6, с. 1251—1264.

Мартынов А. В. Лиасовые насекомые Шураба и Кизил-Кии.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1937, т. 7, вып. 1, с. 7—231.

Мартынов А. В. Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых. Ч. 1.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1938, т. 7, вып. 4. 149 с.

Мартынов А. В. О новом пермском отряде предпрямокрылых насекомых Glosselytrodea.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1938б, № 1, с. 187—206.

Мартынова О. М. Kalligrammidae (сетчатокрылые) из юрских сланцев Кара-Тау (КазССР).— Докл. АН СССР, 1947, т. 58, № 9, с. 2055—2058.

Мартынова О. М. Материалы по эволюции Mecoptera.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1948, т. 14, вып. 1, 74 с.

Мартынова О. М. Мезозойские сетчатокрылые СССР.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1949, т. 20, с. 150—170.

Мартынова О. М. Пермские сетчатокрылые СССР.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1952, т. 40, с. 197—237.

Мартынова О. М. Новые насекомые из пермских и мезозойских отложений СССР.— В кн.: Материалы к «Основам палеонтологии», 1958, вып. 2, с. 69—94.

Мартынова О. М. Отряд Dermaptera. Кожистокрылые.— В кн.: Основы палеонтологии: Трахейные и хелицеровые. М.: Наука, 1962а, с. 113—115.

Мартынова О. М. Отряд Neuroptera. Сетчатокрылые.— В кн.: Основы палеонтологии: Трахейные и хелицеровые. М.: Наука, 1962б, с. 272—282.

Мейен С. В. Девонские флоры. Каменноугольные флоры.— В кн.: *Вахрамеев В. А. Добрускина И. А., Заклинская Е. Д., Мейен С. В.* Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и палеогеография этого времени. М.: Наука, 1970, с. 37—157.

Мельников О. А. К вопросу о числе передних ларвальных сегментов тела членистоногих в связи с проморфологией и морфологической эволюцией этих животных.— Журн. общ. биол., 1974а, т. 35, № 6, с. 858—873.

Мельников О. А. О морфогенезе проктодеума насекомых в связи с тагмозисом их тела.— Зоол. журн., 1974б, т. 53, вып. 12, с. 1786—1797.

Панфилов Д. В. Насекомые в тропических лесах Южного Китая. М.: Изд-во МГУ, 1961. 148 с.

Панфилов Д. В. О роли насекомых в древних и современных континентальных биоценозах.— Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 5, с. 645—656.

Перфильев П. П. Москиты (семейство Phlebotomidae).— В кн.: Фауна СССР. (Нов. сер. Насекомые двукрылые). М., Л.; Наука, 1966, т. 3, вып. 2. 384 с.

Подгорная Л. И. Анатомические особенности короткоусых прямокрылых (Orthoptera, Brachycera=Caelifera) и их систематическое взаимоотношение. Систематика и экология прямокрылых насекомых.— Труды Всесоюз. энтомол. о-ва, 1974, т. 57, с. 66—85.

Пономаренко А. Г. Историческое развитие жесткокрылых — архостемат.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1969, т. 125. 239 с.

Пономаренко А. Г. О систематической принадлежности некоторых жуков из зольнгофенских сланцев Баварии.— Палеонтол. журн., 1971, № 1, с. 67—81.

Пономаренко А. Г. О делении отряда жесткокрылых на подотряды.— Докл. на 24-м Ежегодн. чтении памяти Н. А. Холодковского. Л., 1973, с. 78—89.

Пономаренко А. Г. Новое насекомое из мела Забайкалья — возможный паразит летающих ящеров.— Палеонтол. журн., 1976а, № 3, с. 102—106.

Пономаренко А. Г. Коридалиды (Megaloptera, Corydalidae) из меловых отложений Северной Азии.— Энтомол. обозр., 1976б, т. 55, вып. 2, с. 425—433.

Пономаренко А. Г. Палеозойские представители вислокрылок (Insecta, Megaloptera).— Палеонтол. журн., 1977а, № 1, с. 78—86.

Пономаренко А. Г. Состав и экологическая характеристика мезозойских жесткокрылых. Мезозойский этап в эволюции Adephaga.—В кн.: Мезозойские жесткокрылые. М.: Наука, 1977б, с. 8—105. (Труды Палеонтол. ин-та АН СССР; Т. 161).

Пономаренко А. Г., Попов Ю. А. Местонахождения остатков вымерших насекомых на территории Монгольской Народной Республики.— В кн.: Труды совместной Советско-Монгольской палеонтол. эксп., 1976, вып. 3, с. 137—144.

Пономаренко А. Г., Расницын А. П. Новые мезозойские и кайнозойские Protomecoptera.— Палеонтол. журн., 1974, № 4, с. 59—72.

Попов Ю. А. Историческое развитие полужесткокрылых инфраотряда Nepomorpha (Heteroptera).— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 129, с. 1—228.

Прингл Дж. Полет насекомых. М.: ИЛ, 1963. 180 с.

Притыкина Л. Н. Стрекозы Каратау (Odonata).— В кн.: Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968, с. 26—54.

Притыкина Л. Н. Стрекозы семейства Liassophlebiidae из триаса и юры Средней Азии.— Палеонтол. журн., 1970, № 1, с. 104—117.

Притыкина Л. Н. Новые стрекозы из нижнемеловых отложений Забайкалья и Монголии. Фауна, флора и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии.— Труды Совместной Советско-Монгольской палеонтол. эксп., 1977, вып. 4, с. 81—96.

Разумовский С. М. О границах ареалов и флористических линиях. Бюл. ГБС АН СССР, 1969, вып. 72, с. 20—28.

Разумовский С. М. О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор.— Бюл. ГБС АН СССР, 1971, вып. 82, с. 43—51.

Разумовский С. М., Лабунцова М. А. Географическое распространение.— В кн.: Тропические и субтропические растения. М.: Наука, 1969, с. 14—21.

Расницын А. П. Некоторые аспекты взаимоотношений процессов морфогенеза и роста в эволюции онтогенеза насекомых.— Энтомол. обозр., 1965, т. 44, вып. 3, с. 476—485.

Расницын А. П. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука, 1969. 196 с.

Расницын А. П. Высшие перепончатокрылые мезозоя.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1975, т. 147. 132 с.

Расницын А. П. Гриллоблаттиды — современные представители отряда протоблаттод (Insecta, Protoblattodea).— Докл. АН СССР, 1976а, т. 228, № 2, с. 502—504.

Расницын А. П. О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota.— Журн. общ. биол., 1976б, т. 37, № 4, с. 543—555.

Расницын А. П. Новые палеозойские и мезозойские насекомые.— Палеонтол. журн., 1977, № 1, с. 64—77.

Расницын А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980.

Раутиан А. С. Уникальное перо птицы из отложений юрского озера в хребте Каратау.— Палеонтол. журн., 1978, № 4, с. 106—114.

Родендорф Б. Б. Палеоэнтомологические исследования в СССР.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1957, т. 66. 102 с.

Родендорф Б. Б. Древнейшие инфраотряды двукрылых из триаса Средней Азии.— Палеонтол. журн., 1961, № 3, с. 90—100.

Родендорф Б. Б. Надотряд Palaeodictyopteroidea. Надотряд Megasecopteroidea.— В кн.: Основы палеонтологии: Трахейные и хелицеровые. М.: Наука, 1962а, с. 50—72.

Родендорф Б. Б. Отряд Diptera. Двукрылые.— В кн.: Основы палеонтологии: Трахейные и хелицеровые. М.: Наука, 1962б, с. 307—345.

Родендорф Б. Б. Историческое развитие двукрылых насекомых.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1964, т. 100. 311 с.

Родендорф Б. Б. Значение насекомых в историческом развитии наземных позвоночных.— Палеонтол. журн., 1970, № 1, с. 10—18.

Родендорф Б. Б. О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии.— Палеонтол. журн., 1974а, № 2, с. 14—22.

Родендорф Б. Б. Система и филогенез двукрылых.— В кн.: Систематика и эволюция двукрылых насекомых: Материалы симпозиума. Л.: ЗИН АН СССР, 1977б, с. 81—88.

Родендорф Б. Б., Беккер-Мигдасова Е. Э., Мартынова О. М., Шаров А. Г. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1961, т. 85. 705 с.

Родендорф Б. Б. и др. Основы палеонтологии. Членистоногие. Трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 560 с.

Савкевич С. С. Янтарь. Л.: Недра, 1970. 192 с.

Сайдаковский Л. Я. Биостратиграфия триасовых отложений Юга Русской платформы.— Труды Геологического ин-та АН СССР, 1966а, т. 143. с. 93—144.

Сайдаковский Л. Я. Харофиты из верхнепермских отложений Юга Русской платформы.— Труды Геологического ин-та АН СССР, 1966б, т. 143, с. 145—153.

Сазонова О. Н. Вынос органического вещества кровососущими комарами из понижений рельефа на плакор.— В кн.: Средообразующая деятельность животных (Материалы к совещанию 17—18 декабря 1970 г.). М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 65—71.

Синиченкова Н. Д. Личинки поденок семейства Hexagenitidae (Insecta, Ephemeroptera).— Палеонтол. журн., 1975, № 1, с. 82—87.

Синиченкова Н. Д. Новые раннемеловые поденки (Insecta, Ephemeroptera) из Восточного Забайкалья.— Палеонтол. журн., 1976, № 2, с. 85—93.

Синиченкова Н. Д. Новое семейство палеодиктиоптер из карбона Сибири.— Палеонтол. журн., 1979, № 2, с. 71—89.

Сукачева И. Д. Мезозойские ручейники (Trichoptera) Забайкалья.— Палеонтол. журн., 1968а, № 2, с. 59—75.

Сукачева И. Д. Новые юрские ручейники из Каратау (Trichoptera).— В кн.: Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968б, с. 175—179.

Сукачева И. Д. Новые ручейники (Trichoptera) из мезозоя Средней Азии.— Палеонтол. журн., 1973, № 3, с. 100—107.

Сукачева И. Д. Ручейники подотряда Permotrichoptera. Палеонтол. журн., 1976, № 2, с. 94—105.

Сукачева И. Д. Исторические изменения конструкций домиков ручейников.— В кн.: Тез. докл. II Всесоюз. конф. по поведению животных, 1977, с. 277—278.

Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 146 с.

Тихомирова А. Л. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид. М.: Наука, 1974. 192 с.

Тихомирова А. Л. Изменение уровня дифференцировки свободных стадий жесткокрылых как механизм эволюционных преобразований.— Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 4, с. 584—599.

Тугаринов А. Я. О происхождении арктической фауны.— Природа, 1929, № 7, с. 8.

Усачев Д. А. Новые юрские Asilomorpha (Diptera) фауны Каратау.— Энтомол. обозр., 1968, т. 47, вып. 3, с. 617—628.

Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин. Биоценотические исследования 1930—1935 гг.— Труды Кольской базы АН СССР, 1936, вып. 3, с. 3—295.

Холодковский Н. А. Курс энтомологии теоретической и прикладной. Т. 2, XIX. Хоботные (Rhynchota). М.; Л.: Госиздат, 1929, с. 103—212.

Цеховский Ю. Г. Следы жизнедеятельности животных и растительных организмов в ископаемых почвах позднемеловой — палеоценовой саванны Казахстана. Тафономия, ее экологические основы. Следы жизни и их интерпретация.— В кн.: Тез. докл. 20-й сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1974, с. 46—47.

Чернова О. А. Поденки (Ephemeroptera) бассейна реки Амура и прилежащих вод и их роль в питании амурских рыб.— Труды Амурской ихтиол. эксп. 1945—1949 гг. 1952, т. 3, с. 229—360.

Чернова О. А. О некоторых ископаемых поденках (Ephemeroptera Misthodotidae) из пермских отложений Урала.— Энтомол. обозр., 1965, т. 44, вып. 2, с. 353—361.

Чернова О. А. О системе отряда поденок (Ephemeroptera) ископаемых и современных.— Энтомол. обозр., 1970, т. 49, вып. 1, с. 124—145.

Чернова О. А. Поденка из ископаемой смолы меловых отложений полярной Сибири (Ephemeroptera, Leptophlebiidae).— Энтомол. обозр., 1971, т. 50, вып. 3, с. 612—618.

Чернова О. А. Своеобразные новые личинки поденок из юры Забайкалья (Ephemeroptera, Palingeniidae, Behningiidae).— Палеонтол. журн., 1977, № 2, с. 91—96.

Чернова О. А., Синиченкова Н. Д. Новый род и вид ископаемых поденок семейства Hexagenitidae (Ephemeroptera) с юга Европейской части СССР и их связь с современными поденками.— Энтомол. обозр., 1974, т. 53, вып. 1, с. 130—136.

Шапошников Г. Х. Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей.— Труды ЗИН АН СССР, 1974, т. 53, с. 106—173.

Шапошников Г. Х. Позднеюрские и раннемеловые тли.— Палеонтол. журн., 1979, № 4, с. 66—78.

Шаров А. Г. Триасовые Thysanura из Приуралья.— Докл. АН СССР, 1948, т. 61, № 3, с. 517—519.

Шаров А. Г. Первая находка пермской личинки вислокрылого насекомого (Megaloptera) из Каргалы.— Докл. АН СССР, 1953, т. 89, № 4, с. 731—732.

Шаров А. Г. Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения (по сравнительно-онтогенетическим и палеонтологическим данным).— Энтомол. обозр., 1957а, т. 36, вып. 3, с. 569—576.

Шаров А. Г. Своеобразные палеозойские бескрылые насекомые нового отряда Monura (Insecta, Apterygota).— Докл. АН СССР, 1957б, т. 115, № 4, с. 795—798.

(*Шаров А. Г.*) *Sharov A. G.* The origin of the order Plecoptera.— Verhandl. XI. Intern. Kongress für Entomologie. Wien, 1960, Bd. 1, S. 296—298.

Шаров А. Г. Отряд Protoblattodea. Отряд Paraplecoptera. Отряд Plecoptera.—В кн.: Родендорф Б. Б. и др. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 157—234.

(*Шаров А. Г.*) *Sharov A. G.* Redescription of Lithophotina floccosa Cock. (Manteodea), with some notes on the Manteod wing venation.— Psyche, 1962, vol. 69, N 3, p. 102—106.

Шаров А. Г. О положении отрядов Glosselytrodea и Caloneurodea в системе насекомых.— Палеонтол. журн., 1966а, № 3, с. 84—92.

(*Шаров А. Г.*) *Sharov A. G.* Basic Arthropodan Stock. L.; N. Y. Pergamon Press, 1966б. 272 p.

Шаров А. Г. Филогения ортоптероидных насекомых.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1968, т. 118. 208 с.
Шаров А. Г. Новые летающие рептилии из мезозоя Казахстана и Киргизии.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1971, т. 130, с. 104—113.
Шаров А. Г. О филогенетических связях отряда трипсов.— Энтомол. обозр., 1972, т. 51, № 4, с. 854—858.
Шаров А. Г. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер.— Докл. на 24-м Ежегодн. чтении памяти Н. А. Холодковского. Л., 1973, с. 49—63.
Шаров А. Г., Синиченкова Н. Д. Новые Palaeodictyoptera с территории СССР.— Палеонтол. журн., 1977, № 1, с. 48—63.
Яковлев В. Н. Ихтиофауна мезозойских озер Сибири.— В кн.: Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука, 1968, с. 189—202.

Abdullah M. World Entomophaga Abdullah: a new suborder of Coleoptera, including Strepsiptera (Insecta).— Zool. Beitr., N. F., 1974, Bd. 20, H. 2, p. 177—211.
Achtelig M., Kristensen N. P. A re-examination of the relationships of the Raphidioptera (Insecta).— Z. zool. Syst. und Evolutionsforsch., 1973, Bd. 11, N 4, S. 268—274.
Adams P. A. A new genus and new species of Chrysopidae from the western United States with remarks on the wing venation of the family.— Psyche, 1956, vol. 63, p. 67—74.
Adams P. A. A review of the Mesochrysinae and Nothochrysinae (Neuroptera: Chrysopidae).— Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1967, vol. 135, p. 215—238.
Amerom H. W. J. van. Phagophytichnus ekowskii nov. ichnogen. and nov. ichnosp.— eine Missbildung infolge von Insektenfrass, aus dem spanischen Stephanien (Provinz Leon).— Leidse geol. meded., 1966, Bd. 38, S. 181—184.
Amerom H. W. J. van. Gibt es Cecidien im Karbon bei Calamiten und Asterophylliten? — C. r. 7ème Congr. Intern. stratigr. et gèol. carbon. Krefeld, 1971, 1973, t. 2, p. 63—83.
Arnett R. H. The Beetles of the United States (A Manual for Identification). Washington, 1960—1962. 1112 p.
Ashworth A. C. A Late Glacial insect fauna from Red Moss, Lancashire, England.— Entomol. scand., 1972, vol. 3, p. 211—224.
Ashworth A. C., Brophy J. A. Late Quaternary fossil beetle assemblage from the Missouri Coteau, North Dakota.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1972, vol. 83, N 10, p. 2981—2988.
Bachmayer F., Symeonidis N., Theodoropoulos D. Einige Insektenreste aus den jungtertiären Süsswasserablagerungen von Kumi (Insel Euboea, Griechenland).— Ann. gèol. pays hellén., 1971, vol. 23, p. 165—174.
Badonnel A. Psocoptera.— In: Traité de Zoologie/Ed. P. Grassé. Paris, 1951, vol. 10, fasc. 2, p. 1301—1340.
Bagnall R. S. On Stenurothrips succineus gen. et sp. nov., an interesting Tertiary Thysanopteron.— Geol. Mag., 1914, vol. 1, p. 483—485.
Bagnall R. S. Fossil Thysanoptera. 1.— Entomol. Month. Mag., 1923, vol. 59, p. 35—38.
Bagnall R. S. Von Schlechtendal's work on fossil Thysanoptera on the light of recent knowledge.— Ann. and Mag. Natur. Hist. Ser. 9, 1924a, vol. 14, p. 156—161.
Bagnall R. S. Fossil Thysanoptera. 2—3.— Entomol. Month. Mag., 1924b, vol. 60, p. 130—133, 251—252.
Bagnall R. S. Fossil Thysanoptera. 4.— Entomol. Month. Mag., 1926, vol. 62, p. 16—17.
Beier M. Blattopteroidea: Blattodea.— In: Klassen und Ordnungen des Tierreich/Hrsg. H. G. Bronn. Leipzig, 1961, Bd. 5, Abt. 3, Buch 6, Lief. 4, S. 587—848.
Bell R. T. The taxonomic position of the Rhysodidae (Coleoptera).— Coleopt. Bull., 1966, vol. 20, N 4, p. 99—106.
Bell R. T., Bell J. R. Trachypachus and the origin of Hydradephaga (Coleoptera).— Coleopt. Bull., 1962, vol. 16, N 4, p. 107.
Bermejo M. R. Una introducción a la sistemática de los fasmodeos. Madrid: Univ. Complutense, 1975.
Birket-Smith J. S. R. On the abdominal morphology of Thysanura (Archaeognatha and Thysanura s. str.).— Entomol. scand., suppl., 6, 1974, p. 1—67.
Bode A. Die Insektenfauna des Ostniedersächsischen oberen Lias.— Palaeontographica A, 1953, Bd. 103, Lief. 1—4, S. 1—375.
Bradley J. C., Galil B. S. The taxonomic arrangement of the Phasmatodea, with keys to the subfamilles and tribes.— Proc. Entomol. Soc. Wash., 1977, vol. 79, p. 176—208.
Brown W. L. A comparision of the Hylean and Congo — West African rain forest ant faunas.— In: Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America: A Comparative Review/Ed. B. J. Meggers et al. Washington: Smiths. Inst. Press, 1973, p. 161—185.
Brues C. T., Melander A. L., Carpenter F. M. Classification of Insects. Cambridge, 1954, p. 1—917.
Carpenter F. M. Fossil insects from the Lower Permian of Kansas.— Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1926, vol. 67, N 3, p. 437—444.
Carpenter F. M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt 3. The order Hemiptera and addition to the Palaeodictyoptera, Protodonata and Odonata.— Amer. J. Sci. Ser. 5, 1931, vol. 21, N 122, p. 97—139.
Carpenter F. M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt 5. Psocoptera and additions to the Homoptera.— Amer. J. Sci. Ser. 5, 1932, vol. 24, p. 1—22.
Carpenter F. M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt 6. Delopteridae, Protelytroptera, Plecoptera and a new collection of Protodonata, Megasecoptera,

Homoptera and Psocoptera.— Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 1933, vol. 68, N 11, p. 411—503.
Carpenter F. M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt 7. The order Protoperlaria.— Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 1935, vol. 70, N 4, p. 103—146.
Carpenter F. M. The structure of Permian Homoptera and Psocoptera.— Nature, 1938, vol. 141, N 3560, p. 164—165.
Carpenter F. M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera and Protoperlaria.— Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 1939, vol. 73, N 3, p. 29—70.
Carpenter F. M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt 9. The orders Neuroptera, Raphidiodea, Caloneurodea, and Protorthoptera, with additional Protodonata and Megasecoptera.— Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 1943, vol. 75, p. 55—84.
Carpenter F. M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt 10. The order Protorthoptera: The family Liomopteridae and its relatives.— Proc. Amer. Acad. Arts Sci., 1950, vol. 78, N 4, p. 187—219.
Carpenter F. M. Fossil Nemopteridae (Neuroptera).— Psyche, 1959, vol. 66, N 1/2, p. 20—24.
Carpenter F. M. Studies on carboniferous insects of Commentry, France. Pt 3. The Caloneurodea.— Psyche, 1961, vol. 68, N 4, p. 145—153.
Carpenter F. M. A Permian Megasecopteron from Texas.— Psyche, 1962, vol. 69, N 1, p. 37—41.
Carpenter F. M. A Megasecopteron from Upper Carboniferous strata in Spain.— Psyche, 1963a, vol. 70, N 1, p. 44—49.
Carpenter F. M. Studies on carboniferous insects from Commentry, France. Pt 4. The genus Triplosoba.— Psyche, 1963b, vol. 70, N 2, p. 120—128.
Carpenter F. M. Studies on Carboniferous insects of Commentry, France. Pt 5. The genus Diaphanoptera and the order Diaphanopterodea.— Psyche, 1963c, vol. 70, N 4, p. 240—256.
Carpenter F. M. Studies on North American carboniferous insects. Pt 4. The genera Metropator, Eubleptus, Hapaloptera and Hadentomum.— Psyche, 1965, vol. 72, N 2, p. 175—190.
Carpenter F. M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt 11. The orders Protorthoptera and Orthoptera.— Psyche, 1966, vol. 73, N 1, p. 46—88.
Carpenter F. M. Studies on North American Carboniferous insects. 5. Palaodictyoptera and Megasecoptera from Illinois and Tennessee, with discussion of the order Sypharopteroidea.— Psyche, 1967a, vol. 74, N 1, p. 58—84.
Carpenter F. M. Cretaceous insects from Labrador. 2. A new family of the snake-flies (Neuroptera: Alloraphidiidae).— Psyche, 1967b, vol. 74, N 4, p. 270—275.
Carpenter F. M. Fossil insects from Antarctica.— Psyche, 1969, vol. 76, N 4, p. 418—425.
Carpenter F. M. The Lower Permian insects of Kansas. Pt 12. Protorthoptera (continued), Neuroptera, additional Palaeodictyoptera, and families of uncertain position.— Psyche, 1976, vol. 83, N 3/4, p. 336—378.
Carpenter F. M. Geological history and evolution of the insects.— Proc. XV Intern. Congr. Entomol. Washington, 1977, p. 63—83.
Carpenter F. M., Kukalová J. The structure of the Protelytroptera with description of a new genus from Permian strata of Moravia.— Psyche, 1964, vol. 71, N 4, p. 183—197.
Carpenter F. M., Richardson E. S., Jr. Megasecopterous nymphs in Pennsylvanian concretions from Illinois.— Psyche, 1968, vol. 75, N 4, p. 295—309.
Carpenter F. M., Richardson E. S. Additional insects in Pennsylvanian concretions from Illinois.— Psyche, 1971, vol. 78, N 3, p. 267—295.
Carpenter F. M., Richardson E. S. Structure and Relationships of the Upper Carboniferous insects, Eucaenis ovalis (Prototothoptera: Eucaenidae).— Psyche, 1976, vol. 83, N 3/4, p. 223—242.
Chaudonnert L. La morphologie céphalique de Thermobia domestica (Packard).— Ann. Sci. natur. Zool. et biol. anim., Ser. 11, 1950, vol. 12, p. 145—302.
Cobben R. H. Evolutionary trends in Heteroptera. Pt 1. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion. Centre Agric. Publ. and Document. Wageningen, 1968, 475 p.
Cockerell T. D. A. Arthropods in Burmese Amber.— Amer. J. Sci., 1917, vol. 44, p. 360—368.
Common J. F. B. Lepidoptera.— In: The Insects of Australia. Melbourne Univ. Press, 1970, p. 765—866.
Common J. F. B. Evolution and classification of Lepidoptera.— Annu. Rev. Entomol., 1975, vol. 20, p. 183—204.
Comstock J. H. The Wings of Insects. Ithaca, 1918.
Coope G. R. Tibetan species of dung beetle from Late Pleistocene deposits in England.— Nature, 1973, vol. 245, N 5424, p. 335—336.
Coope G. R., Angus R. B. An ecological study of a temperature interlude in the middle of the Last Glaciation, based on fossil Coleoptera from Isleworth, Middlesex.— Anim. Ecol., 1975, vol. 44, N 2, p. 365—391.
Crowson R. A. The natural classification of the families of Coleoptera. London: Lloyd, 1955.
Crowson R. A. The phylogeny of Coleoptera.— Annu. Rev. Entomol., 1960, vol. 5, p. 111—134.
Crowson R. A. Some problems in the phylogenetic classification of the Coleoptera.— In: Proc. XIII Intern. Congr. Entomol. Moscow, 1968. Leningrad: Nauka, 1971, vol. 1, p. 235—237.
Crowson R. A. On a new superfamily Artematopoidea of polyphagan beetles, with the definition of two new fossil genera

from the Baltic Amber.— J. Natur. Hist., 1973, vol. 7, p. 225—238.
Demoulin G. Nouveau schema de classification des Archodonates et des Ephéméroptères.— Bull. Inst. roy. Scl. nat. Belg., 1958, t. 34, N 27, p. 1—19.
Dudich E. Rovarlelet a Szentgáli fás barnaköszenböl.— Földt. köszl., 1961, vol. 91, N 1, p. 20—31.
Dugdale J. S. The insects in relation to plants.— In: Biogeography and Ecology of New Zealand/Ed. G. Kuschel. The Hague: Junk, 1975, p. 561—589.
Dunstan B. Mesozoic insects of Queensland. 1. Introduction and Coleoptera.— Queensl. Geol. Surv., 1923, vol. N 273, p. 1—88.
Durden Ch. J. Pennsylvanian correlation using blattoid insects.— Canad. J. Earth Sci., 1969, vol. 6, N 6, p. 1159—1177.
Edmunds G. F., Jr. Biogeography and evolution of Ephemeroptera.— Annu. Rev. Entomol., 1972, vol. 17, p. 21—42.
Edmunds G. F., Jr., Allen R. K., Peters W. L. An annotated key to the nymphs of the families and subfamilies of mayflies (Ephemeroptera).— Univ. Utah Biol. Ser., 1963, vol. 13, N 1, p. 1—49.
Elias M. K. Tertiary prairie grasses and other herbs from the High Plains.— Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 1942, vol. 41.
Elias M. K. Taxonomy of Tertiary flowers and herbaceous seeds.— Amer. Midl. Natur., 1946, vol. 36, N 2, p. 373—380.
Emerson A. E. A new genus and species of termite (Isoptera: Hodotermitidae).— Psyche, 1967, vol. 74, N 4, p. 276—289.
Enderlein G. Die Copeognathen des indoaustralischen Faunengebietes.— Ann. hist.-natur. Mus. hung., 1903, Bd. 1, S. 179—344.
Enderlein G. Die fossilen Copeognathen und ihre Phylogenie.— Palaeontographica, 1911, Bd. 58, S. 279—360.
Essig E. O. College Entomology. New York, 1947.
Evans J. W. Upper Permian Homoptera from New South Wales.— Rec. Austral. Mus., 1943, vol. 21, N 4, p. 180—198.
Feistmantel O. The fossil flora of the Gondwana System. 2. The flora of the Damuda and Panchet Divisions.— Mem. Geol. Surv. India. Paleontol., 1881, vol. 3, p. 59—64.
Ferrar P. Desintegration of dung pads in North Queensland before the introduction of exotic dung beetles.— Austral. J. Exp. Agr., 1975, vol. 15, N 74, p. 325—329.
Florin R. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms. 1.— Paläontographica, 1938, Bd. 85 B, p. 1—62.
Fraser F. C. A reclassification of the order Odonata. Sydney: Roy. Zool. Soc. N. S. W., 1957, p. 1—133.
Fujiyama I. Mesozoic insect fauna of East Asia. Pt 1. Introduction and Upper Triassic faunas.— Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1973, vol. 16, N 2, p. 331—386.
Geijskes D. C., Fischer F. C. J. Een nieuwe naamlijst van de Nederlanse Trichoptera meteen faunistische literaturlijst vanaf 1934.— Entomol. Ber., 1971, T. 31, S. 235—244.
Gill E. D. Fossil insects, centipede and spider.— Victorian Natur., 1955, vol. 72, p. 87—92.
Gilles E. T. The comparative external morphology and affinities of the Dermaptera.— Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1963, vol. 115, pt 4, p. 95—164.
Gilles E. T. The relationship between the Hemimerina and the other Dermaptera: a case for reinstating the Hemimerina within the Dermaptera, based upon a numerical procedure.— Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 1974, vol. 126, pt 2, p. 189—206.
Grand'Eury F. C. Géologie et paléontologie du bassin houiller du Gard. Saint-Etienne, 1890, p. 1—354.
Grauvogel L. Note préliminare sur la faune du Grès a Voltzia.— C. r. sommaire Soc. géol. France, 1947, p. 91—92.
Griffits G. C. D. The Phylogenetic Classification of Diptera Cyclorrhapha, with Special Reference to the structure of the male postabdomen.— Hague: W. Junk, 1972, 340 p.
Handlirsch A. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1906—1908, Bd. 1/3.
Handlirsch A. New Palaeozoic insects from the vicinity of Mazon Creek, Illinois.— Amer. J. Sci. Ser. 4, 1911, vol. 31, p. 297—326.
Handlirsch A. Revision der paläozoischen Insekten.— Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., 1919, Bd. 96, S. 1—82.
Handlirsch A. Beiträge zur Kenntnis der paläozoischen Blattarien.— S. B. Akad. Wiss. Wien, 1920, Abt. 1, Bd. 129, S. 1—31.
Handlirsch A. Palaeontologie.— In: Handbuch der Entomologie/Hrsg. C. Schröder. Jena. 1925, Bd. 3, S. 1—1202.
Handlirsch A. Insekta.— In: Handbuch der Zoologie/Hrsg. W. Kükental. Berlin; Leipzig, 1930, Bd. 4, S. 403—892.
Handschin E. Insekten aus den Phosphoriten des Quercy.— Schweiz. paläontol. Abh., 1947, Bd. 64 (1944), N 4, S. 1—23.
Harvey-Gibson R. J., Miller-Brown D. Fertilization of Bryophyta. Polytrichum commune (preliminary note).— Ann. Bot., 1927, vol. 41, p. 190—191.
Hennig W. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten.— Beitr. Entomol., 1953, Bd. 3 (Sonderheft), S. 1—85.
Hennig W. Die Familien der Dipteren Schizophora und ihre phylogenetischen Verwandschaftsbeziehungen.— Beitr. Entomol., 1958, Bd. 8, S. 505—688.
Hennig W. Die Stammgeschichte der Insekten. Frankfurt: Senckenberg-Buch, 1969.
Hennig W. Diptera (Zweiflüger).— In: Handb. Zool., 2. Aufl. Berlin, 1973, Bd. 4, H. 2, T. 2, 337 S.
Henriksen K. L. Eocene insects from Denmark.— Dansk. geol. undersokn., 1922, R. 11, N 37, p. 5—36.

Hepburn H. R. The skeleto-muscular system of Mecoptera: the head.— Univ. Kansas Sci. Bull., 1969, vol. 48, p. 721—765.

Hiltermann H. Gehäuse von Insekten-Larven, insbesondere von Chironomiden, in quartären Sedimenten.— Mitt. Geol. Inst. Techn. Univ. Hannover, 1968, Bd. 8, S. 34—54.

Hilton J. Fossils while you wait.— Desert Mag., 1946, Aug., p. 2—3.

Hitchcock E. Ichnology of New England. Boston, 1858.

Holland G. F. Evolution, classification and host relationships of Siphonaptera.— Annu. Rev. Entomol., 1964, vol. 9, p. 123—146.

Hughes N. F., Smart J. Plant-insect relationship in Palaeozoic and later time: Fossil Rec. Symp. Doc. London, 1967, p. 107—115.

Hurd P. H., Smith R. F., Usinger R. L. Cretaceous and Tertiary insects in Arctic and Mexican amber.— Proc. 10th Intern. Cong. Entomol. Montreal, 1956, 1958, vol. 1, p. 851.

Illies J. Phylogeny and zoogeography of the Plecoptera.— Annu. Rev. Entomol., 1965, vol. 10, p. 117—140.

Illies J. Megaloptera und Plecoptera (Ins.) aus den jungpliozänen Süsswassermergeln von Willershausen.— Ber. naturhist. Ges. Hannover, 1967, Bd. 3, S. 47—56.

Jurasky K. A. Frassgänge und Koprolithen einiges Nagekäfers in Liassischer Steinkohle.— Z. Dtsch. geol. Ges., 1932, Bd. 84, S. 656—657.

Kawall J. H. Organische Einschlüsse im Bergkrystall.— Bull. Soc. Natur. Moskau, 1876, vol. 1, N 3, S. 170—173.

Kenward H. K. Pitfalls in the environmental interpretation of insect death assemblages.— J. Archaeol. Sci., 1975, vol. 2, N 2, p. 85—94.

Kevan P. G., Chaloner W. G., Savile D. B. O. Interrelationships of early terrestrial arthropods and plants.— Palaeontology, 1975, vol. 18, N 2, p. 391—417.

Kramer S. The morphology and phylogeny of Auchenorhynchous Homoptera (Insecta). Urbana: Univ. Illinois Press, 1950.

Kristensen N. P. The phylogeny of hexapod «orders»: A critical review of recent accounts.— Z. zool. Syst. Evolutionsforsch., 1975, Bd. 13, H. 7, S. 1—44.

Kukalová J. Paoliidae Handlirsch (Jnsecta-Protorthoptera) aus dem Oberschlesischen Steinkohlenbecken.— Geologie, 1958, Jg. 7, H. 7, S. 935—959.

Kukalová J. On the family Blattinopsidae Bolton, 1925 (Insecta, Protorthoptera).— Rozpr. ČSAV, 1959, t. 69. N 1, p. 3—30.

Kukalová J. Permian insects of Moravia. Pt 2. Liomopteridea.— Sborn. geol. ved. paleontol. 1964, t. 3, p. 39—118.

Kukalová J. Permian mayfly nymphs.— Psyche, 1968, vol. 75, N 4, p. 310—327.

Kukalová J. Revisional study of the order Palaeodictyoptera in the Upper Carboniferous shales of Commentry, France, Pt 1.— Psyche, 1969a, vol. 76, N 2, p. 163—215.

Kukalová J. Revisional study of the order Palaeodictyoptera in the Upper Carboniferous shales of Commentry, France. Pt 2.— Psyche, 1969b, vol. 76, N 4, p. 439—486.

Kukalová J. Revisional study of the order Palaeodictyoptera in the Upper Carboniferous shales of Commentry, France. Pt 3.— Psyche, 1970, vol. 77, N 1, p. 1—44.

Kukalová J. Unusual structures in the paleozoic insect orders Megasecoptera and Palaeodictyoptera, with description of a new family.— Psyche, 1972, vol. 79, N 3, p. 243—268.

Kukalová-Peck J. Wing-folding in the Paleozoic insect order Diaphanopterodea (Paleoptera), with a description of new representatives of the family Elmoidae.— Psyche, 1974, vol. 81, N 2, p. 315—333.

Kukalová-Peck J. Megasecoptera from the Lower Permian of Moravia.— Psyche, 1975, vol. 82, N 1, p. 1—19.

Kukalová-Peck J., Peck S. B. Adult and immature Calvertiellidae (Insecta: Palaeodictyoptera) from the Upper Palaeozoic of New Mexico and Czechoslovakia.— Psyche, 1976, vol. 83, N 1, p. 79—83.

Laméere A. Holométaboliques du houiller.— Bull. Soc. entomol. France, 1917, p. 268—270.

Larsson S. G. Paleobiology and mode of burial of the insects of the Lower Eocene Mo-clay of Denmark.— Bull. Geol. Soc. Denmark, 1975, vol. 24, p. 193—209.

Laurentiaux D. La réproduction chez les insectes Blattaires du carbonifère: facteures du panchronisme et classification naturelle du l'ordre.— Bull. Soc. géol. France, 1959 (1960), 1959, vol. 1, N 7, p. 759—766.

Laurentiaux D. Sur un insécte Westphalien precurseur de la série blattinopsoide (Protorthoptera).— Bull. Soc. géol. France. Ser. 7, 1966, vol. 8, p. 827—833.

Leakey L. S. B. Lower Miocene invertebrates from Kenya.— Nature, 1952, vol. 169, N 4302, p. 624—625.

Lengerken H. Über fossile Chitinstrukturen.— Verh. Dtsch. zool. Ges., 1922, S. 73—74.

McAlpine J. F. First record of Calyptrate flies in the Mesozoic era (Diptera: Calliphoridae).— Canad. Entomol., 1970, vol. 102, N 3, p. 342—346.

MacKay M. R. Lepidoptera in Cretaceous Amber.— Science, 1970, vol. 167, N 3917, p. 379—380.

McKittrick F. A. Evolutionary studies of cockroaches.— Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., 1964, N 382, 197 p.

MacLeod E. G. Studies on the systematics of the Berothidae. Pt 1. A reclassification of the genus Sphaeroberotha Návas with a critique of the taxonomic characters used in the Berothinae (Neuroptera).— Psyche, 1967, vol. 74, N 4, p. 342—352.

MacLeod E. G. The Neuroptera of the Baltic amber. 1. Ascalaphidae, Nymphidae

and Psychopsidae.— Psyche, 1970, vol. 77, N 2, p. 147—180.
Malicky H. Trichoptera (Köcherfliegen).— Handb. Zool., Berlin, 1972—1973, Bd. 4, H. 2, S. 1—55.
Marks E. P., Lawson F. A. A comparative study of the Dictyopteran ovipositor.— J. Morphol., 1962, vol. 111, N 2, p. 139—171.
Martynov A. B. (Мартынов А. В.) Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution.— Ztschr. Morphol. Ökol. Tiere, 1925a, Bd. 4, S. 465—501.
Martynov A. B. (Мартынов А. В.) To the knowledge of fossills from Jurassic beds in Turkestan.— Bull. Acad. Sci. Russie, 1925, p. 569—598.
Martynov A. B. (Мартынов А. В.). Über eine neue Ordnung der fossilen Insekten, Miomoptera nov.— Zool. Anz., 1927, Bd. 72, Heft. 3/4, S. 99—109.
Martynov A. B. (Мартынов А. В.). Permian fossil insects of North-East Europe. Труды Геол. музея АН СССР, 1928, вып. 4, с. 1—118.
Martynov A. B. (Мартынов А. В.) Permian fossil insects from Tikhije Gory, order Miomoptera.— Изв. АН СССР. Отд. физ.-мат. наук, 1930, с. 951—975, 1115—1134.
Matsuda R. Morphology and evolution of the insect thorax.— Mem. Entomol. Soc. Canada, 1970, N 76, 431 p.
Matthews J. V. A paleoenvironmental analysis of three Late Pleistocene Coleopterous assemblages from Fairbanks, Alaska.— Quaest. Entomol., 1968, vol. 4, p. 202—204.
Matthews J. W. A preliminary list of insect fossils from the Beaufort formation, Meighen Island, District of Franklin.— Geol. Surv. Canada, 1973, Pap. 74—1, pt A, p. 203—206.
Meinander M. Fossil Coniopterygidae (Neuroptera).— Notulae entomol., 1975, vol. 55, p. 53—57.
Meyn L. Der Bernstein der norddeutschen Ebene auf zweiter, dritter, vierter, fünfter und sechster Lagerstätte.— Z. Dtsch. geol. Ges., 1876, Bd. 28, S. 171—198.
Mockford E. Fossil insects of the order Psocoptera from Tertiary amber of Chiapas, Mexico.— J. Paleontol., 1969, vol. 43, N 5, p. 1267—1273.
Mound L. A., O'Neil K. Taxonomy of the Merothripidae with ecological and phylogenetic considerations (Thysanoptera).— J. Natur. Hist., 1974, vol. 8, p. 481—509.
Muggoch H., Walten J. On the dehiscence of the antheridium and the part played by surface tension in the dispersal of spermatocytes in Bryophyta.— Proc. Roy. Soc. London B, 1942, vol. 130, N 861, p. 448—461.
Osborne P. J. The insect faunas of the organic deposits with the wandle gravels.— Proc. Croydon Natur. Hist. and Sci. Soc., 1971, vol. 14, N 7, p. 162—175.
Paclt J. Grundsätzliches zur Chorologie und Systematik der Felsenspringer.— Zool. Anz., 1972, Bd. 188, H. 6/5, S. 422.
Parsons M. C. Modifications of the food pumps of Hydrocorisae (Heteroptera).— Canad. J. Zool., 1966, vol. 44, N 4, p. 585—620.
Pearman J. W. The taxonomy of the Psocoptera: preliminary sketch.— Proc. Roy Entomol. Soc. London. B, 1936, vol. 5, p. 58—62.
Penny N. D. Evolution of the extant Mecoptera.— J. Kansas Entomol. Soc., 1975, vol. 48, N 3, p. 331—350.
Peus F. Über die beiden Bernstein — Flöhe (Insecta, Siphonaptera).— Paläeontol. Z., 1968, Bd. 42, N 1/2, p. 62—72.
Pierce W. D. A crystallized millipede from volcanic rock in a well.— Bull. S. Calif. Acad. Sci., 1945, vol. 44, pt 1, p. 1—2.
Pierce W. D. Fossil arthropods from onyx-marble. 1—3.— Bull. S. Calif. Acad. Sci., 1950, vol. 49, pt 2, p. 101—104.
Pierce W. D. Fossil arthropods from onyx-marble. 4—9.— Bull. S. Calif. Acad. Sci., 1951, vol. 50, pt. 1, p. 34—49.
Pierce W. D. The growing importance of paleoentomology.— Proc. Entomol. Soc. Wash., 1961, vol. 63, pt 3, p. 211—217.
Pierce W. D. Fossil arthropods of California. 26. Three new fossil insect sites in California.— Bull. S. Calif. Acad. Sci., 1965, vol. 64, pt. 3, p. 157—162.
Pinto I. D. Late Palaeozoic insects and crustaceans from Paraná Basin and their bearing on chronology and continental drift.— An. Acad. brasil. cienc. 1972, vol. 44, suppl., p. 245—261.
Plumstead E. P. The influence of the plants and environment on the developing animal life of Karroo times.— S. Afr. J. Sci., 1963, vol. 59, p. 135—145.
Popov A. Über die präimaginalen Stadien paläarktischer Vertreter der Ordnung Neuroptera und Versuch einer neuen systematischen Gruppierung der Familien mit Rucksicht auf ihre morphologischen und ökologischen Besonderheiten.— Изв. зоол. ин-та с музей. Бълг. АН, 1973, ч. 37, с. 79—101.
Popov Y. A., Wootton R. J. The Upper Liassic Heteroptera of Mecklenburg and Saxony.— Syst. Entomol., 1977, vol. 2, N 4, p. 333—351.
Potonié R. Zur Paläobiologie der karbonischen Pflanzenwelt.— Naturwissenschaften, 1953, Bd. 40, N 4, S. 119—127.
Priensner H. Bernstein — Thysanopteren. 1.— Entomol. Mitt., 1924, Bd. 13, N 4/5, S. 130—151.
Priesner H. Bernstein — Thysanopteren. 2.— Bernst.-Forsch., 1929, H. 1, S. 111—138.
Priesner H., Quievreux F. Thysanoptères des couches de potasse du Haut—Rhin.— Bull. Soc. géol. France. Ser. 5, 1935, vol. 5, p. 471—477.
Priesner H. Genera Thysanopterarum.— Bull. Soc. Fouad 1er Entomol., 1949, vol. 33, p. 31—157.
Princis K. Zur Systematik der Blattarien.— Eos, 1960, vol. 36, p. 427—449.
Richardson E. S. Pennsylvanian invertebrates of the Mazon Greek Area, Illinois.—

Fieldiana: Geol., 1956, vol. 12, N 1/4, p. 3—76.
Riek E. F. Fossil Mecopteroid insects from the Upper Permian of New South Wales.— Rec. Austral. Mus., 1953, vol. 23, N 2, p. 55—87.
Riek E. F. Further triassic insects from Brookvale, N. S. W. (Orders Orthoptera Saltatoria, Protorthoptera, Perlaria).— Rec. Austral. Mus., 1954, vol. 23, N 4, p. 161—166.
Riek E. F. Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland.— Austral. J. Zool., 1955, vol. 3, N 4, p. 654—691.
Riek E. F. Undescribed fossil insects from the Upper Permian of Belmont, New South Wales (with an appendix listing the described species).— Rec. Austral. Mus., 1968, vol. 27, p. 303—310.
Riek E. F. Lower Cretaceous fleas.— Nature. 1970a, vol. 227, N 5259, p. 746—747,
Riek E. F. Fossil history.— In: The Insects of Australia. Melbourne Univ. Press, 1970b, p. 168—188.
Riek E. F. Mecoptera.— In: The Insects of Australia. Melbourne Univ. Press, 1970c, p. 636—646.
Riek E. F. Fossil insects from the Upper Permian of Natal, South Africa.— Ann. Natal. Mus., 1973, vol. 21, N 3, p. 513—532.
Riek E. F. A fossil insect from the Dwyka Series of Rhodesia.— Palaeontol. afr., 1974a, vol. 17, p. 15—17.
Riek E. F. Upper Triassic insects from the Molteno «Formation», South Africa.— Palaeontol. afr., 1974b, vol. 17, p. 19—31.
Riek E. F. Neosecoptera, a new insect suborder based on specimen discovered in the Late Carboniferous of Tasmania.— Alcheringa, 1976a, vol. 1, N 2, p. 227—234.
Riek E. F. New Upper Permian insects from Natal, South Africa.— Ann. Natal. Mus., 1976b, vol. 22, N 3, p. 755—789.
Roback S. S. A classification of the muscoid caliptrate Diptera.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1951, vol. 44, p. 327—361.
Rohdendorf B. B. (*Родендорф Б. Б.*) Paläontologie.— In: Handbuch der Zoologie. Bd. 4. Arthropoda — 2 H. Insecta 1. 1969, T. /3. 27 S.
Rohdendorf B. B. (*Родендорф Б. Б.*) The History of Palaeoentomology.=History of Entomology.— Ann. Rev. Entomol., Palo Alto, 1973, p. 155—170.
Rohdendorf B. B. (*Родендорф Б. Б.*) The historical development of Diptera. Edmonton, 1974, 350 p.
Roesler R. Die Gattungen der Copeognathen.— Stettin. entomol. Ztg., 1944, Bd. 105, S. 117—166.
Roselt G., Feustel H. Ein Taxodiaceenholz aus der Mitteldeutschen Braunkohle mit Insektenspuren und- Resten. Geologie, 1960, Bd. 9, S. 84—91.
Ross E. S. Embioptera.— In: The insects of Australia. Melbourne Univ. Press, 1970a, p. 360—366.
Ross E. S. Biosystematics of the Embioptera.— Annu. Rev. Entomol., 1970b, vol. 15, p. 157—172.
Ross H. H. The evolution and past dispersal of the Trichoptera.— Annu. Rev. Entomol., 1967, vol. 12, p. 169—206.
Rothschild M. Recent advances in our knowledge of the Order Siphonaptera.— Annu. Rev. Entomol., 1975, vol. 20, p. 241—260.
Rundle A. J., Cooper J. Occurrence of a fossil insect larva from the London clay of Herne Bay, Kent.— Proc. Geol. Assoc., 1971, vol. 82, N 2, p. 293—295.
Schaefer C. W. Heteropteran trichobotria (Hemiptera: Heteroptera).— Intern. J. Insect. Morphol. and Embryol., 1975, vol. 4, N 3, p. 193—264.
Schliephake G. Beitrag zur phylogenetischen Systematik bei Thysanoptera (Insekta).— Beitr. Entomol., 1975, Bd. 25, S. 5—13.
Schlüter T. Nachweis verschiedener Insecta — Ordines in einem mittelkretazischen Harz Nordwestfrankreichs.— Entomol. germ., 1975, Bd. 1, N 2, S. 151—161.
Scudder S. H. The Tertiary insects of North America.— Rept U. S. Geol. Surv., 1890, vol. 13, p. 1—734.
Scudder S. H. Insects.— In: Zeiller R. Flore fossile ges gites de charbon du Tonkin. Paris, 1903, p. 229—232.
Silvestri F. Die Thysanuren des baltischen Bernsteins.— Schr. phys.-ökol. Ges. Königsberg, 1912, Bd. 53, S. 42—66.
Simpson G. G. Mammals and land bridges.— J. Wash. Acad. Sci., 1940, vol. 30, p. 137—163.
Skalski A. W. Notes on present status of botanical and zoological studies of ambers.— Studi e Ricerche sulla problematica dell'ambra, Atti della cooperazione interdisciplinare Italo — Polacca, Roma, 1975, vol. 1, p. 153—175.
Skalski A. W. Les Lépidoptères fossiles de l'ambre. État actuel de nos connaisances.— Linneana belg., 1976, vol. 6, N 7, p. 154—168; N 8, p. 195—208.
Smart J., Hughes N. F. The insect and the plant: progressive palaeoecological integration.— In: Insect/ Plant relationships: Symp. (London, 1971). Oxford, 1972, p. 143—155.
Smithers C. N. The classification and phylogeny of the Psocoptera.— Austral. Zool., 1972, vol. 19, p. 1—351.
Smreczynski S. Bemerkungen zu den von M. Lomnicki aus Borysław beschriebenen pleistozänan Rüsselkäfer.— Pol. pis. entomol., 1939, t. 16—17, s. 37—41.
Snodgrass R. E. The thoracic mechanism of grasshoppers and its antecedents.— Smiths. Misc. Collect., 1929, vol. 82, N 2, 111 p.
Stach J. Owady bezskrydle (Apterygota) z bursztynu baltickiego.— Przegl. zool., 1972, t. 16, z. 4, s. 416—420.
Stannard L. J. The thrips or Thysanoptera, of Illinois.— Bull. Illinois Natur. Hist. Surv., 1968, vol. 29, art. 4, p. 215—552.
Statz G. Über neue Funde von Neuropteren, Panorpaten und Trichopteren aus dem tertiären Schiefern von Rott am

Siebengebierge.— Decheniana, 1936, Bd. 93, S. 208—255.
Steinmann H. Suprageneric classification of Dermaptera.— Acta zool. Acad. sci. hung., 1975, vol. 21, pt 1—2, p. 195—220.
Strassen zur R. Fossile Fransenflüger aus mesozoischem Bernstein des Libanon (Insecta: Thysanoptera).— Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. A (Biol.), 1973, № 256, S. 1—51.
Štys P. Thaumastellidae — a new family of Pentatomoid Heteroptera.— Acta Soc. entomol. Čechōslov., 1964, t. 61, p. 238—243.
Štys P., Kerzhner J. The rank and nomenclature of higher taxa in recent Heteroptera.— Acta entomol. bohemosl., 1975, t. 72, N 2, p. 65—79.
Svensson B. W., Tjeder B. Check-list of the Trichoptera of North-Western Europe.— Entomol., scand., 1975, vol. 6, p. 261—274.
Szelegiewicz H. Cechy autapomorficzne w budowie skrzydel Sternorrhyncha (Hemiptera) i ich znacznie dla oceny paleozoicznych przedstawicieli tej grupy pluskwiaków.— Ann. zool., 1971, t. 29, N 2, s. 15—81.
Szelegiewicz H., Popov Ju. A. Revision der fossilen «Permaphidopsidae» aus dem Perm der UdSSR (Hemiptera: Sternorrhyncha).— Entomol. germ., 1978, Bd. 4, H. 3/4, S. 234—241.
Talent J. A., Duncan F. M., Handby P. L. Early cretaceous feathers from Victoria.— Emu, 1966, vol. 66, p. 81—86.
Tillyard R. J. The Panorpoid Complex.— Proc. Linnean Soc. N. S. W., 1918—1919, vol. 43, p. 286—319, 626—657; vol. 44, p. 533—718.
Tillyard R. J. Mesozoic insects of Queensland. N 55 Mecoptera the new order Paratrichoptera and additioons to Plannipennia.— Proc. Linnean Soc. N. S. W., 1919, vol. 44, pt 1, p. 104—112.
Tillyard R. J. An insect wing in a crystal of selenite (order Orthroptera).— Rec. Geol. Surv. N. S. W., 1922a, vol. 10, p. 205—207.
Tillyard R. J. Mesozoic insects of Queensland. N 9. Orthoptera and additions to Protorthoptera, Odonata, Hemiptera and Plannipennia.— Proc. Linn. Soc. N. S. W., 1922b, vol. 47, N 4, p. 447—470.
Tillyard R. J. Upper Permian Coleoptera and a new order from the Belmont beds, New South Wales.— Proc. Linnean Soc. N. S. W., 1924a, vol. 49, p. 429—435.
Tillyard R. J. Kansas Permian insects. 8. The new order Protohymenoptera.— Amer. J. Sci., 1924b, vol. 8, ser. 5, N 44, p. 111—122.
Tillyard R. J. Fossil insects in relation to living forms.— Nature, 1926a, p. 4—7.
Tillyard R. J. Kansas Permian Insects. 8. The order Copeognatha.— Amer. J. Sci., 1926b, vol. 11, p. 315—349.
Tillyard R. J. Kansas Permian insects. Pt 10—11. The new order Protoperlaria: a study of the typical genus Lemmatophora Sellards.— Amer. J. Sci., 1928, vol. 16, p. 189—220, 313—348.
Tillyard R. J. The evolution of the order Odonata.— In: Proc. 4th Intern. Congr. Entomol. (Ithaca, 1928). Naumburg, 1929, p. 543—545.
Tillyard R. J. Upper Permian insects of New South Wales. Pt 5. The order Perlaria or stone-flies.— Proc. Linn. Soc. N. S. W., 1935, vol. 60, p. 385—391.
Tillyard R. J. Kansas Permian insects. Pt 17. The order Megasecoptera and additions to the Palaeodictyoptera, Odonata, Protoperlaria, Copeognatha and Neuroptera.— Amer. J. Sci., 1937a, vol. 33, N 195, p. 81—110.
Tillyard R. J. Kansas Permian insects. Pt 18. The order Embiaria.— Amer. J. Sci., 1937b, vol. 33, N 196, p. 241—251.
Tillyard R. J. Kansas Permian insects. Pt 19. The order Protoperlaria. The family Probnisidae.— Amer. J. Sci., 1937c, vol. 33, N 198, p. 401—425.
Ulmer G. Die Trichopteren des Baltischen Bernsteins.— Beitr. Natur. Preuss. phys.— ökon. Ges. Königsberg, 1912, Bd. 10, S. 1—380.
Voigt E. Weichteile an fossilen Insekten aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle (Saale).— Nova acta leopold., N. F., 1938, Bd. 6, S. 1—38.
Voigt E. Ein Haareinschlus mit Phthirapteren-Eiern im Bernstein.— Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, 1952, H. 21, S. 59—74.
Völkel H. Ein einzigartiger Insektenfund aus dem niederrheinischen Kupferschiefer.— Kosmos (BRD), 1959, Bd. 55, N 9, S. 392—395.
Waterlot G. Bassin houiller de la Sarre et de la Lorraine. 2. Fauna fossile. Étude de la faune continentale du terrain houiller Sarro-Lorrain.— Etud. Gîtes min. France, Lille, 1934, p. 1—317.
Watson J. A. L. Apterygota.— In: The Insects of Australia. Melbourn Univ. Press 1970.
Weidner H. Die Bernstein-Termiten der Sammlung des Geologischen Staatsinstituts Hamburg.— Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, 1955, H. 24, S. 55—74.
Weidner H. Einige interessante Insektenlarven aus der Bernsteininklusen Sammlung des geologischen Staatsinstituts Hamburg (Odonata, Coleoptera, Megaloptera, Planipennia).— Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg, 1958, H. 27, S. 50—68.
Weidner H. Zoraptera.— Handb. Zool. Berlin, 1970, Bd. 4, H. 2, T. 2. Beitr. 15, S. 1—12.
Whalley P. New taxa of fossil and recent Micropterygidae with a discussion of their evolution and a comment on the evolution of Lepidoptera (Insecta).— Ann. Transvaal Mus., 1978, vol. 31, N 8, p. 71—90.
Whiting P. W. The problem of reversal of male haploidy by selection.— Biol. Bull., 89—191.
Willmann R. K. Zur systematischen Stellung von Austropanorpa (Insecta, Mecoptera) aus dem Alttertiär Australiens.— Paläontol. Z., 1977, Bd. 51, H. 1/2, S. 12—18.

Willmann R. Mecoptera (Insecta, Holometabola).— In: Fossilium catalogus. Animalia. Pars 124/ Ed. F. Westphal. Hague: W. Junk, bv. Publ., 1978, s. 1—139.
Wilson E. O. The Insect Societies. Cambridge: Belknap Press, 1971.
Wootton R. J. The evolution of insects in fresh water ecosystems.— Essays in Hydrobiol., Exeter, 1972, p. 69—82.
Wygodzinski P. A note on a fossil Machilid (Microcoryphia) from the amber of Chiapas, Mexico.— Univ. Calif. Publ. Entomol., 1971, pt 63, N 2, p. 101—102.
Zalessky M. D. (*Залесский М. Д.*) Sur un nouvel insecte neuroptéroide du Pèrmien du bassin de Kama.— Bull. Soc. entomol. France ser. 4, 1928, t. 28, p. 381—385.
Zalessky G. (*Залесский Ю. М.*) Nouveaux insectes pèrmiens de l'ordre des Embioidea.— Ann. Soc. géol. Nord., 1938, v. 63, p. 62—81.
Zeuner F. E. Die Insektenfauna aus dem Böttinger Marmors.— Fortschr. Geol. und Paläontol., 1931, Bd. 19, S. 247—406.
Zeuner F. E. Die Stammesgeschichte der Käfer.— Paläontol. Z., 1933, Bd. 15, S. 280—441.
Zeuner F. E. Fossil Orthoptera Ensifera. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.), 1939.
Zeuner F. E. A Triassic insect fauna from the Molteno beds of South Africa.— Verh. XI. Intern. Kongr. Entomol. (Wien, 1960). Wien, 1961, Bd. 1, S. 304—306.
Zwick P. Insekta: Plecoptera. Phylogenetisches System und Katalog. Das Tierreich, Lief. 94. Berlin: New York: Walter de Gruyter, 1973.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Aboilus 169
Acalyptrata 219
Acanaloniidae 68
Acanthocnemididae 83
Acanthosomatidae 62
Acrididae 167, 171, 180
Acridina 166, 167, 169, 170, 171
Acridoidea 167, 171
Acrindusia 109
Acroceridae 119
Actinoscytinidae 64
Actinoscytinomorpha 60
Adelgidae 68
Adephaga 78, 229
Adiphlebiidae 138
Aenigmatodes 43
Aenigmephemeridae 32, 34, 36
Aenigmidelia 135
Aeolothripidae 71, 205
Aeolothripoidea 71, 72
Aerophasmatidae 167, 173
Aeroplanidae 167, 173
Aeroplanoidea 167, 172, 205
Aeschnidiidae 131, 133
Aeshnidae 132, 133, 134, 235
Aeshnoidea 129
Agathiphagidae 110
Agogoblattina 138
Agromyzoidea 113, 120
Aktassiidae 131
Aktassoblatta 142
Aleurodoidea 59, 62, 68, 205
Allacrotelsa 23
Alleculidae 208
Alloraphidiidae 86, 88
Alydidae 61
Alysiinae 119
Anaxyelidae 126
Anophelini 239
Amatidae 112
Ameghinoa 223
Ametropodidae 32, 35
Ampeliptera 37, 43, 189
Amphibiocorisae 58, 60
Amphientomomorpha 52, 55, 57
Amphientomoidea 52, 56
Amphipterygidae 132
Angaragabus 229
Anisopodoidea 113, 117, 118, 121
Anisoptera 131, 232
Anisozygoptera 132
Anoplura 53
Annulipalpia 106, 107
Anomalogrammatidae 39
Antarctoperlaria 156, 160
Anthocoridae 68
Anthracoptilidae 138
Anthracothremmatidae 138
Antipodoeciidae 105
Apachelytridae 161
Apachelytron 161
Apachyoidea 163
Apachyidae 163
Aphaniptera 100
Aphididae 68, 69, 180
Aphidina 58, 59, 60, 184, 205
Aphidocallis 68
Aphidoidea 59, 62
Aphidomorpha 58, 59
Aphodiinae 215, 219
Aphodius 222
Aphthoroblattina 136
Apinae 219
Apioceridae 119
Apocrita 120, 125
Apsidoneuridae 39
Apterygota 19, 21, 22
Aradidae 65, 67
Aradoidea 59, 65
Archaecorixinae 68
Archaemioptera 74
Archaeobehningia 33, 36, 229
Archaeognatha 23, 24
Archaetiphe 144
Archegocimicidae 67
Archelytridae 161
Archescytina 60
Archescytinidae 37, 38, 60, 66, 195, 196
Archescytinoidea 59
Archescytinomorpha 58, 59, 60
Archexyela 124
Archexyelinae 202
Archidermaptera 162
Archimylacrididae 138, 141, 143
Archimylacridoidea 138, 142, 143
Archipanorpidae 104
Archiplatypalpus 114
Archiprobnisidae 152
Archipsocidae 54, 56
Archipsocoidea 56
Archipsyllidae 52, 54, 55, 57, 205
Architendipedidae 116
Architemistidae 132, 133
Architipulidae 116
Archizygoptera 131
Archodonata 44, 49
Archostemata 78
Archodiptera 115
Arctolocusta 170
Arctoperlaria 155, 156

Arctopsychidae 105
Arctotypus 130
Arixeniidae 163
Arixeniina 163, 164
Artematopoidea 81
Arthropterus 84
Ascalaphidae 92, 97, 98, 99
Asilidae 119
Asiloidea 113, 119
Asilomorpha 113, 116, 119, 121, 203, 205, 207, 215
Aspidohymenidae 48
Atactophlebiidae 134, 148, 149, 150, 151, 152, 154
Atelocerata 19
Ateluridae 23
Attelabidae 82
Auchenorrhyncha 58
Australimyzoidea 113, 120
Austroidelia 153
Austromerope 103
Austroperlidae 156
Austropanorpa 104
Aulacidae 126
Axymyioidea 113, 117, 118

Baetidae 32, 35, 36
Baetiscidae 32, 34
Baissocorixa 233
Baissodidae 126, 140
Baissoferidae 105, 107, 108
Baissopteridae 86, 88
Bardohymenidae 48
Barroisiblatta 144
Bdellidae 216
Behningiidae 32, 33, 36, 229
Belmontiidae 103
Belostomatidae 61, 66
Beraeidae 105
Bernea 68
Berothidae 92, 94, 98
Bethyloidea 125, 140, 215
Bethylonymidae 126, 206
Bethylonymoidea 125, 140
Bibionidae 118
Bibionoidea 113, 117, 118, 121
Bibionomorpha 113, 116, 117, 203, 206
Bintoniellidae 167
Bittacidae 101, 104, 201, 206
Bivalvia 224
Blaberidae 140, 143, 144
Blaberoidea 140, 142, 143, 144
Blattariae 136, 138
Blattellidae 140, 143
Blattelytridae 161
Blattida 3, 27, 136, 138, 192
Blattidae 136, 144
Blattidea 27, 135, 144
Blattina 140, 142, 144
Blattinopseida 27, 38, 40, 41, 191, 196, 198, 201
Blattinopseidae 40, 41, 138
Blattinopsis 40, 41
Blattogryllidae 117, 150, 153, 154
Blattoidea 140, 142, 143
Blattomerope 103
Blattula 144
Blephariceridae 115
Blephariceroidea 113
Blephariceromorpha 113, 115
Bolbomyiidae 119
Bolitophilidae 117
Bombycoidea 111, 112, 180
Bombyliidae 119, 121, 178, 214, 219
Bombyliodea 113, 119
Boreidae 100, 101, 103
Bostrychidae 16
Brachycentridae 105
Braconidae 16, 212, 215, 219, 223
Brachyderinae 222
Braulidae 115
Brauloidea 113
Braulomorpha 113, 115
Breyeriidae 44, 45
Brongniartiellidae 96
Bruchidae 84
Bruchomyiidae 117
Buprestidae 82, 83, 178
Burmitembia 149

Cacurgidae 30, 41
Cacurgoidea 150
Caecilioidea 56
Caelifera 166
Caenidae 32, 34, 36, 235
Caenoidea 32, 34
Caesalpiniaceae 13
Calamoceratidae 105, 107, 238
Callaphididae 67, 68, 205
Calliduloidea 111
Callimokaltanidae 131
Calocidae 105
Caloneura 38, 39
Caloneurida 27, 37, 38, 85, 191, 196, 198, 201
Caloneuridae 38, 39
Caloneuridea 27, 28, 37, 38
Caloneurodea 38
Calopsychops 94
Calopterygidae 132
Calopterygoidea 129, 132, 134
Calosoma 84
Calopsocoidea 56
Calvertiellidae 44, 45, 195
Calyptrata 215, 219
Campylopteroidea 129
Campylopteridae 131
Camptoneuritidae 152
Campterophlebiidae 133
Canadaphididae 68
Cantacaderinae 68
Capniidae 156, 158, 159
Carabidae 78, 80, 81, 83, 84, 215
Carabina 77, 78, 80, 81, 83, 203, 207, 227, 229
Carabinae 83
Carabomorpha 78, 80, 82, 83
Carcinophoridae 162
Carcinophoroidea 162, 164
Castnioidea 111
Cecidomyiidae 117, 178
Cecidomyioidea 113, 117
Cephidae 126, 209
Cephoidea 122, 123, 125
Cerambycidae 83, 178
Ceraphronoidea 123, 125, 126
Ceratopogonidae 116, 238
Cercopidae 68, 69
Cercopoidea 59, 63, 64, 67
Cerophytidae 83, 214, 215
Cetoniinae 83, 221
Chaeteessidae 136, 137, 209
Chalcididae 219
Chalcidoidea 123, 125, 178, 215, 223
Chaoboridae 114, 116, 117, 121, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 236, 238
Chaoborus 229

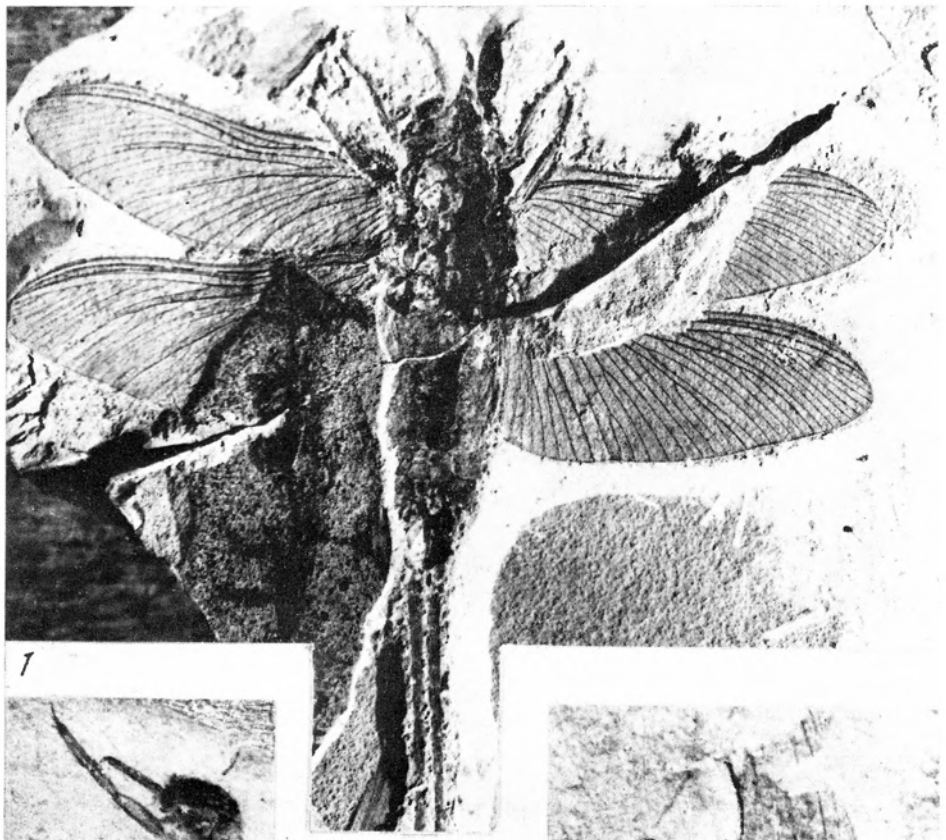
Chauliodinae 89, 232
Chauliosialis 89
Cheliphlebiidae 138
Cheliochidae 163
Chelopteridae 152, 153
Chironomaptera 114, 233
Chironomapterinae 116, 121, 229
Chironomidae 18, 116, 121, 178, 229, 231, 233, 234, 237, 238
Chironominae 139, 231, 235, 238
Chironomoidea 113, 116, 229
Chironomus 239
Chlorocyphidae 132
Chlorolestidae 132
Chloroperlidae 156, 159
Chloropidae 220
Chloropoidea 113, 120
Choristidae 104, 177, 209
Chresmoda 173
Chresmodella 173
Chresmodidae 67, 173, 208
Chresmodidea 173
Chromarciidae 32, 34
Chrysolina 222
Chrysomelidae 83, 84, 205, 222
Chrysomelinae 222
Chrysopidae 96, 98, 99
Cicadellidae 68, 69
Cicadelloidea 59, 63, 64, 67
Cicadidae 64, 68, 214
Cicadina 58, 59, 60, 62, 63, 184
Cicadoidea 59, 63, 64
Cicadomorpha 58, 59, 63
Cicadopsyllidae 67
Cicindelidae 78
Cimicida 3, 27, 37, 58, 195, 196
Cimicidea 3, 37, 38, 58, 148
Cimiciformes 27, 28, 29, 36, 38, 41, 55
Cimicina 58, 59, 60, 64
Cimicoidea 59
Cimicoidea 36, 58
Cimicomorpha 59, 60, 64, 65, 66
Cixiidae 67, 68, 180
Cladochoristidae 105, 107
Clavicornia 206
Cleistogastrinae 203
Cleroidea 215
Clypostemma 233
Cnemidolestes 164
Cnemidolestidae 165
Cobboldia 17
Coccoidea 59, 62
Coenagrionidae 128, 132, 238
Coenagrionoidea 129, 132
Colasposoma 84
Coleorrhyncha 58, 64
Coleophoridae 111
Coleoptera 75, 76
Coleopteroidea 73, 75
Coleoscytidae 67
Collembola 4, 5, 19
Colobasthristidae 65
Compsuridae 32
Conchindusia 109
Conchostraca 109, 224, 233
Coniopterygidae 96, 98
Coniopterygoidea 92
Conopoidea 113, 120
Copeognatha 4, 53
Copromorphoidea 111
Coptoclava 82, 232, 233, 234, 235, 236, 237
Coptoclavidae 81, 82, 83, 229, 236
Cordulegastridae 129
Cordulegastroidea 128, 132
Cordulidae 132, 238
Coreidae 67, 68
Coreoidea 59, 65
Coridiinae 144
Coridiidae 144
Coridioidea 144
Corixidae 66, 67, 68, 233, 237
Corixoidea 59, 229
Corrodentia 4, 53
Corydalida 27, 76, 84, 85, 88
Corydalidae 88, 89, 90, 232, 233
Corydalides 88
Corydiidae 140
Corydioidea 137, 140, 142, 143, 147
Coselia 135
Cossidae 112
Cossoidea 111, 112
Cossoninae 84
Cramptonomyiidae 118
Cretochaulus 89, 90, 232, 233, 236
Cretodytes 83
Cretoneta 36
Cretophasma 173
Cretophasmatidae 167, 173
Cretophormia 120, 121, 215
Cretotaenia 232, 233, 236
Cretevanidae 126
Cretotermes 146
Cryptocerata 60
Cryptocercus 137
Cryptocercidae 140, 143, 144
Cucujoidea 83, 206, 215
Cucujomorpha 81
Culicidae 116, 117, 178, 238
Culcoidea 113, 116, 229
Culicoides 215
Cuneocoridae 67
Cupedidae 80, 83, 84, 180, 203, 207, 208, 209
Cupedina 77, 78, 80, 197, 201, 202, 203, 211, 226, 227
Curculionidae 82, 83, 84, 178, 209, 214, 222
Curculionoidea 80, 81, 82
Cybister 239
Cyclopteridae 103
Cycloristidae 103
Cydnidae 67, 69
Cylindrachetidae 167, 171
Cylindrotomidae 116
Cynipoidea 123, 125
Cyrtosiidae 119

Dacnonypha 100, 110
Danielsiella 165
Dasyleptidae 23, 24
Dasyleptus 22, 24
Delphacidae 68
Demopteridae 152
Dermelytridae 161
Dermaptera 148, 161, 162
Dermapteroidea 148
Dermodermaptera 163
Derus 222
Deuterophlebiidae 115
Deuterophlebioidea 113
Deuterophlebiomorpha 113, 115
Diamphipnoidae 156, 160
Diaphanopterida 27, 49, 51, 195, 198
Diaphanopteridae 49, 51
Diaphanopteridea 37
Diaphanopterodea 43, 51
Diaprepocorinae 68

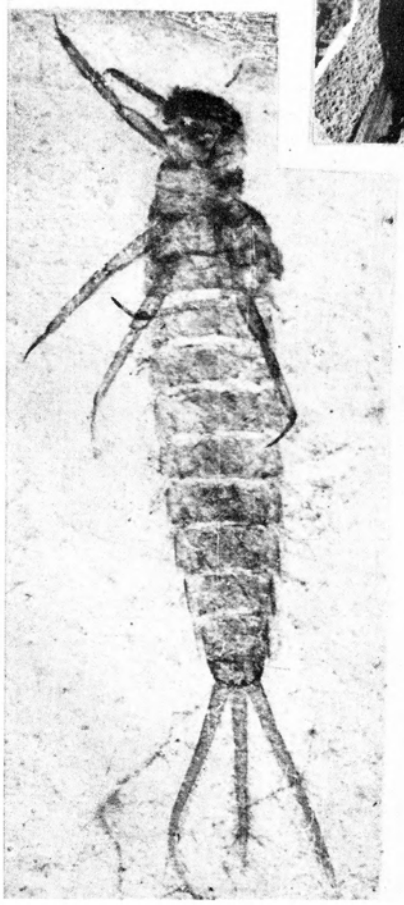
Diapriidae 219
Diaprioidea 123, 125, 178, 215
Diathemidae 49
Dichentomidae 38, 43, 52, 55, 56, 57
Dictyodipteroidea 113
Dictyodipteromorpha 113, 115
Dictyoneurida 3, 27, 30, 40, 44, 45, 46, 47, 49, 189, 191, 194, 195, 224
Dictyoneuridae 45, 46
Dictyoneuridea 27, 36, 37, 43, 189, 195, 198, 224
Dictyopharidae 43, 44, 68
Dictyoptera 136
Diechoblattinidae 140, 142, 144
Dieconeura 164
Dieconeuridae 165
Dilaridae 85
Diploglossata 163
Diplopoda 192
Diplopolyneuroidea 113
Diplopolyneuromorpha 113, 115
Diplura 4, 17, 19
Dipseudopsidae 105
Dipsocoroidea 59, 64
Dipsocoromorpha 60
Diptera 100, 103, 112
Dipterocarpaceae 13
Dismorphoptiliadae 67
Ditaxineuridae 131
Ditaxineuroidea 129
Ditaxineuromorpha 131, 132
Ditrysia 110
Dixamimidae 117
Dixidae 117
Dixoidea 116
Dolichoderinae 127
Dolichopodidae 15, 120, 121
Doterida 49
Doteridae 49
Drepanosiphidae 67
Drosophiloidea 113, 120
Dryinidae 215
Dunbaria 46
Dunstaniidae 67
Dysoneuridae 105, 107, 108
Dytiscidae 83, 235, 237, 238
Dytiscomorpha 78, 80, 81, 82, 83

Ectobiinae 144
Elateridae 81, 82, 83, 178, 208
Elateromorpha 81
Elcana 168
Elcanidae 167, 168
Electrentomidae 56
Electrentomoidea 52, 56
Electrococcus 68
Elektraphididae 68
Elipsocidae 56
Elipsocoidea 56
Elytroneura 180
Elytroneuridae 161
Embiida 27, 148
Embioptera 148
Empheriidae 57
Empididae 114, 119, 120, 206
Empidoidea 113, 119
Enicocephaloidea 59, 64
Enicocephalomorpha 59, 60, 64, 66, 67
Ensifera 166
Entognatha 19
Eobelidae 81, 82, 201, 205, 208
Eoblatta 139
Eoblattida 27, 136, 138, 140, 192, 197
Eoblattidae 138, 139
Eodromeinae 83
Eohesperinus 114
Eohymenidae 39, 40
Eolimnobiidae 116
Eomeropidae 103, 104
Eopleciidae 118
Eopolyneuroidea 113
Eopsylla 54
Eoptychopteroidea 113
Eopsyllidiidae 62, 67
Eoscarterellidae 67
Epactinophlebia 97
Epallagidae 132
Epeoromimidae 32, 34, 36, 228
Epeoromimus 228, 230
Ephemerellidae 32, 34 36
Ephemerelloidea 32, 34
Ephemerida 3, 27, 31, 177
Ephemeridae 32, 36
Ephemeriformes 29, 30, 31
Ephemerina 31
Ephemerinae 30, 31
Ephemeroidea 32, 33
Ephemeropsis 34, 232, 233, 234, 235, 236, 237
Ephialtitidae 124, 126, 208
Epideigmatidae 138
Epimastax 75
Epiophlebiidae 132
Epiophlebiomorpha 132
Epiophlebioidea 129
Epiosmylus 94
Erasipteridae 131
Erasipteron 132, 189
Eremochaetidae 120
Eremochaetoidea 120
Eriocraniidae 111
Eriocraniina 100, 110, 212
Eriocranioidea 212
Eucaenidae 164, 165
Eucaenis 164, 165
Euchauliodidae 89
Eudermaptera 162, 163
Eudiptera 115
Eudoteridae 31, 32
Eugereonidae 44
Euhologna tha 156, 160
Eumastacidae 167, 171
Eumastacoidea 170, 171
Eumecoptera 103
Euparagia 215
Euparagiinae 215
Euremiscidae 149, 152
Euryptilodes 135
Euryptilonidae 150, 152
Eustheniidae 156
Eusthenioidea 156
Euthygramma 38, 39
Euthygrammatidae 39
Euthyplociidae 32
Euthyrraphinae 144
Euxenoperla 157
Evanioidea 123, 125
Evaniomorpha 123, 125
Evenkiidae 30
Evanoidea 126

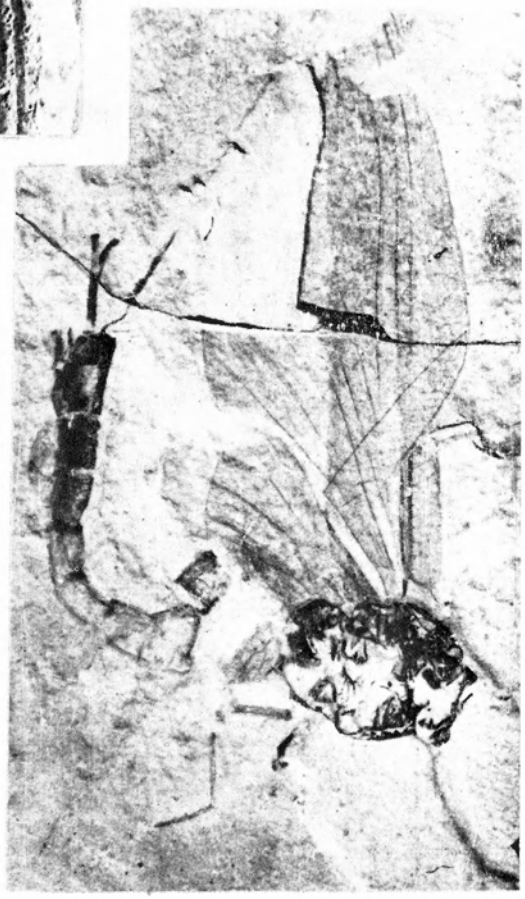
Fatjanopteridae 56
Fayoliella 138
Fibla 88
Flatidae 63, 68, 69
Folindusia 109, 232, 238



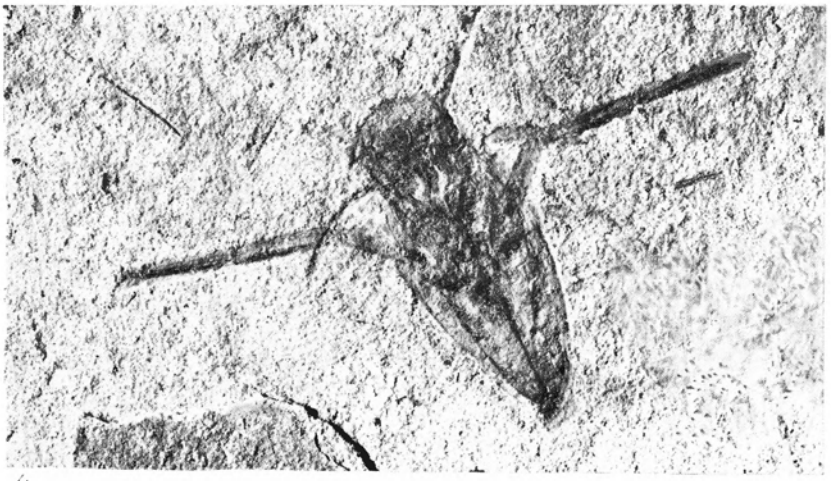
1



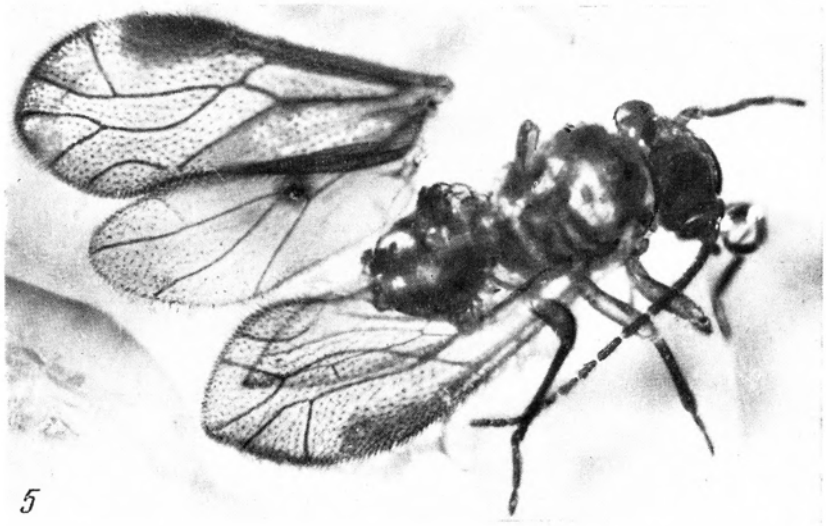
2



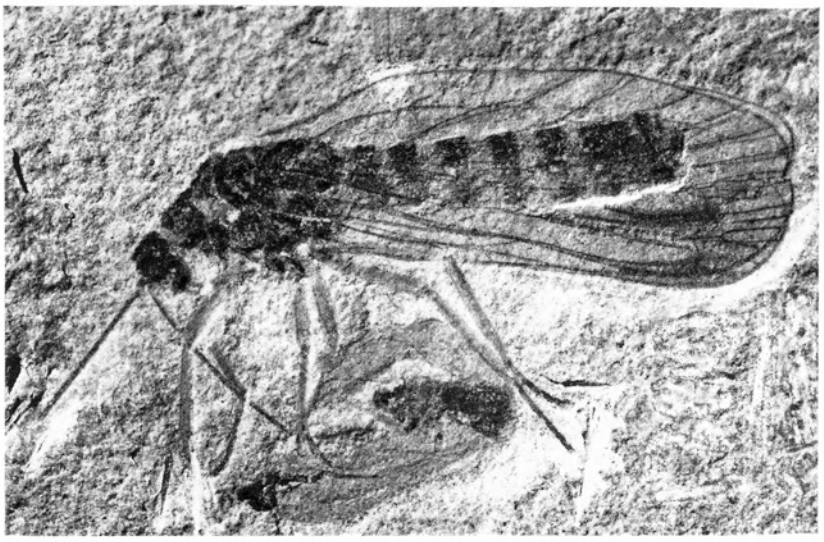
3



4



5





7



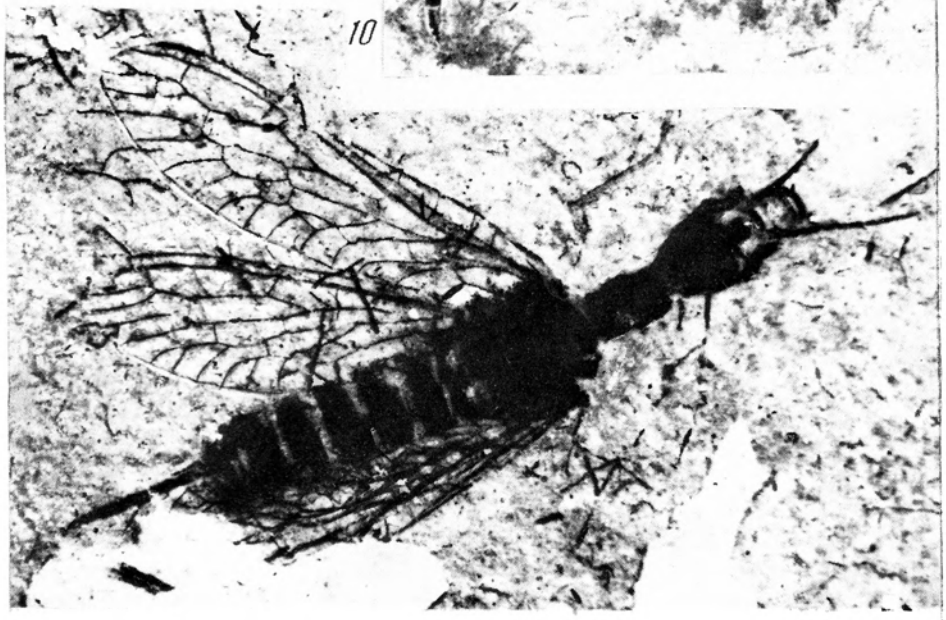
8



9



10



11



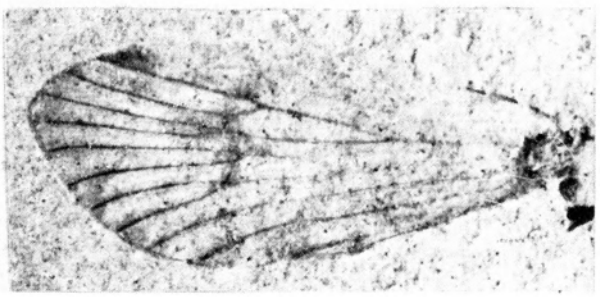
12



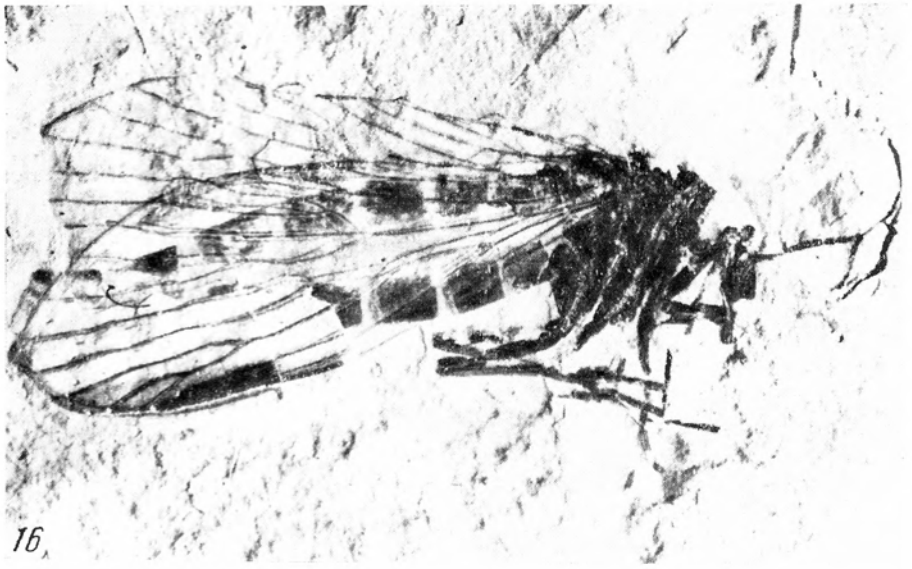
13



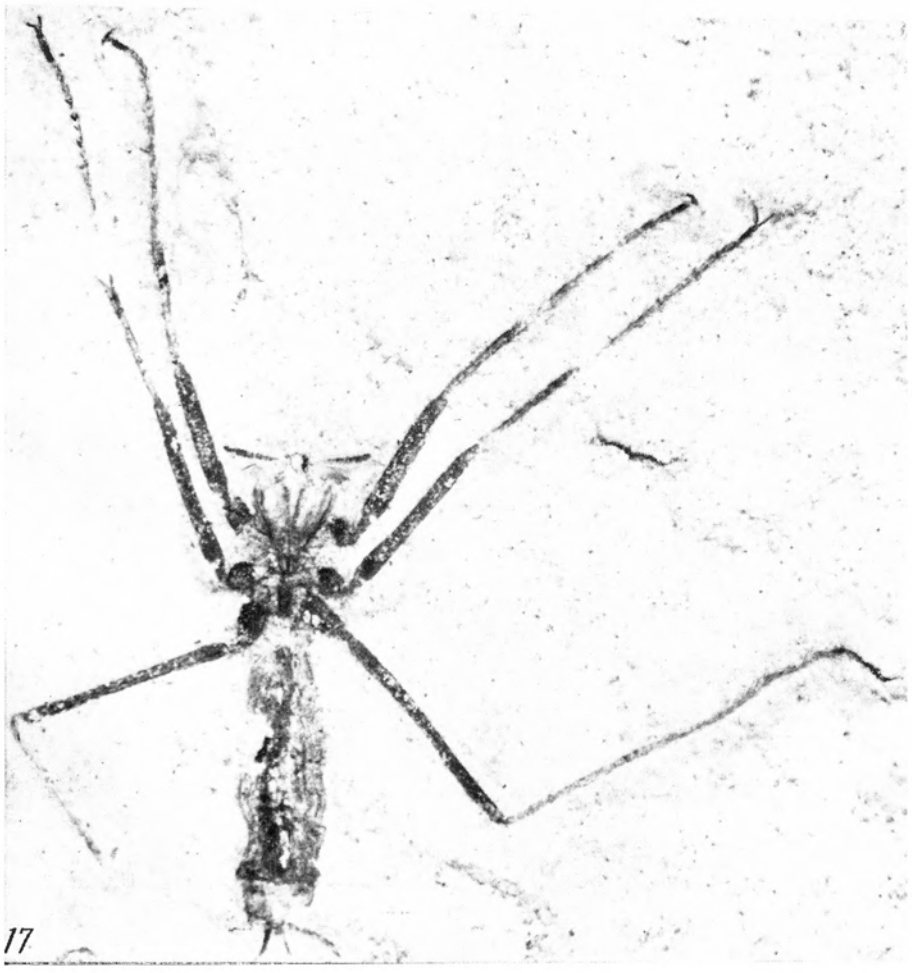
14



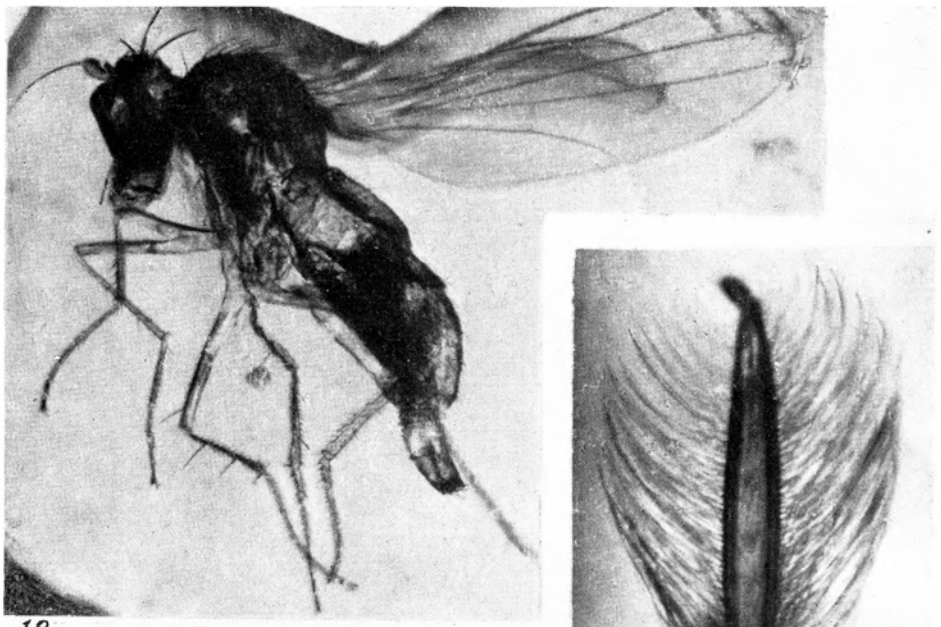
15



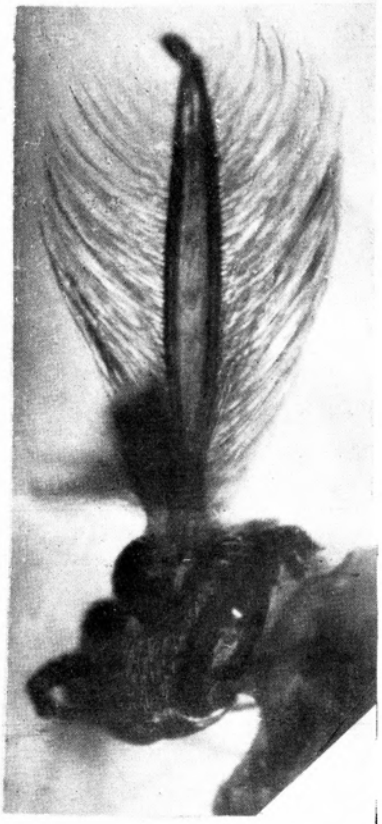
16.



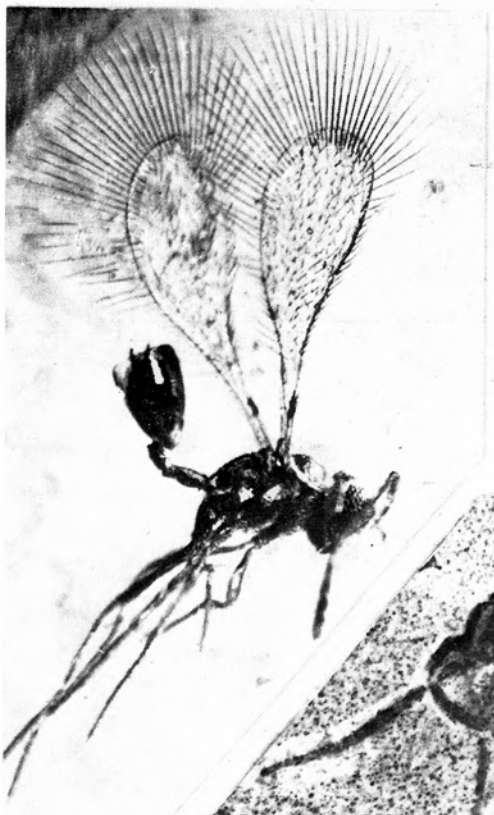
17



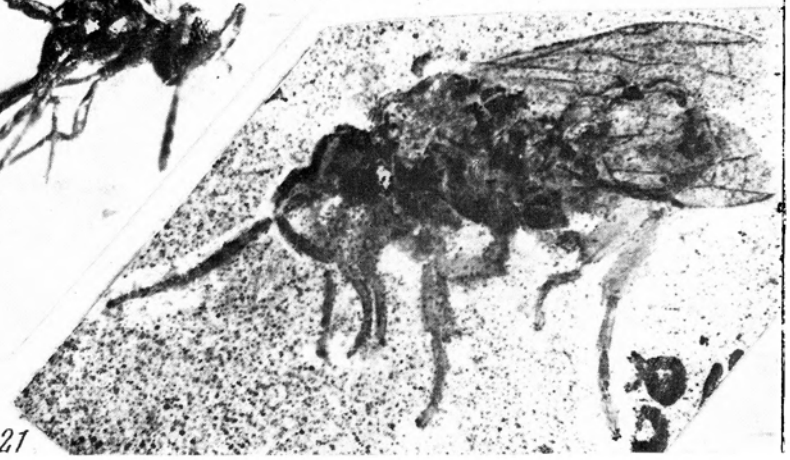
18



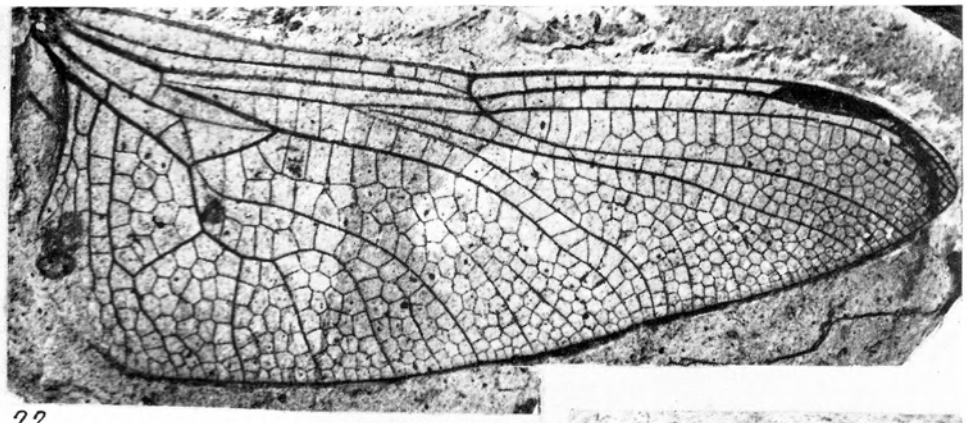
19



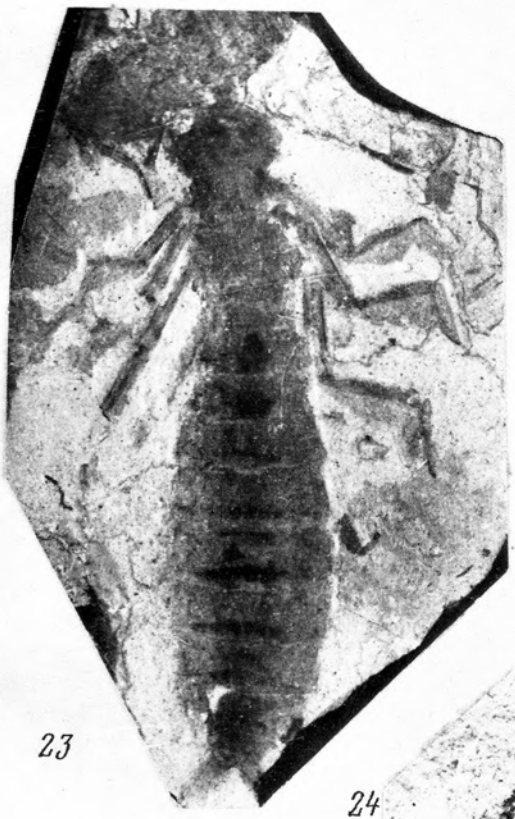
20



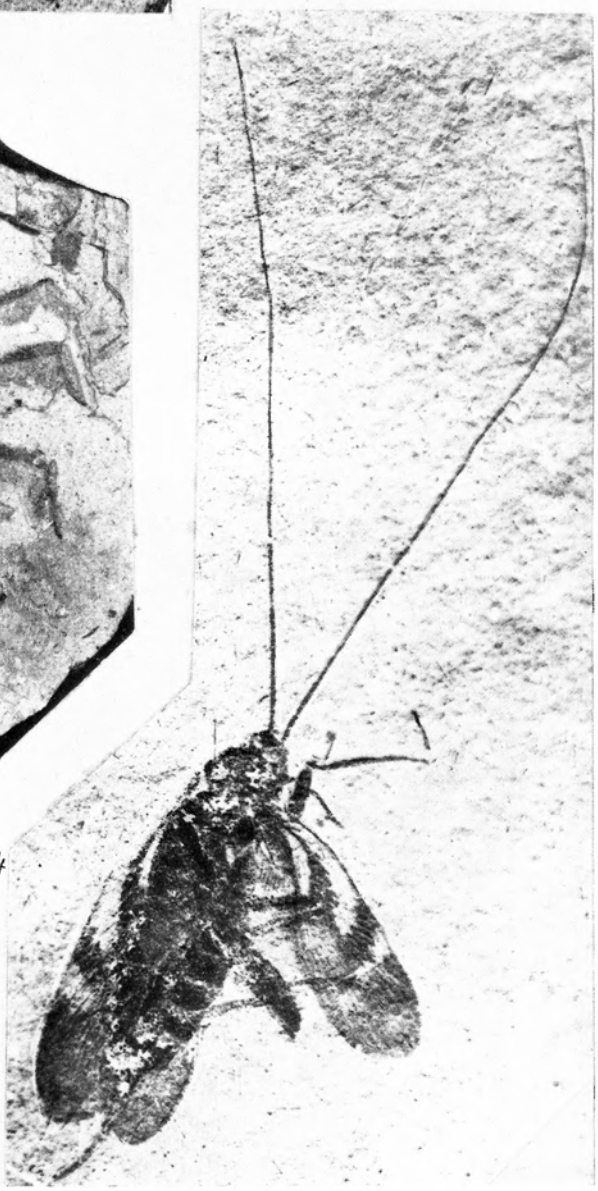
21



22



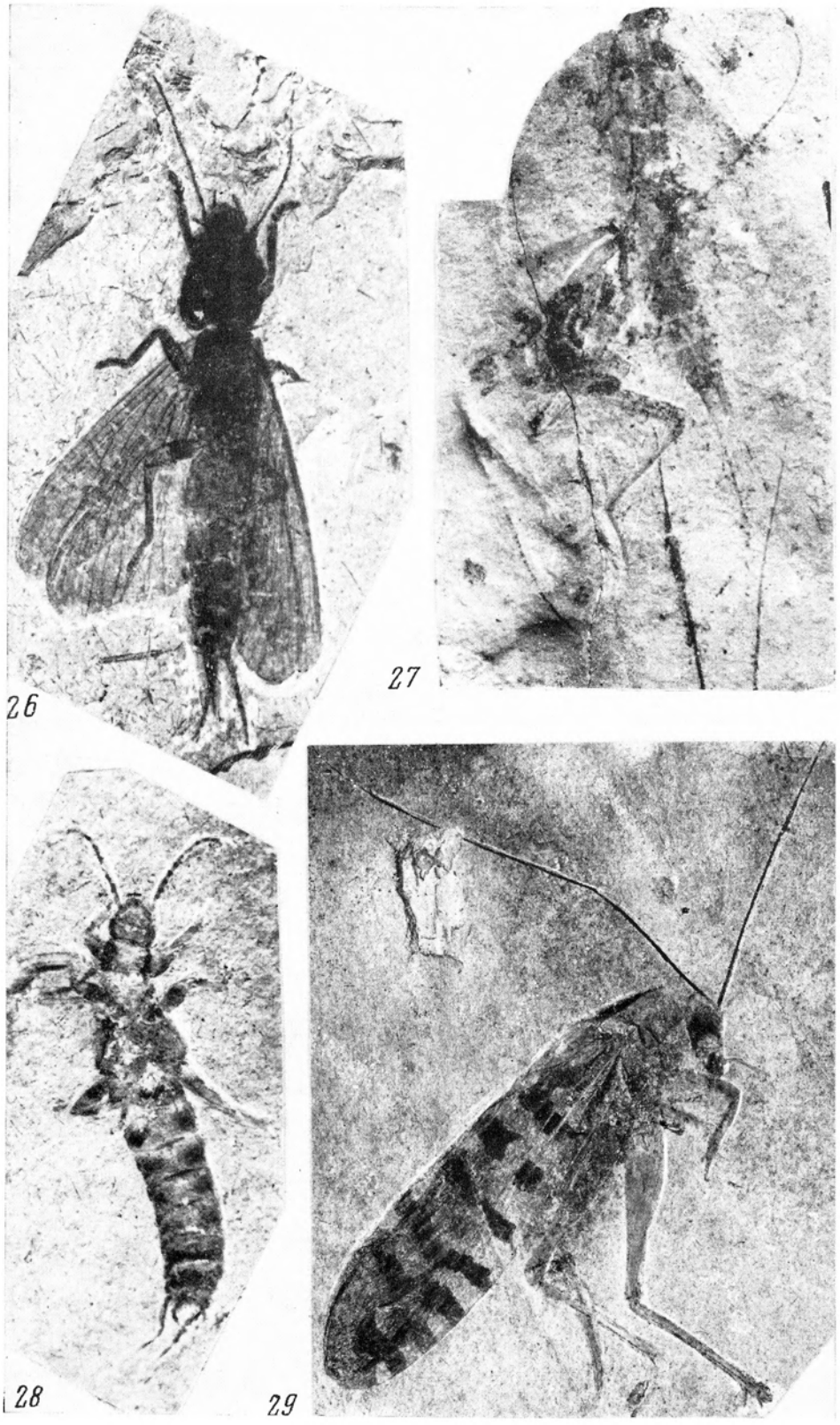
23



24



25



26

27

28

29

Forficulariae 161
Forficulida 3, 27, 148. 161
Forficulidae 163, 164
Forficulina 162. 163. 164
Forficuloidea 163. 164
Formicidae 124. 225
Formicoidea 123. 125
Formicinae 127
Fouqueidae 44. 45
Fulgoridiidae 67. 68
Fulgoroidea 59. 63. 67

Galerimima 84
Galerucinae 222
Gastrophilidae 120, 178
Gastrophiloidea 113
Geadephaga 78
Geinitziidae 152, 154
Gelastocoridae 66
Gelechioidea 111
Genaphididae 67
Genopterygidae 39
Geocorisae 58
Geometridae 112
Geometroidea 111, 219
Geotrupidae 83, 215
Geotrupinae 219
Gerapompidae 138
Gerarida 27, 135, 164, 192
Geraridae 164, 165
Geraridea 164
Geraroidea 135, 150, 165
Germaraphis 68
Gerridae 66
Gerroidea 59, 66, 67
Gerromorpha 59, 60, 64, 66
Gigatitan 169
Gigatitanidae 167, 169, 170
Gigasiricidae 125
Ginkgo 231
Glaphyrocoris 41
Glaphyrophlebia 40, 41
Glosselytridae 91
Glosselytrodea 84, 90
Glosselytrum 90, 91
Glossinoidea 113, 120
Glossopteridae 91
Glossopterum 91
Glossosomatidae 105
Goeridae 105
Goldenbergia 46
Gomphidae 16, 132, 133
Graphiptilidae 45
Greenidiidae 69
Gripopterygidae 156, 159
Gripopterygina 156
Gripopterygoidea 156
Gripopterigomorpha 160
Gryllidium 173
Gryllacrididae 167, 170
Gryllida 3. 27. 166, 167, 192
Gryllidae 167. 170. 171, 180, 203, 216
Gryllidea 27. 135. 165
Gryllina 166. 167. 169
Grylloblattida 27. 134. 135, 148, 149, 150, 152, 191, 197. 202. 203, 224
Grylloblattidae 15. 150. 152, 153, 154
Grylloblattidea 15. 148. 150
Grylloidea 167, 168. 170. 171
Gryloides 134, 165. 166
Gryllones 27, 28, 38. 73. 134. 135, 148, 152, 191
Gryllotalpidae 167, 170

Gurianovaella 15
Gyrinidae 78, 81, 83
Gyrophlebia 165

Haematomyzida 53
Haglidae 167, 169, 170, 171, 180, 206
Haliplidae 78
Haliplomorpha 78
Halobatinae 66
Hamamelidaceae 13
Hapaloptera 43
Harpalinae 83
Hebridae 68
Heidea 68
Heleomyzoidea 113, 120
Helicophidae 105
Helicopsychidae 105
Heliocharitidae 132
Helodidae 214
Helotrephidae 66
Hemerobiidae 95, 98, 99
Hemeroscopidae 128, 130, 132, 133, 232
Hemeroscopus 130, 232, 233, 234, 236
Hemimeridae 163
Hemimerina 163, 164
Hemimylacrididae 140, 141, 143
Hemiphlebioidea 129, 132
Hemiptera 58
Hemipteroidea 58
Hemithripidae 71
Hemithripini 72
Hepialina 110, 111
Hepialoidea 110
Heptageniidae 32, 35. 36
Heptagenioidea 32, 34, 228
Herdinidae 30
Hesperinidae 118
Hesperioidea 111, 112
Heteromera 206, 208
Heterophlebiidae 132
Heterophlebioidea 129, 132, 133
Heteroptera 58, 64
Heterothripidae 71, 72
Heterothripoidea 205
Hexagenites 228
Hexagenitidae 32, 34, 36, 232, 236
Hexagenitoidea 32, 34, 228
Hexameropsis 233
Hilarimorphidae 120
Hippoboscoidea 113, 120
Histeridae 219
Hlavatiidae 152
Hodotermitidae 146, 147, 215
Holcorpa 103, 104
Holometabola 72
Homalophlebia 135
Homoeodictyidae 37
Homoiopteridae 44, 45
Homoptera 58
Hondelagia 87
Hydradephaga 78
Hydrocorisae 58, 60
Hydrophilidae 234, 237
Hydropsychidae 105, 108
Hydropsychina 105, 106, 107
Hydropsychoidea 105, 107
Hydroptilidae 105, 107, 238
Hylobius 84
Hymenoptera 122
Hymonopteroidea 73
Hyperinae 222
Hyperoscelididae 118, 146
Hypodermatidae 178

Hypoperlida 27, 37, 41, 52, 189, 191, 196, 198, 201
Hypoperlidae 38, 41, 42, 43
Hypoperlidea 37, 41
Hypoperlina 37, 41, 42, 55

Ichethybotidae 32
Ichneumonidae 126, 127, 215, 223
Ichneumonoidea 123, 125, 178
Ichneumonomorpha 123, 125, 215
Ideliidae 152, 153
Idiostolidae 65
Idiostoloidea 59, 65
Incurvarioidea 110, 111
Indusia 109
Inocellidae 88
Insecta 19, 20
Integripalpia 106, 107
Ipini 84
Ipsviciidae 64, 67
Ischnoneuridae 165
Isoetes 227
Isoptera 145
Isophlebiidae 132
Isonychiidae 32, 35, 36
Ithonidae 85, 92

Jabloniidae 152
Jantardachus 70
Jarmilidae 31, 32
Jezzinothripidae 71
Joppeicoidea 59, 65
Jurina 91
Jurinida 27, 84, 85, 90, 91, 196, 201, 203
Jurinidae 90, 91, 92

Kalligramma 93
Kalligrammatidae 92, 93, 96, 97, 98, 208, 211
Kalotermes 147
Kalotermitidae 147, 215
Kaltanidae 101, 103
Kamiidae 167
Kaltanympha 225
Karanabis 67
Karatoma 77
Karataothripidae 70, 71
Karataothrips 70, 72, 205
Karatavitidae 123, 126
Karatavites 124
Karatawiidae 132, 133
Kargalella 154
Kargalodes 154
Kennedyidae 131
Kennedyomorpha 129, 131, 132, 133
Keroplatidae 117, 122, 129
Khatangia 54
Kukalova 33, 41
Kukalovidae 31, 32, 33
Kunguroblattina 142

Labiduridae 162, 164
Labiidae 163
Labradorocoleidae 211
Lachnidae 68, 69, 180
Lampropholis 23
Lamproptilidae 44, 144
Latiblatta 142
Latiblattidae 140, 142
Lebachia 196
Lemmatophoridae 149, 150, 151, 152, 153, 225
Lepidoptera 100, 110
Lepidostomatidae 105, 108
Lepidothrichidae 22, 23, 24
Lepidothrix 23, 24
Lepismatida 22, 23, 24
Lepismatidae 17, 23
Lepismatona 19, 21, 22, 24, 27
Lepismenae 23
Leptephialtites 124
Leptoceridae 105, 107, 108, 235, 238
Leptoconopidae 116
Leptogastridae 119
Leptoperloidea 156
Leptophlebiidae 32, 35, 36, 228
Leptopodomorpha 60
Leptopodoidea 59, 66
Lepyrus 222
Lestidae 238
Lestoidea 129, 132
Lestomorpha 129, 131, 132, 133, 134, 191, 227, 238
Lestremiidae 117, 132, 215
Letopalopteridae 86
Leuctridae 156, 159
Liadopsyllidae 67
Liadytidae 81, 83, 229, 234
Liassogomphidae 131, 133
Liassophlebiidae 132
Liassothripidae 71
Liassothrips 71, 205
Libellulida 3, 27, 128
Libellulidae 132, 133, 134, 238
Libellulina 129, 130, 131, 224, 227
Libelluloidea 129, 134, 238
Libelluloides 127, 128, 130, 131
Libellulones 3, 28, 127
Libellulomorpha 128, 129, 131, 133, 134, 232
Libytheidae 112
Limburgina 37
Limnephilidae 105, 108, 109, 180, 235, 238, 239
Limoniidae 116, 121, 178, 229, 233
Liomopteridae 152, 153
Liomopterites 225
Liposcelididae 57
Liposcelidoidea 53
Liposceloidea 52
Lithohypoderma 237
Lithomanteidae 44, 45
Lithophotina 137
Locustavidae 167, 171
Locustopseoidea 167, 171
Locustopseidae 167, 169, 171, 201, 213, 216
Locustopsis 169
Lonchopteroidea 113
Lonchopteromorpha 113, 115
Lophioneuridae 38, 70, 71, 115, 201, 208
Lophioneurina 71, 196
Lycaenidae 112
Lycocercidae 45
Lycoptera 233, 235
Lycosidae 207
Lygaeidae 67, 68, 69

Machilida 22, 23, 24
Machilidae 23, 24
Macroceridae 122
Macroxyelini 126, 209
Maindroniidae 23
Mallophaga 53
Manoblatta 136
Mantida 28, 136, 137, 164
Mantidae 137, 221
Mantispidae 92, 97, 164
Mantoididae 137

Margarodidae 68, 214
Martynopsocus 38
Masaridae 126, 215
Mastotermes 136, 146
Mastotermitidae 136, 145, 146, 147, 215, 223
Mecoptera 30, 99, 100, 101
Mecopteroidea 73, 99
Megakhosaridae 150, 152, 154
Megalodontoidea 123, 125, 126
Megalometer 138
Megaloptera 84, 88
Megalyridae 127, 209
Meganeuridae 130, 131, 132
Meganeurina 129, 130, 133, 224
Meganeuromorpha 130, 131, 132, 133
Meganisoptera 131
Megapodagrionidae 238
Megasecoptera 44, 47, 224
Megelytridae 126, 161, 203
Meinertellidae 23, 24
Meioneurites 97
Melandryidae 215
Melolonthinae 83, 222
Membracidae 221
Merlenbachia 135
Meropeidae 102, 103, 171
Merothripidae 71
Mesephemera 36
Mesephemeridae 32, 33, 35, 36
Mesitoblatta 143
Mesobaetis 228, 230
Mesobelostomum 61
Mesoblattina 144
Mesoblattinidae 140, 142, 144
Mesoblattinoidea 140, 141, 202
Mesochrysopa 96
Mesochrysopidae 96, 97, 98
Mesococcus 67
Mesogenesia 33, 36, 229
Mesogereonidae 211
Mesoleuctra 11, 158, 159, 229, 230
Mesonemura 158, 159
Mesoneta 35, 36, 228, 229, 230, 231
Mesonetinae 36
Mesonotoperla 157
Mesonymphes 97
Mesopanorpa 104
Mesoplectopteridae 32, 35, 227
Mesoplectopteron 32
Mesopolystoechotidae 96
Mesophantasmoidea 113
Mesopsychina 100, 101, 102, 103, 104, 112, 121, 201
Mesoraphidia 87
Mesoraphidiidae 86, 87, 88
Mesorthopteridae 152, 153, 154
Mesorthopteron 153
Mesoserphidae 126
Mesotaeniopteryx 157, 158, 159
Mesotitanidae 167, 170
Mesotitanina 166, 167, 169, 170, 171, 201
Mesotrephidae 68
Metretopodidae 32, 35, 36
Metropator 30, 37, 189
Miamia 165
Microcoryphia 23
Micromalthus 220
Micromus 98
Micropterygidae 110
Micropterygina 100, 110, 111, 212
Microptysmatidae 105, 107
Mindaridae 68
Miomoptera 73, 225
Miridae 67, 68, 69, 205
Miroidea 59, 65
Mischoptera 48
Mischopterida 3, 27, 44, 47, 48, 192, 195, 224
Mischopteridae 47, 48
Misthodotes 33
Misthodotidae 31, 32, 33
Mixotermitodea 43
Molannidae 105, 109
Monstrocoreus 61
Monura 23
Monotrysia 110
Moravocoleus 79
Mordellidae 208, 214, 215
Mormolucoides 89, 227
Mormotomyioidea 113, 120
Mundidae 67
Muscida 3, 27, 100, 103, 112
Muscidae 219
Muscina 113, 115
Muscoidea 113
Muscoides 112, 120
Muscomorpha 113, 116, 119, 120, 212, 215
Musidoromorpha 115
Mycetophilidae 117, 121, 178
Mycetophiloidae 15, 113, 117, 121, 122, 206, 215
Mydidae 119
Myiomorpha 116, 120
Mylabris 219
Mylacrididae 140, 141, 143
Mylacridoidea 140, 141
Mylacridina 140
Myrmeciinae 223
Myrmeleontida 27, 84, 85, 92, 96, 164
Myrmeleontidae 96, 97, 98, 99, 178, 221
Myrmeleontidea 3, 27, 73, 84, 85
Myrmeleontides 84, 92
Myrmiciidae 126
Myrmicinae 127
Myxophaga 78

Nannochoristidae 100, 101, 104, 180
Narkemidae 134, 149, 150, 152, 153
Narkemina 135, 150, 153, 194
Nasutitermitinae 147
Naucoridae 66, 67, 68, 227
Naucoroidea 59
Necrophasmatidae 167, 173
Necrotauliidae 105, 107, 227, 232, 234
Nematocera 116
Nemestrinidae 153, 206, 207, 208
Nemopteridae 92, 98, 99
Nemouridae 156
Nemourina 160
Nemouroidea 156, 158
Nemouromorpha 156, 157, 158, 160
Neocalamites 228
Neocomothripidae 71
Neodonata 130, 224, 227
Neoephemeridae 32, 34, 36
Neorthroblattinidae 140, 141 ,143
Neorthoplebiidae 104, 201, 206
Nepidae 66
Nepoidea 59
Nepomorpha 59, 60, 64, 66, 67
Nepticulidae 212
Nepticuloidea 110
Neuroptera 84, 92
Neuropteris 143, 191
Neuropteroidea 73, 84

Nicoletiidae 23
Nirmida 27, 53
Noctuidae 112
Noctuoidea 111, 112, 219
Notaris 222
Notiothauma 91
Notiothaumatidae 103
Notodontoidea 111, 112
Notonectidae 66, 67, 68, 112, 233
Notonectoidea 59, 229
Notonemouridae 156
Notorachis 47
Nugonioneuridae 46
Nycteribiidae 115
Nycteribioidea 113
Nycteribiomorpha 113, 115
Nyctiborinae 144
Nymphalidae 111, 112
Nymphalinae 112
Nymphidae 98, 99
Nymphitidae 96, 98
Nymphomyiidae 115
Nymphomyiina 113, 115
Nymphomyioidea 113
Nymphomyiomorpha 113, 115, 118

Ochteridae 66
Ochteroidea 59
Odonata 128
Odontoceridae 105
Odontopteris 143
Oecanthidae 167, 170
Oecophoridae 111
Oedischiidae 167, 169
Oedischioidea 167, 168, 169, 171
Oestridae 178
Olbiogastridae 118
Olgisca 36
Oligoneoptera 28, 72
Oligoneuriidae 32, 34, 36
Oligoneurioidea 32, 34
Oligophryneidae 118
Omalia 135
Omma 80
Ommatini 209
Opadothripidae 71
Opadothripini 72
Oreomyiidae 115
Oreopteridae 132, 133
Orthezиidae 214
Orthocladiinae 116
Orthophlebia 102, 103
Orthophlebiidae 102, 103, 104, 206
Orthoptera 166
Orthopteroidea 165
Orussoidea 122, 123
Orussomorpha 125
Oryctoblattinidae 40
Oryctopterus 68
Osmylidae 85, 94, 95, 96, 97
Osmylitidae 96
Osmylopsychops 95
Ostracindusia 109
Ostracoda 224, 233
Oviparosiphidae 68
Oxycorynidae 84, 201
Otiorhynchinae 222

Pachymeriidae 67
Pachyneuridae 117, 118
Pachyneuroidea 113, 118
Pachytylopsis 135
Paimbia 194
Palaemerobiidae 94
Palaeoaphididae 68
Palaeodonata 224
Palaeodictyoptera 40, 44, 189, 224
Palaeodictyopteroidea 37, 43, 189, 224
Palaeoleon 98
Palaeomanteida 27, 73, 74, 85, 88, 123, 191, 196, 201, 203, 225
Palaeomanteidae 74
Palaeomanteidea 73, 74
Palaeomantina 75
Palaeomantiscidae 74, 75
Palaeomymar 220
Palaeomyrmex 124
Palaeontinidae 60, 68, 208
Palaeontinoidea 58, 59, 63, 67
Palaeoptera 28
Palaeorrhyncha 58
Palaeothripidae 71
Palaeothrips 71
Palaeopsylla 101
Palaeopteron 159
Paleuthygramma 38, 39
Paleuthygrammatidae 39
Palingeniidae 32, 33, 36, 229
Palingeniopsis 33
Palpares 96
Pamphagidae 167, 171
Panesthiinae 137
Panorpatae 101
Panorpida 3, 27, 30, 99, 100, 101, 103, 112, 113, 177, 196, 209
Panorpidae 101, 103, 104
Panorpina 201
Panorpodidae 101, 103, 104
Paoliida 26, 27, 28, 29, 30, 31, 191, 196
Paoliidae 29, 30, 189
Paoliidea 29
Paoliiformes 29
Papilionida 3, 27, 100, 110, 112, 115
Papilionidae 112, 221
Papilionidea 27, 73, 99, 101, 112
Papilionides 99, 110
Papilionina 110, 111, 212
Papilionoidea 111, 112, 219, 222
Parabrodiidae 48
Paracheliphlebia 165
Paradermaptera 163
Parahygrobia 77
Parahygrobiidae 77, 81
Paraknightiidae 64, 67
Paralogidae 131
Paraneoptera 28, 148
Paraplecoptera 148, 150, 164
Paraprisca 15
Pararchexyelidae 125
Parasialididae 89, 90
Parasialis 90
Parastylotermes 147
Paratitanidae 167, 170
Paratrichoptera 100, 103
Paraxymyiidae 118
Paridelia 153
Patteiskyidae 45
Paussini 83, 84
Pediculida 27, 53
Pelindusia 109
Peloridiidae 63, 64, 68, 202, 209
Peloridiina 58, 59, 60, 64
Peloridioidea 59
Peloridiomorpha 59, 60, 64
Peltoperlidae 156

Pemphigidae 68
Pentatomidae 67
Pentatomoidea 59, 65, 205
Pentatomomorpha 59, 60, 64, 67
Penthetriidae 215
Pereboriidae 67
Perielytridae 41
Perilestidae 132
Periplaneta 144
Perisphaerinae 144
Perissommatidae 117
Perlariae 148, 154
Perlida 27, 148, 154, 225
Perlidae 156
Perlidea 27, 135, 148
Perlina 156, 160
Perlodidae 156
Perloidea 156, 158
Perlomorpha 156, 157, 158, 160
Perlopseidae 155
Perlopsis 155
Perlopseomorpha 160
Permaeschnidae 131
Permagrionidae 129, 131
Permaleurodes 67, 196
Permanisoptera 131
Permaphidopsidae 62
Permarrhaphidae 43
Permegalomidae 94
Permelcanidae 167
Permepallagidae 131
Permithonidae 93, 94
Permithonopsis 93
Permoberotha 91
Permoberothidae 91
Permobiellidae 39
Permochoristidae 101, 104
Permocupedidae 79, 80
Permolestidae 131
Permoneuridae 49, 152
Permonka 74
Permonympha 225
Permodonata 130
Permomerope 106
Permomeropidae 106
Permopsocida 55
Permopsocidae 52, 54, 55, 57
Permophilidae 161
Permopsocina 37, 38, 43, 52, 55, 57, 69, 71
Permopsocus 54
Permopsychopsidae 94
Permoraphidiidae 86, 167
Permosialididae 74, 75, 88
Permothemis 50
Permothemistida 3, 27, 44, 49, 50, 195
Permothemistidae 49, 50
Permothermopsis 152
Permotrichoptera 106
Permula 153
Petaluridae 132, 133
Phasmatida 3, 166, 167, 169, 171, 201
Phasmatidae 167, 173, 221
Phasmatoidea 167, 171, 172, 173
Phasmida 27, 171
Phasmomimidae 167, 170, 171, 216
Phenopteridae 152
Philanisidae 105
Philopotamidae 105, 106, 107, 108, 180, 227
Philorheithridae 105
Phlaeothripidae 69, 70, 71, 72
Phlaeothripomorpha 71
Phlebotomidae 117
Phoridae 116
Phoroidea 113
Phoromorpha 113, 116
Phragmoligoneuroidea 113, 117, 121
Phryganeida 3, 27, 104, 105, 112
Phryganeidae 105, 107, 108, 239
Phryganeina 18, 105, 106, 107
Phryganeoidea 105
Phryganides 104
Phryganopsychidae 105
Phyllidae 167, 173
Phyloblatta 141
Phyllocnistidae 111
Phytophtires 58
Piesmatoidea 59
Pincombeidae 67
Pipunculidae 121
Pisuliidae 105
Planelytridae 161
Platycnemididae 132
Platygastridae 223
Platyperla 158, 229, 230
Platypezidae 209, 215
Platypezoidea 113, 120, 121, 215
Platypodidae 84
Platystictidae 132
Platystomatidae 178
Pleciidae 118, 121, 122
Pleciodictyoidea 113, 117, 121
Pleciofungivoridae 114
Plecoptera 148, 154, 227
Plecopteroidea 148
Plectrotarsidae 105
Pleidae 66
Plesiogrammatidae 39
Pneumoridae 167, 171
Pneumoroidea 167, 171
Podonominae 229, 230, 231
Poduroda 5
Polycentropodidae 105, 108, 238
Polycytellidae 91, 92
Polyernus 138
Polymastigina 184
Polymastigidae 146
Polymitarcyidae 32
Polynemoidea 220
Polyneoptera 28, 73, 134
Polyphaga 79
Polyphaginae 143, 144
Polyphagoidea 137, 143
Polystoechotidae 95
Polythoridae 132
Pompiloidea 123, 125
Polytaxineuridae 131
Poroblattinidae 138, 141, 144
Potamanthidae 32
Praeaulacidae 126, 208
Praelateriidae 78, 81
Praelaterium 78
Proameletus 234
Probnisidae 149, 150, 152, 153
Procercopidae 67, 68, 69
Prochresmoda 135, 165, 172, 173
Prochresmodidae 167, 172, 173
Proctotrupidae 123, 126
Proctotrupoidea 125, 126
Prodryas 111
Progonocimex 61
Progonocimicidae 61, 64, 67, 68, 202, 206
Progonocimicoidea 59
Progonocimicomorpha 59, 60, 64, 67
Prohemerobiidae 95
Prolepidurus 234

Proparagryllacrididae 167, 171
Prophilopotamus 106
Propteticus 165
Prorhyacophilidae 105
Prosbolidae 66, 67
Prosboloidea 58, 59, 63
Prosbolomorpha 58, 59, 60, 63, 66
Prosbolopseidae 67
Proscopiidae 167, 171
Prosepididontidae 105, 107
Prosopistomatidae 32, 34
Protagrypninae 207
Protelytrida 3, 27, 79, 148, 149, 160, 163, 197
Protelytridae 160, 161
Protelytron 160
Protelytroptera 148, 160
Protembiidae 152
Protempididae 120
Protendipedidae 116
Protereismatidae 31, 32
Protereismatoidea 31, 32, 33, 35
Protobibionidae 118
Protoblattinopsis 41
Protoblattodea 130, 134, 138, 164, 224
Protobrachycerontidae 119, 121
Protocoleidae 161
Protocollaria 135
Protodermaptera 162
Protodiplatidae 162, 163
Protodiplatina 162, 163
Protodiplatys 163
Protohymenidae 48
Protohymenoptera 52
Protolbiogastridae 118
Protoligoneuroidea 117, 121
Protomecoptera 103, 104
Protomeropidae 105, 107
Protomeropina 105, 106, 107
Protomphralidae 119, 132
Protomyrmeleontidae 131, 133
Protoperlaria 148, 150
Protoperlidae 138, 152, 153
Protophasma 138
Protopleciidae 118
Protoprosbole 43, 189
Protoprosbolidae 37
Protopsyllidiidae 62, 67, 196
Protoptera 26, 29, 189
Protorabinae 83
Protorhyphidae 118
Protorthoptera 164, 166
Protoscelidinae 205, 208
Prototettix 135
Protozygoptera 131
Protura 4, 49
Pselaphidae 83
Pseudoblattina 138
Pseudocossus 60
Pseudolestidae 132, 134, 238
Pseudomopinae 144
Pseudopolycentropodidae 102
Pseudopolycentropus 102
Pseudosiricidae 126
Pseudostigmatidae 132
Psiloidea 113, 120
Psocida 3, 27, 37, 53, 59
Psocidea 3, 27, 37, 52
Psocides 52, 53
Psocina 52, 55, 57
Psocomorpha 52, 55, 57
Psocoptera 4, 53
Psocopteridea 148
Psychidae 18, 111
Psychodoidea 113, 117
Psychomyiidae 105, 108, 238
Psychopsidae 94, 95, 96, 97, 98, 99, 212
Psychroptilus 189
Psyllipsocidae 54
Psylloidea 59, 62
Psyllomorpha 58, 59
Psyllipsocidae 57
Psyllipsocoidea 52, 55, 57
Pterolomini 81
Pteronarcidae 156, 160
Pterophoroidea 111
Pterostichus 222
Pterygota 19, 21, 23, 24
Ptychopteridae 116
Pulicida 27, 100, 101
Pycnocentrellidae 105
Pygidicranidae 162, 164
Pygidicranoidea 162
Pyraloidea 111
Pyrgomorphidae 167, 171
Pyrgotidae 178

Raistrickia 193
Raphidia 88
Raphidiida 27, 84, 85, 86
Raphidiidae 88
Raphidioptera 84
Raphidiinae 86
Raphidiomimidae 136, 140, 142, 144, 206
Raphidiomimoidea 138, 140, 142
Rectineuridae 149
Reduviidae 65, 68
Reduvioidea 59, 65
Rhaetomyioidea 113, 117, 121
Rhagionidae 119, 121
Rhaphidiopseidae 48
Rhetinothripidae 71
Rhinotermitidae 147
Rhombocoleidae 80
Rhopalotria 201
Rhyacophilidae 105, 107
Rhyacophiloidea 105, 107
Rhynchota 37, 58
Rhynchophthiraptera 53
Rhynchopsychidae 105
Rhyniella 5
Rhyphoidea 118
Rhysodidae 78
Ricaniidae 63, 68, 69
Rochdalia 45
Rufloria 192

Sagrinae 84
Saldidae 66 ,67, 68, 208
Samarura 228, 230, 231, 232, 233, 234
Samaropsis 189
Sapromyzoidea 120
Sarcophagidae 178
Sassafras 212
Satyrinae 112
Saurophthirus 101, 209
Scaphothripidae 71
Scarabaeida 17, 75, 76
Scarabaeidae 3, 17, 82, 83, 222
Scarabaeidea 73, 75
Scarabaeides 75, 76
Scarabaeiformes 27, 28, 29, 37, 38, 72, 9.. 122, 196
Scarabaeina 77, 79, 80, 81, 82, 83, 203, 206, 207
Scarabaeinae 83, 215, 219

Scarabaeoda 19, 20
Scarabaeoidea 83
Scarabaeona 19, 21, 23, 24, 27, 28, 189, 192, 197
Scarabaeones 27, 28, 29
Scaraboides 20, 24, 29, 72
Scatophagidae 219
Scatopsidae 118, 215
Scatopsoidea 113, 117, 118, 121
Scelionidae 126, 127, 215
Scenopinidae 119
Schizocoleidae 226
Schizodactylidae 167, 170
Schizoneura 196
Schizophoridae 80, 227
Schizopteridae 64
Schuchertella 135
Sciaridae 117, 121, 178
Sciomyzidae 238
Scolioidea 123, 125
Scoliidae 126
Scolytidae 83, 178
Scolytini 84
Scopuridae 156
Scudderothripidae 71
Scytinopteridae 66
Scytohymenidae 48
Scytophara 67
Secrindusia 109
Sepulcidae 125
Sericostomatidae 105, 107, 108, 238
Serphitidae 127, 215
Shaposhnikoviidae 68
Sheimia 149
Sheimiidae 149
Shurabellidae 67
Sialididae 37, 40, 88, 89, 178
Sialidopsis 93
Sialidopseidae 94
Sialis 89, 90, 91
Silphidae 84
Simuliidae 116, 178
Sindon 40
Sindonopsis 40
Sinoperla 158
Siphlaenigmatidae 32, 35
Siphlonuridae 32, 35, 36, 228, 234
Siphlonuroidea 32, 33, 35, 228
Siricidae 178
Siricina 122, 123, 125, 203, 208
Siricoidea 123, 125, 126, 206, 208
Siricomorpha 123, 125
Sisyridae 97, 98
Skaliciidae 152, 153
Sojanoraphidia 87
Sojanoraphidiidae 86, 87
Solenoptilidae 87, 96
Solikamptilonidae 131
Somatoidea 113, 120
Spanioderidae 165
Spargotermes 223
Sperchaeus 229
Sphaeroceridae 219
Sphecidae 126, 215
Sphecoidea 123, 125
Sphingidae 112
Sphingoidea 111
Spilapteridae 44, 45, 46
Spiloblattinidae 140, 141, 143
Stackelbergisca 36, 228, 230
Staphylinidae 81, 83, 150, 215
Staphylinomorpha 81
Steleopteridae 132
Stenarocera 38, 39
Stenelytridae 161
Stenocorixinae 68
Stenoneuridae 138
Stenoperlidium 157
Stenophlebioidea 129, 132
Stenopsychidae 105
Stenurothripidae 71
Stenurothripinae 72
Stephanocleonus 84, 222
Stephanoidea 123, 126
Stephanomorpha 125
Stephanopsis 41
Stereopteridae 152
Sternorrhyncha 58
Sthenaropoda 168
Sthenaropodidae 165, 166, 167, 168
Sthenaropodina 166, 167, 170, 171
Stichopterus 233, 235
Stictoptychus 220
Stilbocrocis 47
Stilbopterygidae 92, 97
Stratiomyiidae 119, 238
Stratiomyioidea 119
Streblidae 115
Strebloidea 113
Streblomorpha 113, 115, 138
Strephocladidae 43, 150
Strephocladina 37, 41, 42, 43, 44
Stygne 189
Stigmaphronidae 126
Subulipalpia 156
Sylvacoleus 77
Sylvahymen 48
Sylvaphlebiidae 15, 126, 150, 153
Sylviodes 15
Symphyta 125, 126
Synomaloptila 42, 43
Synomaloptilidae 42, 43
Synommatus 84
Syrphidae 214, 238
Syrphoidea 113, 127
Systelognatha 156, 160
Systropodidae 119

Tabanidae 119, 178, 238
Tabanoidea 113, 119
Tachinidae 180
Tachinoidea 113, 120, 121
Taeniopterygidae 156, 159
Taeniopteryx 159
Tajmyraphididae 68
Taldycupedidae 80
Tanyderophrynoidea 113
Tanypodinae 229, 231
Tarsophlebiidae 132, 133
Tasimiidae 105
Tchirkovaea 194
Tcholmanvissiidae 167, 169, 170, 172
Tenthredinidae 126, 205
Tenthredinoidea 123, 125
Tenthredinomorpha 125
Tephritidae 122, 180, 220
Tephritoidea 113, 120
Terebrantia 71
Termitida 3, 27, 136
Termitidae 145, 146, 147, 180, 220, 221
Termitina 145
Termitoxeniidae 115
Termitoxenioidea 113
Termitoxeniomorpha 113, 115
Termopsinae 147
Terrindusia 108, 235

Tetracha 84
Tetraphalerus 80
Tettavidae 167, 170
Tettigarctidae 67, 68, 69, 180, 208, 209
Tettigoniidae 167, 169, 170, 171
Tettigonioidea 167, 168, 169, 171
Tetrigidae 167, 171
Thaumaleoidea 113, 117
Thaumastellidae 65, 117
Thaumastocoroidea 59, 65
Thaumatomerope 102, 103
Therevidae 119
Thoronysis 135
Thremmidae 105
Thripida 3, 27, 69
Thripidae 71, 72
Thripidea 3, 37, 38, 69
Thripina 71
Thripoidea 71
Thripomorpha 71
Thripsides 69
Throscidae 83, 216
Thyrididae 42, 111
Thysanoptera 69
Thysanura 23, 24
Tillyardembia 15
Tillyardembiidae 15, 149, 150, 152, 153
Tineoidea 111
Tingidae 68, 214
Tingoidea 59, 65
Tipulidae 116, 178, 238
Tipulodictyoidea 113
Tipuloidea 113, 116, 121
Tipulomorpha 113, 116, 206, 229
Titanoptera 166
Tomiidae 152, 154
Tococladidae 43
Tomiochorista 102
Tomiochoristidae 102, 103
Tortricoidea 111
Tracheata 19
Trachypacheidae 77, 78, 80, 81, 83, 207, 212, 233
Trachypachis 78
Triadotypidae 131
Triaplidae 77, 78, 80, 227
Triaplus 77
Triassaphis 67
Triassolestoidea 129
Triassolestidae 132
Triassomachilidae 24
Triassomachilis 24
Triassopsychops 95
Trichomyiidae 117
Trichoceridae 116, 236
Trichoptera 104
Tricorytidae 32
Tridactylidae 167
Tridactyloidea 167, 170, 171
Trigonalidae 126, 171
Triplosoba 31
Triplosobidae 31, 32
Triplosobina 31, 35
Trogiidae 57
Trogiina 52, 55, 57
Trogioidea 52, 55, 57
Tshekardobia 42
Tshekardocoleidae 77, 79, 211
Tubulifera 71
Turanophlebia 133
Tychtodelopteridae 88, 89
chtodelopterum 88
ypinae 132

Uralia 51
Urostylidae 65
Usiidae 119

Vellidae 68
Vermileonidae 119
Vespidae 27, 122
Vespidea 73, 122
Vespina 122, 123, 125, 203, 206
Vespoidea 123, 125
Vespoides 122
Vespomorpha 123, 125, 206, 215
Vinculomusca 237
Vitimiidae 167
Vitimotauliidae 105, 107, 108, 109, 232, 233

Xiphocentronidae 105
Xiphopteridae 167, 173
Xiphopteridea 172
Xyela 10, 73, 125
Xyelidae 124, 125, 126, 127, 180, 191, 201, 203, 205, 209
Xyelomorpha 125
Xyelotomidae 126, 205
Xyeloidea 123
Xyelydidae 125, 203
Xylodrepa 84

Yponomeutidae 112
Yponomeutoidea 111

Zacallitidae 132, 134
Zdenekia 30
Zeugloptera 100, 110
Zoraptera 148
Zorotypida 148
Zygaenoidea 111, 112
Zygentoma 23
Zygoptera 132, 227

ОБЪЯСНЕНИЯ К ФОТОТАБЛИЦАМ

Таблица I

Фиг. 1. Диктионеврида *Paradunbaria pectinalis* Sinitshenkova (Dictyoneurida, Spilapteridae), отпечаток на породе, голотип ПИН № 1700/358; нижняя пермь, европейская часть СССР (×2,4).
Фиг. 2. Личинка поденки *Proameletus caudatus* Sinitshenkova (Ephemerida, Siphlonuridae), отпечаток на породе, паратип ПИН № 3015/428; нижний мел. Забайкалье (×7,1).
Фиг. 3. Поденка *Proameletus caudatus* Sinitshenkova (Ephemerida, Siphlonuridae), имаго, отпечаток на породе, голотип ПИН № 3015/395; нижний мел, Забайкалье (×6,7).

Таблица II

Фиг. 4. Водяной клоп *Clypostemma xyphiale* Y. Pop. (Cimicida, Notonectidae), отпечаток на породе, экз. ПИН № 1668/173; нижний мел, Забайкалье (×2,5).
Фиг. 5. Сеноед *Cretopsocus capillatus* Vishniakova (Psocida, Elipsocidae), инклюз в ископаемой смоле, голотип № 3130/25; верхний мел, Таймыр (×40).
Фиг. 6. Гипоперлида *Hypoperlopsis sp.* (Hypoperlida, Hypoperlidae), отпечаток на породе, экз. ПИН № 1700/3298, нижняя пермь, Урал (×6,0).

Таблица III

Фиг. 7. Жук *Sylvacoleus sharovi* Ponomarenko (Scarabaeida, Tshekordocoleidae), отпечаток на породе, голотип ПИН № 1700/1662; нижняя пермь, Урал (×12).
Фиг. 8. Личинка жука *Parahygrobia natans* Ponomarenko (Scarabaeida, Necronectidae), отпечаток на породе, голотип ПИН № 3053/423; верхняя юра, Забайкалье (×8,0).
Фиг. 9. Жук из семейства Curculionidae (Scarabaeida), пиритизированный остаток, экз. ПИН 287/738; миоцен, Крым (×21).
Фиг. 10. Жук *Eobelus longipes* L. Arnoldi (Scarabaeida, Eobelidae), отпечаток на породе, голотип ПИН № 2452/275; верхняя юра, Южный Казахстан (×7,2).
Фиг. 11. Верблюдка *Mesoraphidia sp.* (Raphidiida, Mesoraphidiidae), отпечаток на породе, экз. ПИН № 2784/1077; верхняя юра, Южный Казахстан (×8,0).

Таблица IV

Фиг. 12. Бабочка *Undopterix sukatshevae* Skalski (Papilionida, Micropterygidae), отпечаток на камне, голотип ПИН № 3015/815, нижний мел, Забайкалье (×12).
Фиг. 13. Домик ручейника *Acrindusia (Echinindusia) rasnitsyni* Vialov et Sukatsheva (Phryganaeida), отпечаток на породе; паратип ПИН № 2054/82; миоцен, Хабаровский край (×3,5).
Фиг. 14. Домик ручейника *Terrindusia miscella* Vial. et Suk. (Phryganeida), отпечаток на породе; экз. ПИН № 1008/47; нижний мел, Забайкалье (×5,3).
Фиг. 15. Крыло ручейника *Multimodus insperatus* Sukatsheva (Phryganeida, Vitimotauliidae), отпечаток на породе; голотип ПИН № 1989/101; нижний мел, Забайкалье (×5,5).

Таблица V

Фиг. 16. Скорпионница *Mesopanorpa sp.* (Panorpida, Orthophlebiidae) отпечаток на породе, экз. ПИН № 3000/1072; средняя (?) юра, Забайкалье (×6,1).
Фиг. 17. Блоха *Saurophthirus longipes* Ponomarenko (Pulicida, Saurophthiridae), отпечаток на породе, голотип ПИН № 3064/1898; нижний мел, Забайкалье (×5,2).

Таблица VI

Фиг. 18. Муха *Prosystenus zherichini* Negrobov (Muscida, Dolichopodidae), инклюз в ископаемой смоле, голотип ПИН № 3387/16; палеоцен-эоцен, Сахалин (×38).
Фиг. 19. Голова комара-звонца *Cretodiamesa taimyrica* Kalugina (Muscida, Chironomidae), инклюз в ископаемой смоле, голотип ПИН № 3130/145; верхний мел, Таймыр (×70).
Фиг. 20. Наездник *Palaeomymar agapa* A. Rasn. (Vespida, Serphitidae), инклюз в ископаемой смоле, голотип ПИН № 3426/25; верхний мел, Таймыр (×85).
Фиг. 21. Оса *Baissodes robustus* A. Rasn. (Vespida, Baissodidae), отпечаток на камне, голотип ПИН 6 1668/2239; нижний мел. Забайкалье (×7,5).

Таблица VII

Фиг. 22. Заднее крыло стрекозы *Hemeroscopus baissicus* Pritykina (Libellulida, Hemeroscopidae), отпечаток на породе, голотип ПИН № 3064/141; нижний мел, Забайкалье (×2,4).
Фиг. 23. Личинка стрекозы *Hemeroscopus baissicus* Pritykina (Libellulida, Hemeroscopidae), отпечаток на породе, экз. ПИН № 1989/1860; нижний мел. Забайкалье (×1,6).
Фиг. 24. Таракан *Rhipidoblattina karatavica* Vishniakova (Blattida, Mesoblattinidae), отпечаток на породе, экз. ПИН № 2239/353; верхняя юра, Южный Казахстан (×2,7).
Фиг. 25. Таракан *Blattula rectinervosa* Vishniakova (Blattida, Poroblattinidae), отпечаток на породе, голотип ПИН № 2239/106; верхняя юра, Южный Казахстан (×4,6).

Таблица VIII

Фиг. 26. Гриллоблаттида *Blattogryllus karatavicus* A. Rasn. (Grylloblattida, Blattogryllidae) отпечаток на породе, голотип ПИН № 2554/227; верхняя юра, Южный Казахстан (×2,4).
Фиг. 27. Личинка веснянки *Mesoleuctra gracilis* Br., Redt., Gaglb., (Perlida), слева — сброшенная ею шкурка; отпечаток на породе, экз. ПИН № 1669/276, 278; нижняя или средняя юра, Прибайкалье (×3,7).
Фиг. 28. Уховертка *Dermapteron incertae* Martynov (Forficulida, Protodiplatidae), отпечаток на породе, экз. № 2997/330; верхняя юра, Южный Казахстан (×3,0).
Фиг. 29. Прямокрылое *Aboilus aulietus* Sharov (Gryllida, Haglidae), отпечаток на породе, паратип ПИН № 2066/830; верхняя юра, Южный Казахстан (×1,3).

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 3
История изучения ископаемых остатков насекомых *(Б. Б. Родендорф)* 5
Особенности захоронения насекомых *(В. В. Жерихин)* 7

Раздел I.

Система и эволюция насекомых

Происхождение и объем класса насекомых *(А. П. Расницын)* . . 19
Класс Scarabaeoda. Насекомые *(А. П. Расницын)* 20
Подкласс Lepismatona. Первичнобескрылые насекомые *(А. П. Расницын)* 22
Отряд Lepismatida 23
Отряд Machilida 23
Подкласс Scarabaeona. Крылатые насекомые *(А. П. Расницын)* 24
Инфракласс Scarabaeones *(А. П. Расницын)* 29
Когорта Paoliiformes *(А. П. Расницын)* 29
Надотряд Paoliidea 29
Отряд Paoliida 29
Когорта Ephemeriformes *(А. П. Расницын)* 30
Отряд Ephemerida. Поденки *(О. А. Чернова)* . . . 31
Когорта Cimiciformes *(А. П. Расницын)* 36
Надотряд Caloneuridea *(А. П. Расницын)* 38
Отряд Caloneurida 38
Отряд Blattinopseida 40
Надотряд Hypoperlidea *(А. П. Расницын)* 41
Отряд Hypoperlida 41
Надотряд Dictyoneuridea *(А. П. Расницын)* 43
Отряд Dictyoneurida *(Н. Д. Синиченкова)* 44
Отряд Mischopterida *(Н. Д. Синиченкова)* 47
Отряд Permothemistida *(Н. Д. Синиченкова)* . . . 49
Надотряд Diaphanopteridea *(А. П. Расницын)* . . . 49
Отряд Diaphanopterida 51
Надотряд Psocidea. Сеноедообразные *(В. Н. Вишнякова)* 52
Отряд Psocida. Сеноеды 53
Надотряд Cimicidea *(Ю. А. Попов)* 58
Отряд Cimicida. Полужесткокрылые или хоботные . . 58
Надотряд Thripidea *(В. В. Жерихин)* 69
Отряд Thripida. Трипсы 69

Когорта Scarabaeiformes. Насекомые с полным превращением *(А. П. Расницын)* 72
Надотряд Palaeomanteidea. *(А. П. Расницын)* . . . 74
Отряд Palaeomanteida 74
Надотряд Scarabaeidea. Жесткокрылообразные *(А. Г. Пономаренко, В. В. Жерихин)* 75
Отряд Scarabaeida. Жесткокрылые или жуки 76
Надотряд Myrmeleontidea. Сетчатокрылообразные *(А. Г. Пономаренко)* 84
Отряд Raphidiida. Верблюдки 86
Отряд Corydalida. Вислокрылки 88
Отряд Jurinida. Глоссэлитродеи или юринидовые . . 90
Отряд Myrmeleontida. Сетчатокрылые 92
Надотряд Papilionidea *(А. П. Расницын)* 99
Отряд Panorpida. Скорпионницы *(И. Д. Сукачева)* . 101
Отряд Phryganeida. Ручейники *(И. Д. Сукачева)* . . 104
Отряд Papilionida. Чешуекрылые или бабочки *(И. Д. Сукачева)* 110
Отряд Muscida. Двукрылые *(Б. Б. Родендорф)* . . 112
Надотряд Vespidea *(А. П. Расницын)* 122
Отряд Vespida. Перепончатокрылые 122
Инфракласс Libellulones. Стрекозообразные *(Б. Б. Родендорф)* 127
Отряд Libellulida. Стрекозы *(Л. Н. Притыкина)* . . . 128
Инфракласс Gryllones. Триллоновые *(А. П. Расницын)* . . 134
Надотряд Blattidea. Тараканообразные *(А. П. Расницын)* 136
Отряд Eoblattida *(А. П. Расницын)* 138
Отряд Blattida. Таракановые *(В. Н. Вишнякова)* . . 138
Отряд Termitida. Термиты *(Н. В. Беляева)* 145
Надотряд Perlidea. Веснянкообразные *(А. П. Расницын)* 148
Отряд Grylloblattida *(А. П. Расницын)* 150
Отряд Perlida. Веснянки *(А. П. Расницын)* 154
Отряд Protelytrida *(В. Н. Вишнякова)* 160
Отряд Forficulida. Уховертки или кожистокрылые *(В. Н. Вишнякова)* 161
Надотряд Geraridea *(А. П. Расницын)* 164
Отряд Gerarida 164
Надотряд Gryllidea. Прямокрылообразные *(А. П. Расницын)* 165
Отряд Gryllida. Прямокрылые *(В. Н. Вишнякова)* . . 166
Отряд Phasmatida. Палочники *(В. Н. Вишнякова)* . . 171

Раздел II

Общие закономерности эволюции насекомых
(Б. Б. Родендорф)

Основные черты насекомого 174
Онтогенез 176
Особенности исторического развития насекомых 179
Темпы эволюции 179
Проблема коэволюции или сингенеза 181
Темпы эволюционного процесса и коэволюция 182
Систематика и филогенетика 185

Раздел III

Насекомые в экосистемах геологического прошлого

Насекомые в экосистемах суши *(В. В. Жерихин)* 189
Насекомые в водных экосистемах прошлого *(Н. С. Калугина)* . 224
Литература 241
Указатель латинских названий 253
Объяснения к фототаблицам 265

Историческое развитие класса насекомых

Труды Палеонтологического института АН СССР

Том 175

Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор издательства *Д. В. Петрова*
Художественный редактор *Н. Н. Власик*
Технический редактор *В. И. Зудина*
Корректоры *Н. Джиоева, Г. Н. Лащ*

ИБ № 16405

Сдано в набор 25.09.79
Подписано к печати 20.12.79.
Т-18988. Формат 70×108¹/₁₆
Бумага типографская № 2
Гарнитура литературная
Печать высокая
Усл. печ. л. 24,5. Уч.-изд. л. 25,4
Тираж 2000 экз. Тип. зак. 4734
Цена 4 р. 30 к.

Издательство «Наука»,
117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»,
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10