

Российская академия наук  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка

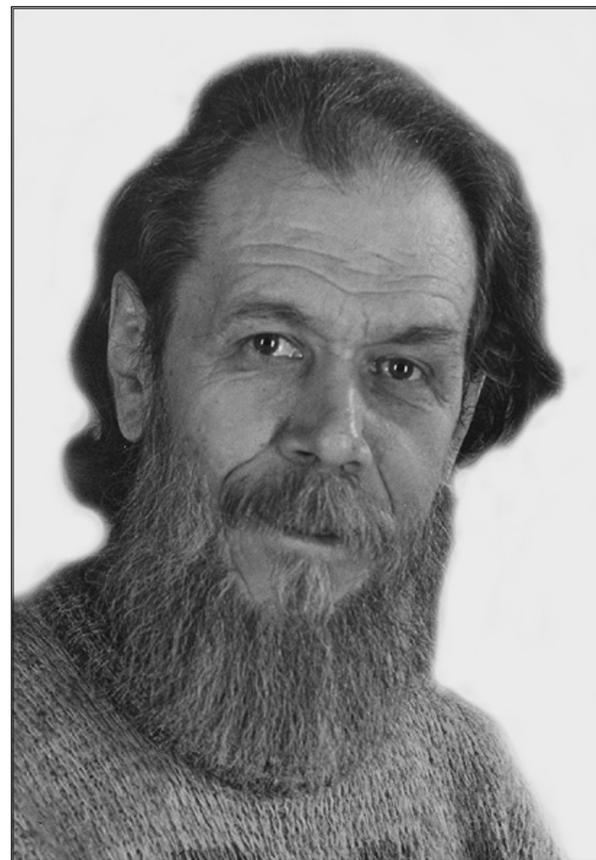
# **ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИЯ: СООБЩЕСТВА И КРИЗИСЫ**

КОНФЕРЕНЦИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ 70-ЛЕТНЕМУ  
ЮБИЛЕЮ (ПАМЯТИ) В.В. ЖЕРИХИНА

10–11 ноября 2015 г.

**ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ**

Москва 2015



Владимир Васильевич Жерихин  
1945-2001



Borissiak Paleontological Institute  
of the Russian Academy of Sciences

Российская академия наук  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка

## **PALAEONTOMOLOGY: COMMUNITIES AND CRISES**

CONFERENCE DEDICATED TO THE 70-TH ANNIVERSARY (MEMORY)  
OF V.V. ZHERIKHIN

November 10–11, 2015  
Borissiak Paleontological Institute  
of the Russian Academy of Sciences, Moscow

**ABSTRACTS**

Moscow 2015

## **ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИЯ: СООБЩЕСТВА И КРИЗИСЫ**

КОНФЕРЕНЦИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ 70-ЛЕТНЕМУ ЮБИЛЕЮ (ПАМЯТИ)  
В.В. ЖЕРИХИНА

10–11 ноября 2015 г.  
Палеонтологический институт  
им. А.А. Борисяка РАН, Москва

**ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ**

Москва 2015

# ПРОГРАММА

Председатель Оргкомитета  
**Александр Павлович Расницын**

Члены Оргкомитета:  
Дмитрий Владимирович Василенко  
Дмитрий Сергеевич Копылов  
Нина Дмитриевна Синиченкова  
Ирина Дмитриевна Сукачева  
Дмитрий Евгеньевич Щербаков

**10 ноября 2015 г., вторник**

**10:00–10:30.** Регистрация участников

**10:30–12:30.** Утреннее заседание  
(доклад 15-20 минут, вопросы и обсуждение  
5-10 минут)

**10:30. А.П. Расницын**

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
**ОТКРЫТИЕ КОНФЕРЕНЦИИ  
И ВСТУПИТЕЛЬНОЕ СЛОВО**

**10:45. А.Ю. Журавлёв**

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
**ГИПОТЕЗА СРЕДНЕМЕЛОВОГО БИОЦЕНО-  
ТИЧЕСКОГО КРИЗИСА В.В. ЖЕРИХИНА  
И НОВАЯ ПАЛЕОБИОЛОГИЯ**

**11:10. М.А. Ахметьев**

Геологический институт РАН  
**К ИСТОРИИ ТРАВЯНЫХ БИОМОВ  
В КАЙНОЗОЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЕВРАЗИИ**

**11:35. К.Ю. Еськов, Е.Д. Лукашевич**

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
**АНАЛИЗ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ  
ДВУХ РЕЛИКТОВЫХ СЕМЕЙСТВ ДВУКРЫЛЫХ  
В СВЕТЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ В.В. ЖЕРИХИНА**

**12:00. Д.Е. Щербаков**

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
**ГОНДВАНСКИЕ ГРУППЫ НАСЕКОМЫХ  
КАК ОТТЕСНЕННЫЕ РЕЛИКТЫ**

**13:30–16:00.** Дневное заседание

(доклад 15-20 минут, вопросы и обсуждение  
5-10 минут)

**13:30. Seriana Klopffstein**

Natural History Museum of Bern

A TOTAL-EVIDENCE APPROACH TO DATING  
WITH FOSSILS

**13:55. Wieslaw Krzemiński<sup>1</sup>, Agnieszka Soszyńska-Maj<sup>2</sup>,  
Katarzyna Kopec<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Institute of Systematic and Evolution of Animals,  
Polish Academy of Sciences

<sup>2</sup> University of Łódź

PROBLEMS WITH NOMENCLATURE OF THE  
DIPTERA AND MECOPTERA WINGS' VENATION

**14:20. Е.Э. Перковский<sup>1</sup>, П. Венгерек<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины

<sup>2</sup> University of Silesia in Katowice

О ПРИЧИНАХ МАССОВОГО ВЫМИРАНИЯ  
ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ТЛЕЙ

**14:45. А.А. Прокин<sup>1</sup>, А.В. Черевичко<sup>2</sup>, А.В. Крылов<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,

<sup>2</sup> Псковское отделение ФГБНУ ГосНИОРХ

СУКЦЕССИИ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЕВРАЗИИ:  
ПОПЫТКА СОЗДАНИЯ МОДЕЛИ В СВЕТЕ РАБОТ  
С.М. РАЗУМОВСКОГО И В.В. ЖЕРИХИНА

**15:10–16:00. Обсуждение докладов**

**11 ноября 2015 г., среда**

**10:30–13:40.** Утреннее заседание

(доклад 15-20 минут, вопросы и обсуждение 5-10 минут)

**10:30. Е.А. Сидорчук**

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

КЛЕЩИ В ИСКОПАЕМЫХ СМОЛАХ

**10:55. В.Д. Иванов, С.И. Мельницкий**

Санкт-Петербургский государственный университет

КОММУНИКАЦИОННЫЕ СТРУКТУРЫ  
У ИСКОПАЕМЫХ РУЧЕЙНИКОВ

**11:20. С.И. Мельницкий, В.Д. Иванов**

Санкт-Петербургский государственный университет

ФАУНЫ РУЧЕЙНИКОВ В ИСКОПАЕМЫХ СМОЛАХ

**11:45. А.А. Котов<sup>1</sup>, И.В. Кириллова<sup>2</sup>, С.С. Трофимова<sup>3</sup>,  
О.Г. Занина<sup>4</sup>, Е.Г. Лаптева<sup>3</sup>, Е.В. Зиновьев<sup>3</sup>,  
О.Ф. Чернова<sup>1</sup>, Е.О. Фадеева<sup>1</sup>, А.А. Жаров<sup>1</sup>,  
Ф.К. Шидловский<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

<sup>2</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН

<sup>3</sup> Музей Ледникового периода

<sup>4</sup> Институт физико-химических и биологических проблем  
почвоведения РАН

ИСКОПАЕМАЯ ШЕРСТЬ КАК ПРИНЦИПИАЛЬНО  
НОВЫЙ ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ  
О ЛЕДНИКОВОЙ БИОТЕ

**12:00. А.Ю. Солодовников**

Natural History Museum of Denmark

ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ  
ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЖУКОВ-  
СТАФИЛИНИД (COLEOPTERA: STAPHYLINIDAE)

**Перерыв**

**13:30–16:00.** Дневное заседание

(доклад 15-20 минут, вопросы и обсуждение  
5-10 минут)

# ТЕЗИСЫ

## 13:30. Д.С. Копылов, А.П. Расницын

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
НОВЫЕ СЕПУЛЬКИ (HYMENOPTERA:  
SERULCIDAЕ) ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА ЗАБАЙКАЛЬЯ

## 13:55. Д.С. Аристов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
СМЕНА ФАУНЫ ПРИМИТИВНЫХ  
ГРИЛЛОНОВЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA;  
GRYLLONES) В СЕРЕДИНЕ КАЗАНСКОГО ВЕКА  
СРЕДНЕЙ ПЕРМИ

## 14:20. Е.В. Бугдаева, В.С. Маркевич

Биолого-почвенный институт ДВО РАН  
МЕЛ-ПАЛЕОГЕНОВЫЙ БИОТИЧЕСКИЙ  
КРИЗИС (НА ПРИМЕРЕ ЗЕЙСКО-БУРЕЙНСКОГО  
БАССЕЙНА, ПРИАМУРЬЕ)

## 14:45. Е.Б. Волынец, Е.В. Бугдаева, В.С. Маркевич

Биолого-почвенный институт ДВО РАН  
СРЕДНЕМЕЛОВОЙ БИОТИЧЕСКИЙ КРИЗИС  
(НА ПРИМЕРЕ АЛЧАНСКОГО БАССЕЙНА,  
ПРИМОРЬЕ)

## 15:10–16:00. Обсуждение докладов

## 16:00. Закрытие конференции

## СМЕНА ФАУНЫ ПРИМИТИВНЫХ ГРИЛЛОНОВЫХ НАСЕКОМЫХ (INSECTA; GRYLLONES) В СЕРЕДИНЕ КАЗАНСКОГО ВЕКА СРЕДНЕЙ ПЕРМИ

Д.С. Аристов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
Россия, 117647 Москва, ул. Профсоюзная, 123  
danil\_aristov@mail.ru

Инфракласс Gryllones в палеозое был представлен как отрядами, существующими ныне, так и отрядами, известными, главным образом, из карбона и перми. К первым относятся прямокрылые, тараканы, веснянки и уховертки. Большую же часть разнообразия гриллоновых в палеозое составляли такие примитивные отряды инфракласса, как Spermidolestida, Eoblattida и Reculida. Эти отряды мало разнообразны в мезозое, в современной фауне известно только одно семейство эоблаттид. Доля вышеперечисленных гриллоновых (процент от общего количества семейств насекомых) относительно высока в карбоне (за счет кнемидолестид и, в меньшей степени, эоблаттид) и достигает своего максимума к кунгурскому веку нижней перми (доминируют рекулиды и кнемидолестиды, эоблаттиды малоразнообразны). Разнообразие остается сравнимым до середины казанского века средней перми (в основном за счет рекулид и эоблаттид). Начиная со второй половины казанского века доля семейств примитивных гриллоновых заметно снижается, а после границы перми и триаса становится минимальна. В триасе примитивные гриллоновые представлены немногочисленными представителями эоблаттид, рекулид и единичными кнемидолестидами. В юре представители первых двух отрядов становятся крайне редки, а кнемидолестиды вымирают. Наиболее резкое падение семейственного разнообразия примитивных гриллоновых насекомых за всю их историю приходится на середину казанского века. Это снижение относительного разнообразия связано как с ростом разнообразия других насекомых (гриллоновых и, в особенности, скарабеоновых), так и, вероятно, с изменением условий захоронения. Подавляющее количество местонахождений с карбона по раннеказанское время связано с прибрежно-морскими обстановками. Начиная с поздней казани большинство местонахождений становятся внутриконтинентальными. Следует отметить, что для единичных северодвинских и анизийских местонахождений, где наблюдается относительное увеличение разнообразия группы, также предполагается прибрежно-морской генезис.

Возможно, уменьшение доли примитивных гриллоновых в середине казанского века связано не столько с реальным снижением их разнообразия, сколько с палеоэкологическими условиями. Вероятно, обсуждаемая группа обитала преимущественно на периферии континента.

Работа поддержана грантами РФФИ №№ 13-04-01839, 15-34-20745 и Программой № 15 Президиума РАН «Проблема происхождения жизни и формирования биосферы».

## К ИСТОРИИ ТРАВЯНЫХ БИОМОВ В КАЙНОЗОЕ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЕВРАЗИИ

М.А. Ахметьев

Геологический институт РАН  
Россия, 119017 Москва, Пыжевский пер., 7  
akhmetiev@ginras.ru

Одним из важнейших вкладов В.В. Жерихина в биологическую науку была разработка проблемы эволюции сообществ, включая обоснование и принципы функционального биоценологического подхода к трактовке генезиса биомов. В частности, с позиций этого подхода им был рассмотрен генезис травяных биомов (1994). Он обратил внимание на признаки их существования в Южной Америке в среднем эоцене, где отмечено высокое содержание в палиноспектрах осадков пыльцы злаков, а также наличие палеопочв степного типа и некоторые другие свидетельства присутствия в это время на континенте травяных биомов. Попутно рассмотрены палеоботанические подтверждения формирования травяных биомов в миоцене Северной Америки. К этому можно добавить, что эти значительные по площади регионы обоих континентов с начала палеогена находились в «дождевой тени» воздымающейся меридиональной Кордильеро-Андийской горной системы. Она длительное время стабильно задерживала поступление осадков на всю лежащую к востоку обширную территорию, занятую ныне в Южной Америке патагонскими прериями. Подобным же образом влага Тихого океана не достигала равнин западной части США, заселенных субксерофитами и ксерофитами мадренской флоры, в том числе и разнообразными травами. В той же публикации В.В. Жерихин писал: «К сожалению, аналогичных детальных данных нет ни для Евразии, ни тем более для Африки, хотя палинологически экспансия степной и саванной растительности здесь также фиксируется в неогене».

В последние десятилетия, благодаря усилиям палеоботаников, в первую очередь, палеокарпологов и палинологов, появилась возможность проследить развитие травяных биомов на большей части Казахстана, включая Северное Приаралье и Тургай, а также на юге Западно-Сибирской плиты. Практически до конца эоцена эта территория оставалась покрытой морем, и признаков распространения травянистых растений по его периферии не было отмечено, за исключением хорошо известных, существовавших еще с мелового периода водных и околородных ассоциаций, образованных лотосами, нимфейными, осоковыми и другими водными травами. Признаки появления травяных биомов в начале олигоцена впервые зафиксированы палинологами в палеогеновых осадках на континентальных выступах южного и юго-восточного Казахстана с засушливым климатом. Это подтверждается присутствием в спектрах пыльцы *Chenopodiaceae* (в т. ч. *Artemisia*), *Ranunculaceae*, *Ariaceae* и др. Предпосылкой к дальнейшей экспансии трав явилось не только окончательное осушение Западно-Сибирского моря и Тургайского пролива на рубеже эоцена и олигоцена. Одновременно происходила существенная редукция влажных теплых атмосферных потоков из Тетиса в пределы

Казахстанской суши и Западной Сибири, благодаря продолжавшемуся росту Альпийско-Гималайского орогена с расширением и смещением к северу субаридного пояса. Широкое развитие травянистых и кустарничковых маревых в сочетании с вересковыми и злаковыми повсеместно отмечено в палиноспектрах осадков широкой прибрежной полосы регрессирующего моря в разрезах северного побережья Аральского моря и Тургайского прогиба. Благодаря последовательному росту широтного Альпийско-Гималайского орогенного пояса в позднем олигоцене и миоцене продолжалась миграция с юга на север растительных зон. Ассоциации, наиболее обогащенные ксерофитами, включая травы, в раннем олигоцене занимали территорию Южного Казахстана, там, где возникли. В середине олигоцена (соленовское время) полоса ксерофитов, включая разнообразные травянистые формы, продвинулась до широты современной Бет-Пак-Далы и озера Балхаш. С севера она была ограничена лесными формациями, образованными представителями умеренно-теплолюбивой лесной тургайской флоры. К началу миоцена практически безлесная растительность с возникшими травяными биомами впервые появилась на широте Аральского моря. В палинокомплексе стратотипа аральской свиты на побережье залива Перовского пыльца трав доминирует (более 80%).

Карпологическими исследованиями П.И. Дорофеева (1963) и В.П. Никитина (2006) доказано широкое развитие, начиная с середины олигоцена травяных биомов на Западно-Сибирской плите, особенно в ее южных районах, с увеличением их площадей в неогене. Это подтверждается обнаруженными в рыхлых осадках этого возраста плодов и семян десятков родов растений, принадлежащих семействам, ныне представленным в растительном покрове исключительно травами, а также данными палинологии.

Палеоботанические данные хорошо согласуются с палеонтологическими. В известном местонахождении Мын-Сай (Челкар-Нура, Тургай) в палиноспектрах слоев со скелетными остатками индрикотериев пыльца маревых и вересковых составляет до 70%. Те же процентные соотношения древесно-кустарниковой и травянистой пыльцы установлены при опробовании базальных слоев миоцена с остатками крупных растительных позвоночных в разрезах северного побережья Аральского моря и чинка Алтын-Чокусы близ ст. Саксаульская.

Таким образом, травяные биомы изначально возникли в раннем олигоцене в поясе ксерофитных флор на границе Средней Азии и Южного Казахстана. По мере поднятий Северного Тянь-Шаня с формирующейся лесной растительностью на склонах, пояс субаридной флоры смещался к северу, насыщаясь все большим разнообразием травянистых растений. К началу миоцена степная растительность с доминированием трав окончательно установилась в Приаралье, Тургае и на юге Западной Сибири, продолжая существовать длительное время и в позднем кайнозое.

## МЕЛ-ПАЛЕОГЕНОВЫЙ БИОТИЧЕСКИЙ КРИЗИС (НА ПРИМЕРЕ ЗЕЙСКО-БУРЕЙНСКОГО БАССЕЙНА, ПРИАМУРЬЕ)

Е.В. Бугдаева, В.С. Маркевич

Биолого-почвенный институт ДВО РАН  
Россия, 690022 Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, 159  
markevich@biosoil.ru

Детально изучены меловые и нижнепалеогеновые отложения Зейско-Буреинского бассейна Приамурья. Выявлен таксономический состав альб-датских флор. Прослежена динамика разнообразия флоры с сантонского по датский век. Выявлено, что оно максимально для раннемаастрихтского времени во всех группах растений, незначительно меньше для среднемаастрихтского и сантонского. Всеобщий спад зафиксирован в позднем маастрихте и дании, лишь анемофильные покрытосеменные растения в датском веке испытывают расцвет. Так как разнообразие является одним из индикаторов благополучия экосистем, такой его сброс во всех группах растений может говорить о реакции сообществ на кризис. Впервые нами было исследовано событие мел-палеогенового биотического кризиса и мелового терминального вымирания по изменению биоты Зейско-Буреинского бассейна (Флора и динозавры..., 2001).

Протекание кризиса можно проследить по изменению значений индекса когерентности и коэффициента оборота фауны. Индекс когерентности впервые был предложен В.В. Жерихиным (1978). Это показатель, отражающий баланс вымирания старых и возникновения новых семейств насекомых в меловом периоде. Одним из неблагоприятных факторов индекса когерентности состоит в том, что он отражает векторизованность изменений независимо от масштаба. Чтобы учесть и его, был предложен коэффициент оборота фауны. Приведенный показатель оценивает масштаб изменений на данном интервале в единицу времени независимо от их направленности.

Индекс когерентности был вычислен для меловых палинофлор Дальнего Востока (Маркевич, 1995); для конца альба и маастрихта зафиксировано его падение ниже нуля, что означает нескомпенсированность вымирания палинотаксонов в эти временные отрезки и развитие биоценологического кризиса.

По палеоботаническим данным стало возможным высчитать индексы когерентности и коэффициенты оборота флор для мела-палеогена Зейско-Буреинской впадины Приамурья (Флора и динозавры..., 2001). Отрицательное значение индекса когерентности начинает приобретать со среднего маастрихта, кульминируя в позднем и постепенно выходясь в раннем дании, что означает развитие кризисных тенденций с середины маастрихта и углубление кризиса к мел-третичному рубежу. Наибольшее значение коэффициента оборота флор приобретает в раннем маастрихте, что говорит об интенсивности масштаба изменений на данном интервале.

В середине мела и на границе мела и палеогена востока Азии активизация геологических событий провоцирует биотические кризисы, развивавшихся по сходному сценарию: падение разнообразия, как в ископаемых флорах, так и в фаунах (эффект «бутылочного горлышка»); вымирание доминирующих прежде форм (в Зейско-Буреинском бассейне это ярко выражено на примере динозавров); резкая перестройка структуры сообществ.

## СРЕДНЕМЕЛОВОЙ БИОТИЧЕСКИЙ КРИЗИС (НА ПРИМЕРЕ АЛЧАНСКОГО БАССЕЙНА, ПРИМОРЬЕ)

Е.Б. Вольнец, Е.В. Бугдаева, В.С. Маркевич

Биолого-почвенный институт ДВО РАН  
Россия, 690022 Владивосток, пр-т 100-летия Владивостока, 159  
markevich@biosoil.ru

Исследованы апт-сеноманские отложения Алчанского эпиконтинентального бассейна и содержащиеся в них растительные остатки. Восстановлены палеообстановки и растительность, выявлена динамика разнообразия флоры, установлена зависимость таксономического разнообразия от таких абиотических факторов, как температурные и влажностные условия, степени и вида вулканической активности, особенности рельефа.

В аптском веке на территории Алчанского бассейна осадконакопление происходило в обстановке приморской заболоченной низменности, в раннем альбе – формировались отложения сублиторали открытого моря, извергались подводные вулканы. Начиная со среднеальбского времени, море постепенно уходит, оставляя заболоченную низину с береговой вулканической грядой. Эту сушу осваивают растения. Жесткая структура биотического сообщества еще не сложилась. По-видимому, ценоценовая сукцессия стартует здесь с начальной стадии и носит некогерентный характер. Преимущества в этих условиях получают пионерные растения (Czekanowska и покрытосеменные). Нарастание вулканизма в Алчанском бассейне в среднеальбское время явственно сказалось на растительности. В течение позднего альба возникают разные палеообстановки, обуславливая нарастание разнообразия флоры и растительных сообществ. Терминальный альб ознаменован резкой редукцией разнообразия флоры и доминированием ксерофильных беннеттитов. Обеднение состава растительности в результате вымирания многих цикадофитов и хвойных наглядно свидетельствует о неблагоприятных палеообстановках на границе альба-сеномана. Количество исчезнувших таксонов преобладает над появившимися как по палеоботаническим данным, так и по палинологическим, знаменуя собой нескомпенсированное вымирание и, таким образом, формирование «ценоценового вакуума». Сеноманские отложения и флора принципиально отличаются от апт-альбских преобладанием аллювиально-озерного осадконакопления с многочисленными платановыми, а также водными папоротниками в захоронениях. Все это свидетельствует о резкой смене палеообстановок, сопряженной с не менее резким переломом в составе растительности.

На границе раннего и позднего мела произошли значительные геологические (пауза в активной вулканической жизни Сихотэ-Алинского пояса) и климатические (потепление и увеличение гумидности) события. С ними, по всей вероятности, связано нарушение устойчивости ведущих растительных формаций, упадок некоторых из них в середине мела (например, «цикадофитовый чапарраль») и формирование новых (к примеру, платановые леса). Развитие плавающей растительности – водных покрытосеменных и папоротников – показатель освоения новых экологических ниш. Смена растительности, наряду с кардинальными абиотическими

преобразованиями, имела далеко идущие последствия. Особенно она отразилась на животном мире, тесно связанным с растительным. Изменения в группе насекомых столь значительны, что это дает основание говорить об альбском биоценоотическом кризисе (Жерихин, 1978; Меловой биоценоотический кризис..., 1988). Вымирание беннеттитов (основной энтомофильной группы) в альбе и возникновение новых групп покрытосеменных привело к тому, что последние «перехватывали» или формировали новые свиты насекомых, посещавших их цветки.

Опираясь на достоверную датировку осадочных толщ Алчанского бассейна, привлекая многочисленные палеоботанические данные из каждого стратиграфического уровня, мы проследили развитие биоценоотического кризиса с аптского по сеноманское время.

### **АНАЛИЗ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИСТОРИИ ДВУХ РЕЛИКТОВЫХ СЕМЕЙСТВ ДВУКРЫЛЫХ В СВЕТЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ В.В. ЖЕРИХИНА**

**К.Ю. Еськов, Е.Д. Лукашевич**

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
Россия, 117647 Москва, ул. Профсоюзная, 123  
afranius999@gmail.com, elukashevich@hotmail.com

Одной из наиболее интересных (и наиболее недооцененных) идей, разработанных В.В. Жерихиным, представляется предложенное им решение старой биогеографической загадки: как возникли биполярные (амфи-тропические) дизъюнктивные ареалы, состоящих из двух изолированных фрагментов во внетропических областях обоих полушарий?

Изучая процесс глобальной смены меловых энтомофаун кайнозойскими, Жерихин (1978, 1993, 2002) развил гипотезу Разумовского (1971) об относительной геологической молодости (эоцен) тропической биоты современного типа. Один из важных доводов в ее пользу – подавляющее большинство реликтовых таксонов насекомых и растений, для которых установлен мезозойский и раннепалеогеновый возраст, отчетливо избегают биомов, существующих в условиях тропического климата, вроде дождевых экваториальных лесов и саванн. Если они и заходят в экваториальные широты (в «астрономические тропики»), то, как правило, по горным областям, где локальный климат существенно отличается от настоящего тропического (с температурой самого холодного месяца более 18 °С). Концентрируются же те реликты именно в субтропических и умеренных зонах обоих полушарий.

В качестве объяснения Жерихин указывал, что глобальный климат в мезозое и раннем палеогене отличался куда большей выровненностью, чем ныне: в ту пору отсутствовали аналоги не только современного субарктического климата с холодной зимой, но и современного тропического. Соответственно, при палеоген-неогеновой климатической перестройке, сформировавшей широтную климатическую зональность современного типа, меловые и палеогеновые реликты имели наилучшие шансы выжить именно в зонах без резких температурных сезонных колебаний, т. е. в суб-

тропическом и теплоумеренном климате, господствовавшем ранее по всей планете. Так и возникают биполярные ареалы.

Проанализируем с этих позиций географическую историю Ptychopteridae и Tanyderidae – двух небольших родственных семейств длинноусых двукрылых. Оба таксона появились почти одновременно (в середине мезозоя), обладают весьма сходной биологией, а их ископаемых представителей регулярно находят в одних и тех же местонахождениях, т. е. ландшафтно-климатические предпочтения семейств существенно не различались. Оба семейства представлены в юрских, меловых и палеогеновых отложениях Лавразии (Европа, Центральная Азия, Сибирь, Китай и Северная Америка) и в меловых янтарях Мьянмы (видимо, в то время – отдельный от Лавразии микроконтинент). На территории Гондванских материков они найдены лишь в меловых янтарях Ливана и в нижнем мелу Бразилии, т. е. в мелу они представлены во всех достаточно изученных фаунах тогдашнего экваториального пояса (Ливан, Мьянма, Бразилия). В кайнозойских местонахождениях экваториального пояса с фаунами современного тропического типа (миоценовые янтари Доминиканы и Мексики, миоцен-плиоценовые янтари Суматры, Борнео и Филиппин) они не найдены ни разу; уровень же фаунистической изученности доминиканского янтара ныне достаточно высок, чтобы утверждать: раз они там не найдены, значит, их там действительно не было.

Поскольку на протяжении большей части своей истории оба семейства были распространены на одних территориях, в основном, в северном полушарии, то можно было бы ожидать, что и современное распространение семейств будет достаточно сходным и окажется связанным с северными материками – «Арктогеей» А. Уоллеса: Голарктической, Афротропической и Индомалайской зоогеографическими областями. Ptychopteridae действительно демонстрируют идеальное соответствие гипотезе: Голарктика + Афротропис + Индомалайя, при полном отсутствии их в Австралии («Нотогее») и Южной Америке («Неогее»). Но современное распространение Tanyderidae выглядит зеркальным ожидаемому: это типичный биполярный ареал, чья южнополушарная часть (юг Африки, Австралия с Новой Гвинеей, Новая Зеландия и Чили) производит впечатление классического «гондванского ареала»: сохранение на разошедшихся в результате континентального дрейфа фрагментах Гондваны реликтов ее единой мезозойской биоты. При этом современные фауны Tanyderidae всех пяти фрагментов Гондваны не имеют ни единого общего рода. Такое отсутствие зоогеографических связей родового уровня поразительно для области распространения «крайне-южной биоты» (юго-восток Австралии, Новая Зеландия и юг Южной Америки), обладающей высоким уровнем как таксономического, так и экологического единства. Граница между ареалами семейств в Австралазии соответствует линии Уоллеса.

Современное распространение Ptychopteridae и Tanyderidae связано преимущественно с зонами субтропического и умеренного климата. Оба семейства представлены в «астрономических тропиках», но их распространение там отчетливо привязано к горным территориям с выраженной вертикальной климатической зональностью. Все находки как в субаркти-

ческой зоне, так и в зоне экваториальных лесов – заходы широко распространенных видов, обычных в, соответственно, широколиственных лесах и горных субтропиках; эндемики тайги, тундры или равнинных дождевых тропических лесов отсутствуют даже на видовом уровне. Это еще один пример избегания тропических биомов реликтовыми таксонами, на которое обратил внимание В.В. Жерихин.

Можно предположить, что современные ареалы Ptychopteridae и Tanyderidae представляют собой реликты широкого (панконтинентального?) мезозойского распространения, уцелевшие в субтропических и умеренных зонах обоих полушарий при палеоген-неогеновой глобальной климатической перестройке (вспомним полное их отсутствие в неогеновых фаунах экваториальной зоны – при присутствии в экваториальных фаунах мела). В дальнейшем биполярные ареалы подверглись фрагментации и редукции; в частности, ареал Ptychopteridae почти полностью лишился южнополушарной, «гондванской», своей части. Судя по всему, ландшафтно-климатические перестройки в раннем палеогене с последующими вымираниями мезозойских реликтов на большей части их бывшего ареала сыграли гораздо большую роль, чем тектоника плит.

Предложенная нами гипотеза о генезисе ареалов Ptychopteridae и Tanyderidae позволяет сделать следующие фальсифицируемые (по К. Попперу) предсказания.

(1) Ptychopteridae были широко (вероятно, всесветно) распространены в мезозое, но впоследствии вымерли в Южной Америке и Австралии, где крайняя редкость мезозойских находок связана лишь со слабой палеонтологической изученностью (семейство лишь недавно найдено в мелу Бразилии). Считаем, что Ptychopteridae будут обнаружены и в других, подходящих по тафономическим условиям, мезозойских местонахождениях Гондваны, прежде всего, в Австралии.

(2) Формирование дизъюнктивного ареала Tanyderidae в южном полушарии за счет вымирания связующих звеньев на северных материках выглядит более правдоподобным, поскольку фауны фрагментов Гондваны ныне не обнаруживают между собой никаких связей на уровне родов по современной системе. Если в будущем среди современных танидерид будет выявлена монофилетическая гондванская группа, мы считаем, что ее ископаемые представители будут обнаружены и в северном полушарии, а предложенная кладограмма не будет отражать последовательность фрагментации Гондваны.

(3) Оба семейства как не были, так и не будут найдены в кайнозойских янтарях, происходящих с территории тропического пояса: Доминикана, Чьяпас, Зондский архипелаг. Напротив, в мезозойских янтарях из тропического пояса и его окрестностей они уже найдены (Ливан, Мьянма) и следует ожидать новых находок (например, в Нью-Джерси). В кайнозойских янтарях искать следует на территории тогдашней субтропической зоны: Сахалин, Фушунь, Парижский бассейн и Арканзас.

Работа частично поддержана грантом РФФИ, № 13-04-01839.

## ГИПОТЕЗА СРЕДНЕМЕЛОВОГО БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО КРИЗИСА В.В. ЖЕРИХИНА И НОВАЯ ПАЛЕОБИОЛОГИЯ

А.Ю. Журавлёв

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
Россия, 119991 Москва, Ленинские горы, 1  
ayzhur@mail.ru

Последние данные по датировкам Чиксулубского события показывают, что одноименный кратер и сопутствующие ему отложения, включая цунамиты, образовался за 130–150 тыс. лет до конца мелового периода. Более того, падение столь крупного астероида не привело к заметным изменениям даже в составе планктона близлежащей акватории Атлантического океана (Keller et al., 2013). Хотя пока полностью не исключено, что площадные извержения, в результате которых сформировалось плато Декан, имели значение для окончательного вымирания ряда групп мезозойских животных, современные исследования показывают, что глобальный надлом мезозойской экосистемы произошёл в середине мелового периода и в результате выхода на первые роли на суше покрытосеменных растений. Именно так, как предсказал в середине 1980-х гг. В.В. Жерихин, формулируя гипотезу «среднемелового ценотического кризиса».

Действительно первые покрытосеменные существовали в нестабильных условиях, о чем свидетельствуют особенности осадочных отложений, где они захоранивались: например, группа Потомак в штате Нью-Йорк сформировалась во влажных неустойчивых условиях разветвлённой речной сети с часто меняющимися русло протоками, то пересыхающими, то прорывающими естественные запруды и затопляющими прежние старицы. На такие же условия косвенно указывают данные молекулярного анализа современных цветковых: наиболее примитивными из них являются амборелла, кувшинковые, астробэйлиевые и хлоракантовые (Field et al., 2004). Все они – обитатели влажных, тенистых, часто нарушаемых участков. Древнейшая ископаемая пыльца и листья тоже напоминают таковые хлоракантовых либо астробэйлиевых, и все древнейшие окаменелости действительно представляют собой остатки тенелюбивых кустарничков с небольшими листочками и плодолистиком с одним семязачатком, как у амбореллы.

Именно в середине мелового периода у покрытосеменных резко изменилось строение листьев, то есть органа фотосинтеза: жилкование стало намного плотнее, чем у первых цветковых, размер устьиц уменьшился, но зато их число на листовой пластинке существенно возросло (Brodribb, Field, 2010). Развернулась и сама пластинка, преобразившись в разнообразные крупные, в том числе лопастные листья. И цветковые обрели способность гораздо рачительнее использовать воду: часто расположенные водоносные сосуды – жилки – лучше распределяли те же объемы воды по всему листу, а мелкие устьица меньше ее теряли, притом захватывая даже больше углекислого газа, чем при прежней конструкции (de Boer et al., 2012). Учитывая падение уровня углекислого газа в атмосфере, начавшееся в это время, покрытосеменные и здесь оказались в выигрышном положении. Когда в середине мелового периода у цветковых плотность жилок возросла в три раза, у всех прочих растений этот показатель

остался на «допотопном» палеозойском уровне (не более 3.3 мм жилки на квадратный миллиметр листовой пластинки). За короткий промежуток (готерив – ранний альб) доля покрытосеменных в сообществах суши возросла с менее чем 10% до современного уровня – 80%. Столь резкая смена растительности, сопровождавшаяся ростом продуктивности (почти в два раза, Berendse, Scheffer, 2009) и объемов стока биогенов не могла не повлиять на все остальные компоненты мезозойской экосистемы – от растительных и хищных динозавров до морского фитоплктона и глубоководных детритофагов: во всех сообществах в середине мелового периода происходят резкие падения разнообразия с последующей сменой доминантных групп (Falkowski et al., 2004; Lloyd et al., 2008; Urchurch et al., 2011; Uchman, Wetzel, 2011).

### КОММУНИКАЦИОННЫЕ СТРУКТУРЫ У ИСКОПАЕМЫХ РУЧЕЙНИКОВ

**В.Д. Иванов, С.И. Мельницкий**

Санкт-Петербургский государственный университет  
Россия, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9  
v--ivanov@yandex.ru, simelnitsky@gmail.com

Современные насекомые из отряда ручейников имеют разнообразные способы коммуникации, используемые как взрослыми насекомыми, так и личинками. У имаго известны многочисленные примеры ольфакторной (феромоны), вибрационной и визуальной коммуникации. Для поддержки коммуникационных функций тело насекомого снабжено специализированными структурами, такими, как феромонные железы с отверстиями выводных протоков и отростками для рассеивания феромонов, стеральные выступы для создания вибрационных сигналов. Для восприятия этих сигналов предназначены разнообразные рецепторы, в том числе многочисленные сенсиллы на флагеллумах антенн. Эти адаптации хорошо исследованы у современных видов, что создаёт основу для поиска гомологичных структур у ископаемых. Малые размеры таких структур создают проблему их обнаружения, поскольку они заметны только при высокой степени сохранности материала.

Исследование ископаемых ручейников свидетельствует о наличии разнообразных способов коммуникации в прошлом. Выводные отверстия протоков феромонных желёз обнаружены у ряда ископаемых ручейников их балтийского и ровенского янтарей (верхний эоцен Европы), таймырского янтара (верхний мел Сибири), у *Dajella tenera* Suk. (Glossosomatidae) и еще не описанного представителя Vitimotauliidae из меловых отложений Сибири. По структуре они полностью соответствуют тому, что наблюдается у их современных родственников. Специализированные ольфакторные сенсиллы наблюдаются реже, однако у янтарных инклюзов в ряде случаев они хорошо сохраняются.

Стеральные выросты брюшка для вибросигнализации найдены у ряда представителей Polycentropodidae, Rhyacophilidae и Beraeidae из кайнозойских янтарей Европы, а также у некоторых мезозойских Disoneuridae, Hydrobiosidae и *D. tenera*. Надежные свидетельства наличия

типичной для современных ручейников коммуникации у палеозойских Protomegorina отсутствуют, однако своеобразные сцепочные приспособления на их задних крыльях (карпентеровы органы) иногда интерпретируются как источник феромонов.

### НОВЫЕ СЕПУЛЬКИ (HYMENOPTERA: SEPULCIDAE) ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА ЗАБАЙКАЛЬЯ

**Д.С. Копылов, А.П. Расницын**

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
Россия, 117647 Москва, ул. Профсоюзная, 123  
aeschna@yandex.ru

Сепульки (Sepulcidae) – юрско-меловое семейство пилильщиков, занимающее промежуточное положение между цефидами и сирикоидами. Семейство сепулек включает пять подсемейств:

Sepulcinae (2 рода, 3 вида) – средняя–поздняя юра Монголии.

Parapamphiliinae (6 родов, 10 видов) – ранняя юра – ранний мел Забайкалья, Монголии и Киргизии.

Xyelulinae (3 рода, 12 видов) – ранняя юра – ранний мел Германии, Казахстана, Киргизии, Монголии, Забайкалья и Индии.

Trematothoracinae (3 рода, 19 видов) – ранний–поздний мел Испании, Англии, Забайкалья, Магадана, Монголии, Китая и Бразилии.

Ghilarellinae (2 рода, 3 вида) – ранний мел Испании, Монголии, Забайкалья и Хабаровского края (указанное количество родов и видов не включает еще неопубликованные таксоны, обсуждаемые ниже).

В 2004, 2009 и 2014 гг. экспедиционными отрядами Палеонтологического института РАН была собрана обширная коллекция насекомых на раннемеловом местонахождении Хасуртый (Бурятия, Закаменский р-н). В том числе было найдено 16 отпечатков сепульцид. Несмотря на скромные объемы, коллекция оказалась весьма разнообразной. В ней было обнаружено пять родов, относящихся ко всем четырем меловым подсемействам (все, кроме Sepulcinae). Такое разнообразие до сих пор встречалось только в крупнейших меловых лагерштеттах: Байсе и Бон-Цагане.

Доминируют в Хасуртах Trematothoracinae. Все шесть найденных экземпляров относятся к типовому роду Trematothorax и каждый – к отдельному виду. Описанные ранее *T. kasparanyi* и *T. demeter* с передним крылом длиной более 13 мм оказались самыми крупными трематорацинами (Kopylov, Rasnitsyn, 2014). На них впервые была обнаружена необычная особенность строения костальной жилки – продольное вдавление, разделяющее косту пополам. Впоследствии выяснилось, что такой особенностью обладают все представители рода.

На одном из образцов была найдена поперечная субкоста, что крайне необычно для сепулек. Трематорацина с субкостой (*Trematothoracoides liaoningensis*) впервые была описана из Исяня (H. Zhang et al., 2001). Именно наличие Sc послужило основанием для выделения отдельного рода. Однако, в ходе ревизии старых коллекций выяснилось, что Sc есть также и у типового вида *T. baissensis*. Таким образом, род *Trematothoracoides* сводится в синонимы к *Trematothorax*. Кроме наличия Sc, нам не удалось

найти других признаков, общих для этих трех видов и отделяющих их от других трематотораксов. Поэтому выделение их в отдельный род (или даже подрод) представляется нам необоснованным.

Не уступают по количеству *Paragramphiliinae*: их тоже найдено шесть штук. Один образец (изолированное переднее крыло) относится к роду *Paragramphilius*. Этот образец интересен большим количеством аберраций в жилковании.

Еще пять экземпляров принадлежат к роду *Micragraphilius*. На этих отпечатках впервые удалось изучить строение заднего крыла микрограмфилюсов. Задние крылья этих мелких пилыльчиков обнаруживают необычную для симфит степень редукции жилкования: они совершенно лишены замкнутых ячеек, свободное окончание *M* утрачено.

*Xyelulinae* представлены двумя видами рода *Opokhoius*. На одном из образцов хорошо сохранилось заднее крыло, ранее для подсемейства не известное.

Еще два образца принадлежат к подсемейству *Ghilarellinae*. По жилкованию и строению тела они практически не отличаются от бон-цаганского вида *Ghilarella mercurialis*, однако совершенно лишены рисунка на крыльях. Также в ходе ревизии старых коллекций из Байсы был найден самец *Ghilarella* (ранее этот род был известен только по самкам).

По разнообразию комплекс сепульцид из Хасуртов оказывается одним из богатейших в мире (сравним с Байсой и Бон-Цаганом), а по качеству сохранности заметно превосходит и Байсу, и Бон-Цаган (все найденные образцы уверенно определяются по крайней мере до рода). Учитывая высочайшее разнообразие, почти полное отсутствие повторяющихся находок и отменную сохранность, от дальнейших раскопок на Хасуртах можно ожидать не менее интересных результатов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, № 14-04-32071 и программы Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

## ИСКОПАЕМАЯ ШЕРСТЬ КАК ПРИНЦИПИАЛЬНО НОВЫЙ ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ О ЛЕДНИКОВОЙ БИОТЕ

А.А. Котов<sup>1</sup>, И.В. Кириллова<sup>2</sup>, С.С. Трофимова<sup>3</sup>, О.Г. Занина<sup>4</sup>,  
Е.Г. Лаптева<sup>3</sup>, Е.В. Зиновьев<sup>3</sup>, О.Ф. Чернова<sup>1</sup>, Е.О. Фадеева<sup>1</sup>,  
А.А. Жаров<sup>1</sup>, Ф.К. Шидловский<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН  
Россия, 119071 Москва, Ленинский пр., 33, стр. 1

<sup>2</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН  
Россия, 620144 Екатеринбург, ул. 8-го Марта, 202

<sup>3</sup> Музей Ледникового периода  
Россия, 129223 Москва, ВВЦ, павильон № 71

<sup>4</sup> Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН  
Россия, 142290 Московская обл., Пущино, ул. Институтская, 2  
alexey-a-kotov@yandex.ru

Многолетняя мерзлота, как естественный консервант, представляет собой уникальное хранилище палеоэкологических объектов древних эпох. С начала изучения ледникового периода источником информации

о биотах этого времени служат остатки млекопитающих, сопутствующие органические остатки (других позвоночных, беспозвоночных и растений) и геологические тела, включающие их. Цель данного сообщения – осветить результаты мультидисциплинарного исследования остатков наземных и водных организмов: водорослей, высших растений (макроостатки, пыльца и фитолиты), насекомых, микро-ракообразных (мандибулы, покоящиеся яйца, эфиппиумы и фильтрующие щетинки), птиц и млекопитающих из шерсти мамонта, обнаруженной в аласных отложениях в среднем течении реки Большая Чукочь (Якутия, Россия). Сформировавшийся в шерсти после смерти зверя тафоценоз представляет собой комплекс остатков нескольких временных срезов от позднего плейстоцена до голоцена. Один из них соответствует периоду коренной перестройки природных условий и ландшафтов и формирования аласных комплексов на Северо-Востоке России. Впервые в регионе определены в плейстоценовых-раннеголоценовых отложениях ветвистоусые ракообразные подрода *Daphnia* (*Stenodaphnia*), ныне отсутствующие в азиатской части Берингии. Сейчас ареалы ктенодафний по две стороны Берингова пролива изолированы, но в раннем голоцене некоторые группы видов, по-видимому, имели непрерывный транс-голарктический ареал. Наша находка показывает, что шерсть древних животных – перспективный ресурс для реконструкции ландшафтов и биот различных временных срезов четвертичного периода.

Данное исследование поддержано РФФИ, № 15-04-08552-а.

## ФАУНЫ РУЧЕЙНИКОВ В ИСКОПАЕМЫХ СМОЛАХ

С.И. Мельницкий, В.Д. Иванов

Санкт-Петербургский государственный университет  
Россия, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб., 7/9  
simelnitsky@gmail.com, v--ivanov@yandex.ru

Ручейники (Insecta: Trichoptera) известны из 11 локальных фаун янтарей: миоценового доминиканского (возрастом 14–23 млн. лет), верхнеолигоценевого-нижнемиоценевого мексиканского (20–28 млн. лет) янтаря, эоценовых (33–37 млн. лет) балтийского, ровенского, датского и саксонского янтарей Европы, меловых бирманского (95–105 Ma), канадского (71–83 Ma), нью-джерсийского (86–94 Ma), таймырского (85–105 Ma) и теннесийского (65–70 Ma) янтарей Азии и Северной Америки. Наиболее богаты находками ручейников позднеэоценовые янтари Европы, где особенно хорошо изучен и богат инклюзами балтийский янтарь.

Ископаемые ручейники из миоценовых янтарей Нового Света фаунистически сходны с современными ручейниками этого региона, насколько можно судить по имеющемуся материалу (33 вида, 15 родов 11 семейств в доминиканском и 4 вида из 4 семейств в мексиканском янтаре). Верхнеэоценовые ручейники Европы, напротив, резко отличаются по структуре фауны от современного населения соответствующих регионов при существенном сходстве регионов между собой (датский янтарь плохо изучен, но на уровне семейств сходен с тремя прочими регионами). Отчетливо заметны редкость современных массовых европейских семейств (*Hydropsychidae*, *Hydroptilidae*, *Limnephilidae*) и наличие черт сход-

ства с фаунами современной Ю–В Азии, например, наличие близких азиатских видов рода *Wormaldia* (Philopotamidae) и *Polyscentropodidae*. Имеются два эндемичных семейства: *Yantarocentridae* (1 вид) и *Ogmomyidae* (3 вида). В фауне балтийского янтаря известно 212 видов (61 род, 25 семейств), ровенского – 38 видов (20 родов, 9 семейств), саксонского – 20 видов ручейников (7 родов, 6 семейств). Характерная черта эоценовых янтарей Европы – исключительное доминирование *Polyscentropodidae*. Ископаемые фауны ручейников из меловых янтарей, по сравнению с эоценовыми европейскими, характеризуются меньшим количеством *Polyscentropodidae* и слабым представительством целнощупиковых ручейников (*Taumyrectronidae*, *Leptoceridae*). Имеются два эндемичных семейства – *Electralbertidae* и *Taumyrectronidae*. Описаны 3 вида (3 рода из 3 семейств) из бирманского, 7 видов (6 родов из 6 семейств) таймырского, 8 видов (5 родов 3 семейств) из нью-джерсийского янтаря и по одному виду из теннесийского и канадского янтарей. В фауне янтарей, особенно меловых, доминируют реофильные семейства. Богатство фауны *Polyscentropodidae* может быть обусловлено избытком планктонного дрейфа при слабом давлении хищников на открытоживущую фауну бентоса в условиях постулируемой эутрофикации водоемов в верхнемеловое и палеогеновое время.

## О ПРИЧИНАХ МАССОВОГО ВЫМИРАНИЯ ПОЗДНЕМЕЛОВЫХ ТЛЕЙ

Е.Э. Перковский<sup>1</sup>, П. Венгерек<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины  
Украина, 01601 Киев, ул. Б. Хмельницкого, 15

<sup>2</sup> University of Silesia in Katowice  
Poland, 40-007 Katowice, Bankowa, 9  
perkovsky2@gmail.com

Вымирание тлей на границе мела и палеогена было принято объяснять флористическими изменениями, при этом позднемеловые тли считались сходными с раннемеловыми (Кононова, 1976). Сейчас раннемеловые тли изучены (Heie, Węgierek, 2011) гораздо лучше позднемеловых: 83 вида раннемеловых тлей известны по 413 экз., а 44 вида позднемеловых всего по 61 экз. Учитывая, что телаксиды, неизвестные в позднем мелу, существуют доныне, оказалось, что ни одно раннемеловое надсемейство и только 57% семейств (8 из 14) вымирают при переходе от мезофита к кайнофиту. Три раннемеловых семейства известны всего по семи экземплярам, и при сходной изученности доля семейств, вымерших в раннем мелу, была бы еще меньше. Изменение флоры при переходе от мезофита к кайнофиту (от раннего к позднему мелу), когда появились и распространились по всему миру покрытосеменные растения, было несравнимо более глубоким, чем между поздним мелом и палеогеном.

Ангиоспермизация имела огромные экологические последствия, включавшие вымирание растений, типичных для мезофита, в том числе таких ближайших аналогов покрытосеменных, как беннеттиты, чекановскиевые, большинство гинкговых и гнетовых (Пономаренко, 1998).

В то же время на переходе от мела к палеоцену в наиболее изученных местонахождениях С. Америки (запад Северной и Южной Дакоты) сохранилась половина из 30 морфотипов, представленных более чем 30 образцами (Johnson et al., 2002). Флористические ассоциации Дальнего Востока России и высоких широт Азии и Северной Америки также не дают свидетельств существенной перестройки наземной флоры на границе мела и палеогена (Герман и др., 2009).

В то же время в хетской свите Таймыра (сантон) 78% семейств тлей вымершие (среди всех артропод 13.5%, а семейств, неизвестных из раннего мела 33.5%; Расницын, личное сообщение, 2015), в канадском янтаре (кампан) 83%, а во всей позднемеловой афидофауне – 86%. В итоге 79% позднемеловых семейств тлей вымирают на границе мела и палеогена: среди них все таймырафидоиды (5 семейств) и палеоафидоиды (2 семейства), а также 3 из 5 семейств афидоидов, известных из позднего мела. Тли первых двух надсемейств были лишены трубочек, выполняющих сигнальную функцию; без них тлям оказалось невозможно перенести усиление пресса хищников, особенно губительного в условиях, когда почти у всех позднемеловых тлей рострум длинный или очень длинный: только у 3 из 12 морфотипов бескрылых позднемеловых тлей хоботок не превышает длину тела (Кононова, 1977; Heie, Pike, 1992), и даже у крылатых хоботок превышает длину тела у всех представителей трех семейств и почти достигает вершины брюшка у ряда представителей других семейств. Хорошо известно, что удлинение хоботка в разы увеличивает время, которое требуется тле для бегства от хищника, и скорость выедания колонии тлей хищниками (Shingleton et al., 2005).

В то же время удлинение рostrума служит преадаптацией к симбиозу с муравьями (Shingleton et al., 2005; Перковский, 2012). Необходимо отметить, что единственный современный род тлей с рostrумом, который длиннее тела, всецело зависит от муравьев; доказаны и трофобиотические связи длиннохоботных позднеэоценовых тлей с формицинами и долиходеринами (Перковский, 2010), но в позднем мелу муравьев с большими семьями, способными «пасти» тлей, просто не было (Длусский, Расницын, 2007). Роль муравьев вообще заслуживает особого внимания. По крайней мере к началу эоцена их удельный вес в энтомофаунах резко увеличился: 7% в раннем эоцене Грин-Ривер и 13% в среднем эоцене Месселя против 0.0001–1.5% в позднем мелу (Длусский, Расницын, 2007). В эоцене абсолютными доминантами являются долиходерины и формицины, эволюционный успех которых прямо связывают с симбиозом с гомоптерами (Длусский, Расницын, 2007). В мелу все представители современных подсемейств занимали подчиненное положение относительно *Atmaniinae* и *Sphesomygminiinae* и явных доминантов в фауне не было (Длусский, Расницын, 2007). Уже в конце раннего эоцена в Грин-Ривер в мирмекофауне появляются два явных доминанта – долиходерины *Eoformica pinguis* (Scudder) (40% муравьев) и *Dolichoderus kohlsi* Dlussky et Rasnitsyn (25%; Dlussky, Rasnitsyn, 2003). Это означает, что появились виды с очень высокой численностью семей, т. е. с высоким уровнем развития социальности (Длусский, Расницын, 2007). Доминанты эоценовых мирмекофаун

принадлежат к афидофильным подсемействам муравьев, а доминанты афидофаун к мирмекофилам.

Таким образом, если географическое распространение тлей по крайней мере с позднего мела связано с особенностями их облигатного бактериального симбионта *Buchnera symbiotica* (Перковский, 2012), то вымирание поздне меловых семейств тлей нужно связывать с переходом доминирования у муравьев к симбионтам гомоптер – формицинам и долиходеринам. Хищничество этих муравьев оказалось столь серьезной проблемой для тлей, что выжили по большей части только те из них, которые либо стали так или иначе малодоступны для муравьев (например, спрятавшись в галлах), либо сумели обратить хищничество в симбиоз.

### **СУКЦЕССИИ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЕВРАЗИИ: ПОПЫТКА СОЗДАНИЯ МОДЕЛИ В СВЕТЕ РАБОТ С.М. РАЗУМОВСКОГО И В.В. ЖЕРИХИНА**

**А.А. Прокин <sup>1</sup>, А.В. Черевичко <sup>2</sup>, А.В. Крылов <sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН  
Россия, 152742 Ярославская обл., пос. Борок  
prokina@mail.ru; krylovamik@gmail.com  
<sup>2</sup> Псковское отделение ФГБНУ ГосНИОРХ  
Россия, 180007 Псков, ул. М. Горького, 13  
acherevichko@mail.ru

Для всего многообразия водных экосистем характерна периодическая смена биоценозов (в сезонном, многолетнем и историческом аспекте), часто обусловленная эндогенными факторами. В этих случаях мы можем рассматривать водные экосистемы как сукцессионные в смысле С.М. Разумовского (1981) с той поправкой, что они должны трактоваться как системы биоценозов, а не фитоценозов (Жерихин, 1994). В лентических водных объектах сукцессия может завершаться эндогенно стабилизированной терминальной стадией (климаксом). С определением климакса в лентических экосистемах дело обстоит труднее. Считается (Маргалев, 1992), что реки долго существуют не как климаксовые, а как преклимаксовые (по: В.Н. Беклемишев, 1956 в отношении растительных сообществ речных долин – суперклимаксовые) системы, удерживающиеся на уровне зрелой юности. В верхнем течении рек, где сильнее проявляются черты ретрадиционного субклимаса (см. ниже), экосистемы близки к климаксу в энергетическом смысле. В нижнем течении рек в большей степени проявляются черты рецидивного субклимаса (см. ниже). Экосистемы потамали приближаются к следующему этапу развития – лентическому, а при возникновении «раневых экотонов» (термин по: Залетаев, 1989, 1997) могут переходить на этот этап (Крылов и др., 2015).

Вопросы типологии озер и попытки определить положение озера в ряду развития привели к появлению понятия «лимногенез», под которым понимают взаимообусловленную связь всех компонентов озера и окружающей природной среды, которые определяют характер круговорота веществ и энергии в разных географических условиях (Богданов, 1970). Лимногенез охватывает весь цикл существования озера, начиная от наполнения его кот-

ловины водой до полного заноса его осадками и превращения озера в сушу. Формирование учения о лимногенезе, его значение для сравнительного озероведения, а также типология в различных климатических зонах широко освещены в работах В.Н. Абросова, которым в определении типа озера и его места в ряду развития было предложено применение теоретического подхода В.Н. Сукачева (1947, 1965), создавшего учение о биогеоценозах. Абросов подчеркивает, что биогидроценоз, равно как и биогеоценоз, является элементарной ячейкой ландшафта, он отождествляет понятия «тип озера» и «тип биогидроценоза». Поскольку в процессе лимногенеза в озерах изменяется среда, то неизбежен переход озера из одного типа гидробиоценоза в другой, а все развитие озер можно представить как естественный сменяющийся друг друга ряд биогидроценозов (Абросов, 1982). При данном подходе понятие «лимногенез» полностью соответствует понятию «сукцессия», которой называют последовательное развитие сообществ, сменяющих друг друга в данном биотопе (экологическая сукцессия), а также развитие экосистемы в целом (историческая сукцессия) (Одум, 1986) в результате экогенетических смен. Лимногенез (историческая сукцессия) озера заканчивается при полном превращении его в болото, которое в болотоведении, как правило, рассматривается как суша. Хорошо известны основные этапы развития болот (низинное, переходное, верховое), представляющие собой типичный пример стадий экологической сукцессии.

Мы попытались создать модель (рис. 1), отражающую все возможные стадии экологической сукцессии лентических водных объектов (экосистем) в различных природных зонах умеренного пояса Евразии и смежных тундре и степи, соответствующей одному из типов сукцессий водоемов – «эвтрофному типу лимногенеза» (Абросов, 1982) и дальнейшему процессу болотообразования – от момента заполнения водой озерной котловины до олиготрофного болотного климакса. В отношении дистрофной стадии сукцессии, отметим, что она не обязательно отражает трофическое состояние экосистемы. Если выбросить из цикла развития озер дистрофную стадию, то вся классификация озер, как природных тел приобретает статистический характер и не может учитывать динамику их развития (Абросов, 1982).

Предлагаемая модель хорошо согласуется с представлениями С.М. Разумовского (1981) и В.В. Жерихина (1997, 2003) об усечении сукцессий. В каждой природной зоне, к северу и югу от лесных, идет усечение «потенциальной сукцессионной сети», отраженной в нашей модели, по механизму «ландшафтных фильтров» (термин по: Poff, 1997; Tockner et al., 2010). На север, как правило, отсекаются эвтрофные части сукцессий в «озерной» и «болотной» частях сукцессионной сети, на юг – олиготрофные. Это примерно соответствует «физиографическому субклимаксу» Клементса, при котором дальнейшим экогенетическим сменам препятствуют внешние факторы топографического порядка (крутизна склона, подтопление и т. д.) (Разумовский, 1981), с той лишь разницей, что здесь действуют не топографические, а зональные и ландшафтные факторы, ряд из которых являются лимитирующими (фильтры). В качестве такого фильтра может выступать диаспорический (термин по: Разумовский, 1981) эффект. В частности,

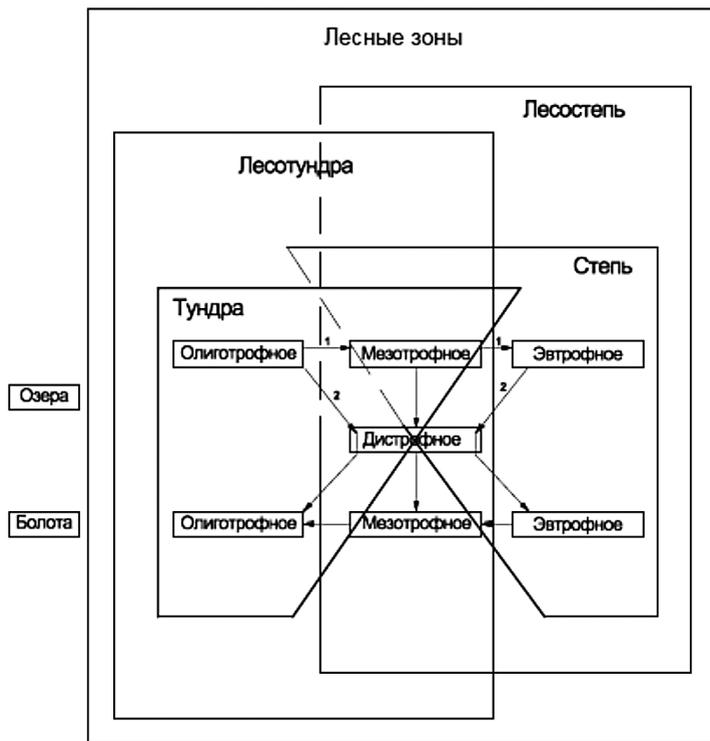


Рис. 1. Потенциальная сукцессионная сеть «олиготрофно-эвтрофно-олиготрофной» сукцессии водных объектов Евразии. Условные обозначения: 1 – эвтрофикация, 2 – дистрофикация.

в лесостепи образование сфагновых болот возможно лишь в экстразонально-бореальных условиях или на реликтовых участках, где со времен последникового поддерживается банк семян (например, Зоринские болота), а в семиаридных ландшафтах степи уже невозможно вследствие отсутствия спор и семян эдификаторов олиготрофной сфагновой стадии.

Усечение сукцессий часто наблюдается во временном и пространственном развитии лотических экосистем, в частности здесь широко распространены различные сочетания субклимаксов, так как в водотоках, по сравнению с водоемами и болотами, большее значение имеют экзогенные факторы и смены. В свете концепции субклимаксов экосистема любого водотока сочетает в себе черты ретрадиционного и рецидивного их типов. Ретрадиционный субклимакс возникает при замедлении сукцессионных смен под влиянием постоянно действующих факторов, не вызывающих нарушения сообщества (Разумовский, 1981). В применении к лотическим экосистемам таким фактором всегда является течение, которое не позволяет продукции «оставаться на месте», изменяя таким образом идеальный, то есть «хронологически статичный» как в наземных

и лентических экосистемах, ход сукцессионного процесса. Основной характеристикой рецидивного субклимакса является многократное повторение короткого отрезка сукцессии, которая идет при этом с нормальной скоростью (Разумовский, 1981), что в рассматриваемом случае наблюдается в ходе сезонного изменения уровня реки и ее поемности (Крылов и др., 2015). Периодическое половодье обеспечивает омоложение сообществ контурных биотопов, так как значительно изменяет их границы и перераспределяет отложения в пределах поймы (Прокин, Цветков, 2013 и др.), что иногда приводит к демутиациям и вторичным восстановительным сукцессиям. Таким образом, в упрощенном виде, верхние участки рек в большей степени близки к ситуации ретрадиционного субклимакса, нижние – рецидивного. В соответствии с ландшафтной спецификой, водотоки различных экорегионов характеризуются разной выраженностью участков своего продольного расчленения (от кренали до потамали) по Концепции речного континуума (Vannote et al., 1980) и, соответственно, ролью ретрадиционных и рецидивных процессов в усечении сукцессии.

В случае изученных нами устьевых областей равнинного Рыбинского водохранилища рецидивный субклимакс является антропогенно-стабилизированным, так как именно уровень водохранилища с сезонным типом регулирования определяет протяженность зоны выклинивания подпора его вод, а, следовательно, и размеры устьевых областей в нашем понимании (Крылов и др., 2015). Ранее мы писали о каскаде Волжских водохранилищ в целом также как об «антропогенно-стабилизированном рецидивном субклимаксе» (Прокин, 2012, с. 100). Именно хозяйственная деятельность определяет здесь динамику расходов и уровня вод, поддерживая его не ниже чем на проектном уровне, что исключает ситуации резкого падения уровня или катастрофических паводков, как это наблюдается иногда на не зарегулированных участках рек. Более динамичной в течение сезона и ряда лет является ситуация на «бобровых» реках, которые можно определить как «зоогенно-стабилизированный рецидивный субклимакс» (Прокин, 2012, с. 77). Здесь речная экосистема переходит от состояния в отсутствие бобра, хорошо описываемого с позиций Концепции речного континуума, в состояние, которое может быть охарактеризовано с позиций Концепции динамики пятен (Townsend, 1989).

Интересная ситуация наблюдалась нами на начальных этапах становления экосистемы Дургунского водохранилища в Западной Монголии. Здесь отмечено ускоренное формирование таксономического разнообразия и увеличение количественных характеристик сообществ макрозообентоса литорали, в первую очередь за счет транспорта организмов и органики приносимыми куртинами тростника, чего не наблюдается в профундали (Прокин, 2015). Разумовский (1981) приводил как пример ретрадиционного субклимакса тростниковые плавни в устьях рек, где они остаются неопределенно долго на пионерной стадии эвтрофной гидросерии, из-за воздействия течения, уносящего отлагаемый ими органический материал. В рассматриваемом случае этот материал, отлагающийся в приплотинном бьефе водохранилища, ускоряет сукцессию бентосных сообществ. Таким образом, усечение сукцессии растительного сообщества при зарегулиро-

вании стока в условиях отсутствия затопленных почв в пределах скального ложа водохранилища приводит к ускорению сукцессионного процесса в сообществах гидробионтов контурных биотопов (Прокин, 2015).

Авторы благодарны Е.А. Прокиной (г. Воронеж) за помощь в подготовке рисунка.

## КЛЕЩИ В ИСКОПАЕМЫХ СМОЛАХ

**Е.А. Сидорчук**

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН  
Россия, 117647 Москва, ул. Профсоюзная, 123  
e.a.sidorchuk@gmail.com

Клещи (Acari) – одна из крупнейших групп хелицеровых животных (более 53000 описанных видов), палеонтологическая летопись которой начинается с позднего девона. Опубликованные данные об ископаемых клещах остаются, тем не менее, редкими (для сравнения: ископаемых клещей описано около 150 видов, а из приблизительно 43000 описанных видов пауков ископаемых – около 1100). В ископаемых смолах, однако, клещи – самые обычные включения, и сохранность их нередко позволяет прямое сравнение с рецентными формами. Когда такое сравнение проводилось, удавалось получить интересные данные о морфологии ранних представителей разных групп и сочетаемости признаков (Trombidiformes: Heterostigmata: Nasutiacaroidea Sidorchuk et Lindquist, 2015 из вандейской (Франция) меловой смолы и Trombidiformes: Tetrapodili: Triasacaroidea Lindquist et Sidorchuk, 2014 из триасовой смолы Доломитовых Альп (Италия)), о палеогеографии (Sellnickiella balticae Sidorchuk et Bertrand, 2013 и новый вид рода Eunicolina Berlese, 1911 (Bertrand et al., Acarologia, в печати) из балтийского янтаря), даже о половом поведении (Sarcoptiformes: Astigmata: Glaesacaridae Klimov et Sidorchuk, 2011 из той же смолы). Переописания ранее известных таксонов (глазкариды *Acarus rhombeus* Koch et Berendt, 1854, ундулорибатиды (Sarcoptiformes: Oribatida: Unduloribatidae) *Scutoribates perornatus* Sellnick, 1918, археорхестид (Sarcoptiformes: Oribatida: Archaeorchestidae) *Strieremaeus illibatus* Sellnick, 1918 и *Plateremaeus sulcatus* (Karsch, 1884)), дали не только возможность уточнить их положение в системе, но и исправить неточности классификации рецентных форм. По составу включений клещей и их сохранности можно распознать подделки, последствия термической обработки янтаря, по мере изучения фауны будет всё проще определять происхождение образца. Недоизученность клещей из ископаемых смол вызвана, таким образом, отнюдь не их малым числом или безынтересностью. Отчасти она связана с техническими проблемами – миниатюрностью объектов, трудоемкостью описания ископаемых клещей, но в наибольшей степени, видимо, с малой осведомленностью специалистов-акарологов о количестве и качестве доступного материала.

Методические проблемы в значительной степени решены за последние пять лет – разработана методика изготовления объемных микропрепаратов твердых смол и плоских препаратов смол хрупких (Сидорчук, 2011; Sidorchuk, 2013) для оптического изучения; помимо этого, конфокальная микроскопия и томография приносят все лучшие результаты.

Коллекции ископаемых смол (янтаря, ретинитов и др.) есть на пяти континентах, как частные, так и принадлежащие организациям. Чаще всего они содержат уже частично препарированные и этикетированные включения. Автором изучены три коллекции на территории РФ, три – во Франции, две – в Польше и по одной в Украине, Канаде, США, Дании, ряд коллекций (две крупных) в Германии, по несколько экземпляров из Италии и Испании. Вместе взятые, эти собрания содержат более 6000 включений клещей, из которых 600 – меловые, 5 – триасовые, и большая часть – эоценовые, олигоценные и миоценовые. Все они каталогизированы, и каталоги доступны специалистам. Доклады об уже сделанных открытиях и обзоры коллекций, представленные на акарологических совещаниях в Вене (Sidorchuk, 2012), в Киото (Sidorchuk, 2014) и на акарологической школе в Коламбусе (штат Огайо, США), вызвали большой интерес, и несколько исследовательских групп, помимо тех, с которыми уже сотрудничал автор, включило изучение ископаемых клещей в свои проекты по уточнению систематики разных групп клещей. Специалисты по отдельным группам этих членистоногих также выразили желание описывать ископаемых, так что есть основания надеяться, что изучение ископаемых клещей – палеоакарология – хотя бы на некоторое время перестанет быть уделом немногих, и будут опубликованы (не только автором этих строк) новые палеонтологические данные о географии, морфологии, систематике клещей и их роли в древних экосистемах.

Настоящая работа поддержана **Paleontological Society International Research Program** (Sepkoski Grant, 2010 г.), **AMNH and Richard Gilder Graduate School** (2012 г.), **CanaColl Foundation** (2012 г.), **OSUR (Univ. Rennes 1)** (2014 г.), **Arbeitskreis Bernstein** (2014 г.) (гранты на изучение коллекций) и РФФИ (гранты №№ 12-05-09275 моб\_з и 12-04-01177а).

## ОБЗОР ИСКОПАЕМЫХ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ЖУКОВ-СТАФИЛИНИД (COLEOPTERA: STAPHYLINIDAE)

**А.Ю. Солодовников**

Natural History Museum of Denmark  
Denmark, 1350 Copenhagen, Østervoldgade 5-7  
asolodovnikov@snm.ku.dk

Жуки-стафилиниды – одна из крупнейших групп насекомых и животных в целом. Несмотря на их огромное разнообразие, стафилиниды в целом характеризуются как монофилетическая, относительно древняя и даже морфологически консервативная группа жуков подотряда Polyphaga. Общепринятые представления об основных эволюционных ветвях этого семейства пока не выработаны. Ограниченные попытки морфолого- и (или) молекулярно-филогенетического исследования семейства в целом пока приводили лишь к противоречивым результатам. В большей степени это было обусловлено недостаточным вниманием исследователей к анализу ископаемых стафилинид, которые довольно многочисленны, особенно учитывая новейшие находки. Наиболее древние достоверно определен-

ные стафилиниды известны из Юрского периода. *Leehermania progoiva*, вид недавно описанный из позднего Триаса в качестве древнейшего представителя *Staphylinidae*, скорее всего не относится к *Staphyliniformia*. Находки стафилинид из местонахождений Мелового периода свидетельствуют о крупных макроэволюционных явлениях в истории семейства в этот период, в том числе вымирании ряда таксонов надродового ранга. К сожалению, наши знания об ископаемых стафилинидах Третичного периода пока ограничены крайне неточными и устаревшими работами палеонтологов-генералистов. Растущий интерес к палеонтологии со стороны эволюционной филогенетики и современной систематики, а также современные методы морфологического изучения ископаемых постепенно меняют ситуацию к лучшему как в плане понимания третичных, так и прочих ископаемых. Например, изученные таким образом стафилиниды из Балтийского янтаря по числу и качеству морфологических признаков доступных для анализа могут практически не уступать рецентным видам. В то же время активно разрабатываемые методы одновременного филогенетического анализа таких казалось бы несопоставимых данных как морфология вымерших промежуточных форм и геномы рецентных видов также открывают новые возможности. Помимо обзора ископаемых стафилинид доклад иллюстрирует как целенаправленное изучение ископаемых в контексте разнообразия рецентных форм способствует выяснению путей эволюции стафилинид и построению естественной системы семейства, от первой попытки А.Л. Тихомировой в начале 1970-х гг. до настоящего времени и ближайших планируемых проектов.

## ГОНДВАНСКИЕ ГРУППЫ НАСЕКОМЫХ КАК ОТТЕСНЕННЫЕ РЕЛИКТЫ

Д.Е. Щербakov

Палеонтологический институт им. А.А. Борисьяка РАН  
Россия, 117647 Москва, ул. Профсоюзная, 123  
dshh@narod.ru

Многие южнополушарные группы животных и растений имеют ареалы с трансокеаническими дизъюнкциями, происхождение которых издавна занимало умы натуралистов. Одни, начиная с Дж. Гукера, предполагали, что такие группы возникли в южной умеренной зоне и оттуда распространились к северу. С развитием тектоники плит и кладизма эти воззрения породили викариантную биогеографию – сопоставление кладограмм южнополушарных групп с порядком расхождения фрагментов Гондваны. Другие, например, А. Уоллес, показывали, что эти группы в геологическом прошлом были распространены гораздо шире, в том числе и на северных материках, и лишь позднее были отеснены к югу.

В.В. Жерихин затронул вопросы формирования реликтовых южнополушарных ареалов (1970) и разработал концепцию относительной молодости сообществ равнинных тропиков (1978, 1993), согласно которой биполярные ареалы возникли в результате разделения единого исходного ареала зоной экваториальных лесов. К.Ю. Еськов (1984, 1987) обоб-

щил сведения об ископаемых находках «гондванских» групп в северном полушарии в рамках предложенной им модели «циркумпацифического домино» (не включающей Африку). Недавно выдвинуто предположение о том, что присутствие южнополушарной группы в современной биоте юга Африки и/или в юрских отложениях свидетельствует в пользу ее гондванского происхождения (Amorim et al., 2009).

За последние годы появилось множество новых находок «гондванских» групп насекомых в мезозое (и даже перми) северного полушария и современной фауне. Обобщение этих данных и сравнение их с данными по другим группам, например высшим растениям, позволяет сделать некоторые выводы. Почти все южнополушарные группы, представленные в ископаемой летописи, прежде встречались и в северном полушарии. Те из них, которые ныне отсутствуют в Африке, там вымерли, при этом они древнее и примитивнее тех родственных им южных групп, что сохранились в Африке доныне. Немногие южнополушарные группы присутствуют в виде ископаемых только в южном полушарии, но в этом случае в северном найдены их ближайшие предки.

Среди насекомых очень мало южнополушарных групп с трансокеаническими дизъюнкциями ареала, которые на основании ископаемых находок могли бы считаться «истинно гондванскими» по происхождению, и с развитием палеоэнтмологии их количество только уменьшается. Поэтому справедлива презумпция (в смысле А.П. Расницына, 1988): группа с «гондванским» ареалом должна считаться отесненным реликтом, пока и поскольку нет надежных свидетельств обратного.

Исследование поддержано грантом РФФИ, № 13-04-01839.

## A TOTAL-EVIDENCE APPROACH TO DATING WITH FOSSILS

S. Klopfstein

Natural History Museum of Bern  
Switzerland, CH-3005 Bern, Bernastr., 15  
klopfstein@nmbe.ch

Phylogenies are usually dated by calibrating interior nodes against the fossil record (“node dating”). This relies on indirect ad hoc methods that, in the worst case, misrepresent the fossil information. Here, we compare standard node dating to an approach based on simultaneous analysis of fossil and extant taxa (“total-evidence dating”) within a Bayesian context. As a test case, we focus on the early evolution of the Hymenoptera (Insecta). For node dating, we use nine calibration points derived from the fossil record, while total-evidence dating is based on 343 morphological characters scored for 45 fossil (4–20% complete) and 68 extant taxa. In both cases we used molecular data from five markers (about 5 kb) for the extant taxa. We use relaxed-clock models to accommodate rate variation across the tree but find it necessary to introduce a rooting constraint to avoid errors in tree topology. The order Hymenoptera is estimated by our approach to date back to the Carboniferous with an approximate age of 309 My (291–347 My). Despite considerable uncertainty in the placement of most fossils, we find that they contribute significantly to the estimation of di-

vergence times, as indicated by usually narrower posterior distributions that are less sensitive to prior assumptions when fossils are included as terminals. From a theoretical standpoint, total-evidence dating is preferable simply because it explicitly incorporates the fossil data instead of relying on secondary interpretation. Our results suggest that it can also improve the precision and accuracy of divergence time estimates.

## PROBLEMS WITH NOMENCLATURE OF THE DIPTERA AND MECOPTERA WINGS' VENATION

**W. Krzemiński<sup>1</sup>, A. Soszyńska-Maj<sup>2</sup>, K. Kopec<sup>1</sup>**

<sup>1</sup> Institute of Systematic and Evolution of Animals, Polish Academy of Sciences  
Poland, 31-016 Kraków, Sławkowska, 17  
krzemiński@muzeum.pan.krakow.pl, k\_slazyk@poczta.onet.pl

<sup>2</sup> University of Łódź  
Poland, 90-131 Łódź, ul. Narutowicza, 65  
agasosz@biol.uni.lodz.pl

There are several systems of wings venation terminologies that are coexisted and simultaneously but uniquely used in different Diptera families and in Mecoptera. These various nomenclature have often nothing in common with homology and evolution of these insects groups but are used “traditionally”.

Example of one of the biggest misunderstanding or misinterpretation is the nomenclature of the subcostal sector in Diptera. Original mistake was already made by Comstock & Needham in 1898, who ignored the cross vein sc-r. This vein was later incorrectly considered as Sc2 by Séguy in 1940 and followed by Hennig in 1954 and 1974. The second big problem caused Tillyard in 1919 wrongly named radial veins. He ignored the cross vein r-r as vein homological to vein R2. Finally, at the same time many taxonomists followed and repeated mistake terminology as well as many used the proper nomenclature of these veins, e.g some authors of *Manual of Nearctic Diptera* by McAlpine in 1981.

Diptera which evolved directly from the Permian Mecoptera, have many characters of wings venation common with scorpionflies. The oldest Diptera was described from the beginning of the Middle Triassic (~240 mln years ago). We suspect that major reason of the differences in wings venation terminology is the insufficient knowledge or incomprehension the evolution of wings venation of Diptera and unfamiliarity with the stages of reduction of wings venation. Thus, basing on fossil evidence of Mecoptera, we find the necessity to analyze the homology between these two closely related insects orders.

The fact of coexisting and being simultaneously in use different nomenclature systems of wings venation is very confusing and many times leads to draw the incorrect conclusions of evolution and phylogeny. We present the homology of subcostal, radial, medial, cubital and anal sectors of wings venation of Mecoptera and Diptera and propose the uniform the terminology of veins. It would facilitate in our opinion the conclusions of evolution and relationships between Diptera and Mecoptera and within these orders.

## ПАЛЕОЭНТОМОЛОГИЯ: СООБЩЕСТВА И КРИЗИСЫ

КОНФЕРЕНЦИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ 70-ЛЕТНЕМУ ЮБИЛЕЮ (ПАМЯТИ)  
В.В. ЖЕРИХИНА

### ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ

10–11 ноября 2015 г.  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва