

На правах рукописи

ХРАМОВ

Александр Валерьевич

**ЮРСКИЕ СЕТЧАТОКРЫЛЫЕ (INSECTA: NEUROPTERA)
ЦЕНТРАЛЬНОЙ АЗИИ**

Специальность 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2015

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологическом институте имени А.А. Борисяка Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук

Пономаренко Александр Георгиевич

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка
Российской академии наук,
главный научный сотрудник

Официальные оппоненты: доктор биологических наук

Корсуновская Ольга Сергеевна

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова», биологический факультет, кафедра энтомологии, г. Москва, старший научный сотрудник

кандидат биологических наук

Прокин Александр Александрович

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина
Российской академии наук, лаборатория экологии водных беспозвоночных, пос. Борок, Ярославская область, старший научный сотрудник

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения
Российской академии наук

Защита состоится 4 марта 2015 года в 15 часов 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 002.212.01 Федерального государственного бюджетного учреждения науки Палеонтологического института имени А.А. Борисяка Российской академии наук по адресу: г. Москва, ул. Профсоюзная, 123, конференц-зал.

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью организации, направлять по адресу: 117997, г. Москва, ул. Профсоюзная, 123, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Ученому секретарю диссертационного совета.

Отсканированный экземпляр отзыва высылать по адресу: juliad@paleo.ru.

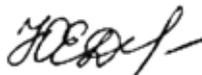
факс (495) 3391266

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке

Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33) и на официальном сайте Палеонтологического института имени А.А. Борисяка РАН, http://www.paleo.ru/institute/events/diss/detail.php?ELEMENT_ID=13534

Автореферат разослан 26 декабря 2014 года

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат геолого-минералогических наук



Демиденко Юлия Евгеньевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Сетчатокрылые (Neuroptera) – это небольшой отряд насекомых с полным превращением, насчитывающий около 5 750 видов в составе 16 рецентных семейств, причем три из них, Chrysopidae, Hemerobiidae и Coniopterygidae, имеют хозяйственное значение как естественные враги сельскохозяйственных вредителей, таких как тли и червецы. До сих пор не удалось выработать консенсус касательно филогении и системы отряда. Для решения этой проблемы важно привлекать не только молекулярные данные и сведения по морфологии современных сетчатокрылых, но и ископаемый материал. Изучение юрских сетчатокрылых в этой связи представляется необходимым, поскольку в юре впервые начинают появляться представители рецентных семейств Neuroptera, а также вымершие семейства, обладавшие адаптациями, не характерными для современных представителей отряда (например, Kalligrammatidae).

Центральная Азия (в настоящей работе мы понимаем под Центральной Азией среднеазиатские республики бывшего СССР и Монголию) особенно богата местонахождениями юрских сетчатокрылых – по совокупному числу находок Neuroptera юрского возраста (более 900 экз.) Центральная Азия уступает лишь Китаю (более 2000 экз.) и значительно превосходит Европу (около 260 экз.) и Сибирь с Дальним Востоком (около 20 экз.), из других регионов юрские сетчатокрылые неизвестны. До сих пор юрские Neuroptera Центральной Азии изучались лишь выборочно, а из целого ряда местонахождений сборы сетчатокрылых не были изучены вовсе. В то же время максимально полный список найденных таксонов и данные о количественном составе фаун юрских сетчатокрылых Центральной Азии необходимы для сопоставления их с мезозойскими сетчатокрылыми из других регионов.

Особенно важно такое сопоставление в свете изучения двух крупнейших мезозойских лагерштэттов, открытых в Китае в 1990-е гг. – Даохугоу (бат–келовой или келловой–оксфорд) и Исяня (апт). В данных лагерштэттах обнаружена богатейшая фауна насекомых, птерозавров, динозавров и млекопитающих. Сделанные там находки имеют ключевое значение для понимания эволюции целого ряда макротаксонов. Поэтому необходимо составить как можно более полное представление об особенностях экосистем Даохугоу и Исяня. Поскольку и там, и там, помимо всего прочего, найдены богатые фауны сетчатокрылых, то их сравнение с географически близкими фаунами юрских сетчатокрылых Центральной Азии может стать полезным вкладом в комплексное изучение этих двух лагерштэттов.

Степень разработанности темы исследования. До сих пор из юрских местонахождений Центральной Азии было известно 44 рода и 54 вида сетчатокрылых, включая 7 видов, описанных по крайне фрагментарному материалу. Данных о количественном составе фаун юрских Neuroptera не существовало.

Цель и задачи работы. Целью работы было изучение юрских сетчатокрылых, найденных на территории Центральной Азии. Для ее достижения были поставлены следующие задачи:

- Охарактеризовать фауны сетчатокрылых из всех известных на сегодня юрских местонахождений Центральной Азии, их таксономическое разнообразие и количественный состав.

- Сопоставить юрские фауны сетчатокрылых Центральной Азии с юрскими и раннемеловыми фаунами из других регионов Евразии.

- Выявить основные этапы изменений таксономического состава сетчатокрылых Центральной Азии в юрское время.

Научная новизна. Определен таксономический и количественный состав фаун сетчатокрылых из девяти центральноазиатских местонахождений, причем сетчатокрылые из пяти местонахождений (Сай-Сагул, Саук-Таньга, Шар-Тэг, Бахар и Хоутийн-Хотгор) изучены впервые. Также впервые предварительно охарактеризован количественный состав крупнейшей фауны юрских Neuroptera из местонахождения Даохугоу (Китай). В ходе работы описано 16 родов и 33 вида юрских сетчатокрылых Центральной Азии, тем самым число видов юрских сетчатокрылых, известных из данного региона, увеличено в 1,5 раза. Ископаемое семейство Mesithonidae сининомизировано с рецентным Mantispidae. Представители семейств Grammolingiidae и Saucrosmylidae впервые найдены за пределами типового местонахождения Даохугоу, что в совокупности с другими находками помогло связать его с монгольскими местонахождениями Бахар, Шар-Тэг и Хоутийн-Хотгор. Ряд таксонов юрских сетчатокрылых Центральной Азии исходя из возраста их первых и последних находок были сгруппированы в две когорты – юрскую и среднеюрскую-раннемеловую.

Теоретическая и практическая значимость. Полученные результаты могут быть использованы при реконструкции филогении отряда сетчатокрылых в целом и эволюции отдельных семейств. Данные о сетчатокрылых, найденных в центральноазиатских юрских местонахождениях, важны для корреляции континентальных отложений Евразии, в том числе тех, чьи выходы образуют важные мезозойские лагерштетты Даохугоу и Исянь. Отдельные таксоны юрских сетчатокрылых (например, сем. Grammolingiidae) могут иметь стратиграфическое значение в пределах Центральной Азии. Кроме того, выявленные когорты юрских сетчатокрылых и характер их смены позволяют сделать выводы о климате и экосистемах мезозоя.

Методология и методы исследования. Были использованы стандартные методики препаровки палеонтологических образцов, при осмотре отпечатков сетчатокрылых применялись методы стереоскопической микроскопии, на основе изученных образцов выполнялись рисунки, на которых нашли отражение все различимые на ископаемом материале диагностические признаки Neuroptera.

Положения, выносимые на защиту.

1. Средне-верхнеюрские местонахождения Каратау (Казахстан), Даохугоу (Китай), Шар-Тэг, Бахар и Хоутийн-Хотгор (Монголия) очень близки по таксономическому составу фауны сетчатокрылых, причем монгольские местонахождения имеют больше сходства с Даохугоу, чем с Каратау.

2. По времени существования среди юрских сетчатокрылых Центральной Азии выделяются две когорты: юрская и среднеюрская-раннемеловая.

3. Таксоны, относящиеся к юрской когорте, существовали на протяжении большей части юрского периода и вымерли к началу мела; за исключением семейства Panfiloviidae, они имели ограниченное распространение и встречаются лишь в континентальных отложениях Центральной Азии и северо-восточного Китая.

4. Таксоны, относящиеся к среднеюрской-раннемеловой когорте (СРК), появляются, начиная с конца средней юры и исчезают к концу раннего мела. Большая часть сетчатокрылых СРК имела протяженные ареалы и известна из местонахождений Европы и Азии.

5. В средней юре происходят значительные изменения в разнообразии сетчатокрылых, в это время в палеонтологической летописи впервые появляются представители СРК, а также ряд рецентных семейств (Berothidae, Chrysopidae, Nymphidae) и подсемейств (Kempyninae и Gumillinae; Osmyliidae).

Степень достоверности и апробация результатов. Материалы диссертации были опубликованы в семи статьях (шесть – в журналах из перечня ВАК, одна – в соавторстве). Предварительные результаты исследований докладывались на Девятой всероссийской научной школе молодых ученых-палеонтологов (Москва, 2012) и Шестом международном конгрессе по ископаемым насекомым (Ливан, Библос, 2013).

Структура и объем работы. Диссертационная работа состоит из введения, шести глав, заключения и списка литературы. Текст изложен на 173 страницах, иллюстрирован 41 рисунком. Список литературы включает 223 источника, в том числе 184 на иностранных языках.

Благодарности. Работа выполнена в Лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН под руководством д.б.н. А.Г. Пономаренко, которому автор глубоко признателен за помощь и ценные советы. Особое значение для автора имели консультации к.б.н. В.Н. Макаркина (Биолого-почвенный институт ДВО РАН) и д.б.н., проф. А.П. Расницына (ПИН РАН). Автор выражает благодарность проф. Чжану Хайчуну (Нанкинский институт геологии и палеонтологии, Китай) за предоставленную возможность ознакомиться с коллекцией сетчатокрылых из Даохугоу, а также всему коллективу Лаборатории артропод ПИН РАН за поддержку во время проведения исследования.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения юрских Neuroptera

Первые юрские сетчатокрылые начали описываться с 1840-х гг. из верхней юры Зольнгофена (Германия). Их описания приводятся в работах Э. Гермара, Г. Хагена, Х. Вейенберга и других исследователей, причем нередко сетчатокрылых из-за обильного жилкования относили к другим группам насекомых, таким как тараканы и термиты. Это же относится и к сетчатокрылым, описывавшимся в XIX в. из верхнего лейаса Доббертина (Германия) и Глостершира (Англия) в работах Г. Гейница и С. Скаддера. Накопленные знания были обобщены в сводке А. Гандлирша (1906–1908), который также описал ряд новых юрских сетчатокрылых.

Более полувека знания о юрских сетчатокрылых ограничивались европейским регионом, пока А.В. Мартынов (Martynov, 1925, 1927) не описал из верхней юры Каратау (Казахстан) пять новых видов и родов сетчатокрылых. Затем описания отдельных таксонов из этого местонахождения появлялись в работах О.В. Мартыновой (1947, 1949) и зарубежных исследователей (Cockerell, 1928; Meinander, 1975; Nel et al., 2005; Engel, 2005). Однако наибольший вклад в изучение фауны сетчатокрылых Каратау внес Д.В. Панфилов (1968, 1980), описавший оттуда 34 вида и 19 родов. Другие фауны юрских сетчатокрылых Центральной Азии были изучены гораздо хуже: отдельные виды из Шураба I (Киргизия) описывались Мартыновым (1937), из Согютов (Киргизия) – Мартыновой (1958), из Баян-Тэга и Ошин-Боро-Удзюр-Улы (Монголия) – А.Г. Пономаренко (1984, 1992).

Кроме того, Пономаренко (1984, 1985) описал несколько видов юрских сетчатокрылых из Прибайкалья, Забайкалья и Восточной Сибири. Он же переизучил (Ponomarenko, 1995, 2003) ряд сетчатокрылых из Зольнгофена и из лейаса Брауншвейга (Германия), описанных в работе А. Боде (Bode, 1953). В XX в. юрские сетчатокрылые европейского региона привлекли внимание еще целого ряда исследователей, однако в последние 15 лет большая часть юрских сетчатокрылых описывается из средней юры Даохугоу (Китай). На сегодняшний день усилиями Д. Женья, В.Н. Макаркина, Ч. Ши и других оттуда описано около 80 видов сетчатокрылых, так что по видовому разнообразию Даохугоу превосходит все остальные местонахождения юрских Neuroptera.

Глава 2. Отряд Neuroptera

В данном разделе рассматриваются ключевые апоморфии отряда, предопределившие его биологию, например, наличие у личинок парного колюще-сосущего ротового аппарата. Обсуждаются различные гипотезы относительно филогении сетчатокрылых, в частности, предложенное У. Аспёк выделение трех подотрядов Nevrothiformia, Mymeleontiformia и Hemerobiiiformia (Aspöck et al., 2001), а также кандидаты на роль сетчатокрылых, сестринских по отношению ко всему остальному отряду – в качестве таковых в последнее время предлагались Nevrothidae (Aspöck et al., 2001), Coniopterigidae

(Winterton et al., 2010) и Sisyridae (Randolf et al., 2014). Также освещается номенклатура жилкования крыльев Neuroptera и его основные особенности, используемые при классификации ископаемых форм (расположение поперечных жилок, дихотомическое и гребенчатое ветвление продольных жилок). Обсуждена палеонтологическая летопись сетчатокрылых, начиная с нижней перми, все известные фауны нижнемеловых Neuroptera из осадочных пород (Пономаренко, 1992; Martins-Neto, 2000; Nel et al., 2005; Jepson et al., 2009; Jepson et al., 2012; Makarkin et al., 2012), находки представителей отряда в меловых и кайнозойских янтарях.

Глава 3. Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили коллекции юрских сетчатокрылых Центральной Азии, хранящиеся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН. Были просмотрены все известные находки, в общей сложности 937 экз. Neuroptera из 9 центральноазиатских местонахождений (рис. 1), в том числе: из Каратау – 543 экз., из Сай-Сагула – 259 экз., из Шар-Тэга – 35 экз., из Бахара – 34 экз., из Союты – 30 экз., из Хоуитин-Хотгора – 18 экз., из Баян-Тэга – 10 экз., из Саук-Таньги – 5 экз., из Ошин-Боро-Удзюр-Улы – 3 экз. Также была изучена коллекция сетчатокрылых из юрского местонахождения Даохугоу, хранящаяся в Нанкинском институте геологии и палеонтологии Китайской академии наук (237 экз.).

Все отпечатки изучались под стереоскопическим микроскопом, при необходимости очищались от породы препаровальными иглами. После предварительного просмотра образцы фотографировались при помощи микроскопа Leica M165c с цифровой камерой DFC 425. Рисунки с фотографий выполнялись в программе Adobe Photoshop CS.



Рис. 1. Юрские местонахождения Центральной Азии и Китая, откуда происходят изученные Neuroptera. В скобках приводится доля сетчатокрылых от общего числа найденных насекомых: 1 – Каратау (3%), 2 – Сай-Сагул (7,7 %) и Саук-Таньга (неизв.), 3 – Союты (<1%), Киргизия, 4 – Ошин-Боро-Удзюр-Ула (<2%), 5 – Шар-Тэг (1%), 6 – Бахар (>0,5%), 7 – Баян-Тэг (1%), 8 – Хоуитин-Хотгор (<1%), 9 – Даохугоу (неизв.).

В разделе также обсуждаются особенности и существующие оценки возраста девяти центральноазиатских юрских местонахождений Neuroptera. Согласно имеющимся данным, для них принимаются следующий возраст: Согюты – низы нижней юры (геттанг–синемюр), Сай-Сагул и Саук-Таньга – верхи нижней – низы средней юры (тоар–байос), Ошин-Боро-Удзюр-Ула – верхи нижней юры (тоар), Баян-Тэг – низы средней юры (байос), Бахар – верхи средней – низы верхней юры (бат–оксфорд), Хоутийн-Хотгор – верхи верхней юры (киммеридж–титон), Шар-Тэг – верхняя юра (оксфорд–титон), Каратау – верхи средней – верхняя юра (келловой–киммеридж).

Из-за широкого диапазона оценок возраста юрских континентальных отложений их временная последовательность не всегда может быть установлена. В соответствии с литературными данными для центральноазиатских местонахождений и Даохугоу (бат–келловой или келловой–оксфорд) она реконструирована следующим образом (возраст убывает слева направо, в квадратных скобках сгруппированы местонахождения, временная последовательность которых относительно друг друга твердо не установлена):

Согюты – [Ошин-Боро-Удзюр-Ула; Сай-Сагул, Саук-Таньга; Баян-Тэг] – [Даохугоу; Бахар; Каратау; Шар-Тэг; Хоутийн-Хотгор].

Глава 4. Обзор фаун юрских Neuroptera Центральной Азии

4.1. Согюты. Доминируют Osmylidae (10 экз., 33% всех Neuroptera), отличающиеся низким разнообразием и относящиеся к родам *Sogjuta Martynova*, 1958 и *Petrushevskia Martynova*, 1958 (древнейшая находка семейства). Психопсидообразные (в настоящей работе мы называем так формы с плотно расположенными субкостальными жилками и обильными ветвями Rs, семейственная принадлежность которых неясна), в отличие от других юрских местонахождений, немногочисленны – они представлены *Oligophlebiopsis biramosa Makarkin et Khramov*, 2015 (1 экз.)

4.2. Сай-Сагул. Найдены представители шести семейств (приведены в порядке убывания числа находок): *Grammolingiidae*, *Osmylopsychopidae*, *Osmylidae*, *Parakseneuridae*, *Panfiloviidae*, *Permithonidae*. Доминируют психопсидообразные (вместе с *Osmylopsychopidae* 81 экз., 31,2% от всех Neuroptera) и *Grammolingiidae* (32 экз., 12,3%), последние представлены как формами с типичным для семейства жилкованием, так и формами со сливающимися Sc и R1 (*Protolingia Khramov*, 2012). Единственный экземпляр *Permithonidae* из Сай-Сагула – самая поздняя находка данного семейства, характерного для перми.

4.3. Саук-Таньга. В местонахождении обнаружено 4 экз. психопсидообразных плохой сохранности и 1 экз. *Sauktangida aenigmatica Khramov*, 2014 (*Osmylidae*), близкий к представителям подсемейства *Kemrυνinae*, появляющимся начиная со средней юры.

4.4. Ошин-Боро-Удзюр-Ула. Найдено 3 отпечатка сетчатокрылых, относящиеся к 3 разным видам: *Mesosmylina mongolica Ponomarenko*, 1984 (*Osmylidae*) (род *Mesosmylina* характерен для нижней и низов средней юры),

Oshinopsychops oshinensis (Ponomarenko, 1984) и «Liassopsychops» altaica Ponomarenko, 1984 (последние два имеют специфическое жилкование, не имеющее близких аналогов среди остальных Neuroptera).

4.5. Баян-Тэг. Большая часть из 10 найденных Neuroptera представляет собой обрывки крыльев психопсидообразных, некоторые с разветвленной МА. Семейственная принадлежность “Liassopsychops” makulbekovi Ponomarenko, 1992, единственного описанного из Баян-Тэга вида, неясна – возможно, он близок к примитивным Osmylidae типа Sauktangida.

4.6. Бахар. Найлены представители пяти семейств: Kalligrammatidae (1 экз.), Grammolingiidae (2 экз.), Saucrosmylidae (1 экз.), Osmylidae (1 экз.) и Berothidae (4 экз.), по относительноному обилию последних (11,4% от всех Neuroptera) местонахождение напоминает Каратау. К психопсидообразным относятся 5 находок.

4.7. Хоугийн-Хотгор. Найлены представители четырех семейств: Berothidae (1 экз.), Grammolingiidae (1 экз.), Saucrosmylidae (1 экз.) и Parakseneuridae (2 экз.), а также психопсидообразные с разветвленной МА (2 экз.).

4.8. Шар-Тэг. Найлены представители пяти семейств: Grammolingiidae (1 экз.), Kalligrammatidae (3 экз.), Osmylidae (3 экз.), Polystoechotidae (1 экз.), Prohemerobiidae (2 экз.), а также несколько психопсидообразных.

4.9. Каратау. Найлены представители десяти семейств (приведены в порядке убывания числа находок): Berothidae, Chrysopidae, Kalligrammatidae, Osmylidae, Polystoechotidae, Nymphidae, Mantispidae, Grammolingiidae, Hemerobiidae и Panfiloviidae. Отличительной особенностью местонахождения является доминирование мелких Berothidae (13,8% от всех Neuroptera), которые обильны также в меловых янтарях, и Chrysopidae (11,4%), представленных в основном среднеюрским-нижнемеловым родом Mesypochrysa Martynov, 1927. Психопсидообразные также обильны (20,8%), в отличие от Сай-Сагула, среди них многочисленны формы среднего и крупного размера с обильно дихотомирующими ветвями Rs.

Глава 5. Систематическая часть

В разделе приведены иллюстрированные описания 16 родов и 33 видов сетчатокрылых из юры Центральной Азии, опубликованные автором диссертации или находящиеся в печати.

Grammolingiidae. Сай-Сагул: род Protolingia Khramov, 2012 и вид P. mira Khramov, 2012, Litholingia longa Khramov, 2012, также обсуждаются фрагменты передних и задних крыльев. Хоугийн-Хотгор: Leptolingia oblonga Khramov, 2012. Шар-Тэг: Leptolingia shartegica Khramov, 2010 (рис. 2).

Parakseneuridae. Сай-Сагул: род Shuraboneura Khramov et Makarkin, 2012 и вид S. ovata Khramov et Makarkin, 2012.

Osmylidae. Сай-Сагул: род Tengriosmylus Khramov, 2014 и вид T. magnificus Khramov, 2014, род Erlikosmylus Khramov, 2014 и вид E. obscurus Khramov, 2014, виды Mesosmylina shurabica Khramov, 2014 и M. angusta Khramov, 2014.

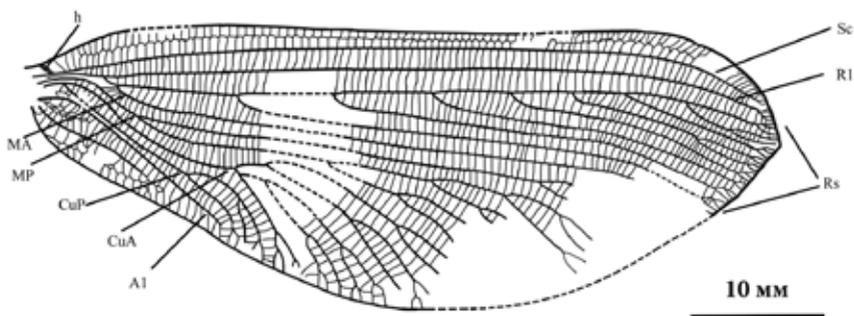


Рис. 2. Переднее крыло *Leptolingia shartegica* Khramov, 2010, голотип ПИН, № 4270/5001; верхняя юра, Монголия.

Саук-Таньга: род *Sauktangida* Khramov, 2014 и вид *S. aenigmatica* Khramov, 2014. **Каратау:** род *Arbusella* Khramov 2014 и вид *A. bella* Khramov, 2014 (рис. 3), род *Ensiosmylus* Khramov, 2014 и вид *E. acutus* Khramov, 2014, род *Kolbasinella* Khramov, 2014 и вид *K. elongata* Khramov, 2014, виды *Jurosmylus parvulus* Khramov, 2014 и *Jurakempynus arcanus* Khramov, 2014. **Шар-Тэг:** виды *Sogjuta shartegica* Khramov, 2011 и *Jurakempynus sublimis* Khramov, 2014.

Kalligrammatidae. **Каратау:** вид *Kalligrammula karatensis* Liu, Khramov, Zhang et Jarzembowski, 2015. Род *Limnogramma* Ren, 2003 синонимизирован с родом *Kalligrammula* Handlirsch, 1919.

Mantispidae. **Каратау:** виды *Mesithone monstrosa* Khramov, 2013 и *M. carnaria* Khramov, 2013. Семейство *Mesithonidae* Panfilov, 1980 синонимизировано с *Mantispidae* Leach, 1815.

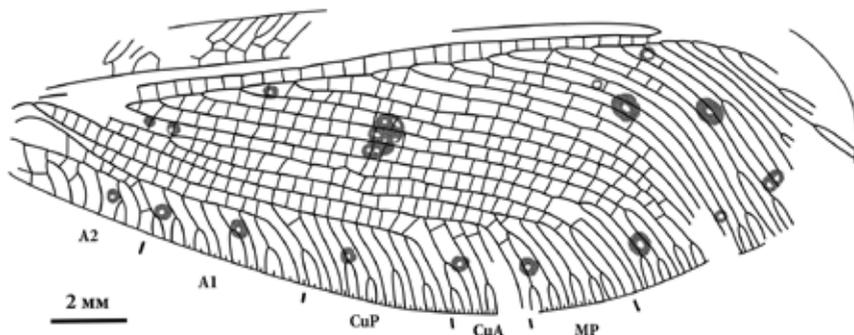


Рис. 3. Переднее крыло *Arbusella bella* Khramov, 2014, голотип ПИН, № 2997/768; верхняя юра, Казахстан, Каратау.

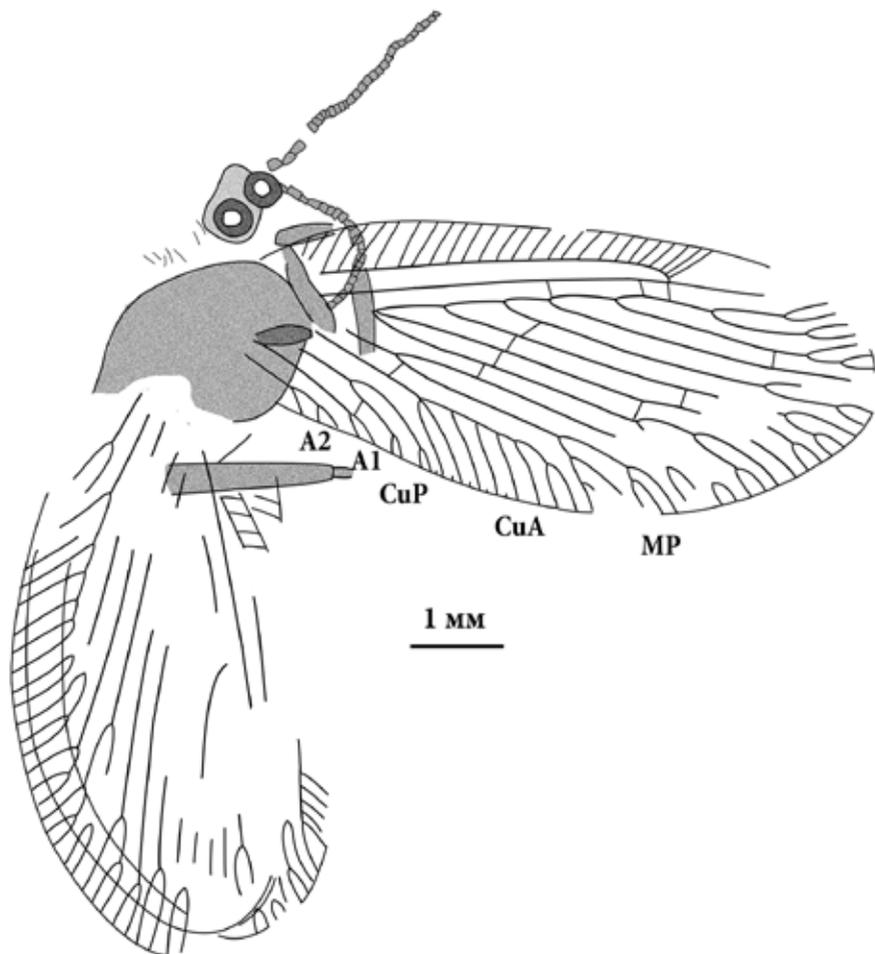


Рис. 4. *Sinosmylites auliensis* Khrarov, 2015, голотип ПИН, № 2066/1155; верхняя юра, Казахстан, Каратау.

Berothidae. Қарағай: род *Berothone* Khrarov, 2015 (в составе *B. protea* (Panfilov, 1980) и *B. gracilis* (Panfilov, 1980)), род *Krokhatone* Khrarov, 2015 и виды *K. parvus* Khrarov, 2015 и *K. tristis* Khrarov, 2015, виды *Sinosmylites karatavicus* Khrarov, 2015 и *S. auliensis* Khrarov, 2015 (рис. 4). Хоутийн-Хотгор: *Sinosmylites hotgorus* Khrarov, 2015.

Prohemerobiidae. Шар-Тэг: вид *Prohemerobius minor* Khrarov, 2011.

Osmylopsychoptidae. Сай-Сағуд: род *Osmylopsychoptochus* Khrarov et Makarkin, 2015 и виды *O. sogulensis* Khrarov et Makarkin, 2015 и *O. kirgizicus* Khrarov et Makarkin, 2015, род *Osmylopsychoides* Khrarov et Makarkin,

2015 и вид *O. anteromedialis* Khramov et Makarkin, 2015, род *Psychostoechotes* Khramov et Makarkin, 2015 и вид *P. undulatus* Khramov et Makarkin, 2015.

Polystoechotidae. Шар-Тэг: род *Frustumopsychops* Khramov, 2014 и вид *F. pectinatus* Khramov, 2014.

Psychopoid Familia Inc. Sed. СОГЮТЫ: род *Oligophlebiopsis* Khramov et Makarkin, 2015 и вид *O. biramosa* Khramov et Makarkin, 2015.

Familia Inc. Sed. Шар-Тэг: Род *Dimidiosmylus* Khramov, 2014 и вид *D. ramosus* Khramov, 2014.

Глава 6. Сравнительный анализ фаун юрских Neuroptera Центральной Азии

6.1. Сетчатокрылые Каратау, Шар-Тэга, Хоутийн-Хотгора, Бахара и Даохугоу. По количеству родов Neuroptera, найденных за пределами Центральной Азии, из всех изученных местонахождений лидирует Каратау. 12 общих родов объединяют Каратау и китайское местонахождение Даохугоу, еще 5 общих родов связывают Каратау и европейское местонахождение Зольнгофен, причем 4 из 5 родов сетчатокрылых, общих для Каратау и Зольнгофена, присутствуют также и в Даохугоу. Таким образом, Каратау и Даохугоу стоят ближе всего друг к другу по количеству общих родов Neuroptera, однако во многом это объясняется обилием и хорошей изученностью материала из двух этих местонахождений.

По числу найденных сетчатокрылых монгольские средне-верхнеюрские местонахождения Бахар, Хоутийн-Хотгор и Шар-Тэг на порядок уступают Даохугоу и Каратау. Несмотря на немногочисленность находок и не всегда хорошую сохранность, среди них удалось идентифицировать представителей родов, обнаруженных в Каратау и Даохугоу, что говорит о сильном сходстве средне- и позднеюрских фаун Neuroptera Монголии с фаунами Южного Казахстана и Северо-Восточного Китая. Всего были выявлены четыре рода Neuroptera и одно семейство, которые представлены как минимум в трех из пяти обсуждаемых местонахождений, но при этом неизвестны откуда-либо еще (таблица 1).

Если ориентироваться на соотношение Chrysopidae и Grammoliingiidae, то монгольские местонахождения ближе к Даохугоу, чем к Каратау (рис. 5). Chrysopidae преобладают в Каратау (11,4% от всех Neuroptera), тогда как Grammoliingiidae там очень редки (менее 0,5%). В Даохугоу, напротив, Chrysopidae редки (1%), а Grammoliingiidae доминируют (20,2%). Ни в одном монгольском местонахождении Chrysopidae найдены не были, тогда как Grammoliingiidae найдены в каждом из них. Следовательно, можно предположить, что в Бахаре, Хоутийн-Хотгоре и Шар-Тэге доля Grammoliingiidae была, как и в Даохугоу, высока, а доля Chrysopidae – низка, поэтому хризопиды, учитывая немногочисленность сборов, в средней-верхней юре Монголии вообще не были найдены.

Кроме того, в монгольских местонахождения встречаются представители семейств, типичных для Даохугоу – в Бахаре и Хоутийн-Хотгоре найдены Saucrosmylidae, ранее известные только из Даохугоу, а в Хоутийн-Хотгоре –

Таблица 1. Распространение некоторых юрских сетчатокрылых, эндемичных для средней-верхней юры Монголии, Южного Казахстана и Северо-Восточного Китая.

	Даохугоу	Бахар	Каратау	Шар-Тэг	Хоутийн-Хотгор
<i>Leptolingia</i> (Grammolingiidae)	+	+	?	+	+
<i>Sinosmylites</i> (Berothidae)	+		+		+
<i>Arbusella</i> (Osmylidae)	+	+	+		
<i>Jurakempynus</i> (Osmylidae)	+		+	+	
Saucrosmylidae	+	+			+

Parakseneuridae, описанные лишь из Даохугоу и Сай-Сагула. В Каратау, несмотря на большое количество собранных оттуда Neuroptera, не найдено ни одного представителя двух этих семейств. Если судить по обилию Chrysopidae и исчезающе малому числу Grammolingiidae, то сетчатокрылые Каратау ближе к нижнемеловым фаунам Neuroptera, известным из Исяня

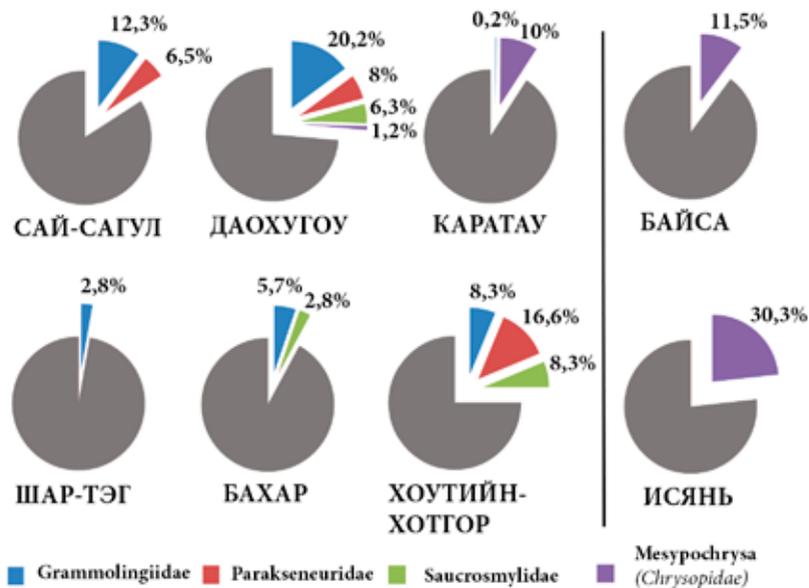


Рис. 5. Доля представителей Grammolingiidae, Parakseneuridae, Saucrosmylidae и Chrysopidae от общего числа найденных сетчатокрылых (данные по Исяню и Байсе приводятся по: Makarkin et al., 2012).

и Байсы. Однако из этого нельзя напрямую делать вывод о более молодом возрасте Каратау. Возможно, различие обусловлено биогеографическими причинами, а именно существованием Монголо-Охотского моря, которое разделяло азиатский регион вплоть до начала мела (Klavchinsky et al., 2002). Каратау располагалось по одну сторону этого моря, а Даохугоу, Шар-Тэг, Бахар и Хоутийн-Хотгор – по другую (Eskov, 2002).

6.2. Юрская и среднеюрская-раннемеловая когорты Neuroptera. Среди центральноазиатских юрских местонахождений на втором месте после Каратау (543 экз.) по обилию собранных сетчатокрылых стоит Сай-Сагул (259 экз.). Несмотря на это, известен только один род сетчатокрылых, общий для Каратау и Сай-Сагула. Следовательно, уровень сходства двух этих фаун сетчатокрылых существенно меньше, чем можно было бы ожидать от местонахождений с таким обилием находок. Если говорить о таксонах на уровне семейств и подсемейств, то между Сай-Сагулом и Каратау наблюдаются резкие отличия: например, в Сай-Сагуле не найдено ни одного представителя Kalligrammatidae, Nymphidae, Berothidae, Chrysopidae и Mantispidae, которые обильны в Каратау (вместе они составляют около 40% от всех сетчатокрылых Каратау).

Между Сай-Сагулом и Даохугоу сходство чуть выше: в их фаунах имеются как минимум два общих рода сетчатокрылых, кроме того, и в Сай-Сагуле и в Даохугоу присутствуют Parakseneuridae, отсутствующие в Каратау, также в этих двух местонахождениях одинаково обильны Grammolingiidae (12,3% и 20,2% соответственно), единичные в Каратау. Тем не менее, в Даохугоу имеются семейства Kalligrammatidae, Nymphidae, Berothidae, Chrysopidae и Mantispidae, характерные для Каратау, но отсутствующие в Сай-Сагуле. Также в Сай-Сагуле отсутствуют представители подсемейства Kempyninae (Osmylidae), типичного для Каратау и особенно для Даохугоу. В то же время Kalligrammatidae, Berothidae и Kempyninae, отсутствующие в Сай-Сагуле, известны из средней-верхней юры Монголии.

Из этого можно сделать вывод о перестройке фаун сетчатокрылых, которая произошла во временном промежутке, отделяющем Сай-Сагул от достаточно близких по возрасту местонахождений Даохугоу, Каратау, Шар-Тэг, Хоутийн-Хотгор и Бахар. Из-за небольшого числа находок сложнее делать выводы о других центральноазиатских местонахождениях, которые очевидно древнее Даохугоу и Каратау. К ним относятся Баян-Тэг, Ошин-Боро-Удзюр-Ула, Соготы, Саук-Таньга. Тем не менее, ни в одном из них не встречаются вышеупомянутые семейства и подсемейства, типичные для Даохугоу и Каратау и отсутствующие в Сай-Сагуле.

Таксоны, присутствие которых отличает Даохугоу, Каратау, Шар-Тэг, Хоутийн-Хотгор и Бахар от более древних местонахождений, имели широкий ареал и были распространены не только в юре, но и в нижнем мелу. Например, Kalligrammatidae, древнейшие находки которых известны из Даохугоу, встречаются в большинстве нижнемеловых местонахождений Neuroptera

Таблица 2. Представители юрской когорты (красный) и среднеюрской-раннемеловой когорты (синий) (треугольником отмечено время перестройки фаун юрских сетчатокрылых, жирным шрифтом выделены центральноазиатские местонахождения).

	Согжута, J1	Европ. лентас, J1	Сай-Саял, J1-J2	Даоухуа, J2	Вахар, J2	Карагау, J3	Шар-Топ, J3	Хуэйин-Хотгор, J3	Зольнгофен, J3	Вельден, K1	Байсал, K1	Исап, K1	Крато, K1
Grammolingiidae			+	+	+	+	+	+					
Parakseneuridae			+	+				+					
Panfiloviidae		+	+	+		+							
Osmylopsychoides (Osmylopsychoptidae)			+	+		+							
Sogjuta (Osmylidae)	+						+						
Aristenymphes (fam. i.s.)		+		+		+							
Kalligrammatidae				+	+	+	+		+	+	+	+	+
Mesithoninae (Mantispidae)				+		+					+	+	
Nymphites (Nymphidae)				+		+			+			+	
Cretapsychops (Psychopsidae)				+		+				+			
Mesypochrysa (Chrysopidae)				+		+					+	+	+
Baisochrysa (Chrysopidae)						+					+		



(таблица 2). Таких вымерших сетчатокрылых предложено объединять в среднеюрскую-раннемеловую когорту (СРК).

Напротив, таксоны, связующие две упомянутые группы юрских местонахождений, такие как Parakseneuridae, Grammolingiidae и Panfiloviidae, хронологически ограничены исключительно юрским периодом (табл. 2), а многие эндемичны для азиатского региона (Parakseneuridae, Grammolingiidae). Они были объединены нами в юрскую когорту (ЮК).

Перестройка фауны мезозойских Neuroptera, которая выразилась в появлении СРК и ряда рецентных групп, пришлась на среднюю юру. Одной из возможных ее причин могла стать резкая аридизация климата Центральной Азии в батский век, показателем которой служит рост концентрации пыльцы Classopollis в отложениях (Вахрамеев, 1988). Судя по этому показателю, в позднеюрскую эпоху сформировался широкий пояс аридного субтропического климата, тянувшийся от Южной Англии через Кавказ в Среднюю Азию и Западный Китай. Концентрация Classopollis оставалась высокой и в нижнем мелу, однако резко упала во второй половине апта и в альбе.

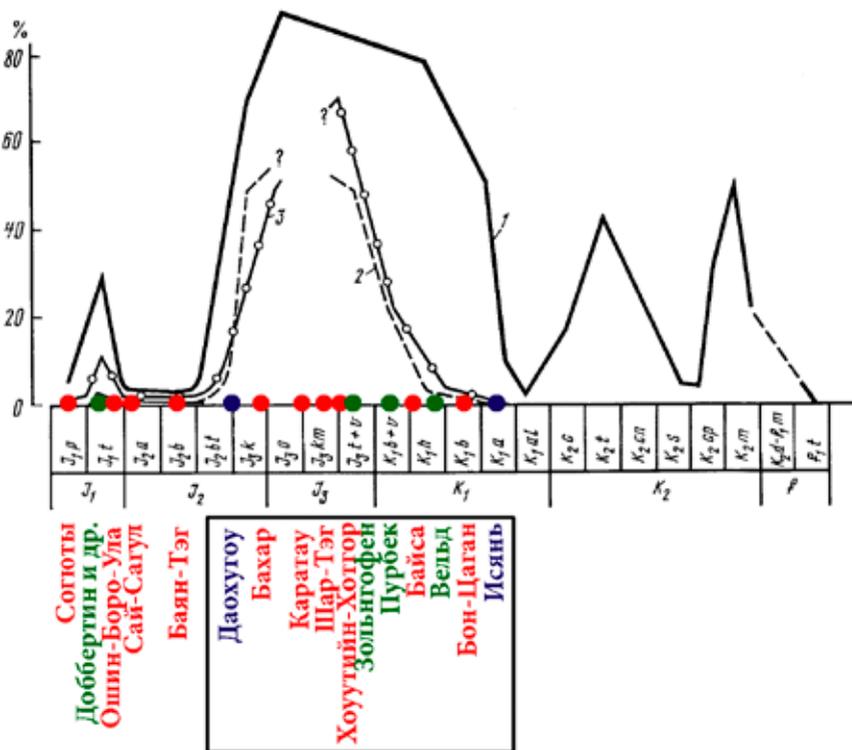


Рис. 6. Кривые содержания пыльцы Classopollis в юрских и меловых отложениях (Вахрамеев, 1988): 1 – южные районы бывшего СССР – Молдавия, Крым, Кавказ, Южный Казахстан, Средняя Азия, 2 – центральная часть Русской платформы – Подмосковский бассейн, Вятско-Камская впадина, 3 – Западная и Средняя Сибирь; отмечены основные местонахождения Neuroptera: красные – Центральная Азия, синие – Китай, зеленые – Европа. Рамкой обведены местонахождения, в которых представлены сетчатокрылые среднеюрской-раннемеловой когорты.

Время существования сетчатокрылых СРК хронологически совпадает со среднеюрским-нижнемеловым пиком Classopollis (рис. 6), а их широкие ареалы, захватывающие как Европу, так Центральную Азию и Китай, согласуются с глобальным характером климатических изменений, отразившихся в повсеместном (в пределах Евро-Синийской палеофлористической области) росте концентрации данной пыльцы.

Фауны Neuroptera из местонаждений Сай-Сагул, Саук-Таньга, Баян-Тэг, Ошин-Боро-Удзюр-Ула, Согоюты, для которых характерно отсутствие сетчатокрылых СРК, существовали до климатического сдвига, связанного с увеличением доли Classopollis, по-видимому, в условиях более влажного и прохладного климата.

В разделе приведен список таксонов Neuroptera, описанных из юры Центральной Азии (60 родов и 87 видов), а также таблица, в которой отмечены все находки родов и семейств сетчатокрылых юры Центральной Азии за пределами данного региона и в отложениях иных возрастов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выводы

1) Из юрских местонахождений Центральной Азии описано 16 новых родов и 33 вида сетчатокрылых, впервые за пределами типового местонахождения Даохугоу обнаружены представители семейств Grammolingiidae и Saucrosmylidae.

2) Каратау, Даохугоу и три монгольских местонахождения – Шар-Тэг, Бахар и Хоутийн-Хотгор очень близки по составу фауны сетчатокрылых. Об этом свидетельствуют находки родов *Leptolingia* (Grammolingiidae), *Sinosmylites* (Berothidae), *Jurakempynus* и *Arbusella* (Osmylidae) в большинстве этих местонахождений. Судя по количественному составу Neuroptera и присутствию Parakseneuridae и Saucrosmylidae, монгольские местонахождения имеют больше сходства с Даохугоу, чем с Каратау.

3) По времени существования среди юрских сетчатокрылых Центральной Азии выделяются две когорты: юрская и среднеюрская-раннемеловая.

К юрской когорте можно отнести семейства Grammolingiidae, Parakseneuridae, Panfiloviidae и некоторые отдельные рода, такие как *Osmylopsychoides* (Osmylopsychopidae) и *Sogjuta* (Osmylidae). Все эти таксоны существовали на протяжении большей части юрского периода и вымерли к началу мела; за исключением Panfiloviidae, они имели ограниченное распространение и встречаются лишь в континентальных отложениях Центральной Азии и северо-восточного Китая.

К среднеюрской-раннемеловой когорте (СРК) относятся семейство Kalligrammatidae, подсемейство Mesithoninae (Mantispidae) и такие рода, как *Mesy-pochrysa* и *Baisochrysa* (Chrysopidae), *Nymphites* и *Mesonymphes* (Nymphidae), *Cretapsychops* (Psychopsidae). Представители СРК появляются, начиная с верхов средней юры Даохугоу (Китай) и исчезают к концу нижнего мела. Большая часть сетчатокрылых, относящихся к СРК, имела протяженные ареалы и известна из местонахождений Европы и Азии.

4) Одновременно с СРК в палеонтологической летописи возникает ряд рецентных семейств (Berothidae, Chrysopidae, Nymphidae) и подсемейств (Kempyninae, Gumillinae (Osmylidae)), которые отсутствуют в нижней юре и низах средней юры. Следовательно, в средней юре происходят существенные изменения в разнообразии сетчатокрылых.

Рекомендации и перспективы дальнейшей разработки темы

Темой дальнейших исследований может стать изучение триасовых и нижнемеловых фаун Neuroptera, а также уточнение таксономического статуса ископаемых психопсидообразных сетчатокрылых неясной семейственной принадлежности, для чего необходимо ревизовать типовой материал и описать необработанные сборы из мезозойских местонахождений.

Публикации по теме диссертации

Статьи:

- Храмов, А.В.** Новое сетчатокрылое (Insecta: Neuroptera: Grammolingiidae) из верхней юры Монголии // Палеонтологический журнал. - 2010. - № 2. - С. 64–66.
- Храмов, А.В.** Два новых сетчатокрылых из верхнеюрского местонахождения Шар-Тэг (Монголия) // Палеонтологический журнал. - 2011. - № 2. - С. 52–56.
- Храмов, А.В.** Сетчатокрылые семейства Osmylidae (Insecta: Neuroptera) из верхней юры Азии // Палеонтологический журнал. - 2014. - № 3. - С. 77–86.
- Khramov, A.V.** The new fossil lacewings of Grammolingiidae (Neuroptera) from the Jurassic of Central Asia and Mongolia, with notes on biogeography of the family // Zootaxa. - 2012. - V. 3478. - P. 297–308.
- Yang, Q., Makarkin, V.N., Winterton, S.L., **Khramov, A.V.**, Ren, D. A Remarkable New Family of Jurassic Insects (Neuroptera) with Primitive Wing Venation and Its Phylogenetic Position in Neuropterida // PLOS ONE. - 2012. - V. 7. - № 9. - P. 1–38.
- Khramov, A.V.** New mantidflies (Neuroptera: Mantispidae) from the Upper Jurassic of Kazakhstan // Insect Systematics and Evolution. - 2013. - V. 44. - P. 221–230.
- Khramov, A.V.** Early osmylids (Neuroptera: Osmylidae) from the Lower-Middle Jurassic of Kyrgyzstan // Russian Entomological Journal. - 2014. - V. 23. - № 1. - P. 53–60.

Тезисы докладов:

- Храмов, А.В.** Фауна сетчатокрылых (Insecta: Neuroptera) верхнеюрского местонахождения Каратау (Казахстан) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Девятая всерос. научная школа молодых ученых-палеонтологов. М.: ПИН РАН. - 2012. - С. 45.
- Khramov, A.V.** The lacewing fauna from the Karatau locality (Upper Jurassic, Kazakhstan) // The 6 International Congress on Fossil Insects, Arthropods and Amber. 14–18 April 2013. Abstract book. Lebanon, Byblos. - 2013. - P. 30.

Отпечатано в ОМТ Палеонтологического института имени А.А. Борисяка РАН
Москва, Профсоюзная, 123
Тираж 100 экз.