

УДК 565.7:[551.736/.761+574.9+504.74.052](4/5+217)

О ПЕРМСКИХ И ТРИАСОВЫХ ЭНТОМОФАУНАХ В СВЯЗИ С БИОГЕОГРАФИЕЙ И ПЕРМО-ТРИАСОВЫМ КРИЗИСОМ

© 2008 г. Д. Е. Щербаков

Палеонтологический институт РАН

e-mail: dshh@narod.ru

Поступила в редакцию 03.08.2007 г.

Принята к печати 21.08.2007 г.

Рассматривается динамика таксономического разнообразия крылатых насекомых в перми и триасе на уровне семейство/век. Сравниваются разные меры таксономического разнообразия. Обсуждаются биогеографические и тафономические аспекты изменения состава энтомофаун в перми и на переходе к триасу. Некоторые смены пермских энтомофаун имеют биогеографическую природу и не свидетельствуют о глобальных изменениях разнообразия. Развивавшиеся в воде насекомые были довольно обычны в перми и раннем триасе, но их водные стадии хорошо представлены лишь в немногих захоронениях.

Величайший кризис в истории жизни на Земле был приурочен к переходу от позднепалеозойской эпохи ледникового климата к тепличному климату мезозоя, а его кульминация совпала с глобальным потеплением на рубеже перми и триаса. В перми была развита климатическая зональность наподобие современной – от влажных тропиков до ледниковой зоны (реконструируют до десятка климатических зон и соответствующих им зональных биомов; Rees et al., 2002). Эти зоны располагались не вполне симметрично, особенно в ранней перми, когда высокие широты южного полушария были охвачены оледенением. С глобальным потеплением на границе перми и триаса широтная зональность климата и растительности стала менее дифференцированной и почти симметричной: приполярные холодноумеренные зоны исчезли, на их место сдвинулись (тепло)умеренные, место последних заняли расширившиеся семиаридные зоны, а зона влажных тропиков сократилась (Чумаков, Жарков, 2003). Нам, современникам таяния ледников и массового вымирания животных и растений, важно понять причины и механизмы случившегося 250 миллионов лет назад. Помочь в этом могут насекомые – самая разнообразная группа организмов и тогда, и теперь.

Наиболее вероятная непосредственная причина самого массового в истории Земли вымирания – излияние сибирских траппов, самое масштабное в фанерозое континентальное вулканическое событие, сильно повлиявшее на атмосферу, гидросферу и климат всего земного шара (Benton, Twitchett, 2003). Его начало с высокой точностью совпадает с границей перми и триаса, и значительная часть траппов могла излиться всего за 0.1 млн. лет (Kamo et al., 2003). Судя по изотоп-

ным аномалиям углерода, выделение вызывающих аноксию и парниковый эффект газов за счет вулканизма и термального метаморфизма осадочных пород продолжалось весь ранний триас (5 млн. лет), и сразу после его окончания началось восстановление биоты (Raupе, Kump, 2007). Воздействие излияния сибирских траппов на биосферу могло оказаться особенно длительным еще и потому, что этот крупнейший эпизод платобазальтового магматизма не завершился расколом континента с образованием океана, в отличие от других крупных эпизодов (Vaughan, Storey, 2007).

О МЕСТОНАХОЖДЕНИЯХ И ИХ КОРРЕЛЯЦИИ

Пермские и триасовые насекомые известны из десятков местонахождений на всех материках. Самые полные последовательности энтомофаун перми и начала триаса обнаружены в Европейской России (стратотипическом регионе перми) и Кузнецком бассейне. Важнейшие местонахождения сведены в табл. 1, где даны ссылки (в том числе и относительно их возраста). В статье использована Восточно-Европейская стратиграфическая шкала пермской системы, модернизированная в 2005 г. следующим образом (Постановление..., 2006; в скобках – предложенная корреляция с МСШ): верхний отдел разделен на два и уфимский ярус (верхи кунгурского МСШ) перенесен в нижний отдел, татарский ярус разделен на три, к среднему отделу отнесены казанский (роудский) и уржумский (вордский), а к верхнему – северодвинский (кептенский + учапинский) и вятский (чансинский) ярусы. Существенного перерыва между вятским ярусом и триасом на Русской платформе, скорее всего, нет, поскольку на всей ее террито-

Таблица 1. Важнейшие местонахождения насекомых перми и триаса (Shcherbakov, 2000, in press b; Jell, 2004; Ropotarenko, 2004). Пермские климаты (Rees et al., 2002; в скобках соответствия по Чумакову, Жаркову, 2003): TE – влажный тропический, TS – летневлажный (включен в аридный), W – зимневлажный (семиаридный), WT – влажный теплоумеренный, T – умеренный, CT – холоднотеплый

Возраст	Местонахождение	Стратон	Регион	Климат	Ссылки
ассельский	Niedermoschel	Jeskenbach Member	Saar-Nahe Basin	TS	Hönschmeier, 1999
раннесакмарский	Obora	Middle Letovice Fm.	Moravia	TS	Zajíc, 2000; Zajíc, Štamberg, 2004
раннеартуринский	Elmo, Midco	Wellington Fm.	Kansas, Oklahoma	TS	Beckemeier, Hall, 2007
позднекунгурской	Чекарда	кошелевская св.	Приуралье	W	Пономарева и др., 1998
кунгур-уфимский	Воркута	лек-воркутская и ингинская св.	Печорский бассейн	WT	Расницын и др., 2005
	Кожим	кожимрудницкая и ингинская св.			
раннеуфимский	Тюлькино	соликамский гор-г	Приуралье	W	
раннеказанский	Сояна	ивагорские слои	Архангельская обл.	W	Зеккель, 1940; Игнашев, Наугольных, 2001
	Тихие Горы	байтуганские слои	Татарстан	W	Голубев и др., 2007
позднеказанский	Китяк	белебеевская св.	бассейн р. Вятка	W	Meуep, 1997
	Калтан	митинская св.	Кузнецкий бассейн	T	см. текст
уржумский	Каргала		Оренбургская обл.	W	Meуep, 1997
	Челаниха, Костоваты		Удмуртия	W/T	Аристов, Башкуев, 2008
северодвинский = кел-тенский + учапинский	Суриёкова I	казанково-маркинская св.	Кузнецкий бассейн	T	см. текст
	(Ново-)Александровка		Оренбургская обл.	W	
	Исады (Мутвино)	полдарская св.	Вологодская обл.	W	
	Соколова II	грамотеинская св.	Кузнецкий бассейн	T	см. текст
	Кербо	дегалинская св.	Тунгусский бассейн	CT	Shcherbakov, 2000
учапинский		Lungtan Fm.	Ю. Китай	TE	Lin, 1982

Таблица 1. Окончание

Возраст	Местонахождение	Стратон	Регион	Климат	Ссылки
северодвинский (?)	Бор-Тологой	цанхинская св.	Ю. Монголия	WT	см. текст
вятский = чансинский	Караунгир	акколканская св.	В. Казахстан	WT	
	Belmont	Croutace Bay Fm.	Sydney Basin	CT	Beattie, 2007
	Mooi R., Lidgetton etc.	зона Dicumodon	Karoo Basin	T	van Dijk, Geertsema, 1999
поздневятский	Соковка, Бальмотиха	вязниковский гор-т	Владимирская обл.	W	Sennikov, Golubev, 2006
индский	Недуброво	низы вохминской св.	Вологодская обл.	W	Лозовский и др., 2001
	Бабий Камень	мальцевская серия	Кузнецкий бассейн	W	см. текст
	Яман-Ус	верхи яман-усской св.	Ю. Монголия	W	Дуранте, Лувсанцеден, 2002
оленецкий	Тихвинское	рыбинский гор-т	Ярославская обл.	W	
раннеанизийский	Arzvilier etc.	Grés a Voltzia	Vosges	TS	Gall, Grauvogel-Stamm, 2005
анизийский	Brookvale	Hawkesbury Sst.	Sydney Basin	W	Jell, 2004
ладин-карнийский	Мадьген, Джайлоучо	мадльгенская св.	Киргизия	W	Shcherbakov, in press a
карнийский	Umkomaas etc.	Molteno Fm.	Karoo Basin	W	Anderson et al., 1998
	Mt Crosby	Mt Crosby Fm.	Sydney Basin	W	Jell, 2004
	Denmark Hill	Blackstone Fm.			
позднекарнийский-но-рийский	Кендерлык	верхи тологойской св.	В. Казахстан	W	Клейман, 1960
	Гаражовка	протопивская св.	Украина	W	
	Solite	Cow Branch Fm.	Virginia	TS	Blagoderov et al., 2007
рэтский	Strensham etc.	Penarth & basal Lias Gr.	England	TS	Jarzembowski, 1999

рии триас залегают на отложениях с наиболее молодым комплексом пермских тетрапод (Голубев, 1998).

Межтрапповые отложения Тунгусского бассейна и коррелируемая с ними мальцевская серия Кузнецкого бассейна содержат корвунчанскую хвойно-папоротниковую флору без кордаитов (доминирующих в верхнепалеозойских угленосных толщах) и по принятой стратиграфии относятся к низам триаса (Могучева, 1998). Такой корреляции не противоречат последние данные по распространению кордаитов на Русской платформе (Гоманьков, 2006). По кордаитовым комплексам ишановский горизонт Кузбасса сопоставляется с кунгурским ярусом Русской платформы (Глухова, 1989, 2002, цит. по Гоманьков, 2006). Усинская свита Кузбасса, вероятно, имеет раннеказанский возраст, митинская – позднеказанский, ускатская и казанково-маркинская – уржумский, а большая часть ленинской и грамотеинская – северодвинский возраст; с ленинской свитой может быть сопоставлена цанхинская свита Южной Монголии (Дуранте, 1976; Durante, Pukhonto, 1999; Shcherbakov, 2000; Ponomarenko, 2004).

О МЕРАХ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Опубликованные графики динамики семейственного разнообразия насекомых (Dmitriev, Ponomarenko, 2002) нуждаются в уточнении на интервале пермь–триас, поскольку за последние годы модифицирована Восточно-Европейская стратиграфическая шкала перми и существенно расширены сведения о стратиграфическом распространении семейств в перми и триасе. К тому же эти графики, построенные на основе так называемого “мгновенного разнообразия”, отличаются от основанных на суммарном разнообразии – мере, чаще используемой в исследованиях подобного рода.

Таксоны, которые найдены (или должны присутствовать) в некоем стратиграфическом интервале, распадаются на четыре группы: S – синглетоны, встречающиеся только в этом интервале; L – в последний раз отмеченные в нем; F – впервые появляющиеся в нем; T – проходящие, т.е. пересекающие и нижнюю, и верхнюю границы интервала (Foote, 2000). В исследованиях по динамике разнообразия обычно используют суммарное число всех известных из данного интервала таксонов (T + F + L + S).

Некоторые авторы (см. Алексеев и др., 2001) предпочитают использовать “мгновенное разнообразие” (число таксонов, пересекающих стратиграфическую границу, для верхней границы интервала равно T + F), исключают из анализа синглетоны (как некий шум), а самые богатые ме-

стонахождения (лагерштетты), к которым в основном приурочены находки синглетонов, считают исключением из палеонтологической летописи. При этом предполагается, что появление и вымирание не-синглетонных таксонов распределены по интервалу случайным образом, вымирание одних таксонов компенсируется возникновением других, потому изменение разнообразия в пределах интервала близко к линейному, и с укорочением интервалов график приближается к истинной кривой известного таксономического разнообразия.

Однако на самом деле вместо почти линейного изменения разнообразия внутри ярусов (или других стратиграфических единиц) с постепенным замещением одних таксонов другими наблюдается сосуществование L- и F-таксонов в большинстве местонахождений (далеко не только в лагерштеттах, которые по этому признаку не могут быть противопоставлены остальным). Если бы разнообразие менялось линейно, нельзя было бы выделить характерных для каждого яруса фаунистических комплексов, которые включают как F-, так и L- (а иногда и S-) таксоны. Лагерштетты влияют на кривую разнообразия в основном не за счет обилия синглетонов, а совместного нахождения многих L- и F-таксонов: во всех проанализированных энтомофаунах синглетоны составляют гораздо меньшую долю (максимум 17% – Обора), чем сумма L- и F-семейств (более 40% в Эльмо, Сояне, вятском ярусе и мадыгенской свите). Появление и исчезновение таксонов в ископаемой летописи приурочены в основном к рубежам между ярусами. Важна не столько общая продолжительность интервала, сколько число приходящихся на него стратиграфических рубежей. Геологическое время несводимо к однородному физическому времени, это время-процесс, а не просто длительность (Лазарев, 2003), стратиграфические единицы выделены не произвольно (не могут быть сколь угодно короткими), а соответствуют этапам относительной стабильности, разделенным короткими промежуточными изменениями.

Следовательно, “мгновенное разнообразие” может совпадать с истинным разнообразием (точнее, с известной частью истинного разнообразия) только на границах интервалов, и лучше называть эту меру граничным разнообразием (или минимальным разнообразием – Knoll et al., 2007, fig. 1). При этом точки на границах интервалов будут минимумами (в редких случаях – точками перегиба) истинной кривой известного нам разнообразия, кривая граничного разнообразия будет огибать ее снизу, а график суммарного разнообразия составит ее верхний предел. Сама же истинная кривая разнообразия (рис. 1) напоминает квазипериодическую циклоиду – траекторию точки на ободе колеса переменного диаметра, которое к тому же катится по ухабистой дороге.

Восходящая ветвь каждого цикла соответствует появлениям, нисходящая – вымираниям. Итоговый пульс разнообразия складывается из циклического изменения величины “колеса разнообразия” и профиля дороги, первое может отражать пульсации геоклиматической системы, второй – долговременные тенденции изменений среды и эволюции исследуемой группы.

Можно сказать, что граничное разнообразие выражает пессимистический, а суммарное – оптимистический взгляд на историю таксономического разнообразия. В самом деле, график суммарного разнообразия сравнивает максимумы, показывая относительное таксономическое богатство последовательных биот. Напротив, график граничного разнообразия всего лишь соединяет минимумы (без сравнения их с максимумами), фиксируя преемственность биот в абсолютном выражении (число таксонов, переходящих из одного интервала в другой), но не степень этой преемственности (какую долю это число составляет от суммарного разнообразия в каждом из этих интервалов). Граничное разнообразие, подобно летописи зимних минимумов температуры в климатологии, отражает только одну из существующих долговременных тенденций, и потому в исследованиях динамики разнообразия должно использоваться вместе с другими мерами, в том числе и суммарным разнообразием.

Мера граничного разнообразия игнорирует известные из единственного века S-таксоны, вдвое преуменьшает число таксонов, существующих два или более веков (учитывая F-, но не L-таксоны), и только существующие три или более веков T-таксоны учитывает целиком, т.е. вносит неясную поправку на длительность существования таксона. В этом она сродни еще одной мере разнообразия – суммарной продолжительности существования всех отмеченных из временного интервала таксонов (Марков, 2001). Как и граничное разнообразие, эта мера отражает одну из долговременных эволюционных тенденций, а именно увеличение устойчивости таксонов (Марков, 2002), характеризуя в большей мере свойства исследуемой группы, чем те пульсации среды, ответом на которые становится реальная динамика ее разнообразия. Если же нас интересует не только эволюция группы, но и изменения среды и биоты в целом, мера суммарного разнообразия незаменима. Сопоставление пульсаций разнообразия разных групп можно сравнить с корреляцией разрезов по эвстатическим циклам в сиквенс-стратиграфии.

Важно понимать природу наблюдаемых граничных минимумов разнообразия. Как показал А.Г. Пономаренко (Ponomarenko, 2004), несколько последовательных фаун жуков, существовавших в перми и раннем триасе Русской платфор-

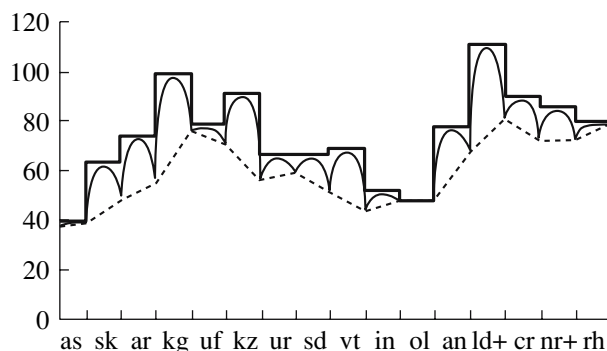


Рис. 1. Семейственное разнообразие крылатых насекомых в перми и триасе: суммарное – число семейств, известных из данного яруса (ступенчатая линия), граничное – число семейств, пересекающих границы ярусов (пунктир), и предполагаемая кривая изменений известного разнообразия (близка к циклоиде).

мы, сменяли друг друга не в результате эволюции на месте, а за счет вселения отдельных таксонов или целых комплексов из других регионов; изменения фауны жуков в Кузнецком бассейне были более постепенными, но на некоторых уровнях тоже предполагается иммиграция. Вероятно, различия между сменяющимися друг друга фаунами в очень многих случаях имеют скорее миграционный, чем эволюционный характер, даже при таких катастрофических перестройках как на рубеже перми и триаса.

В тех случаях, когда зафиксированная в отложениях того или иного региона смена комплексов насекомых происходила не путем эволюции на месте, а за счет смещения климатических зон, значение граничного разнообразия выражает не столько преемственность произошедших одна от другой фаун, сколько общность одновременно существовавших фаун смежных биомов. Судя по всему, подобные случаи не исключение, и именно так происходили резкие смены энтомофаун от ранней к поздней казани на Русской платформе и от вятского века к индскому во многих регионах земного шара. Реконструируя глобальную динамику разнообразия насекомых по фрагментарным летописям нескольких осадочных бассейнов, не надо забывать, что вычисленные “граничные минимумы”, в том числе и самые заметные, имеют в той или иной степени региональный характер и являются не более достоверными точками истинной кривой разнообразия, чем максимумы суммарного разнообразия. Если “суммарные максимумы” завышены допущением сосуществования всех известных из интервала таксонов, то глубина “граничных минимумов” преувеличена неполнотой летописи в отношении первых и последних находок (эффект Сигнора–Липпса: первые и последние представители таксона не попадают в летопись; Signor, Lipps, 1982), поскольку таксоны

возникают в тафономически неблагоприятных биомах и персистируют в ограниченных по площади рефугиумах.

ЭНТОМОСПРЕДИНГ

Все значимые пермские и триасовые местонахождения насекомых образовались в зонах аридного (например, Эльмо), семиаридного (Русская платформа, Мадыген), умеренного (Кузнецкий бассейн, бассейн Кару) и (в перми) холодноумеренного климата (Тунгусский и Сиднейский бассейны). Насекомые зоны влажных тропиков перми и триаса практически не известны, за небольшими исключениями – например, несколько экземпляров из свиты Лунтянь Южного Китая (Lin, 1982). Вместе с тем, биота гумидного пояса низких широт, слабо представленная в палеонтологической летописи (а в случае гор – вообще в нее не попадающая), считается важным источником эволюционных новшеств и местом возникновения множества таксонов высокого ранга, а вне тропические широты – основным местом переживания реликтов (“экваториальная помпа”: Darlington, 1957; “фитоспредиинг”: Мейен, 1987). В этом одна из причин неполноты ископаемой летописи в отношении первых находок таксонов. В эпохи резко зонального климата (такие как пермь и современность) этот механизм должен быть более эффективным, чем в эпохи с ослабленной климатической зональностью (мезозой – Eskov, 2002). В перми и триасе низкие широты были заняты в основном аридными и семиаридными зонами, поэтому важную роль в генерации новых таксонов играли и экотоны между семиаридными и умеренными зонами, располагавшиеся за пределами тропического пояса. В перми северного полушария это Субангариды в широком смысле, ставшая одним из главных источников мезозойской флоры (Meуen, 2002).

Если новые таксоны возникали в низких широтах и потом распространялись в высокие, низкоширотные биоты должны выглядеть более продвинутыми, чем синхронные им высокоширотные, и подобные биогеографические различия легко принять за возрастные (разные группы могут диффундировать по направлению к полюсам с разной скоростью и разными путями, что еще более усложняет картину). Например, позднетриасовые местонахождения Кендерлык, Гаражовка и Солайт датированы в интервале поздний карний–норий, однако энтомофауна последнего, располагавшегося вблизи экватора, более продвинута и включает ряд современных семейств, особенно среди водных групп (все три фауны объединены в интервал $ng+$ на графиках). Мадыгенская свита (ладин–карний по макрофлоре) отнесена к ладину ($ld+$ на графиках), поскольку некоторые группы насекомых в мадыгенской фауне

выглядят примитивнее, чем в карнийских комплексах умеренной зоны Гондваны, при том что расположена она на более низкой палеошироте.

РЕЛИКТЫ И РЕФУГИУМЫ

В составе локальных фаун можно выделить четыре группы, аналогичные рассмотренным выше при анализе динамики разнообразия, которые можно обозначить как космополиты, эндемики, реликты и предшественники. Если обедненные комплексы состоят в основном из таксонов с широким географическим и стратиграфическим распространением, то в богатых представлены и остальные три группы.

Энтомофауна воркутской серии (лекворкутской и интинской свит) Печорского бассейна обеднена – очень мало равнокрылых, насекомых с полным превращением (жуки не найдены вовсе) и водных насекомых – и имеет реликтовый характер – палеодиктиоптероиды обильны как нигде более в перми, причем отмечены ранее известные только из карбона роды Spilapteridae, семейство мегасекоптер Sphesopteridae (Расницын и др., 2005), и предположительно Geraridae (семейство отнесено Гороховым, 2004 к Titanoptera s.l.). Соответствующая пермская флора выделяется в особую Печорскую провинцию и содержит позднекарбоновые еврамерийские элементы (Игнатьев, 2004). Соответствующий интинский комплекс тетрапод показывает отчетливые связи с раннепермскими фаунами Северной Америки, и данный регион обозначен как Затиманский рефугиум (Ивахненко, 2001). Реликтовый характер интинской биоты, обитавшей в теплоумеренной зоне, но на довольно высокой палеошироте (см. Rees et al., 2002), вероятно был обусловлен постоянно влажным морским климатом западной окраины материка (здесь и далее стороны света указаны в соответствии с расположением материков в перми и триасе). Леса-болота карбонового типа из древесных гелофитов (Пономаренко, 2007), практически не населенные водными насекомыми и Oligoneoptera, в районах с подобным климатом могли существовать дольше, чем где-либо еще (подобно секвойям и другим доледниковым реликтам, сохранившимся доныне в Калифорнии).

Воркутская энтомофауна не показывает существенных изменений на протяжении своего существования (кунгур и большая часть уфы). Энтомофауна соликамского горизонта (Тюлькино) сходна с воркутской лишь по немногим признакам (например, многочисленность блаттинопсеид) и представляет собой скорее обедненный вариант кунгурской. В соликамской и воркутской энтомофаунах известны только единичные первые находки семейств и ни одного синглетона, в воркутской еще и последние находки карбоновых релик-

тов. Всё это согласуется с предположением о биогеографической, а не возрастной специфике обеих энтомофаун и не противоречит корреляции соликамского горизонта и воркутской серии с кунгурским ярусом МСШ (Котляр и др., 2004). Бедность соликамской биоты обусловлена региональной аридизацией (Наугольных, 2001). Из шешминского горизонта насекомые не известны.

Если энтомофауны карбонового облика могли сохраняться в рефугиумах до конца ранней перми, то комплексы с некоторыми чертами пермских появились уже в карбоне. В энтомофауне конца карбона из Карризо Арройо в Нью-Мексико (Rasnitsyn et al., 2004; Schneider et al., 2004) доминируют тараканы, мало палеодиктиоптероидов, много миомоптер и присутствуют скорпионницы. Вероятно, комплексы, сходные с раннепермскими, появились еще раньше, но почти не представлены в известных нам карбоновых захоронениях, большую часть которых составляют отложения угольных бассейнов с преобладанием фауны лесов-болот.

Многие местонахождения, особенно лагерштетты, связаны с прибрежно-морскими (параличскими), в том числе лагунными и дельтовыми обстановками. Подобный генезис предполагается для Сояны, Тихих Гор и Чекарды. Последнее местонахождение уникально преобладанием остатков целых насекомых (обычно в массе захораниваются изолированные крылья), отчасти принесенных горной рекой (вероятно, вместе с единичными остатками рыб) и прекрасно сохранившихся в отложениях ее подводной дельты в мелководной лагуне (Пономарева и др., 1998; Шаров, 1999; Паньков, Новокшенов, 2001). Горько-соленая вода лагун кунгурского солеродного бассейна (современный аналог – Кара-Богаз-Гол: Игнатъев, 1976), не пригодная для морской и озерной фауны, действовала как ловушка и предотвращала гниение попавших в нее насекомых (Залесский, 1961). С поздней казани до конца перми на Русской платформе известны захоронения насекомых только аллювиального и озерного генезиса.

Раннеказанские энтомофауны Сояны и Тихих Гор весьма сходны, вплоть до наличия десятка общих видов. Можно было бы списать большее число первых и последних находок семейств в первой фауне на больший объем коллекции. Однако становящиеся редкими после казанского века группы (палеозойские реликты – Palaeodictyopteroidea, Nuroperloidea, Caloneuroidea, Blattinopseidae) и скорпионницы в Тихих Горах более редки, а прямокрылые и миомоптеры более обильны. Еще беднее палеозойскими реликтами позднеказанская фауна Китяка, в которой преобладают остатки тараканов (см. ниже). Три казанские энтомофауны Русской платформы образуют ряд (Сояна – Тихие Горы – Китяк), в котором убывание доли реликтов связа-

но не только с более молодым возрастом последней фауны, но и с различным генезисом захоронений (параличский для первых двух), и с градиентом континентальности климата: наиболее морской для Сояны (близ Бореального океана), умеренно континентальный для Тихих Гор (побережье Казанского моря), еще более континентальный и аридный для Китяка. Соянская фауна, обитавшая на западной окраине материка, как и воркутская, но на более низкой широте, в отличие от нее богата не только реликтами, но и первыми находками.

Заметные изменения биоты на Русской платформе в середине казанского века, очевидно, сопряжены с регрессией Казанского моря. Эта регрессия была вызвана эвстатическими колебаниями уровня мирового океана (Голубев, 2001). Кордаиты были широко распространены на Русской платформе, но в поздней казани их ареал сократился до ее ближайшей к Палеоуралу северо-восточной окраины, где они дожили до северодвинского века (эта территория выделена в Башкирский округ Субангарской палеофлористической области – Гоманьков, 2006). Сходным образом реагировали на аридизацию климата насекомые: область распространения энтомофаун, обогащенных реликтами или с низким содержанием тараканов, сократилась (на Русской платформе они приурочены в основном к Башкирскому округу). Обеднение позднеказанских энтомофаун Русской платформы интерпретируется как свидетельство снижения глобального разнообразия (Пономаренко, Сукачева, 1998; Ponomarenko, 2006), однако оно говорит прежде всего об изменении климата и смене типов захоронений.

Южный склон Палеоурала в перми был дождевым (см. Игнатъев, 2004), и на примыкающую к нему окраину Русской платформы распространялось влияние влажного климата. В уржумское время здесь получили широкое распространение обширные мелководные и исключительно пресноводные озера, которые питались за счет речного стока с Палеоурала (Игнатъев, 1987). Известные отсюда из старичных отложений уржумские энтомофауны (Чепаниха, Костоваты – Башкирский округ) выделяются среди позднеказанско-вятских фаун Русской платформы не только низким содержанием тараканов, но и находками водных нимф поденок и веснянок (см. ниже), а также скорпионниц, свойственных умеренным зонам Лавразии (семейство Kalkanidae и род *Asiachorista* O. Martynova, 1958) или Гондваны (*Xenochorista* Riek, 1953 – Аристов, Башкуев, 2008; Башкуев, в печати).

Распространено мнение, что палеодиктиоптероиды, калоневриды и некоторые другие палеозойские реликты вымерли в середине казанского века, хотя давно описаны находки *Diaphanopteroidea* из зоны *Dicynodon* бассейна Капу (Ка-

Таблица 2. Обилие важнейших групп (% от числа определяемых остатков Pterygota) в некоторых позднекарбонных, пермских и триасовых энтомофаунах

	КА	Нид	Чек	Вор	Тю	Соя	ТГ	Кит	Крг	Але	Ари	Чел	Кос	Клт	Сок	Бор	Кар	Бел	Нед	БК	Вог	Дж	Кен
Палеозойские реликты	8	13	7	22	38	15	3	1	1	1	–	2	–	2	–	2	+	–	–	–	–	–	–
Miomoptera	16	16	7	+	4	6	17	1	1	1	–	3	4	2	–	4	1	–	–	–	+	3	1
Orthoptera	3		3	+	10	3	12	5	1	2	–	3	7	–	–	–	–	–	–	2	3	5	1
Blattodea	61	7	3	38	5	2	2	37	53	28	47	8	5	–	–	–	–	–	13	3	41	22	12
Grylloblattodea	9	45	39	36	10	22	33	31	35	11	20	27	17	38	1	12	19	4	50	20	2	8	2
Homoptera	–		13	2	7	23	24	10	0.4	22	7	11	11	25	16	30	20	23	17	13	10	23	6
Coleoptera	–	0.5	0.2	–	–	0.4	1.4	2	2	7	7	5	2	3	19	23	2	20	7	62	12	32	47
Mecoptera	3		15	+	6	17	5	14	2	11	10	13	1	26	56	19	30	33	13	1	1	5	5
Водные группы	–		7	(+*)	15	3	2	+	1	16	10	20	50	2	1	3	18	1.3	–	+	25	1	19

Примечание. Местонахождения (в порядке перечисления): Карризо Арройо, Нидермошель, Чекарда, Воркута (интинская св., * – лекворкутская св.), Тюлькино, Сояна, Тихие Горы, Китяк, Каргала, Александровка, Аристово, Чепаниха, Костоваты, Калтан, Соколова П, Бор-Тологой, Караунгир П, Белмонт, Недуброво, Бабий Камень, анизий Вогез, Джайлоучо (колл. №№ 2069, 2070), Кендерлык. Палеозойские реликты: Palaeodictyopteroidea, Нуроперлодея, Caloneuroidea, Blattinopseidae. Водные группы: Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Trichoptera, и (в Кендерлыке) Nepomorpha. Значения, показывающие высокое обилие водных групп или доминирование тараканов над Grylloblattodea (или наоборот), полужирным шрифтом. Значения менее 1% обозначены по большей части как +.

roohymen Riek, 1976, сведенный в синонимы к *Asthenohymen Tillyard, 1924*; van Dijk, Geertsema, 1999). В последнее время подобные реликты обнаружены во многих уржумских, северодвинских и вятских энтомофаунах: калоневриды в Каргале, последние палеодиктиоптеры и калоневриды в Бор-Тологое, стрекозы Meganeuridae в Александровке (Башкирский округ), известные начиная с карбона протртоптеры Anthracoptilidae в Белмонте (Rasnitsyn, Aristov, 2004). Такие энтомофауны можно рассматривать как фауны рефугиумов. Вполне вероятно, что исчезновение палеозойских реликтов из ископаемой летописи на различных уровнях верхней перми кажущееся и связано с уменьшением их обилия и распространности (эффект Сигнора-Липпса). Многие, если не все из указанных групп могли, подобно *Diarhanopteroidea*, дожить в тех или иных регионах до самого конца перми.

В большинстве таких рефугиумов раннепермские реликты сосуществовали с первыми представителями триасовых групп (“сочетание несочетаемого”). В Каргале появляются *Chaulioditidae*; в Бор-Тологое найдены первые палочники и *Dunstanidae*, в Александровке – *Mesotitanidae*, в Чепанихе – *Meselcaninae* (Горохов, 2007) и *Cladochoristidae*, а в Белмонте – современное семейство веснянок *Eustheniidae*. Сходный характер имеет и богатая первыми и последними находками фауна Сояны. Такие энтомофауны, где реликты дожили до появления предшественников фауны мезозоя, в пределах Лавразии сосредоточены в районах с теплоумеренным климатом, располагав-

шихся на переходе (экотоне) от семиаридной к умеренной зоне, т.е. в Субангариде в широком смысле (Meуen, 2002). Экотоны во многих случаях характеризуются высоким биоразнообразием и служат не только рефугиумами, но и центрами видообразования (Kark, van Rensburg, 2006). Это в полной мере применимо и к Субангариде, где разнообразие условий среды при теплом и достаточно влажном климате благоприятствовало не только сохранению реликтов, но и появлению предшественников мезозойских групп.

ТАРАКАНЫ И КЛИМАТ

В перми энтомофауны разных климатических зон заметно отличались (о пермских фаунах равнокрылых различных зональных биомов см. Shcherbakov, 2000). Особенно показательным распространением тараканов и прямокрылых, а также относительное обилие в комплексах ряда других групп. Тараканы доминируют во многих местонахождениях позднего карбона Евразии и ранней перми Северного Китая, Сибири и Печорского бассейна. В комплексах насекомых аридной и семиаридной зон Евразии в ранней перми и в раннеказанское время (местонахождения Нидермошель, Эльмо, Чекарда, Сояна и Тихие Горы; табл. 2) обильны *Miomoptera*, *Blattinopseidae* и *Grylloblattodea*, а тараканы сильно уступают последним. На аридизирующейся Русской платформе (за исключением ее примыкавшей к Палеоуралу окраины – местонахождения Чепаниха, Костоваты) начиная с позднеказанского времени (Китяк) палеозой-

ские реликты и миомотеры редки, а тараканы более обильны, чем гриллоблаттиды (наиболее обычны крупные *Aissoblatta Handlirsch*, 1904 из семейства *Archimylacrididae*). Почти во всех перечисленных выше комплексах присутствуют в небольшом количестве и прямокрылые. В умеренной и холодноумеренной зонах Сибири с основания кольчугинской серии, т.е. примерно с начала казанского века тараканы и прямокрылые (и несколько позже палеозойские реликты и миомотеры) исчезают из захоронений, при этом гриллоблаттиды поначалу сохраняют свое положение, но к северодвинскому веку становятся редки и доминирование переходит к скорпионницам и позднее к жукам (в некоторых комплексах холодноумеренной зоны к равнокрылым – Кербо). Тараканов и прямокрылых нет также в средней-верхней перми Гондваны (кроме находок прямокрылых в Южной Африке) и Южной Монголии.

С глобальным потеплением на рубеже перми и триаса зональные энтомофауны в северном полушарии, как и флоры, несколько сместились по направлению к полюсам. Особенно резким это потепление было в высоких широтах северного полушария (что, на наш взгляд, обусловлено излиянием в Сибири траппов). Здесь кордаитовая флора холодноумеренного климата была замещена хвойно-папоротниковой флорой, содержащей элементы тропического, катазиатского происхождения (Добрускина, 1982; Dobruskina, 1994). Вместе с ними далеко на север проникли и некоторые катазиатские насекомые, например, крупные цикады рода *Rhipiscytina* Lin, 1982 (*Ignotalidae*), известные из учапинских (позднесеверодвинских) отложений Южного Китая и вулканогенной толщи Тунгусского бассейна (Shcherbakov, 2000). В бывших умеренной и холодноумеренной зонах (Кузнецкий и Тунгусский бассейны) снова появились тараканы (в небольшом количестве), в поздней перми не проникавшие на север далее семиаридной зоны.

Гриллоблаттиды семейства *Chaulioditidae* (= *Tomiiidae*), впервые отмеченные в уржумском веке в Каргале (примитивное эндемичное подсемейство *Kargalellinae*: Aristov, 2004) и продолжавшие существовать в пределах семиаридной зоны Русской платформы (единичные находки номинативного подсемейства в Александровке, Исадах, Аристово, Соковке: Aristov, 2008), с самого начала триаса стали доминантами в большинстве комплексов разных широт (в достоверно дотриасовых отложениях доминирование хаулиодитид не отмечено) и, так же как тараканы, широко распространились на север в пределы прежних умеренной и холодноумеренной зон (Кузнецкий и Тунгусский бассейны, Южная Монголия); последние находки семейства – в среднем триасе Вогез и Китая (Аристов, 2003, 2005). В среднем и позднем триасе тараканы доминируют во многих ком-

плексах (в некоторых уступая жукам или водным клопам), а гриллоблаттиды уже никогда не будут столь многочисленны, как в некоторых фаунах перми и раннего триаса.

Отсутствие тараканов в позднепермских комплексах высоких широт пытались объяснить большей приспособленностью гриллоблаттид к обитанию в подстилке. Однако наблюдается вовсе не постепенное вытеснение тараканов гриллоблаттидами, а чередование этих двух групп в роли доминантов (порой в противофазе в соседних климатических зонах), исчезновение тараканов из захоронений на половине земного шара на 20 млн. лет, затем, с глобальным потеплением, быстрая реконкиста этих территорий представителями палеозойских (известных с карбона) семейств тараканов, и, наконец, мировое господство в теплой биосфере триаса. Всё это может быть объяснено только изменениями климата. Гриллоблаттиды – гетерогенная группа с очень разнообразным образом жизни: по крайней мере, некоторые семейства развивались в воде или у воды (близкие к предкам веснянок *Lemmatophoridae*, очень обильные в некоторых захоронениях *Atactophlebiidae* и *Chaulioditidae*), и такие водные и полуводные гриллоблаттиды должны были быть менее восприимчивы к изменениям климата и растительности. Одни из ныне живущих потомков древних *Grylloblattodea*, современные *Grylloblattidae*, активны и при температурах ниже нуля. Современные тараканы теплолюбивы (как и прямокрылые, особенно *Ensifera*): 80% современных видов тараканов обитает в тропиках, всего 1% в умеренной зоне, и лишь единичные виды из молодых семейств заходят в холодноумеренную вплоть до зимней изотермы -20°C (Бей-Биенко, 1950, с. 46, фиг. 23). В палеозое прямокрылые (все относившиеся к подотряду *Ensifera*) и тараканы тяготели к низким широтам, и те и другие обладали наружными яйцекладами, откладывали яйца в почву или ткани растений и обитали среди растений или опада. Очевидно, обилие или отсутствие тараканов в захоронениях несет информацию о палеоклимате (см. напр. Schneider, Werneburg, 2006), а распространение тараканов в перми, возможно, очерчивает районы с безморозным климатом.

Показательно отсутствие тараканов в комплексах Бор-Тологоя и Караунгира, относимых к той же теплоумеренной зоне, что и фауна Воркуты, где тараканы, наоборот, среди доминантов. Видимо, постоянно влажный морской климат западного побережья материка (Воркута) с его мягкой зимой благоприятствовал тараканам и другим теплолюбивым группам, в том числе реликтам, тогда как муссонный климат восточной окраины Пангеи (Бор-Тологой, Караунгир) с холодной зимой был для них слишком суров. Возможно, аналогичным долготным градиентом континентальности климата объяснимо присут-

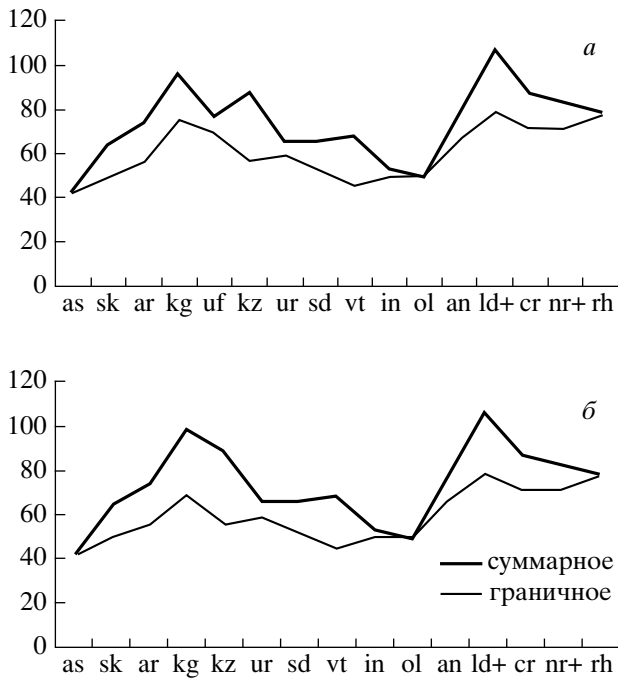


Рис. 2. Суммарное и граничное (для верхней границы яруса) разнообразие насекомых в перми и триасе: *а* – с учетом уфимского яруса; *б* – уфимский ярус объединен с кунгурским (как и на рис. 3–8).

стве прямокрылых в поздней перми Южной Африки при их отсутствии в Австралии.

Соотношение долей тараканов и гриллоблаттид в комплексах имеет и тафономический аспект. В лагунных и дельтовых захоронениях лучше представлены хорошо летающие, а также водные и полуводные насекомые – среди гриллоблаттид есть и те, и другие. Тараканы в среднем летают гораздо хуже, зато бывают гораздо более ксерофильными; кожистые надкрылья позволяют им прятаться от жары среди растительного опада и в укрытиях. Доминирование остатков тараканов (до 60% всех насекомых) в некоторых фаунах аридных и семиаридных зон, в том числе в большинстве позднеказанских–вятских фаун Русской платформы, вероятно, отражает редукцию катены растительных ассоциаций до одного–двух звеньев и специфику околородной растительности.

ДИНАМИКА СЕМЕЙСТВЕННОГО РАЗНООБРАЗИЯ НАСЕКОМЫХ В ПЕРМИ И ТРИАСЕ

В приведенных ниже графиках семейственного разнообразия крылатых насекомых перми и триаса (из первичнобескрылых в этом интервале пока отмечены лишь щетинохвостки *Dasylepidae*) учтены свежие публикации и еще не описанные находки. Другие источники отличий полученных кривых – разделение татарского века на

три и особенно изменение датировок некоторых ключевых фаун: Обора – не артинский, а сакмарский; Калтан – не уфимский, а казанский; Бор-Тологой – не казанский, а послеказанский; Мадыген – ладин; Солайт – не карний, а норий (см. выше). Эти кривые по-прежнему основаны на энтомофаунах немногих регионов и отражают как изменения глобального разнообразия, так и неполноту (не случайную, а в некоторых отношениях закономерную) ископаемой летописи.

Кривая суммарного разнообразия показывает кунгурский и казанский максимумы, разделенные неглубоким уфимским минимумом, плато в уржуме–вятке, провал в инде–оленеке и пик с вершиной в мадыгенское время (рис. 2, *а*). Кривая граничного разнообразия выглядит несколько иначе по сравнению с ранее опубликованной (Пономаренко, Сукачева, 1998): исчез максимум на границе уфа/казань, наметились минимумы в конце казани и перми, а также мадыгенский пик. Поскольку уфимский минимум (рис. 1, 2, *а*) имеет региональную природу (см. выше), в дальнейшем анализе мы объединим уфимский век с кунгурским (рис. 2, *б* и следующие). После этого на кривой суммарного разнообразия в перми останется один пик (кунгур–казань); глубина раннетриасового минимума, вероятно, преувеличена неполнотой наших знаний.

Всего в перми и триасе известно 286 семейств (183 в перми и 148 в триасе), наименьшее число семейств в асселе (43) и оленеке (49), наибольшее число семейств и синглетонов в кунгуре (включая уфу – 98, синглетонов 18) и в мадыгенское время (106, синглетонов 13), много синглетонов также в сакмаре (11). Из карбона в пермь перешло 41 семейство, из перми в инд 45, из триаса в юру 71 семейство. За пермь и триас (в сумме 100 млн. лет) состав семейств обновился более чем трижды. Индские и особенно оленекские комплексы бедны: в инде из 53 семейств найдены только 28, а остальные 25 пока не обнаружены (Лазарь-таксоны, проходящие из вятки в анизий), в оленеке из 49 семейств Лазарь-таксонов более 40.

Вымирание семейств насекомых преобладает над появлением в казани, поздней перми и карнии–нории (рис. 3; в оленеке синглетонов, первых и последних находок пока нет), появление – в ранней перми, уржуме, среднем триасе и рэте (а также инде, если только пять семейств жуков, первые находки которых основаны на целых насекомых из Бабьего Камня, не появились еще в терминальной перми, откуда известны изолированные надкрылья подобного строения; Ропотапенко, 2004). Поскольку от казани до инда соотношение появления и вымирания меняется трижды, кривые суммарного и граничного разнообразия на этом интервале ведут себя противоположным образом (рис. 2, *б*). Оборот фауны (сумма появле-

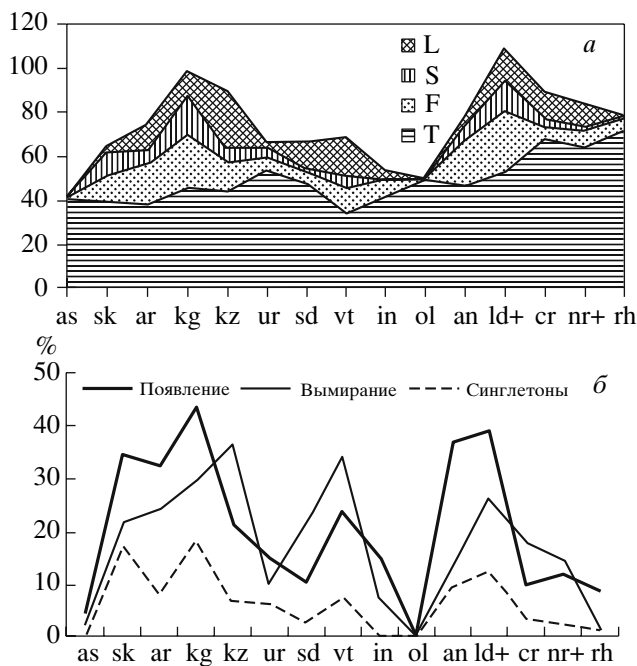


Рис. 3. Появление и вымирание насекомых в пермских и триасовых энтомофаунах: *a* – число семейств, отмеченных в данном веке впервые (F), в последний раз (L), только в данном веке (S, синглтоны) и проходящих (T); *б* – процент появляющихся (F + S) и вымирающих (L + S) семейств, а также синглтонов.

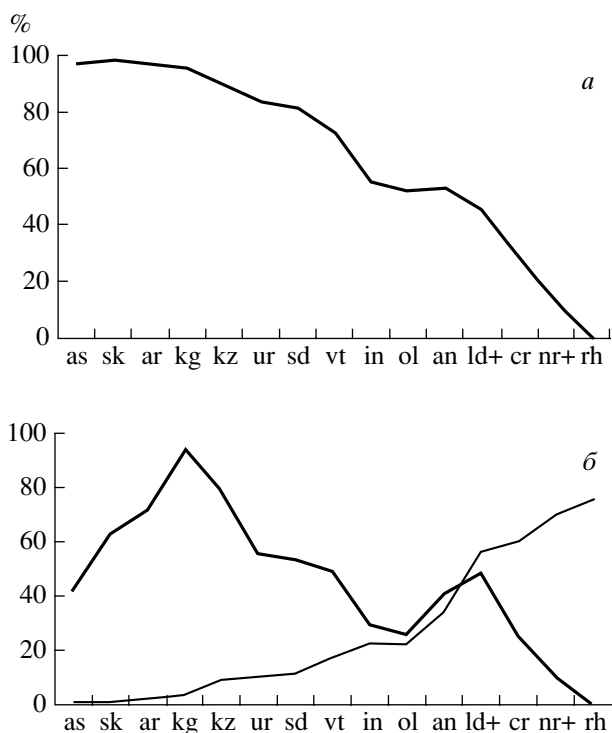


Рис. 4. Соотношение переходящих и не переходящих в юру семейств в пермских и триасовых энтомофаунах: *a* – процент не переходящих в юру семейств; *б* – число не переходящих (жирная кривая) и переходящих в юру семейств.

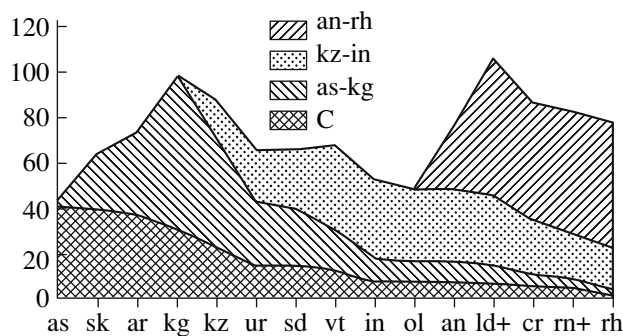


Рис. 5. Число семейств по когортам (появившиеся в карбоне, в ранней перми, с казанского века по индский и с анизия по рэт) в пермских и триасовых энтомофаунах.

ний и вымираний) максимален в кунгуре, несколько меньше на мадыгенском уровне, третье место поделили казань и вятка.

За вятский и индский века вымерло 40% семейств насекомых (в море на переходе от перми к триасу вымерло около 50% семейств животных – Benton, Twitchett, 2003). Высокий уровень вымирания в казани (36% – выше чем 34% в вятке), точнее, в ранней казани, поскольку в поздней казани последних и первых находок нет, отражает скорее изменение климата и типов захоронений на Русской платформе (см. выше), чем глобальное обеднение энтомофауны. На переходе от гваделупского к лопингскому отделу МСШ в морских фаунах отмечен пик вымирания (Isozaki, 2007); этот рубеж попадает в пределы северодвинского яруса, и для того чтобы проверить, выражен ли соответствующий пик на кривых разнообразия насекомых, нужно уточнить датировки комплексов северодвинского возраста.

График процентного содержания семейств, вымерших к началу юры (обратная Лайеллева кривая для раннеюрского наблюдателя – рис. 4, *a*), основанный на суммарном разнообразии, по сравнению с построенным ранее по граничному разнообразию (Алексеев и др., 2001) более гладкий и показывает более позднее уменьшение значений. Так, переходящие в юру семейства становятся многочисленнее вымерших к ее началу с мадыгенского уровня (в прежнем графике с начала триаса). При этом число доживших до юры семейств возрастает довольно плавно, тогда как не дожившие показывают после средне-позднепермского спада пик в триасе (рис. 4, *б*).

Все семейства можно разделить на несколько групп (когорт – Raup, 1978) по времени появления, например, на карбоновую, раннепермскую, казанско-индскую и средне-позднетриасовую (рис. 5). Раннепермская когорта с кунгура становится многочисленнее карбоновой, вторая пермская с инда превосходит любую из предыдущих, а триа-

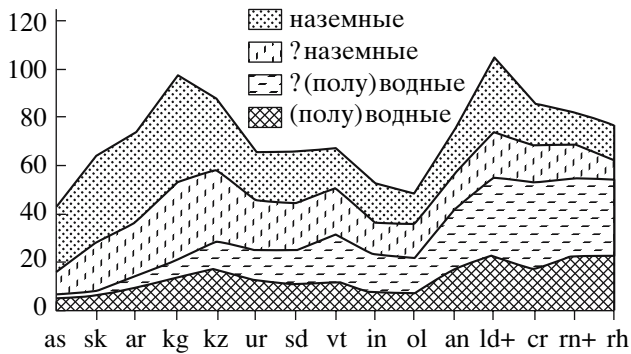


Рис. 6. Число семейств водных и наземных насекомых в пермских и триасовых энтомофаунах. Водные и полуводные – Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Trichoptera, Heteroptera Nepomorpha, водные семейства Coleoptera и Diptera, а также Lemmatophoridae, Atactophlebiidae, и Chaulioditidae; потенциально (полу)водные – Homoptera Scytinopteroidea, а также Oligoneoptera за исключением Trichoptera и Hymenoptera; вероятно наземные – остальные Grylloblattodea, а также Blattodea и Dermaptera s.l. (включая Protelytroptera); наземные – Palaeodictyopteroidea, Caloneuroidea, Blattinoptera, Protorthoptera, Titanoptera, Orthoptera, Phasmatoidea, Hymenoptera s.str., остальные Paraneoptera и Hymenoptera.

совая с ее появления в анизии не менее многочисленна, чем любая из предыдущих, и начиная с мадыгенского уровня превосходит всех их вместе. Вторая пермская когорта состоит из предшественников фауны мезозоя – она нарастает на фоне спада карбоновой и особенно раннепермской, почти не вымирая на переходе к триасу. Эта когорта изучена менее других и потому недопредставлена на графике.

ВОДНЫЕ И НАЗЕМНЫЕ НАСЕКОМЫЕ

Для некоторых групп крылатых насекомых водный образ жизни преимагинальных (поденки, стрекозы, веснянки, вислокрылки, ручейники) или всех стадий развития (водные клопы *Nepomorpha*, жуки *Hydradephaga*) настолько характерен и сопровождается столь явными морфологическими адаптациями, что его можно уверенно предполагать и для всех вымерших представителей этих таксонов. Есть веские основания считать развитие личинок в воде исходным для *Pterygota* в целом (Omodeo et al., 1980; Kukalová-Peck, 1983; Shcherbakov, 1999) и для всех перечисленных групп. Недавняя находка в позднем карбоне примитивных ручейников семейства *Protomeropidae* (Nel et al., 2007), близких к *Mecoptera* и *Neuroptera* (Сукачева, 2007) и к предкам всех *Oligoneoptera* – очень сильный аргумент в пользу первичности водного образа жизни для насекомых с полным превращением. В палеозое растительность была более тесно связана с водотоками и водоемами, и самые различные группы насекомых могли оби-

тать в зарослях гелофитов. Всё это позволяет думать, что доля водных и околководных насекомых в энтомофаунах палеозоя выше, чем обычно считают. Видимо, на гелофитах обитали цикадки надсемейства *Scytinopteroidea*, предки клопов – обе группы имеют устройство для фиксации надкрылий на теле и удержания под ними запаса воздуха (Shcherbakov, 2000); аналогичная сцепка развития у жуков *Schizophoroidea*. Среди сетчатокрылых, скорпионниц и гриллоблаттид есть семейства как с водными, так и наземными личинками, и по строению имаго невозможно установить, где проходит личиночное развитие. Вполне вероятно, что в воде развивались весьма обычные в ископаемом состоянии пермские сетчатокрылые *Permithonidae* и пермо-триасовые скорпионницы *Permochoristidae* – от первых произошли водные *Sisyridae* и *Osmylidae*, а от вторых – водные *Nannochoristidae* и длинноусые двукрылые, среди которых развитие в воде широко распространено. Даже среди тараканов и уховерток отдельные современные представители связаны с водоемами.

Начиная с позднего триаса водные насекомые часто встречаются в массе, тогда как для большинства пермских и многих триасовых комплексов характерны преобладание наземных насекомых и редкость водных (особенно преимагинальных стадий). В перми и раннем триасе среди водных насекомых преобладали нимфы с трахейными жабрами, вероятно тяготевшие к текучим водам. Дышавших атмосферным воздухом водных насекомых тогда было мало (со средней перми жуки, в основном схизофороиды), в позднем триасе к ним добавились разнообразные водные клопы. Пермских и раннетриасовых местонахождений, где многочисленны водные нимфы, немного: Мидко (в некоторых слоях сотни экзувиев поденок, в основном фрагменты: Beckemeyer, Hall, 2007, с. 34), Костоваты (целые нимфы поденок и более редких веснянок – около 10% всех насекомых), Лиджттон (нимфы веснянок, в основном фрагменты – около половины всех насекомых: van Dijk, 1981, с. 45) и Яман-Ус (фрагменты экзувиев нимф поденок – около 60% всех насекомых). Во многих из этих местонахождений остатки нимф могли быть принесены текучими водами, но в Костоватах в отложениях старичного озера (Гоманьков, в печати) целые нимфы захоронены субавтохтонно, должны были обитать по краям водоема или в верхнем слое воды, а захорониться могли только в заморных условиях придонной зоны, где не было детритофагов (А.Г. Пономаренко, лич. сообщ.). Позднепермские энтомофауны с многочисленными имаго веснянок довольно обычны (в Александровке, Аристово, Караунгире веснянки на третьем–четвертом месте по обилию – табл. 2). Отсутствие дышащих трахейными жабрами нимф поденок и веснянок в большинстве палеозойских местонахождений, видимо, обусловлено спецификой водоемов – минерализацией во-

ды или недостатком кислорода, что допускало существование дышавших легкими (водные тетраподы), но не жабродышащих животных (рыбы; Ивахненко, 2001, с. 180). Предполагать наземный образ жизни личинок для палеозойских представителей тех отрядов насекомых, которые ныне развиваются в воде, нет оснований.

Соотношение числа водных и наземных семейств на протяжении перми и триаса меняется (рис. 6). В ранней и средней перми семейства, для которых предполагается наземный образ жизни, заметно многочисленнее водных и возможно полуводных, тогда как с карния более разнообразны становятся группы, в той или иной степени освоившие водоемы. Вероятно, текущие воды были одним из рефугиальных биотопов во время пермо-триасового кризиса.

ОТ ДРЕВНЕКРЫЛЫХ ДО НАСЕКОМЫХ С ПОЛНЫМ ПРЕВРАЩЕНИЕМ

По-разному меняется число семейств четырех основных групп Pterygota на протяжении перми и триаса (рис. 7; Miomoptera помещены в Polyneoptera – впрочем, отнесение трех составляющих эту группу семейств к Oligoneoptera не изменило бы общей картины). Polyneoptera после быстрой диверсификации в ранней перми испытывают постепенный спад и затем вновь дают пик в триасе. Сходным образом, но на более низком уровне и без выраженного пика в перми, меняется разнообразие Palaeoptera. Картина для Paraneoptera и Oligoneoptera до среднего триаса очень сходна – низкое, медленно растущее разнообразие без заметного спада на пермо-триасовом рубеже. Но если паранеоптеры и далее остаются примерно на том же уровне, то насекомые с полным превращением с анизия догоняют полинеоптер, после мадыгенского уровня выходят на первое место, а к концу триаса составляют более половины общего разнообразия. Палеоптеры и полинеоптеры на переходе от перми к триасу испытали сильное снижение разнообразия, тогда как паранеоптеры и олигонеоптеры миновали этот рубеж без потерь, а последние к тому же сильно увеличили разнообразие к началу юры (сходные выводы при сравнении менее детальных кривых разнообразия были сделаны ранее – Jagzembowski, Ross, 1996; Yang, 2001). Очевидно, именно полное превращение позволило олигонеоптерам легче других насекомых перенести все встряски на рубеже перми и триаса, в том числе и климатические.

В средней и поздней перми аридная и семиаридная зоны были царством полинеоптер, однако в умеренных зонах доминировали насекомые с полным превращением – скорпионницы и жуки, а на вторых ролях могли быть такие группы полинеоптер как гриллоблаттиды или протэлитропте-

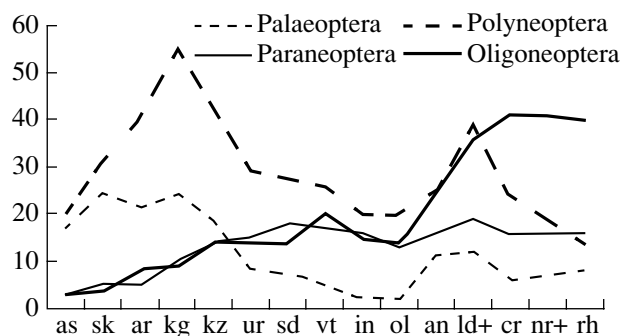


Рис. 7. Число семейств Palaeoptera, Polyneoptera, Paraneoptera и Oligoneoptera в пермских и триасовых энтомофаунах.

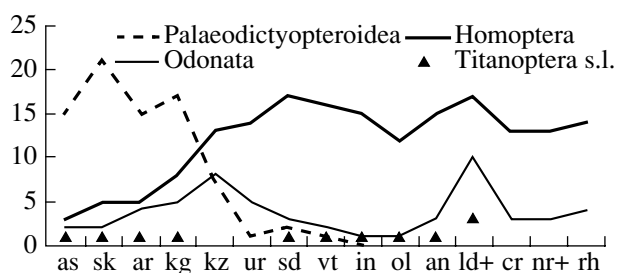


Рис. 8. Число семейств сосущих фитофагов – Palaeodictyopteroidea и Homoptera – и специализированных хищников – Odonata и Titanoptera s.l. (включая Geraridae) – в пермских и триасовых энтомофаунах.

ры, для которых возможно обитание по берегам водоемов. Полное превращение возникло скорее всего у развивавшихся в воде насекомых и может быть в несезонном климате, но одним из его преимуществ стала способность покоящейся куколочной стадии переживать неблагоприятный (сухой или холодный) сезон. Это позволило олигонеоптерам успешнее осваивать районы сезонного климата и уже в средней перми стать доминантами в комплексах умеренных зон.

ФИТОФАГИ И ХИЩНИКИ

Судить о типе питания легче всего для сосущих фитофагов (палеодиктиоптероиды и равнокрылые) и специализированных хищников – воздушных (стрекозы) или крупных наземных (титаноптеры). В палеозое сосущие фитофаги преобладали над грызущими, позже соотношение стало обратным (Пономаренко, 2006). Разнообразие двух неродственных групп сосущих фитофагов в перми менялось в противофазе (Алексеев и др., 2001) – Palaeodictyopteroidea после раннепермского подъема стремительно угасли и с уржумского по вятский век были реликтами, а Homoptera диверсифицировались и в казани обогнали палеодиктиоптероидов (рис. 8). Семейственное разно-

образии специализированных хищников – *Odonata* и *Titanoptera* s.l. (включая *Geraridae*) – заметно уступало таковому сосущих фитофагов. Считают, что древнейшие стрекозы охотились в основном на палеодиктиоптероидов, и это подтверждается одновременным спадом разнообразия обеих групп.

Следы питания грызущих и сосущих фитофагов (погрызы, проколы, галлы и т.п.) сохраняются на ископаемых остатках растений. Сделанные палеодиктиоптерами проколы на семенах кордаитов были открыты в карбоне Тунгусского бассейна А.Г. Шаровым (1973). Известны следы питания палеодиктиоптероидов и на вегетативных частях карбоновых растений (Labandeira, Phillips, 1996), но большинство представителей этой группы были приспособлены скорее к высасыванию семян (Zherikhin, 2002). Вероятно, замещение палеодиктиоптероидов равнокрылыми до некоторой степени отражает смену птеридоспермов и других архаичных растений с легко доступными генеративными органами более продвинутыми голосеменными. Обилие палеодиктиоптероидов и редкость равнокрылых в воркутской серии Печорского бассейна согласуется с предположением об архаичности соответствующей флоры. Недавно в воркутской серии (р. Кожим, кожмрудницкая свита, сопоставляемая с леворкутской) найдены и единичные семена с проколами (первая находка в перми).

Для пермских равнокрылых предполагается питание соками генеративных органов или флоэмы. Избыток сахаров флоэмотрофы выделяют в виде медвяной росы, которая наряду с нектаром служит важным пищевым ресурсом для ряда групп современных насекомых. Возможно, питание медвяной росой возникло у насекомых вместе с массовым распространением равнокрылых в середине перми (Zherikhin, 2002; Shcherbakov, Lukashovich, 2005).

Из средней и поздней перми описано гораздо меньше погрызов и галлов, чем из ранней. Недавно эти типы повреждений обнаружены в северодвинских, уржумских и казанских местонахождениях Русской платформы, и очевидно, грызущие фитофаги (филлофаги) и галлообразователи были здесь не слишком редки. Погрызы на листьях татарин из Исад, вероятно, оставлены гриллоблаттидами или ортоптероидами, а ямчатые галлы на этих листьях образованы нимфами примитивных листоблошек *Protopsyllidiidae*, крылья имаго которых нередки в том же захоронении. Повреждения в Исадах, как и в других изученных пермских местонахождениях, приурочены к птеридоспермам, но уровень поврежденности (около 10% всех листьев – Василенко, 2007) существенно ниже значений, указываемых как минимальные для нижней перми (Labandeira, Allen, 2007).

Для вымерших представителей современных групп часто можно предполагать тот же тип питания, что свойственен их ныне живущим сородичам, например, ксиломицетофагию для древнейших жуков, относящихся к подотряду архостемат (Ponomarenko, 2004). Многие группы, в том числе вымершие, могли демонстрировать широкий спектр не ведущих к явной морфологической специализации способов питания, от поедания незрелых семезачатков и других генеративных органов растений, палинофагии (в том числе питания рассыпанными повсюду пыльцой и спорами), мицетофагии, микрозоофагии и сапрофагии до смешанного питания с элементами хищничества. По пыльцевым зернам, сохранившимся в содержимом кишечника ископаемых палинофагов, можно определить, на каких растениях они питались (наличие пыльцы в кишечнике может быть и результатом поедания генеративных органов вместе с пыльцой: Пономаренко, 2006). В перми палинофагия отмечена у некоторых гипоперлид, сеноедов, миомоптер и гриллоблаттид; они предпочитали пыльцу с тениатной структурой поверхности, посещали немногие виды растений и могли опылять их (Krassilov et al., 2007).

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЭНТОМОФАУН

Подведем некоторые итоги. Разнообразные по составу и сильно дифференцированные по климатическим зонам пермские комплексы насекомых пока изучены не настолько, чтобы можно было отделить глобальный аспект изменений от регионального и говорить об этапах развития энтомофаун в масштабе всего земного шара. И на Русской платформе, и в Кузнецком бассейне основных этапов два, но изменения носили различный характер и может быть происходили не вполне одновременно. В большинстве комплексов Русской платформы на протяжении казанского века обилие палеозойских реликтов и миомоптер сильно снизилось, доминирование перешло от гриллоблаттид к тараканам, а с уржумского времени начали появляться предшественники мезозойских групп. В Кузбассе тараканы, безоговорочно доминировавшие в балахонской серии (доказанное время по принимаемой корреляции), в кольчугинской серии исчезли из захоронений и появились вновь только в мальцевской серии (ранний триас), палеозойские реликты и миомоптеры во всех комплексах редки или отсутствуют, а мезозойские элементы в перми пока не отмечены. Изменения в обоих регионах были обусловлены прогрессирующей аридизацией и континентализацией климата Пангеи. Пока не известно, на какое именно время на протяжении перми пришлись рубежи наиболее значительных перемен в составе энтомофаун на других материках. В казанском веке произошел не столько глобальный спад раз-

нообразия насекомых, сколько сокращение ареалов палеозойских реликтов.

С началом триаса степень зональной дифференциации климата снизилась, и в триасе можно выделить три основных этапа развития энтомофаун (Shcherbakov, in press b). (1) Ранний триас, или “постпалеозой” – по аналогии с предложенным С.В. Мейеном (1972) термином “постпалеофит”. Малоразнообразные фауны состоят почти исключительно из позднепермских таксонов, расселившихся в ранее не свойственные им районы и перемешавшихся. В отличие от пермских фаун, преобладают группы, до того бывшие редкими, а прежние доминанты отсутствуют. Единичные известные комплексы оленека гораздо беднее индских. (2) Анизий–карний – расцвет триасовой фауны; появляются многочисленные мезокайнозойские таксоны и ряд эндемичных для триаса групп. (3) Поздний карний–норий – на смену эндемикам триаса приходят ключевые группы позднего мезозоя, в том числе доминанты юрских и меловых пресноводных экосистем, “новые водные” (термин изобретен А.Г. Пономаренко). Норий – последний век, энтомофауна которого несет специфически триасовые черты: фауна рэта Англии неотличима от таковой вышележащего лейаса, вплоть до наличия общих видов, и фактически принадлежит юре.

Ископаемую летопись можно уподобить калейдоскопу. Глядя в него, мы видим целые поля симметрично расходящихся в стороны узоров, которые с легким поворотом трубки внезапно меняются до неузнаваемости. Но новых цветных стеклышек внутри не появляется, а иллюзия внезапных изменений создается ограничением поля зрения (в летопись тоже многое не попадает) и зеркалами (их роль играет наш ум, экстраполирующий известное за пределы его достоверности). Конечно, при переходе от перми к триасу много новых стеклышек появилось и не меньше потерялось навсегда, но когда и где это происходило, мы в большинстве случаев пока не знаем, поскольку в поле зрения исследователей попали лишь малые фрагменты причудливого узора.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор глубоко признателен А.Г. Пономаренко, пробудившему в нем интерес к проблеме, за обсуждение различных ее аспектов, и благодарен всему коллективу лаборатории артропод Палеонтологического института РАН и А.В. Горохову (Зоологический институт РАН) за уточнение сведений о стратиграфическом распространении семейств насекомых, и А.В. Гоманькову (Ботанический институт РАН) за обсуждение результатов и поддержку экспедиционных исследований. Работа поддержана грантами РФФИ 07-04-01158, 04-04-48296 и 04-05-64911, а также комплексной программой Президиума РАН “Происхождение и эволюция биосферы”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.С., Дмитриев В.Ю., Пономаренко А.Г. Эволюция таксономического разнообразия // Экоциемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 5. М.: ГЕОС, 2001. С. 1–126.
- Аристов Д.С. Ревизия семейства Tomiidae (Insecta: Grylloblattida) // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 32–39.
- Аристов Д.С. Новые гриллоблаттиды (Insecta: Grylloblattida) из триаса Восточной Европы, Восточного Казахстана и Монголии // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 64–67.
- Аристов Д.С. Новые татарские представители подсемейства Chaulioditinae (Insecta: Grylloblattida: Chaulioditidae) из европейской части России // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 33–36.
- Аристов Д.С., Баикуев А.С. Новые таксоны насекомых (Insecta: Mecoptera, Grylloblattida) из среднепермского местонахождения Чепаниха (Удмуртия) // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 00.
- Баикуев А.С. О первых находках калтанид (Insecta: Mecoptera: Kaltanidae) в перми Европейской России // Палеонтол. журн. В печати.
- Бей-Биенко Г.Я. Насекомые таракановые // Фауна СССР. Нов. сер. № 40. М., Л.: АН СССР, 1950. 343 с.
- Василенко Д.В. Повреждения растений из верхнепермских отложений по р. Сухоне // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 87–90.
- Голубев В.К. Узкопанцирные хронизухии (Amphibia, Anthracosauromorpha) поздней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1998. № 3. С. 64–73.
- Голубев В.К. Событийная корреляция морских отложений казанского яруса стратотипической области // Стратигр. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 5. С. 40–58.
- Голубев В.К., Щербаков Д.Е., Расницын А.П., Аристов Д.С., Сукачева И.Д., Макарова О.В., Силантьев В.В. Тихие Горы. Местонахождение насекомых, рыб и растений казанского яруса // Геологические памятники природы Республики Татарстан. Казань: Акварель-Арт, 2007. С. 223–229.
- Гоманьков А.В. О распространении кордаитов в верхнепермских отложениях Восточно-Европейской платформы // Топорковские чтения (международная научная конференция). Вып. 7. Т. 1. Рудный: Рудненский индустр. ин-т, 2006. С. 389–401.
- Гоманьков А.В. Пельтаспермовые в татарском ярусе Русской платформы: морфология, экология, эволюция // Мат-лы 6-х чтений памяти А.Н. Криштофовича. В печати.
- Горохов А.В. Примитивные Titanoptera и ранняя эволюция Polyneoptera // Чтения памяти Н.А. Холодковского. Вып. 57(1). СПб.: Зоол. ин-т, 2004. С. 1–55.
- Горохов А.В. Первый представитель подотряда Mesotitanina из палеозоя и замечания по системе и эволюции отряда Titanoptera (Insecta: Polyneoptera) // Палеонтол. журн. 2007. № 6. С. 31–35.
- Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1982. Т. 365. С. 1–196.
- Дуранте М.В. Палеоботаническое обоснование стратиграфии карбона и перми Монголии // Тр. совм. сов.-монг. геол. экспед. 1976. Т. 19. С. 1–280.

- Дуранте М.В., Лувсанцеден У. Особенности развития южной ветви Субангарской палеофлористической области // Сборник памяти Всеволода Андреевича Вахрамеева. М.: ГЕОС, 2002. С. 247–261.
- Залесский Ю.М. Особенности сохранения некоторых фаун ископаемых насекомых // Палеонтол. сборник Львов. геол. общ-ва. 1961. № 1. С. 121–126.
- Зеккель Я.Д. Местонахождения остатков пермских насекомых в бассейне р. Кулоя // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940. Т. 11. Вып. 2. С. 81–94.
- Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плаката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 2001. Т. 283. С. 1–200.
- Игнатьев В.И. Формирование Волго-Уральской антеклизы в пермский период. Казань: Казан. ун-т, 1976. 256 с.
- Игнатьев В.И. Позднепермские озера Волго-Уральской антеклизы // История озер позднего палеозоя и раннего мезозоя. Л.: Наука, 1987. С. 140–148.
- Игнатьев И.А. Эволюция фитохорий и флор перми Западной Ангариды // Растительный мир в пространстве и времени. М.: ГЕОС, 2004. С. 85–127.
- Игнатьев И.А., Наугольных С.В. Раннеказанская флора реки Сояны и ее положение в ряду разновозрастных флор и растительных зон Ангариды // Стратигр. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 3. С. 58–75.
- Клейман Г.П. Стратиграфия палеозойских, мезозойских и кайнозойских отложений хребта Саур // Матер. Всесоюз. науч.-иссл. геол. ин-та. 1960. Вып. 33. С. 5–27.
- Котляр Г.В., Косовая О.Л., Шишлов С.Б., Журавлев А.В., Пухонто С.К. Граница отделов перми в разнофациальных отложениях Севера Европейской России: событийно-стратиграфический подход // Стратигр. Геол. Корреляция. 2004. Т. 12. № 5. С. 29–54.
- Лазарев С.С. Метод “золотого гвоздя”: возможно ли совмещение времени геологического и физического? // Стратигр. Геол. Корреляция. 2003. Т. 11. № 5. С. 111–116.
- Лозовский В.Р., Красилов В.А., Афонин А.С., Пономаренко А.Г., Щербаков Д.Е., Аристов Д.С., Ярошенко О.П., Кухтинов Д.А., Буров Б.В., Буслович А.Л., Морковин И.В. О выделении новой пачки в составе вохминской свиты нижнего триаса Московской синеклизы // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы, вып. 3. М.: Международная академия наук о природе и обществе, 2001. С. 151–163.
- Марков А.В. Новый подход к оценке динамики разнообразия фанерозойской морской биоты // Палеонтол. журн. 2001. № 1. С. 3–12.
- Марков А.В. О механизмах роста таксономического разнообразия морской биоты в фанерозое // Палеонтол. журн. 2002. № 2. С. 3–13.
- Мейен С.В. Основные проблемы палеофлористики карбона и перми // Итоги науки и техники. Сер. Стратиграфия, палеонтология; Т. 3. М.: ВИНТИ, 1972. С. 94–107.
- Мейен С.В. География макроэволюции у высших растений // Журн. общ. биол. 1987. Т. 48. № 3. С. 291–309.
- Мозгуева Н.К. О “таймырском” ярусе континентальной перми Сибири // Стратигр. Геол. корреляция. 1998. Т. 6. № 4. С. 106–112.
- Наугольных С.В. *Viatcheslavia vorcutensis* Zalessky (плауновидные): морфология, систематика, палеоэкология // Палеонтол. журн. 2001. № 2. С. 97–102.
- Паньков Н.Н., Новокшионов В.Г. Палеогеография и фауна беспозвоночных текучих вод Прикамья в позднем палеозое // Вестн. Перм. ун-та (геол.). 2001. Вып. 3. С. 104–109.
- Пономарева Г.Ю., Новокшионов В.Г., Наугольных С.В. Чекарда – местонахождение пермских ископаемых растений и насекомых. Пермь: Перм. ун-т, 1998. 91 с.
- Пономаренко А.Г. Эволюция фитофагии // Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2006. С. 257–270.
- Пономаренко А.Г. Эволюция экосистем континентальных водоемов // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Матер. III Всеросс. симп. по амфибиотич. и водн. насекомым. Воронеж: Воронежск. гос. ун-т, 2007. С. 228–259.
- Пономаренко А.Г., Сукачева И.Д. Насекомые // Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы / Лозовский В.Р., Есаулова Н.К. (ред.). М.: ГЕОС, 1998. С. 96–106.
- Постановление о модернизации верхнего отдела пермской системы Общей (Восточно-Европейской) стратиграфической шкалы // Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 36. СПб.: ВСЕГЕИ, 2006. С. 14–16.
- Расницын А.П., Сукачева И.Д., Аристов Д.С. Пермские насекомые воркутской серии Печорского бассейна и их стратиграфическое значение // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 63–75.
- Сукачева И.Д. Пермские ручейники семейства Protomegopidae (Trichoptera, Protomegopina) и их место в системе насекомых // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран. Матер. III Всеросс. симп. по амфибиотич. и водн. насекомым. Воронеж: Воронежск. гос. ун-т, 2007. С. 350–355.
- Чумаков Н.М., Жарков М.А. Климат во время перм-триасовых биосферных перестроек. 2. Климат поздней перми и раннего триаса. Общие выводы // Стратигр. Геол. корреляция. 2003. Т. 11. № 4. С. 55–70.
- Шаров А.Г. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер // Докл. на 24-м ежегод. чтении памяти Н.А. Холодковского (1971). Л.: Наука, 1973. С. 49–63.
- Шаров А.Г. Уникальное местонахождение нижнепермских насекомых на Урале // Вестн. Перм. ун-та (геол.). 1999. Вып. 3. С. 115–121.
- Anderson J.M., Anderson H.M., Cruickshank A.R.I. Late Triassic ecosystems of the Molteno/Lower Elliot Biome of Southern Africa // Palaeontology. V. 41. P. 387–421.
- Aristov D.S. Grylloblattids of the family Chaulioditidae (=Tomiidae syn. nov.) (Insecta: Grylloblattida) from the Upper Permian of Orenburg Region // Paleontol. J. 2004. V. 38. Suppl. 2. P. S146–S149.
- Beattie R. The geological setting and palaeoenvironmental and palaeoecological reconstructions of the Upper Permian insect beds at Belmont, New South Wales, Australia // Afr. Invertebrates. 2007. V. 48. № 1. P. 41–57.
- Beckemeyer R.J., Hall J.D. The entomofauna of the Lower Permian fossil insect beds of Kansas and Oklahoma, USA // Afr. Invertebrates. 2007. V. 48. № 1. P. 23–39.
- Benton M.J., Twichett R.J. How to kill (almost) all life: the end-Permian extinction event // Trends Ecol. Evol. 2003. V. 18. P. 358–365.
- Blagoderov V., Grimaldi D.A., Fraser N.C. How time flies for flies: diverse Diptera from the Triassic of Virginia and

- early radiation of the order // *Amer. Museum novitates*. 2007. № 3572. P. 1–39.
- Darlington P.J. Jr.* Zoogeography: The geographical distribution of animals. London: Chapman and Hall, 1957. xiv + 675 p.
- Dmitriev V.Yu., Ponomarenko A.G.* Dynamics of insect taxonomic diversity // *History of insects / Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.)*. Dordrecht: Kluwer, 2002. P. 325–331.
- Dobruskina I.A.* Triassic floras of Eurasia. Wien: Springer, 1994. 422 p.
- Durante M., Pukhonto S.* Upper Permian of Angaraland (series and stage boundaries) // *Permophiles*. 1999. № 34. P. 26–31.
- Eskov K.Yu.* Geographical history of insects // *History of insects / Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.)*. Dordrecht: Kluwer, 2002. P. 427–435.
- Footo M.* Origination and extinction components of taxonomic diversity: general problems // *Paleobiology*. 2000. V. 26 (suppl.). P. 74–102.
- Gall J.-C., Grauvogel-Stamm L.* The early Middle Triassic “Grès à Voltzia” Formation of eastern France: a model of environmental refugium // *Comptes Rendus Palevol*. 2005. V. 4. P. 637–652.
- Hörschmeier T.* Fossil insects from the Lower Permian of Niedermoschel (Germany) // *Proc. First Palaeontomol. Conf., Moscow, 1998. Bratislava: AMBA projects, 1999. P. 57–59.*
- Isozaki Y.* Plume winter scenario for biosphere catastrophe: the Permo-Triassic boundary case // *Superplumes: beyond plate tectonics / Yuen D.A., Maruyama S., Karato S.-i., Windley B.F. (eds.)*. Dordrecht: Springer, 2007. P. 409–440.
- Jarzewowski E.A.* Arthropods 2: Insects // *Fossils of the Rhaetian Penarth Group / Swift A., Martill D.M. (eds.)*. London: Palaeontol. Ass., 1999. P. 149–160.
- Jarzewowski E.A., Ross A.J.* Insect origination and extinction in the Phanerozoic // *Geol. Soc. London Spec. Publ.* 1996. V. 102. P. 65–78.
- Jell P.A.* The fossil insects of Australia // *Mem. Queensland Museum*. 2004. V. 50. P. 1–124.
- Kamo S.L., Czamanske G.K., Amelin Y., Fedorenko A., Davis D.W., Trofimov R.* Rapid eruption of Siberian flood-volcanic rocks and evidence for coincidence with the Permian-Triassic boundary // *Earth Planet. Sci. Lett.* 2003. V. 214. P. 75–91.
- Kark S., van Rensburg B.J.* Ecotones: marginal or central areas of transition? // *Israel J. Ecol. Evolution*. 2006. V. 52. P. 29–53.
- Knoll A.H., Bambach R.K., Payne J.L., Pruss S., Fischer W.W.* Paleophysiology and end-Permian mass extinction // *Earth Planet. Sci. Letters*. 2007. V. 256. P. 295–313.
- Krassilov V.A., Rasnitsyn A.P., Afonin S.A.* Pollen eaters and pollen morphology: co-evolution through the Permian and Mesozoic // *Afr. Invertebrates*. 2007. V. 48. № 1. P. 3–11.
- Kukalová-Peck J.* Origin of the insect wing and wing articulation from the arthropodan leg // *Can. J. Zool.* 1983. V. 61. P. 1618–1669.
- Labandeira C.C., Allen E.G.* Minimal insect herbivory for the Lower Permian Coprolite Bone Bed site of north-central Texas, USA, and comparison to other Late Paleozoic floras // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2007. V. 247. № 3–4. P. 197–219.
- Labandeira C.C., Phillips T.L.* Insect fluid-feeding on Upper Pennsylvanian tree ferns (Palaeodictyoptera, Marattiales) and the early history of the piercing-and-sucking functional feeding group // *Annals Entomol. Soc. America*. 1996. V. 89. P. 157–183.
- Lin Q.* Insecta // *Paleontological Atlas of East China. (II) Volume of Late Paleozoic*. Beijing: Geol. Publ. House, 1982. P. 329–332.
- Meyen S.V.* Permian conifers of Western Angaraland // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1997. V. 96. P. 351–447.
- Meyen S.V.* On the Subangara palaeofloristic area of the Permian // *Сборник памяти Всеволода Андреевича Вахрамеева. М.: ГЕОС, 2002. С. 232–246.*
- Nel A., Roques P., Nel P., Prokop J., Steyer J.S.* The earliest holometabolous insect. A “crucial” innovation with delayed success (Insecta Protomeropina Protomeropidae) // *4th International Congress of Palaeoentomology, 4–9 May 2007, Victoria-Gasteiz, Abstract Book. P. 120.*
- Omodeo P., Minelli A., Bacetti B.* 1980. On the phylogeny of pterygote insects // *Boll. Zool.* V. 47 (suppl.). P. 49–63.
- Payne J.L., Kump L.R.* Evidence for recurrent Early Triassic massive volcanism from quantitative interpretation of carbon isotope fluctuations // *Earth Planet. Sci. Letters*. 2007. V. 256. P. 264–277.
- Ponomarenko A.G.* Beetles (Insecta, Coleoptera) of the Late Permian and Early Triassic // *Paleontol. J.* 2004. V. 38. Suppl. 2. P. S185–S196.
- Ponomarenko A.G.* Changes in terrestrial biota before the Permian-Triassic ecological crisis // *Paleontol. J.* 2006. V. 40. Suppl. 4. P. S468–S474.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S.* Two new insects from the Upper Permian (Tatarian) of Belmont, New South Wales, Australia (Insecta: Hypoperlida: Anthracoptilidae = Permarrhaphidae; Grylloblattida: Sylvaphlebiidae) // *Paleontol. J.* 2004. V. 38. Suppl. 2. P. S158–S163.
- Rasnitsyn A.P., Aristov D.S., Gorochov A.V., Rowland J.M., Sinitshenkova N.D.* Important new insect fossils from Carrizo Arroyo and the Permo-Carboniferous faunal boundary // *Bull. New Mexico Museum Natur. Hist. Sci.* 2004. V. 25. P. 215–246.
- Raup D.M.* Cohort analysis of generic survivorship // *Paleobiology*. 1978. V. 4. P. 1–15.
- Rees P.M., Ziegler A.M., Gibbs M.T., Kutzbach J.E., Behling P., Rowley D.B.* Permian phytogeographic patterns and climate data/model comparisons // *J. Geol.* 2002. V. 110. P. 1–31.
- Schneider J.W., Lucas S.G., Rowland J.M.* The Blattida (Insecta) fauna of Carrizo Arroyo, New Mexico – biostratigraphic link between marine and non-marine Pennsylvanian / Permian boundary profiles // *Bull. New Mexico Museum Natur. Hist. Sci.* 2004. V. 25. P. 247–261.
- Schneider J.W., Werneburg R.* Insect biostratigraphy of the European Late Carboniferous and Early Permian // *Geol. Soc. London Spec. Publ.* 2006. V. 265. P. 325–336.
- Sennikov A.G., Golubev V.K.* Vyazniki biotic assemblage of the terminal Permian // *Paleontol. J.* 2006. V. 40. Suppl. 4. P. S475–S481.
- Shcherbakov D.E.* Controversies over the insect origin revisited // *Proc. First Internat. Palaeontomol. Conf., Moscow, 1998. Bratislava: AMBA projects, 1999. P. 141–148.*

- Shcherbakov D.E.* Permian faunas of Homoptera (Hemiptera) in relation to phytogeography and the Permo-Triassic crisis // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 3. P. S251–S267.
- Shcherbakov D.E.* Madygen, Triassic Lagerstätte number one, before and after Sharov // *Alavesia*. In press a.
- Shcherbakov D.E.* Insect recovery after the Permian/Triassic crisis // *Alavesia*. In press b.
- Shcherbakov D., Lukashevich E.* Adult *Ptychoptera* feed on honeydew (Diptera: Nematocera: Ptychopteridae) // *Studia Dipterologica*. 2005. V. 12. № 1. P. 37–40.
- Signor III P.W., Lipps J.H.* Sampling bias, gradual extinction patterns, and catastrophes in the fossil record // *Geol. Soc. America Spec. Publ.* 1982. V. 190. P. 291–296.
- van Dijk D.E.* A study of the type locality of *Lidgettonia africana* Thomas, 1958 // *Palaeontol. Afr.* 1981. V. 24. P. 43–61.
- van Dijk D.E., Geertsema H.* Permian insects from the Beaufort Group of Natal, South Africa // *Ann. Natal Museum*. 1999. V. 40. P. 137–171.
- Vaughan A.P.M., Storey B.C.* A new supercontinent self-destruct mechanism: evidence from the Late Triassic–Early Jurassic // *Journal Geol. Soc. London*. 2007. V. 164. P. 383–392.
- Yang A.S.* Modularity, evolvability, and adaptive radiations: a comparison of the hemi- and holometabolous insects // *Evolution & Development*. 2001. V. 3. № 2. P. 59–72.
- Zajíc J.* Vertebrate zonation of the non-marine Upper Carboniferous – Lower Permian basins of the Czech Republic // *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*. 2000. Bd. 223. S. 563–575.
- Zajíc J., Štamberg S.* Selected important fossiliferous horizons of the Boskovice Basin in the light of the new zoopaleontological data // *Acta Museum reginaehradec. Ser. A*. 2004. V. 30. P. 5–14.
- Zherikhin V.V.* Ecological history of the terrestrial insects // *History of insects / Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.)*. Dordrecht: Kluwer, 2002. P. 331–388.

On Permian and Triassic Insect Faunas in Relation to Biogeography and the Permian–Triassic Crisis

D. E. Shcherbakov

The taxonomic diversity dynamics of pterygote insects in the Permian and Triassic at the family/age level are considered. Different metrics of taxonomic diversity are compared. Biogeographic and taphonomic aspects of changes in the composition of insect faunas in the Permian and about the P–T transition are discussed. Some changes in the Permian insect faunas are of a biogeographic nature and do not indicate global changes in diversity. Insects with aquatic immatures were rather common in the Permian and Early Triassic, but these immatures are well represented in only few localities.