

ОСОБЕННОСТИ ГРИЛЛОБЛАТТИДОВЫХ НАСЕКОМЫХ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ОТ ПЕРМИ К ТРИАСУ

Д.С. Аристов

Палеонтологический институт РАН

Рассматриваются изменения гриллоблаттидовых насекомых вблизи границы перми и триаса. Проводится сравнение изменений в составе гриллоблаттид с изменениями веснянок и протэлитроптер того же времени.

Гриллоблаттиды – центральный отряд веснянкообразных насекомых. Он появляется в позднем карбоне и доживает до современности. В позднем карбоне гриллоблаттиды мало разнообразны и немногочисленны. На рубеже карбона и перми происходит полная смена фауны, и ни одно карбоновое семейство в пермь не переходит. Ассельские гриллоблаттиды уже представлены семействами и родами, типичными для середины перми. Достоверные сакмарские гриллоблаттиды пока не известны. С начала артинского века начинается расцвет отряда, достигающий своего пика в кунгуре и заканчивающийся в раннеказанское время, после чего не прослеживается 60% семейств. Разнообразие остается невысоким до позднетатарского времени, когда наблюдается некоторое его увеличение. В первой половине триаса наблюдается заметное снижение численности гриллоблаттид, не сопровождающееся резким снижением разнообразия. Последнее в истории отряда повышение разнообразия происходит во второй половине триаса (ладин – карний), после чего начинается вымирание отряда. Юрские гриллоблаттиды мало разнообразны и немногочисленны, а к середине мела последние крылатые гриллоблаттиды исчезают из захоронений. Современные гриллоблаттиды представлены немногочисленными бескрылыми криптобионтами.

Ниже более подробно рассматриваются изменения фауны гриллоблаттид с татарского века по анизийский (рис. 1, таблица 1). Обзор основан на литературных данных (Стороженко, 1998; Аристов, 2004 а, б, в печати) и новых данных автора.

Заметное изменение разнообразия гриллоблаттид вблизи рубежа перми и триаса

произошло в середине татарского века. В нижнетатарских отложениях найдены представители пяти семейств – доминирующие Liomopteridae и немногочисленные Ideliidae, Megakhosaridae, Chaulioditidae и Tshekardominidae. Представители еще четырех семейств – Probnidae, Sylvaphebiidae, Sheimiidae и Geinitziidae, известных из более древних и более молодых отложений, в нижнетатарских отложениях не найдены.

Нижнетатарские гриллоблаттиды известны из местонахождений Каргала (амаканская свита Оренбургской области), Бор-Тологой (цанхинская свита Монголии), Чепаниха и Галево (Удмуртия).

В позднетатарское время происходит значительное увеличение разнообразия гриллоблаттидовых за счет появления трех новых семейств, характерных для триаса (Mesorthopteridae, Tunguskapteridae и Blattogryllidae), и повторного появления Sylvaphebiidae, Sheimiidae и Geinitziidae, не известных после нижней казани. Семейство Probnidae, известное из нижней перми и верхнего триаса, ни в верхнетатарских отложениях, ни в отложениях первой половины триаса не найдены. Семейство Tshekardominidae вымирает. В целом, несмотря на характерное для перми доминирование Liomopteridae и наличие Sheimiidae и Sylvaphebiidae, верхнетатарская фауна гриллоблаттид уже более сходна со среднетриасовой, чем с пермской. Из 10 семейств, известных из верхнетатарских отложений, два известны и из перми, и из триаса (одиннадцатое, не найденное здесь семейство Probnidae также известно и из перми, и из триаса), три характерны для триаса, а два семейства Chaulioditidae и Geinitziidae представлены подсемействами, также характерными для триаса.

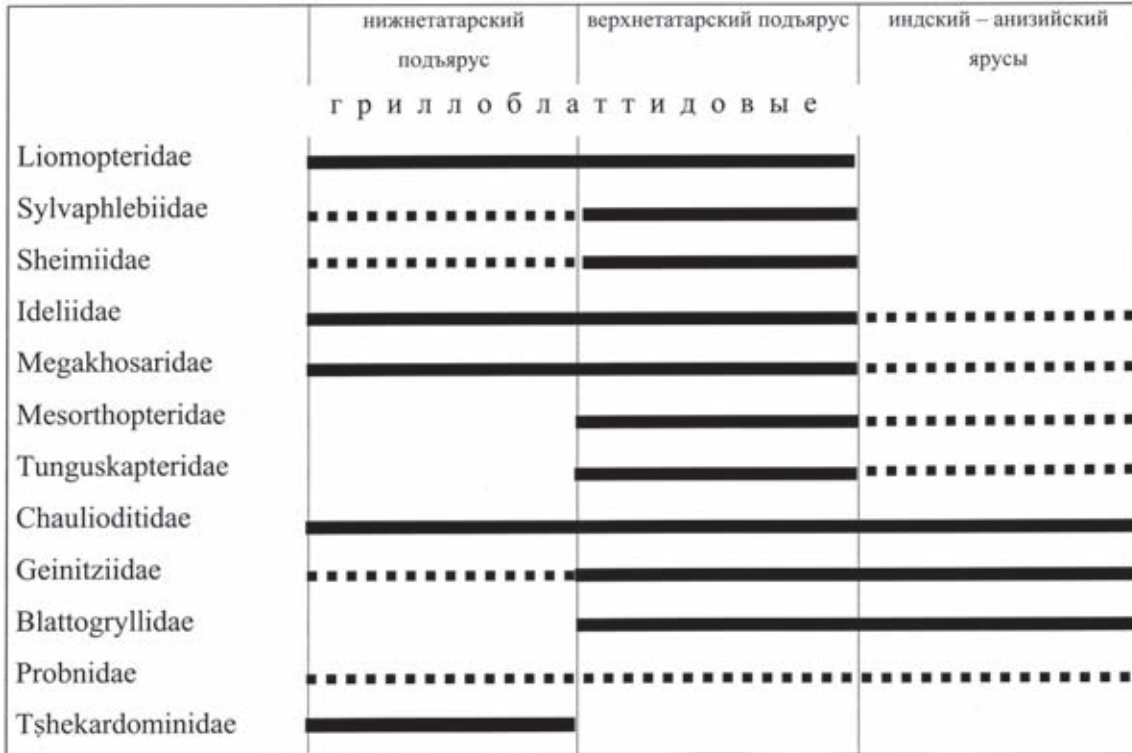


Рис. 1. Стратиграфическое распределение семейств гриллоблаттид с татарского по анизийский века.

Таблица 1. Распространение гриллоблаттидовых по местонахождениям с татарского по анизийский века

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
Liomopteridae	+	+	+	+		+	+	+	+													
Sylvaphlebiidae										+												
Sheimiidae						+																
Ideliidae	+					+		+														
Megakhosaridae	+							+	+													
Mesorthopteridae					+																	
Tunguskapteridae													+									
Chaulioditidae	+						+				+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Geinitziidae						+										+						
Blattogryllidae								+													+	
Probnidae																						
Tshekardominidae				+																		

Условные обозначения. Знаком “+” обозначено наличие семейства в местонахождении, цифрами обозначены местонахождения: 1 - Каргала, 2 - Чепаниха, 3 - Галево, 4 - Бор-Тологой, 5 - Исады, 6 - Новоалександповка, 7 - Аристово, 8 - Караунгир, 9 - Наталь, 10 - Бельмонт, 11 - Недуброво, 12 - Ентала, 13 - Нижняя Тунгуска, 14 - Анакин, 15 - Тура, 16 - Бабий Камень, 17 - Яман-Ус, 18 - Тихвинское, 19 - Гедевиц, 20 - Вогезы, 21 - Гуйчжоу. Указанный порядок местонахождений не обязательно соответствует их стратиграфической последовательности.

Верхнетатарские гриллоблаттиды найдены в местонахождениях Исады, Новоалександровка (северодвинский горизонт Вологодской и Оренбургской области соответственно), Аристово (вятский горизонт Вологодской области), Караунгир (майчатская свита Восточного Казахстана), Наталь (нижняя часть серии Бофорт ЮАР), Нижняя Тунгуска (бургуклинская свита Красноярского края), Бельмонт (угленосная свита Ньюкастл Австралии).

В конце татарского яруса наблюдается резкое падение числа находок гриллоблаттидовых, и в первой половине триаса они представлены в захоронениях только немногочисленными видами *Chaulioditidae* и единичными *Geinitziidae* и *Blattogryllidae*. Новые семейства не появляются, вымирают семейства *Liompteridae*, *Sylvaphlebiidae* и *Sheimiidae*, остальные семейства временно исчезают из захоронений. Наиболее характерной чертой фауны гриллоблаттид этого времени было превращение хаулиодитид в таксономически и численно доминирующую группу, сменившую доминирующих в перми лиомоптерид. Любопытно, что при этом не произошло существенного падения реального таксономического разнообразия – из 10 верхнетатарских семейств шесть переходят в средний или верхний триас Мадыгена в Киргизии, одиннадцатое не найденное в обсуждаемом интервале семейство *Probnidae* вновь появляется в верхнем триасе. При этом переживают даже три рода – *Megakhosarodes* (*Megakhosaridae*), *Protoblattogryllus* (*Blattogryllidae*) и *Shurabia* (*Geinitziidae*).

Нижнетриасовые гриллоблаттиды известны из местонаждений Анакит и

Тура (бугариктинская свита Красноярского края), Яман-Ус (верхняя часть свиты яман-ус Южной Монголии), Бабий Камень (мальцевская свита Кемеровской области), Недуброво (вохминская свита Вологодской области), Тихвинское (рыбинская свита Ярославской области) и Ентала (ветлужская свита Вологодской области). Некоторые авторы относят бугариктинскую и мальцевскую свиты к верхам перми; свита яман-ус считается целиком верхнепермской, но энтомофауна из ее верхней пачки имеет триасовый облик. Среднетриасовые гриллоблаттиды найдены в местонахождениях Вогезы (вольциевые слои Франции), Гуйджоу (средний триас Китая) и Гедевиц (нижний или средний пестрый песчаник Германии).

Таким образом, за счет увеличения численности и разнообразия гриллоблаттидовых в середине татарского века их верхнетатарская фауна становится более сходной с среднетриасовой, чем с пермской. На границе перми и триаса не происходит заметного вымирания (сравнимого, например, с 60-процентным вымиранием в середине казанского века), но часть семейств временно исчезает из захоронений, возможно, по тафономическим причинам.

Интересно отметить, что поведение других веснянкообразных в рассматриваемый период времени было довольно сходным. Там были представлены два отряда потомков гриллоблаттид – веснянки и предки ухверток протэлитроптеры. Детальные данные по их распределению по местонахождениям здесь не приводятся (это составляет предмет отдельного исследования), и стратиграфическое распро-



Рис. 2. Стратиграфическое распределение семейств веснянок и протэлитроптер с татарского по анизийский века.

странение этих отрядов рассматривается обобщенно.

Нижнетатарские веснянки (рис. 2) представлены двумя семействами Paleoperlidae и Paleonemuridae. В верхнетатарское время к ним добавляются Eustheniidae и Euxenoperlidae. Paleoperlidae и Paleonemuridae в триас не переходят, а Eustheniidae и Euxenoperlidae в первой половине триаса временно исчезают из захоронений и вновь регистрируются в ладине-карнии (Синиченкова, 1987; Sinichenkova, 2002).

Протэлитроптеры (рис. 2) в нижнетатарских отложениях представлены единственным семейством Permofulgoridae, к которому в верхнетатарское время

добавляется семейство Dermelytridae. На границе перми и триаса оба семейства вымирают (Scherbakov, 2002).

Таким образом, гриллоблаттиды и веснянки при переходе от перми к триасу испытывают длительные и постепенные изменения своего состава, тогда как протэлитроптеры полностью вымирают.

Автор признателен А.П. Расницыну, А.Г. Пономаренко и Д.Е. Щербакову (ПИН РАН) за ценные советы.

Работа поддержана грантом РФФИ № 01-04-48925 и ФЦП "Коэволюция экосистем в условиях глобальных изменений прошлого".

ЛИТЕРАТУРА

- Аристов Д.С. Фауна гриллоблаттидовых насекомых нижнепермского местонахождения Чекарда // Палеонтол. журн., 2004 а (в печати).
- Аристов Д.С. Фауны гриллоблаттидовых насекомых конца верхней перми и первой половины триаса // Палеонтол. журн., 2004 б (в печати).
- Аристов Д.С. Новые триасовые гриллоблаттиды (Insecta; Grylloblattida) // Палеонтол. журн., (в печати).
- Синиченкова Н.Д. Историческое развитие веснянок // М. Наука, 1987. 143 с. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 221).
- Стороженко С.Ю. Систематика, филогения и эволюция гриллоблаттидовых насекомых (Insecta: Grylloblattida) // Владивосток: Дальнаука, 1998. 207 с.
- Sinichenkova N.D. Order Perlida Latreille, 1810. The stoneflies // Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (eds.). History of Insects. Dodrecht etc., Kluwer Academic Publishers. 2002. С. 281-287.
- Scherbakov D. E. Order Forficulida Latreille, 1810. The earwigs and protelytropterans // Rasnitsyn, A.P., Quicke, D.L.J. (eds.). History of Insects. Dodrecht etc., Kluwer Academic Publishers. 2002. С. 288-291.

Features of the grylloblattid insects about the Permian-Triassic boundary

D.S. Aristov

Changes of the grylloblattid insect fauna near the Permian-Triassic boundary are analysed. These changes are compared with synchronous changes of related orders, stoneflies and protelytropterans.

НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

Экосистемные перестройки и эволюция биосферы.
Выпуск 6.

Ответственные редакторы: И.С. Барсков, Т.Б. Леонова, А.Г. Пономаренко

Сборник подготовлен и издан при поддержке Федеральной целевой программы «ЭКОЛОГИЯ И РАЦИОНАЛЬНОЕ ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ. ГЛОБАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА И ИХ ВЕРОЯТНЫЕ ПОСЛЕДСТВИЯ», проект «КОЭВОЛЮЦИЯ ЭКОСИСТЕМ В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ПРОШЛОГО»

Изд. лицензия ИД 00783 от 20 января 2000 г.

Подписано в печать 31 марта 2004 г. Формат 60x88/8. Гарнитура "Таймс". Печать офсетная. Усл. п. л. 18. Уч.-изд. л. 16.

Тираж 500 экз.

Палеонтологический институт РАН
Москва, Профсоюзная 123