

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

МЕЛОВОЙ
БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ
КРИЗИС
И
ЭВОЛЮЦИЯ
НАСЕКОМЫХ

Ответственный редактор
доктор биологических наук
А.Г. ПОНОМАРЕНКО



МОСКВА "НАУКА" 1988

Меловой биоценоотический кризис и эволюция насекомых. М.:
Наука, 1988. — 236 с. — ISBN 5-02-004646-9

Книга посвящена эволюции насекомых и общим проблемам филогенетики. В ней рассматриваются систематика муравьев и происхождение их социальности, классификация кузнечиковых и бабочек. На обширном материале по насекомым юрского и мелового периода и кайнозоя критически разбирается гипотеза мелового биоценоотического кризиса — времени формирования новых групп организмов.

Для палеонтологов, геологов.

Табл. 7, фототабл. 4, ил. 312, библиогр. 355 назв.

Рецензенты:

А.С. Северцов, М.А. Шишкин

М $\frac{2002000000-487}{042(02)-88}$ 229-88-1

© Издательство "Наука, 1988

ISBN 5-02-004646-9

ПРЕДИСЛОВИЕ

Изучение древних насекомых имеет прочные традиции в нашей стране, где уже более 50 лет работает единственный в мире коллектив, специализирующийся в этой области, — Лаборатория членистоногих Палеонтологического института АН СССР, основанная А.В. Мартыновым в 1936 г. Традиционным для лаборатории является и широкое привлечение энтомологов из других организаций к изучению ископаемых остатков насекомых. Эта работа проводится главным образом на основе изучения громадных коллекций, накопленных в Лаборатории. Дело, однако, не ограничивается простым предоставлением коллекций. Фактически единство методологического подхода объединяет сотрудников лаборатории и специалистов из других учреждений в достаточно единый коллектив, сторонние специалисты, как правило, участвуют в коллективных работах, подготовляемых лабораторией. Результатом очередного этапа этой работы представляется книга, написанная сотрудниками Биологического факультета Московского государственного университета (Г.М. Длусский, Е.Б. Федосеева), Зоологического (А.В. Горохов) и Палеонтологического (А.П. Расницын, В.Ю. Дмитриев, В.В. Жерихин) институтов АН СССР и Всесоюзного института защиты растений (М.В. Козлов).

Книга состоит из пяти разделов. Первый представляет собой своего рода теоретическое введение, где сформулированы принципы и важнейшие методы филогенетических исследований. Три последующих раздела — это анализ филогенеза трех различных групп насекомых: бабочек, муравьев и кузнечиков, основанный на широком использовании палеонтологических материалов. Структура этих разделов существенно различна в зависимости от имеющегося палеонтологического материала, целей и склонностей авторов, иллюстрируя возможность построения и решения различных задач при изучении ископаемых остатков насекомых. Для М.В. Козлова особенно важным оказалось составление обзора многочисленных, но разрозненных и имеющих самую различную степень достоверности данных по ископаемым бабочкам. Отсутствие подобной сводки тормозило использование палеонтологических материалов в изучении филогенеза чешуекрылых и неудивительно, что эта сводка занимает здесь важное место.

Данные по ископаемым муравьям и кузнечикам находятся в более пригодном для использования состоянии, так что Г.М. Длусский с Е.Б. Федосеевой и А.В. Горохов смогли почти целиком посвятить свои разделы

собственно филогенетико-таксономическому анализу всех доступных данных по современным и ископаемым представителям этих двух групп насекомых.

Последние два раздела, написанные А.П. Расницыным (пятый) и В.Ю. Дмитриевым и В.В. Жерихиным (шестой), имеют обобщающий характер. В них сведены данные по динамике таксономического состава насекомых позднего мезозоя и кайнозоя на уровне семейств с целью проверки гипотезы биоценотического кризиса в середине мела, выдвинутой В.В. Жерихиным в 1978 г. Выводы этих разделов имеют значение, выходящие за пределы энтомологии.

Представляется, что предлагаемая работа окажется интересной и полезной как для энтомологов, так и для палеонтологов и ученых других специальностей.

А.Г. Пономаренко

1. ПРИНЦИПЫ И МЕТОДЫ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНЕЗОВ

С момента выхода "Происхождения видов" Ч. Дарвина филогенетика, под которой мы понимаем раздел теории эволюции, посвященный реконструкции и интерпретации филогенезов, пережила два периода подъема. Первый из них был связан с созданием Э. Геккелем метода тройного параллелизма и фактически закончился к началу века. В последние 20–25 лет наблюдается новый подъем, стимулом для которого послужили работы В. Геннига, создавшего концепцию так называемой филогенетической систематики, часто именуемой также кладизмом (Hennig, 1950, 1966, 1982). Поскольку имеется обширная литература, посвященная как изложению взглядов Геннига и его последователей, так и критике этих взглядов (см., например: *Phylogenetic...*, 1979; Wiley, 1981; Расницын, 1983; Шаталкин, 1986; и цитированные там публикации), мы не хотели бы здесь включаться в дискуссию. Гораздо более важным, на наш взгляд, является изложение принципов и методов, которые могли бы помочь в практической работе по реконструкции филогенезов, учитывающее, естественно, различные точки зрения. Этому вопросу и посвящен настоящий очерк.

При этом мы отчетливо понимаем, что предлагаемая схема филогенетической процедуры лишь идеальная схема того, как филогенетическая задача могла бы теоретически быть решена самым прямым и экономным путем. Реальные же пути, которыми идет исследователь, гораздо сложнее, и поскольку технические, легко формализуемые элементы исследования там тесно переплетены с творчеством и, скажем прямо, искусством, мы еще далеки от возможностей описать эти пути. Пока можно лишь с определенностью утверждать, что по большей части филогенетические задачи решаются итеративно, с многократным повторением однажды пройденного этапа, но с учетом все более и более широкого круга данных. Вначале на основе беглого знакомства с данными создается, часто неосознанно, первая рабочая гипотеза о характере филогенетических связей в изучаемой совокупности организмов. Более детальное изучение этой совокупности обнаруживает как несоответствие наших представлений объекту исследования в тех или иных деталях, так и особенности объекта, позволяющие выдвинуть новые и углубить прежнюю гипотезы. Гипотеза пересматривается и вновь сравнивается с объектом и так до тех пор, пока итерации (повторные подходы) не перестают сколько-нибудь существенно уточнять наши представления. На практике этот процесс от начала до конца никогда не осуществляется одним исследователем. Впрочем, вряд ли сейчас можно назвать хоть одну группу организмов, для которой его можно считать законченным. Сейчас, когда для подавляющего большинства крупных групп орга-

низмов уже созданы по крайней мере провизорные филогенетические системы, исследователь обычно включается в этот процесс тогда, когда у него в руках оказываются факты, которые либо противоречат имеющейся гипотетической схеме, либо позволяют ее углубить и дополнить.

Существенной особенностью любых филогенетических построений является то, что они никогда не бывают абсолютными, а лишь более или менее вероятными, причем объективно судить о степени этой вероятности мы не можем. Классическим примером может быть филогения лошадей В.О. Ковалевского. На том уровне знаний она казалась весьма близкой к истине, но последующие исследования показали, что В.О. Ковалевский имел дело с тупиковыми формами, хотя общая тенденция, намеченная им, оказалась верной.

Действительно, в филогенетике невозможно строго доказать, что вид А является предком вида В, поскольку о родственных отношениях мы судим, опираясь, во-первых, на стратиграфические отношения ископаемых и, во-вторых, на сходство и различие признаков. Однако палеонтологическая летопись не бывает полной настолько, чтобы мы могли проследить историю видов попоколению за поколением и на 100% исключить возможность миграций. Признаки же, как известно, подвержены конвергенциям, обратному развитию и т.п.

Несмотря на это, положение не столь безнадежно, как может показаться на первый взгляд. Во всяком случае, многие из имеющихся филогенетических реконструкций выдерживают проверку практикой и не рассыпаются каждый раз, когда появляются новые данные, хотя, конечно, имеются и другие примеры. Дело в том, что существует ряд приемов, часто используемых неосознанно, которые позволяют повысить надежность реконструкций. Прежде всего надежность тем выше, чем больше признаков используется для реконструкции. Соответствие филогений одной группы, построенных по разным наборам признаков, служат подтверждением их надежности (Ruse, 1979). Следует подчеркнуть, что особо важны при этом группы независимо эволюирующих признаков, например признаки личинок и имаго у насекомых с полным превращением.

Другой принцип, сформулированный еще Э. Геккелем, состоит в том, что надежность реконструкций повышается, если мы используем параллельно несколько методов. У Геккеля это были палеонтологический (хронологический), сравнительно-эмбриологический (онтогенетический) и сравнительно-морфологический методы. Впоследствии к ним были добавлены и другие. Как было показано одним из авторов (Расницын, 1988), в основе этих методов лежат некоторые априорные гипотезы, наименее рискованные, судя по предыдущему опыту, но в каждом отдельном случае подлежащие проверке (попытке опровержения), которые было предложено назвать презумпциями. Как и в юридической науке, некоторая гипотеза принимается как достоверный факт до тех пор, пока не будет доказано обратное. Формулировка основных презумпций филогенетики будет дана ниже. Однако прежде чем это будет сделано, необходимо остановиться на вопросах формальной процедуры филогенетики.

Первый необходимый этап реконструкции филогенеза состоит в фиксации границ группы, филогенез которой подлежит реконструкции, и нижнего таксономического уровня анализа, т.е. ранга групп, принимаемых

в данном исследовании неделимыми, элементарными. Мы ведь можем изучать и родственные отношения видов некоторого рода и классов некоторого типа. После этого можно начинать реконструкцию генеалогии, т.е. системы кровного родства, системы связей между предками и потомками. Поскольку предки не всегда известны, важными элементами генеалогических схем являются также сестринские группы — группы наиболее близкородственных форм, независимо произошедших от общего предка.

Ключевой в филогенетике является процедура анализа признаков (Szalay, 1977). На наш взгляд, именно четкая формулировка целей этого анализа была главным вкладом Геннига в филогенетику. Мы не будем здесь подробно разбирать дискуссионный вопрос о том, что такое признак. Ограничимся формулировкой нашей позиции, согласно которой признак — это любое свойство, демонстрирующее сходство или отличие двух или более организмов, их частей или групп, включая как стабильные внутри данного объекта, так и изменчивые свойства, спектр и характер этой изменчивости, в том числе характер и спектр отклонений от нормы. Следует различать признак и его модальность (состояние). Например, если признак — окраска, его модальностями будут темная и светлая, пестрая и однотонная. Если признак — строение передних конечностей позвоночных, его модальности — плавник, нога, крыло, лапа и т.д.

Анализ признаков состоит в квалификации их модальностей соответственно их генезису, различая три главные категории: апоморфию, плезиоморфию и конвергенцию (гомоплазию). Последняя категория не требует дополнительных пояснений, так как в конвергенцию здесь включены все случаи независимого приобретения сходных признаков (конвергенция, параллелизм, реверсия). Апоморфия и плезиоморфия (буквально — далекое и близкое от исходного строение) различаются лишь в прямом сравнении: из двух модальностей одного признака апоморфна более молодая, эволюционно вторичная, т.е. возникшая как модификация более древней плезиоморфной модальности. Естественно, что для признака, включающего более двух модальностей, одна из них может быть апоморфной относительно другой и плезиоморфна по сравнению с третьей (в предыдущем примере таково место ноги по отношению к плавнику и крылу соответственно).

Сходство по апоморфии именуется синапоморфией и интерпретируется уже, чем просто апоморфия, именно как сходство по модальности, возникшей у ближайшего общего предка сравниваемых групп после отщепления предков всех других групп. Поэтому синапоморфии исходно свойственны только сравниваемым группам и их потомкам. Сходство по плезиоморфии (симплезиоморфия) интерпретируется как сходство по модальности, возникшей раньше у более отдаленного предка. Поэтому симплезиоморфии исходно свойственны каким-то другим группам, кроме сравниваемых и их потомков, но вторично утрачены и замещены апоморфиями у других (не симплезиоморфных групп). Соответственно аутапоморфией называется отличие по апоморфии — модальности, возникшей у непосредственного предка данной группы после отделения предков других близких групп и поэтому исходно отсутствовавшей у этих последних. Наоборот, аутплезиоморфия — отличие одной группы от другой (других) по модальности, возникшей до дивергенции их предков и первоначально свойствен-

ной всем этим группам, но вторично утраченной (замещенной апоморфиями) у некоторых из них.

Графически все эти понятия изображены на рис. 1, а, где А, В, С – сравниваемые группы, D, E – их предки, 1, 2, 3 – признаки, причем их плезиоморфные модальности изображены тонкой, а апоморфные – толстой линией. На этом рисунке А и В конвергентны, а С аутплезиоморфна по признаку 1; А и В симплезиоморфны, С аутопоморфна по признаку 2; А аутплезиоморфна, В и С синапоморфны по признаку 3.

Сопоставим категории признаков с генетическими (в смысле их генезиса) категориями групп (таксонов). Обычно говорят о монофилетических

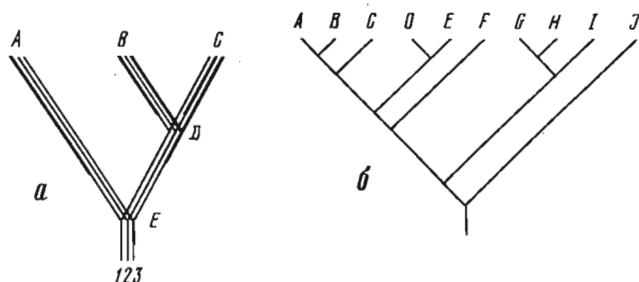


Рис. 1. Схема эволюции видов А, В и С по трем признакам (а) и схема эволюции 10 видов (б). Тонкими линиями изображены плезиоморфные, толстыми – апоморфные признаки

и полифилетических группах, но нам понадобится более подробная классификация, в которой монофилия подразделяется на парафилию и голофилию. Общепринятые, хотя и не строгие определения описывают монофилию как происхождение группы от одного предка, а полифилию – от многих. Если применить эти определения к схеме на рис. 1, а, то мы увидим, что группа ВС у нас с определенностью монофилетична, так как сходна по возникшему у ее предка D признаку 3, тогда как группа АВ полифилетична, так как объединяющий и характеризующий ее признак 1 возник независимо от разных членов этой группы и, следовательно, сама группа возникла от разных предков D и E. Если мы будем ориентироваться на признак 2, группа АВ окажется монофилетичной, возникшей одним корнем от одного общего предка D, но впоследствии отщепившей от себя группу С.

Обобщая эти нестрогие рассуждения и учитывая выводы Геннига и его последователей, с одной стороны, и Эшлока (Ashlock, 1971), Пономаренко и Расницына (Пономаренко, Расницын, 1971; Расницын, 1983) и Шаталкина (1986) – с другой, можно определить полифилетическую группу как группу, объединенную по гомоплазии (гомоплазиям) (АВ по признаку 1 на рис. 1а), так что ее граница с предковой группой (группами) пересекается более чем одной филогенетической линией предков. Монофилетическая группа – это группа, объединенная по синапоморфии, так что ее нижняя граница пересечена единственной линией предков, далее не расщепляющейся при принятом уровне анализа. Более детально: парафилетическая группа – это группа (АВDE на рис. 1а), имеющая потомков (не исчерпывающая своей филогенетической ветви), тогда как

голофилетическая группа (BCD на рис. 1а) не имеет потомков (исчерпывает свою ветвь).

Из приведенных определений, в частности, следует, что для реконструкции генеалогии группы необходимо и достаточно знания полного набора голофилетических ее подгрупп. Например, если мы изучаем род с 10 видами А—J (рис. 1, б) и если нам каким-то образом удалось установить, что синапоморфии по разным признакам очерчивают голофилетические группы видов АВ, АВС, DE, ABCDE, ABCDEF, GH, GHI, ABCDEFGHI, ABCDEFGHIJ и других голофилетических групп в роде нет, генеалогия рода реконструируется однозначно и без затруднений. Если выявлен набор голофилетических подгрупп анализируемой группы, для завершения реконструкции ее генеалогии остается только установить, происходят ли наиболее близкородственные подгруппы одна от другой, или они являются сестринскими, т.е. происходящими независимо от общего предка. Это устанавливается с помощью аутапоморфий: если один из ближайших родичей лишен их (D по отношению к В и С, рис. 1, а), то это и есть предок, если же все они обладают своими аутапоморфиями (В и С), то мы имеем дело с сестринскими группами.

Отсюда можно было бы сделать вывод, что для реконструкции генеалогии группы необходимо и достаточно иметь по одной синапоморфии на каждый узел дендрограммы, отражающей генеалогию, и по одной аутапоморфии на каждое ее окончание. Этот вывод, однако, был бы чересчур оптимистичным, поскольку он предполагает возможность безошибочной идентификации синапоморфий. На практике идентификация плезиоморфной и апоморфной модальностей, особенно выявление конвергенций, часто бывает очень трудным и чреватым ошибками, которые легче всего выявляются при использовании многих признаков. В частности, ложные синапоморфии при этом образуют с истинными противоречивое распределение, когда две группы, очерченные разными синапоморфиями, перекрываются, но не входят целиком одна в другую. Такая ситуация фактически и изображена на схеме рис. 1, а. Действительно, поскольку исходно нам известны только признаки, но не их история, то в данном примере, зная только группы А, В и С, мы видим, что В синапоморфна с А по признаку 1 и с С по признаку 3 и соответствующие предположительно голофилетические группы АВ и ВС перекрываются неполностью, имея каждая одного общего члена из двух. Это принципиально невозможная ситуация, из чего следует, что по крайней мере одна из синапоморфий ложна и является в действительности симплезиоморфией или конвергенцией.

Дополнительные синапоморфии как раз и позволяют установить место ошибки, поскольку они обычно распределяются асимметрично, дублируя преимущественно одну из двух несовместимых синапоморфий, что и рассматривается как подтверждение этой и опровержение альтернативной синапоморфии. Естественно, лучше с самого начала оперировать многими признаками, а не подбирать их лишь при обнаружении несовместимых синапоморфий, поскольку при малом числе признаков ошибки могут остаться скрытыми. Например, если в нашем примере (рис. 1, а) мы оперировали только признаками 1 и 2, то несовместимых синапоморфий не было и мы ошибочно объединили бы А и В в голофилетическую группу, сочтя их сходство по признаку 1 за синапоморфию.

Что же касается характера ошибки (симплезиоморфия или конвергенция), а также ошибок иного рода, при которых аутапоморфию принимают за плезиоморфию или предполагаемая симплезиоморфия оказывается синапоморфией либо результатом реверсии (конвергенции с истинной плезиоморфией), то если эти ошибки не сопряжены с несовместимыми апоморфиями, для их идентификации необходим дополнительный анализ признаков, а именно анализ полярности морфоклин. Немаловажное значение при анализе имеет и неравноценность синапоморфий, связанная с разной вероятностью их возникновения. Эти вопросы будут обсуждены в последующих разделах.

Заключительным этапом филогенетической процедуры является идентификация предков. Поскольку мы исходим из того, что предположительно единая группа анализируется в полном составе со всеми известными ее представителями как современными, так и ископаемыми, предков подгрупп разного ранга и объема нужно искать прежде всего внутри анализируемой совокупности. Для этих целей используются два дополняющих друг друга метода. Во-первых, предок должен быть лишен аутапоморфий и их отсутствие у одного из членов сестринской группы служит указанием, что это предок других членов группы, если, конечно, поиск аутапоморфий проведен достаточно тщательно. Во-вторых, таким указанием является древность одного члена сестринской группы по сравнению с другими, т.е. здесь используется хронологический метод (см. ниже).

Опыт показывает, что эти два метода нередко вступают в противоречие, так что более древний член сестринской группы обнаруживает аутапоморфии или лишенный аутапоморфий член группы оказывается одновозрастным или даже более молодым, чем обладающий ими. В такой ситуации приходится проводить дополнительное исследование в надежде вскрыть причины противоречия. Их может быть несколько, например неполнота геологической летописи, не отражающей исторической последовательности групп (предок совсем неизвестен либо время его существования известно лишь частично), или неправильная интерпретация апоморфной и плезиоморфной модальностей признака. Не следует исключать и еще одну возможность, формально вызванную первой из указанных двух причин, но ведущую к несколько иной интерпретации результатов: если более древняя группа аутапоморфна по относительно несущественному признаку, ее можно рассматривать как апоморфного (уклоняющегося) представителя предковой группы более высокого ранга.

Сказанное относится к поиску предков низших (элементарных) и более крупных подгрупп внутри анализируемой группы, но это приложимо и в отношении общего предка всей исследуемой группы. Поиск такого предка необходим для определения монофилетичности этой группы. Если среди известных ее членов такого предка опознать не удастся, его приходится реконструировать, приписав ему плезиоморфные модальности всех использованных в анализе признаков. При определении монофилетичности группы, если реконструированный предок окажется сходен с ее членами, в соответствии с приведенным выше определением монофилии группа признается монофилетической. Если же окажется, что этот предок существенно ближе к какой-либо "чужой" группе, то либо наша реконструкция неверна, либо группа полифилетична. В этом случае неизбежен

дополнительный анализ использованных признаков и по возможности привлечение новых. Если после этого картина не изменится, наиболее правдоподобным придется считать предположение о полифилии анализируемой группы.

Попробуем теперь кратко сформулировать процедуру филогенетического исследования. После того как очерчена анализируемая группа и выявлено достаточное число признаков сходства и отличия ее подгрупп (это еще этап таксономического, а не филогенетического исследования), проводится анализ признаков с выделением их предположительно апо- и плезиоморфных модальностей (методы такого выделения будут обсуждены ниже). При этом особое внимание обращается на синапоморфии и, в частности, на максимизацию числа как дублирующих, так и не дублирующих друг друга синапоморфий. Далее выявляются случаи неполного перекрывания групп, очерченных синапоморфиями, и проводится дополнительный анализ обнаруженных несовместимых синапоморфий и поиск новых, дублирующих синапоморфий, для того чтобы выявить ложные в каждой несовместимой паре. Затем строится генеалогическая схема, начиная с самых мелких голофилетических (очерченных синапоморфиями) групп и постепенно переходя к охватывающим их все более крупным. После этого, опираясь на распределение аутапоморфий и на палеонтологические данные, во всех голофилетических группах, включая анализируемую совокупность целиком, идентифицируются или при необходимости реконструируются предки. Наконец, генеалогическая схема накладывается на геохронологическую шкалу (если, конечно, известны ископаемые), и составляется описание филогенетических преобразований морфологии, экологии, географического распространения и любых других событий, представляющих интерес — то, что именуется составлением сценария.

Процедура генеалогической реконструкции на схеме выглядит простой и строгой. Это неудивительно, поскольку все сложности, все проблемы, решение которых опирается на опыт, интуицию и чувство меры исследователя, по необходимости устранены из формализованной схемы и скрываются в тонкостях применения формальных процедур, прежде всего в умении обращаться с презумпциями. К сожалению, об этом не всегда помнят. Сформулированная Геннигом четкая схема филогенетического анализа (здесь она изменена, но не в главном) вызвала такой восторг и энтузиазм, что чтение последующей литературы создает впечатление, будто в филогенетике не осталось более серьезных проблем, чем разработка наиболее экономных и продуктивных методов, особенно математических, для реконструкции генеалогии по готовому набору син- и аутапоморфий. В то же время более актуальной проблеме надежного опознания апо- и плезиоморфии и конвергенции уделяется значительно меньше внимания.

Мы уже неоднократно говорили, что в основе филогенетических исследований лежат презумпции, т.е. некоторые гипотезы, вероятность которых предполагается более высокой, чем для альтернативных гипотез. Теперь мы пытаемся сформулировать основные презумпции филогенетики и показать, как они могут быть использованы.

1. Презумпция унаследованности. Сходство двух групп организмов по некоторому признаку считается унаследованным, если нет надежных свидетельств против

н о г о. Это, собственно, презумпция возможности реконструкции филогенеза. Действительно, если в природе доминируют гомоплазии, если одинаковые признаки с легкостью возникают в разных группах (указывая, что направления вероятных эволюционных изменений организации не зависят существенно от ее специфики, от того, какими свойствами и признаками она уже характеризуется), то сходства и различия между организмами будут либо комбинироваться случайно, не позволяя выявить ни систему, ни филогенез группы, либо будут в своей совокупности прямо отражать специфику среды, делая возможным построение естественной, хотя и полифилетической системы, но не филогенеза.

Как мы знаем из опыта, в большинстве случаев ни того, ни другого не наблюдается по крайней мере в явном виде и построение филогенетических деревьев оказывается возможным. Однако есть и исключения. По авторитетному мнению Г.А. Заварзина (1987), структура сходств и различий прокариот в значительной части отражает не историю группы, а структуру среды их обитания. С другой стороны, для более продвинутых групп, где реконструкция филогенеза в целом вполне осуществима, известен парадокс особой трудности филогенетических реконструкций на видовом уровне, хотя недавние события этого уровня, казалось бы, должны были оставить больше следов, чем давние процессы расхождения старших таксонов. Тем не менее сходства и различия видов, особенно в больших родах, часто комбинируются случайно, хаотически.

Малая специфика организации, провоцирующая возникновение гомоплазий, в первом случае связана, очевидно, с общей простотой строения прокариот, во втором — с малыми различиями в организации близких видов. Таким образом, наши возможности реконструкции филогенеза оказываются безграничными, но много трудно было и ожидать.

2. Презумпция древности. Из двух близких групп более молодая происходит от более древней, если нет надежных свидетельств противного. Эта презумпция, лежащая в основе хронологического метода, применима лишь в отношении групп с более или менее известной палеонтологической историей. Дополнительных пояснений она, видимо, не требует.

Далее следует группа презумпций, используемых для поляризации морфоклин; под морфоклиной здесь понимается упорядоченный набор модальностей признака, поляризация морфоклины — определение последовательности этих модальностей на конкретном отрезке филогенеза.

3. Презумпция зародышевого сходства. Та из двух модальностей данного признака, которая в онтогенезе данной и(или) близких групп развивается первой, считается плезиоморфной, если нет надежных свидетельств противного. Эта презумпция является базой онтогенетического метода определения полярности морфоклин. По сути дела мы здесь переформулируем так называемый биогенетический закон Геккеля или, если быть более точными, два первых закона Бэра:

- 1) общее в каждой более крупной группе животных формируется раньше, чем специальное;
- 2) из наиболее общего в организации образуется менее общее и так далее, пока не появится самое специальное.

Возможности и ограничения применения онтогенетического метода хорошо известны (Шмальгаузен, 1982 и др.).

4. Презумпция сохранения полярности морфоклины. Если в других близких группах полярность данной морфоклины каким-то образом установлена, ее можно перенести и на анализируемую группу, если нет надежных свидетельств противного. Эта презумпция составляет основу метода таксономических аналогий и является следствием того, что многие близкие группы развиваются параллельно и приобретают сходные модальности признаков. Наиболее эффективные случаи такого рода уже приобрели терминологическое оформление (процесс маммализации тероморфных рептилий или ангиоспермизации голосеменных растений). Явления параллельной эволюции особенно часто выявляются в результате палеонтологических исследований. В тех же исследованиях легче устанавливается полярность морфоклин. Нередко, в частности, удается заметить, как в последовательных фаунах и флорах происходит смена доминирующих модальностей, порой даже мало зависящая от смены групп (т.е. происходящая параллельно во многих группах). Поэтому использование таксономических аналогий часто особенно продуктивно в палеонтологии и можно даже говорить об особом методе палеонтологических аналогий. Но тогда столь же самостоятельными, хотя и не столь широко употребляемыми из-за меньшей надежности (или разработанности?) должны считаться и другие подобные методы — биогеографических, экологических, эволюционных и т.д. аналогий.

Иногда весьма продуктивным может быть так называемый паразитологический метод, также основанный на аналогиях. Он приложим не только к паразитам и их хозяевам, но и к другим ситуациям, когда одна группа организмов экологически тесно связана с другой (комменсал и его хозяин, специализированный хищник и его жертва, опылитель и растение и т.д.). Эволюция таких пар нередко тесно связана, так что неясные моменты генеалогии одной группы можно реконструировать по аналогии с другой. Однако до того, как показан параллелизм по крайней мере некоторых участков генеалогических схем, пользоваться "паразитологическим" методом рискованно, так как в целом число исключений очень велико.

Наконец, еще один метод определения полярности морфоклин по аналогии состоит в использовании корреляции морфоклин: если распределение двух морфоклин сходно и полярность одной из них известна, то полярность второй можно определить по аналогии с первой. Этот метод работает лишь в случае, если обе морфоклины включают более двух модальностей каждая, но и здесь он, как и все прочие методы, не безошибочен и заслуживает доверия лишь при отсутствии противоречащих данных.

5. Презумпция консервативности признака. Если из двух модальностей признака одна свойственна только данной группе, а другая не только ей, то первая для этой группы апоморфна, а вторая — плезиоморфна, если нет надежных свидетельств противного. На этой презумпции основан метод внегруппового сравнения. Многие признаки обладают определенной консервативностью, поэтому модальность признака, возникшая у предка какой-то группы, имеет шансы сохраниться у

разных его потомков. Отсюда следует, что более древняя модальность должна быть распространена в целом шире, чем более молодая. Конкретно это означает, что если из двух модальностей признака одна характеризует изучаемую группу и только ее, а другая встречается также за ее пределами, то весьма вероятно, что первая модальность возникла лишь с возникновением этой группы, т.е. апоморфна, а вторая унаследована от более далекого предка и плезиоморфна.

Метод внегруппового сравнения, конечно, не безошибочен и его справедливость зависит от трех условий:

1) группы за пределами исследуемой, обнаруживающие ту же модальность, что и последняя, не являются все потомками исследуемой группы (в противном случае эта модальность, хотя и более распространенная, может быть апоморфной);

2) сходство по предположительно плезиоморфной модальности между членами данной и прочих групп не конвергентно (в противном случае модальность может быть апоморфной);

3) отсутствие предположительно апоморфной модальности за пределами данной группы не является результатом вторичной ее утраты (превращения в иную модальность) у прочих групп (в противном случае модальность может быть плезиоморфной). Эти условия, как хорошо известно, соблюдаются далеко не всегда.

Следующие две презумпции — презумпции выбора — регулируют наши действия в отношении взаимонесовместимых синапоморфий, когда нам приходится решать, какие из этих синапоморфий истинные, а такие ложные.

6. Презумпция парсимонии. В случае противоречивого распределения истинными синапоморфиями являются те, признание истинности которых вводит в филогенез меньшее число гомоплазий, если нет надежных свидетельств противного, прежде всего со стороны неравной надежности конкурирующих синапоморфий. Фактически это означает, что при прочих равных доверять нужно тем синапоморфиям, которые в большем числе дублируют друг друга (иначе придется их всех объявить гомоплазиями). Соответствие такого подхода философскому принципу парсимонии (простоты, экономии: "не следует умножать сущности [здесь — гомоплазии] без нужды") обеспечило ему необычайную популярность, особенно за рубежом. Правда, обычно говорят о принципе, чуть ли не о законе парсимонии, и при этом игнорируют неравноценность синапоморфий (см. ниже), что может вести к ошибкам.

Частным случаем презумпции парсимонии можно считать "закон" необратимости эволюции. Действительно, эволюционная реверсия, особенно в смысле Долло (восстановление однажды утраченного органа), обычно означает восстановление сложной структуры, т.е. полную конвергенцию с однажды пройденным состоянием по большому набору признаков (или, если угодно, по очень сложному признаку). Поэтому признание обратимости эволюции в каждом случае вводит в реконструкцию то или иное число гомоплазий, нарушая этим презумпцию парсимонии.

7. Презумпция неравноценности синапоморфий. В случае противоречивого распределения истинной синапоморфией следует считать ту, многократное возникнове-

ние которой по независимым данным следует считать менее вероятным, если нет надежных свидетельств противного. До сих пор мы исходили из равноценности всех синапоморфий, но на самом деле одни из них весьма склонны к независимому развитию, так что сходство часто возникает как гомоплазия, а не синапоморфия, с другими это происходит редко. Такое различие может быть доступно прямому наблюдению, когда один из признаков представлен сходной апоморфной модальностью во многих группах, не связанных близким родством, и явно возникавшей неоднократно, тогда как распространение другой апоморфии не противоречит гипотезе ее однократного возникновения. Естественно, что синапоморфия по второму признаку при прочих равных считается в среднем более надежной.

В других случаях надежность синапоморфии мы оцениваем непосредственно по предполагаемой трудности реализации соответствующего изменения. Именно поэтому сходство по редукции какой-либо структуры издавно считается менее надежным свидетельством родства, чем сходство по новоприобретению. Точно так же небольшое значение обычно придается сходству в окраске, изменения которой часто предполагаются связанными с изменениями немногих биохимических реакций. Напротив, большой вес нередко приписывается сходству в изменениях структур, входящих в целостные "технологические системы" (Уголев, 1985), так как их сходство должно в определенной мере отражать сходное изменение в соответствующей системе в целом (так в сходных модификациях челюсти насекомого мы видим отражение сходного направления эволюции технологической системы добычи и переработки пищи).

С технологическим подходом к эволюции функций связан еще один способ оценки (взвешивания) конкурирующих синапоморфий: приобретение сходства по ряду признаков, связанных с единой технологической системой, а потому взаимозависимых и в некотором смысле составляющих единый сложный признак, далеко не равноценно сходству по равному числу функционально независимых апоморфий.

Три описанных подхода к взвешиванию несовместимых синапоморфий нетрудно сформулировать как самостоятельные презумпции (соответственно редкости, сложности и функциональной независимости истинных синапоморфий), но мы сейчас делаем лишь первые шаги в выявлении методов взвешивания синапоморфий, и число их, несомненно, будет расти, так что их формализация сейчас может оказаться преждевременной.

Итак, мы постарались в данном разделе сформулировать презумпции филогенетики и коротко охарактеризовать методы анализа, основанные на них. Большинство сформулированных презумпций в неявной форме использовалось и раньше, но нам кажется, что четкая формулировка позволяет по-новому взглянуть на методологию филогенетики. Надеемся, что такой подход стимулирует дальнейшее развитие методологии и в будущем этот список будет дополнен и усовершенствован.

В то же время дать рецептуру использования методов мы вряд ли сможем. От опыта и интуиции исследователя зависит, какие презумпции и в какой комбинации использовать в каждом конкретном случае. Несомненно лишь одно: параллельное использование нескольких методов анализа признаков существенно повышает надежность реконструкции.

2. ПАЛЕОНТОЛОГИЯ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ И ВОПРОСЫ ФИЛОГЕНИИ ОТРЯДА PAPILIONIDA

Отряду чешуекрылых (Papilionida = Lepidoptera), как справедливо отмечали многие исследователи, не повезло в геологической летописи. Бабочки составляют гораздо меньше 1% описанных по ископаемым материалам видов; при этом систематическое положение многих таксонов остается неясным. Этими и многими другими причинами объясняется скептическое отношение большинства лепидоптерологов к ископаемому материалу.

Характерно, что все более или менее значительные работы, посвященные систематике и эволюции отряда чешуекрылых (Common, 1973; Razowski, 1974; Кузнецов, Стекольников, 1978, 1986; Nielsen, 1982; Minet, 1984; Kristensen, 1984, et al.) базируются только на результатах изучения рецентных видов, без привлечения палеонтологических данных. Вместе с тем лишь изучение ископаемых материалов позволяет реконструировать историческое развитие группы.

Разрозненность описаний ископаемых чешуекрылых и подчас недостаточно критическое отношение к палеонтологическому материалу, непонимание специфики объекта затрудняют ознакомление лепидоптерологов с накопленным палеознтомологами материалом и служат причиной различного рода ошибок. В связи с этим представляется целесообразным свести воедино и критически проанализировать опубликованные ранее сведения об ископаемых чешуекрылых, систематически упорядочив их. Этот материал в сочетании с описаниями новых таксонов составляет основу настоящей статьи.

Одной из важных филогенетических проблем является реконструкция исходного плана строения (архетипа) определенной группы. Недавно опубликованный "lepidopterous ground plan" (Kristensen, 1984) в отдельных деталях плохо согласуется с палеонтологическими данными. Мы рассматриваем исходный тип ротового аппарата, гениталий самки и жилкования крыльев и намечаем основные направления их преобразований, прослеживаемые на ископаемом материале.

Филогенетическое древо чешуекрылых, построенное с учетом палеонтологического материала, является попыткой согласовать данные палеознтомологии с выводами морфологии, на сравнительном анализе которой базируется система отряда. Мы преследовали цель не столько выяснить филогенетические связи между отдельными семействами и подотрядами, сколько определить минимально возможный возраст таксонов и оценить время дивергенции основных групп чешуекрылых.

Пользуюсь случаем выразить глубокую признательность всему коллективу Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР и

в первую очередь В.В. Жерихину, А.П. Расницыну и И.Д. Сукачевой за предоставление материала, ценные советы и постоянное внимание к работе, К.М. Садиленко (Москва), разрешившему описать инклюзы из его коллекции, а также В.И. Кузнецову, А.Л. Львовскому (Зоологический институт АН СССР) и А.А. Стекольникову (ЛГУ) за ценные советы и консультации.

2.1. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Первые сведения по ископаемым чешуекрылым содержатся в работах XVIII в. и касаются инклюзов в балтийском янтаре. Однако подавляющее большинство описаний XVIII—XIX вв. отличается схематичностью и не позволяет достаточно надежно определить систематическое положение описанных видов. Подробный разбор литературных сведений этого периода выполнен Н.Я. Кузнецовым (1941).

Первым автором, описавшим бабочку (*Ypsolophus insignis*) по отпечатку, был Гермар (Germar, 1837). В обширной сводке Геера (Heer, 1849) приводятся описания 9 видов миоценовых чешуекрылых. Несмотря на схематичность описания, хорошие рисунки позволяют достаточно обоснованно судить о принадлежности отпечатка определенному семейству чешуекрылых.

Большим вкладом в изучение ископаемых чешуекрылых явились работы Скадера (Scudder, 1872, 1875, 1890, 1892), содержащие тщательно выполненные рисунки и подробные описания преимущественно булавоусых бабочек. В каталоге описанных к 1891 г. ископаемых насекомых (Scudder, 1891) приведена обширная библиография по чешуекрылым. В зарубежной литературе прошлого века неоднократно обсуждалось систематическое положение описанных Шарпентье (Charpentier, 1843) и Геером (Heer, 1849, 1856, 1861, 1865) булавоусых бабочек, вследствие чего видовые названия последних употреблялись в самых различных комбинациях, полный перечень которых содержится в упомянутой сводке (Scudder, 1891). Отметим, что Скадер (Scudder, 1875) вел продолжительную полемику с Батлером (Butler, 1873, 1874), доказывая неправомочность отнесения *Palaeontina oolitica* Butler к чешуекрылым. И хотя Скадер правильно определил родственные связи этого вида с цикадами (отряд Cimicida), сем. Palaeontinidae еще долго включали в состав Papilionida (Handlirsch, 1906).

Упомянем также небольшую работу Рэбеля (Rebel, 1898) с детальными описаниями и хорошими рисунками трех миоценовых чешуекрылых, в том числе прекрасно сохранившегося *Doritites bosniaskii* Rebel (Papilionidae).

В первой трети XX в. изучением ископаемых насекомых, в том числе и чешуекрылых, занимался Кокерелл (Cockerell, 1907, 1913, 1916, 1919, 1921, 1922, 1926, 1933; Cockerell, LeVeque, 1932). Ценность его работ невысока из-за плохого качества иллюстраций. Как показало переисследование голотипа *Sabatinia perveta* (Cockerell, 1919), в приводимых рисунках жилкования встречаются грубые ошибки (Skalski, 1976a). Вместе с тем именно Кокереллу (Cockerell, 1919) принадлежит "первое точно научное определение янтарного чешуекрылого" (Кузнецов; 1941, с. 17).

Первая систематическая сводка по чешуекрылым балтийского янтара

Таблица 1. Распределение описанных видов чешуекрылых по семействам и геологическим эпохам

Семейство	Юра	Мел		Палеоген			Неоген		Антропоген
	верхняя	нижний	верхний	палеоцен	эоцен	олигоцен	миоцен	плиоцен	плейстоцен
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Eolepidopterigidae	1	1	—	—	—	—	—	—	—
Micropterigidae	—	2	—	1	2	1	—	—	—
Undopterigidae	—	1	—	—	—	—	—	—	—
Lophocoronidae	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Hepialidae	—	—	—	1	1	1	—	—	—
Nepticulidae	—	—	6	—	2	3	7	4	—
Adelidae	—	—	—	—	6	—	—	—	—
Psychidae	—	—	—	—	16	1	—	—	—
Tineidae	—	—	—	—	19	2	—	—	—
Plutellidae	—	—	—	—	7	—	—	—	—
Copromorphidae	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Xyloryctidae	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Elachistidae	—	—	—	—	5	—	—	—	—
Oecophoridae	—	—	—	—	20	—	—	—	—
Gracillariidae	—	—	—	—	3	2	1	—	—
Bucculatricidae	—	—	1	—	—	1	—	—	—
Lyonetiidae	—	—	—	—	1	—	—	—	—
Tortricidae	—	—	—	—	5	—	—	—	—
Cossidae	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Zygaenidae	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Hesperiidae	—	—	—	—	—	1	1	—	—
Papilionidae	—	—	—	—	2	1	1	—	1
Pieridae	—	—	—	—	—	3	2	1	1
Satyridae	—	—	—	—	—	1	1	—	—
Libytheidae	—	—	—	—	—	2	—	—	—
Nymphalidae	—	—	—	—	—	9	5	—	—
Lycaenidae	—	—	—	—	1	2	1	—	—
Pyridae	—	—	—	—	1	1	—	—	—
Geometridae	—	—	—	—	—	2	—	1	1
Noctuidae	—	1	—	—	—	—	10	1	—
Syntomidae	—	—	—	—	—	1	—	—	1
Notodontidae	—	—	—	—	—	—	—	1	—
Sphingidae	—	—	—	—	—	—	1	—	—
Saturniidae	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Итого	1	5	8	2	92	36	31	8	5

выполнена Рэбелем (Rebel, 1934, 1936¹). Однако приводимые им описания чрезвычайно кратки, а рисунки являются лишь примитивными схемами. Серьезный анализ описанных в указанных работах таксонов возможен лишь при условии изучения типового материала. Вместе с тем с учетом критических замечаний Н.Я. Кузнецова (1941) и Скальского (Skalski, 1976a) мы сочли возможным пересмотреть систематическое положение ряда таксонов.

Качественно новой ступенью в изучении чешуекрылых из балтийского янтара стала сводка Н.Я. Кузнецова (1941), главное достоинство которой — прекрасно выполненные рисунки. Подробные описания позволяют с уверенностью определять систематическое положение объектов. На том же уровне выполнены работы Скальского (Skalski, 1973b, 1973c, 1974, 1977, 1979b), которые, помимо тотальных рисунков, документированы хорошими фотографиями и содержат рисунки реконструированного внешнего вида бабочек.

Работы по плейстоценовым чешуекрылым (Kernbach, 1967; Branschied, 1968) выполнены на низком профессиональном уровне и довольно плохо иллюстрированы, так что систематическое положение многих из описанных видов остается неясным.

Сводка по палеогеновой фауне о-ва Уайт (Jarzembowski, 1980) содержит описания 24 отпечатков чешуекрылых. С таксономическими выводами автора не всегда можно согласиться, но приводимые им рисунки позволяют судить о систематической принадлежности большинства видов.

Число описанных видов ископаемых чешуекрылых относительно невелико. Принято считать, что описано около 40 видов булавоусых бабочек и свыше 70 видов из других семейств (Durdin, Rose, 1978). Число неописанных ископаемых чешуекрылых, хранящихся в различных коллекциях, составляет по подсчету Скальского (Skalski, 1973a, 1979a) 600–700 видов, в том числе 400–500 инклюзов микрочешуекрылых в балтийском янтаре. По нашим подсчетам (см. табл. 1), описано 188 видов чешуекрылых достаточно ясного систематического положения, относящихся к 34 семействам. Кроме того, описано 39 видов неясного систематического положения. В различных литературных источниках содержится также свыше 40 указаний на находение ископаемых чешуекрылых определенного семейства, рода или вида, не сопровождающихся, однако, рисунками или описаниями.

2.2. СОХРАННОСТЬ ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ У ИСКОПАЕМЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Для установления филогенетических связей между различными группами чешуекрылых в настоящее время используются особенности их морфологии, анатомии, биохимии и генетики. Для диагностики чешуекрылых традиционно используется гораздо меньший набор преимущественно морфологических признаков и в первую очередь особенности строения гениталий самцов. Специфика палеонтологического материала делает практически невозможным изучение генитальных структур, что сильно затрудняет определение места ископаемых таксонов в современной системе отряда.

¹ Обычно эта работа цитируется: Rebel, 1935, но на обложке журнала указана дата выхода в свет: 1.02.1936.

Как правило, на отпечатках и в инклюзах достаточно хорошо сохраняются крылья, что позволяет использовать для диагностики их форму, абсолютные размеры, особенности жилкования и (реже) характер рисунка. Этот комплекс признаков позволяет, как правило, определить группу семейств, к которой может относиться образец.

По абсолютным размерам (размаху крыльев) бабочки могут быть подразделены на 2 сборные группы, не имеющие таксономического статуса: *Microlepidoptera* и *Macrolepidoptera*. Отнесение объекта к одной из двух размерных групп, как правило, не вызывает затруднений и сразу позволяет исключить из рассмотрения около половины семейств отряда.

Форма крыльев также может быть достаточно характеристичной: наличие вырезки на внешнем крае заднего крыла однозначно указывает на сем. *Gelechiidae*, а бабочка с ланцетовидными задними крыльями явно не может относиться к сем. *Tortricidae*. Однако как форма, так и жилкование крыльев могут изменяться параллельно в различных семействах (Козлов, Иванов, Гродницкий, 1986). Наличие многочисленных параллелизмов снижает ценность указанных признаков, но отнюдь не препятствует их применению в комплексе с другими признаками.

Диагностическая ценность жилкования крыльев заслуживает специального обсуждения в связи с неоднократно отмечавшейся индивидуальной изменчивостью набора и расположения жилок у рецентных видов (Косминский, 1912, 1915; Данилевский, Кузнецов, 1968; Козлов, 1987а). При работе с ископаемыми чешуекрылыми исследователь, как правило, имеет дело с единичными особями, что делает невозможным изучение индивидуальной изменчивости и вынуждает придерживаться типологической концепции вида.

Как было показано ранее (Козлов, 1987а), изменчивостью затронуты практически все жилки. Наиболее стабильно расположение линии отгиба вершины крыла; наиболее изменчиво отношение длины общего стебля радиальных жилок к длине свободных ветвей. В связи с этим использовать признаки жилкования для разграничения близких таксонов следует с большой осторожностью. Необходимо учитывать, что в ряде групп (например, сем. *Adelidae*) отмечена чрезвычайно сильная индивидуальная изменчивость жилкования как у рецентных, так и у ископаемых видов (Козлов, 1987а, б). Жилкование совок более стабильно; отсутствие иных диагностических признаков вынуждает нас при описании видов формального рода *Noctuites* Neer по передним крыльям использовать даже такие ненадежные признаки, как отношение длины стебля R_{3+4} к длине свободных ветвей. При этом мы допускаем возможность последующего уменьшения числа описанных видов, так как некоторые из них могут оказаться особями с несколько уклонившимся жилкованием.

В отдельных случаях в качестве дополнительного диагностического признака используется рисунок крыла, который иногда сохраняется как на отпечатках, так и в инклюзах. Можно применять также комплекс признаков, касающихся морфологии чешуйчатого покрова (размеры, форма крыловых чешуек и расположение их на крыле), однако применение его затруднено вследствие слабой изученности чешуйчатого покрова рецентных бабочек и наличия многочисленных случаев конвергентного сходства.

Строение грудного отдела представляет интерес лишь в отдельных слу-

чаях. Например, относительные размеры мезо- и метанотума у *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn. указывают на принадлежность бабочки к функционально четырехкрылым насекомым. У указанного вида примечательно также строение пронотума, размеры которого отличают *E. jurassica* A. Rasn. от всех ископаемых и рецентных чешуекрылых.

Из особенностей строения ног, обычно хорошо различимых у чешуекрылых в инклюзах, диагностическую ценность представляет наличие или отсутствие эпифиза на передних голенях и расположение срединной пары шпор на задних голенях (признаки родового ранга).

Большое значение для диагностики ископаемых объектов имеют особенности морфологии ротового аппарата: наличие мандибул или хоботка, размеры и форма челюстных и губных щупиков, длина усиков и форма их члеников. На отпечатках детали строения ротового аппарата обычно сохраняются фрагментарно, но в инклюзах часто встречаются препараты прекрасной сохранности. Диагностичны, например, длинные, колечкато изогнутые челюстные щупики (сем. *Micropterigidae*) или серповидно изогнутые губные щупики (различные семейства гелехиоидного комплекса). Относительные размеры и некоторые особенности морфологии челюстных и губных щупиков, а также хоботка успешно используются в систематике ископаемых *Tineidae*.

Строение генитальных структур ископаемых видов лишь в редких случаях бывает доступно для изучения. На трех отпечатках низших чешуекрылых (*Eolepidopterix jurassica* A. Rasn., *Daiopterix rasnitsyni* Skalski, *Undopterix sukatshevae* Skalski) различимы длинные апофизы и некоторые другие детали строения яйцеклада. Гениталии самцов можно исследовать у чешуекрылых в инклюзах, однако в большинстве случаев удается рассмотреть лишь форму ункуса и вальв. На отпечатках генитальных структур самцов обычно неразличимы; исключение составляет *Palaeosabatina zherichini* Kozlov.

В целом для отпечатков и инклюзов хорошей сохранности удается, используя перечисленные выше признаки, с достаточно высокой вероятностью установить принадлежность к определенному семейству.

Все сказанное относится к имагинальной фазе развития чешуекрылых. Диагностика преимагинальных фаз плохо разработана даже для рецентных таксонов, в связи с чем определение систематического положения вида по яйцам, гусеницам и куколкам более затруднено и обычно менее надежно, чем определение по имаго. В янтарных инклюзах можно изучать хетотаксию гусениц (Кузнецов, 1941; MacKay, 1969, 1970), но неполнота данных по современным группам ограничивает привлечение сравнительного материала. Отпечатки гусениц обычно недиагностичны; исключение составляют лишь отдельные группы с характерными особенностями строения тела, например вяденицы (*Geometridae*) и некоторые роды нимфалид (*Nymphalidae*). Яйца и куколки в ископаемом состоянии встречаются крайне редко.

В заключение отметим, что ни одна из существующих определительных таблиц по чешуекрылым не рассчитана на работу с ископаемым материалом; создание подобной таблицы для определения семейств представляет собой самостоятельную задачу, выходящую за рамки нашей работы.

2.3. ОБЗОР НАХОДОК ПРЕИМАГИНАЛЬНЫХ ФАЗ РАЗВИТИЯ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

2.3.1. ЯЙЦО

Нам известна только одна достоверная находка яйца чешуекрылого, по-видимому, совки (сем. Noctuidae) (Gall, Tiffney, 1983). Возраст этой находки на основании пыльцевого анализа определен как меловой (кампан). Помимо этого, предполагается (Weyland, Brendt, Peters, 1960), что некоторые из микрофоссилий верхнего олигоцена Пфальца (ФРГ) могут оказаться яйцами каких-либо чешуекрылых.

2.3.2. ГУСЕНИЦА

В литературе упоминается около 50 различных ископаемых гусениц, но лишь 12 из них описаны достаточно подробно. Древнейшей находкой является головная капсула гусеницы предположительно из надсем. Tineoidea из канадского янтаря (верхний мел); по-видимому, это одна из древнейших достоверных находок представителя подотряда Papilionina (MacKay, 1970).

В балтийском янтаре описано 4 гусеницы: одна "Tortricidae" (Rebel, 1934), предположительно относящаяся к гелехиоидному комплексу (Кузнецов, 1941); одна Oecophoridae и две гусеницы Plutellidae (MacKay, 1969). Кроме того, нахождение гусениц в балтийском янтаре указывал Менге (Menge, 1856). Систематическое положение всех этих гусениц не является бесспорным, несмотря на хорошую сохранность материала.

Олигоценом датируются 4 находки: *Satyrites incertus* (Daudet, 1876) и гусеница макрочешуекрылого (Nel, Nel, 1985) из Экс-ан-Прованса (Франция), а также *Phylledestes vorax* (Cockerell, 1907a) и неописанная гусеница (Minot, 1886) из Флориссанта, США; их систематическое положение неясно.

Из верхнего олигоцена — нижнего миоцена происходят 2 описываемые ниже гусеницы неясного систематического положения.

Papilionida: larva incertae sedis, no. 1 (табл. 1, фиг. 1)

М а т е р и а л. ПИН, 3429/326, отпечаток гусеницы; Приморский край, Пожарский р-н, верховья р. Барачек, правый приток р. Б. Светловодная, слой № 1, P₃³—N₁¹ (В.В. Жерихин).

Длина тела гусеницы 8 мм. Тело цилиндрическое, хетотаксия не просматривается. Брюшных ног 5 пар. Лоб треугольный, его высота 0,28 мм; эпикраниальный индекс 0,68. Теменной вырез небольшой, прилобные швы впадают в теменной шов в точке, удаленной от вершины лба на расстояние длины последнего. Переднегрудной щит широкий, хорошо заметен на отпечатке; анальный щит небольшой, просматривается слабо.

Papilionida: larva incertae sedis, no. 2 (табл. 1, фиг. 2)

М а т е р и а л. № 3429/328, головная капсула гусеницы; Приморский край, Пожарский р-н, верховья р. Барачек, правый приток р. Б. Светловодная, слой № 1, P₃³—N₁¹ (В.В. Жерихин).

Ширина головной капсулы 1,7 мм, высота лба 0,8 мм. Эпикраниальный

индекс 1,6. Теменной вырез неглубокий, прилобные швы впадают в него. Прилобные склериты в нижней части лба очень узкие. Верхняя губа с вырезкой.

Из верхнемиоценового местонахождения Беттинген (ФРГ) описано 13 гусениц; для 3 из них установлена принадлежность к сем. Sphingidae и Nymphalidae (Zeuner, 1931). Кроме того, из Энингена описана гусеница *Bombycites buechii* (Heer, 1865) (см. 2.6.7). В Виллерсхаузене (ФРГ) обнаружено 16 гусениц неясного систематического положения; описаны гусеница из сем. Geometridae и гусеница неясного систематического положения, достаточно произвольно отнесенная к сем. Sphingidae (Kernbach, 1967).

Все указанные гусеницы относятся к открытоживущим формам подотряда Papilionina; скрытоживущие гусеницы, а также гусеницы низших чешуекрылых в ископаемом состоянии неизвестны.

2.3.3. КУКОЛКА

Куколки бабочек в ископаемом состоянии встречаются крайне редко. Из балтийского янтаря приводятся 4 куколки микрочешуекрылых (Menge, 1856) неясного систематического положения. В олигоцене местонахождения Кэрс (Франция) обнаружена куколка, предварительно отнесенная к Noctuidae (Gervais, 1877). Из Экс-ан-Прованса указаны 2 куколки без диагностических признаков (Nel, Nel, 1985). Олигоценом датируется и описываемая ниже куколка неясного систематического положения.

Papilionida: pupa incertae sedis (табл. 1, фиг. 3).

М а т е р и а л. ПИН, № 3122/1; Челкарский р-н, Актыбинская обл., овраг в 3 км к СВ г. Сандал, пр. склон. (А.И. Коробков).

Фрагмент дорсальной стороны куколки макрочешуекрылого. Длина фрагмента 12 мм; сохранились мезо- и метанотум, основания правых крыловых чехлов и 4 тергита брюшка. Рельеф нотумов и крыловых чехлов морщинистый; тергиты брюшка с отчетливой пунктировкой.

Три неописанных отпечатка из плиоцена Виллерсхаузена (ФРГ) также, по-видимому, принадлежат куколкам чешуекрылых (Kernbach, 1967). Кроме того, одна куколка указана из плейстоценового занзибарского копала (Grote, 1901).

Редкая встречаемость яиц и куколок чешуекрылых в ископаемом состоянии по сравнению с гусеницами и бабочками, вероятно, объясняется тем, что активно подвижные формы имели больше шансов на захоронение.

2.4. СЛЕДЫ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Следами деятельности чешуекрылых, точнее их гусениц, являются погрызы и мины на листьях кормовых растений. Открытоживущие гусеницы, как правило, грубо объедают лист или скелетируют его. Повреждения такого рода недиагностичны и не позволяют определить насекомое даже до отряда. К тому же они могут быть легко спутаны с механическими повреждениями листьев. В связи с этим попытку приписать "погрыз" на листе *Quercus convexa* Lesquereux (Fagaceae) (Lewis, 1976) из олигоцена США гусенице Psychidae мы считаем необоснованной.

Кроме того, на шишке *Pinus krolii* Zabl. из нижнего миоцена Польши есть "повреждения, напоминающие повреждения от рецентных гусениц чешуекрылых — вредителей шишек сосны" (Zablocki, 1960, p. 47). Это указание также представляется нам сомнительным.

Минирующий образ жизни в отряде чешуекрылых возник очень давно; косвенным указанием на это служит наличие у самки *Undopterix sukatshevae* Skalski (апт—альб, нижний мел) режущего яйцеклада, типичного для *Eriocraniina* и коррелятивно связанного с минирующим образом жизни гусениц.

Мины на листьях достаточно диагностичны при условии точного определения кормового растения. Однако всегда остается вероятность их неправильного определения, вплоть до отнесения не в тот отряд. Поскольку показано соответствие видов миоценовых минеров современным видам (Opler, 1973), можно считать трофические связи минеров достаточно стабильными и в качестве косвенного признака при определении вида минера использовать вид кормового растения. Однако это возможно лишь в тех случаях, когда имеются сведения о рецентной энтомофауне, трофически связанной с рецентными аналогами кормового растения. Этот признак применялся при анализе мин на ископаемых *Berberidaceae* (Liebhold, Volney, Schorn, 1982), при описании *Stigmellites kzyldzharica* Kozlov и в ряде других случаев. К сожалению, фауна минеров тропических растений изучена слабо, и при анализе мины на листе *Moraceae* (Kinzelbach, 1970) метод аналогии с рецентными формами не может быть использован.

К настоящему времени в отряде чешуекрылых насчитывается около 10 ихнотаксонов, описанных по минам и относящихся преимущественно к сем. *Nepticulidae*.

К следам деятельности чешуекрылых можно также отнести чехлики гусениц *Psychidae*, которые, однако, скорее, являются экстрасоматическими образованиями. Их обзор приводится в систематической части (см. сем. *Psychidae*).

2.5. НОМЕНКЛАТУРА ИСКОПАЕМЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

При подготовке работы возникли определенные номенклатурные вопросы, пути решения которых необходимо оговорить особо. Единичность находок ископаемых чешуекрылых, как уже отмечалось, вынуждает следовать типологической концепции вида. А это ведет к тому, что название зачастую становится лишь индивидуальным обозначением объекта, а не таксона (Rebel, 1936; Кузнецов, 1941). Так, Скальский (Skalski, 1973c), описывает род *Tortricidrosis*, хотя сравнение этого рода с рецентными невозможно. В тех случаях, когда вид можно поместить в определенное семейство, но невозможно установить его принадлежность определенному роду, мы используем понятие сборной группы (Расницын, 1986). Под сборным родом мы понимаем совокупность видов определенного таксона группы семейства, родовая принадлежность которых неясна. Названия подобных родов образованы прибавлением окончания *-ites (-ytes)* к грамматической основе типового рода семейства. Статус таких названий не регламентируется, однако они часто употребляются в палеонтологической литературе.

Следуя предложению Б.Б. Родендорфа (1977), мы используем типифицированные названия отрядов, подотрядов и инфраотрядов, образованные от названия соответствующего типового рода. Для отряда принято окончание *-ida*, для подотряда *-ina*, для инфраотряда *-omorpha*. Опыт показывает, что изменение названий отрядов и подотрядов неохотно принимается большинством исследователей, однако это, по-видимому, единственный способ избежать номенклатурной анархии и устранить разногласия между систематиками относительно названий таксонов высших категорий.

Авторы и даты опубликования названий таксонов ранга семейства и выше приведены по В.И. Кузнецову и А.А. Стекольникову (1978, 1981, 1984, 1985), Ю.П. Некрутенко (1985) и по официальным решениям Комиссии по зоологической номенклатуре (мнения 450, 500, 912; директивы 41, 99).

2.6. ТАКСОНЫ ОТРЯДА PAPILIONIDA, ИЗВЕСТНЫЕ В ИСКОПАЕМОМ СОСТОЯНИИ

Построенный в систематическом порядке список включает таксоны чешуекрылых (в том числе и вновь описываемые), известные в ископаемом состоянии. Для видов приводятся ссылка на первоописание, геологический возраст и географическое местонахождение. Из других литературных источников цитируются ревизии и переописания. В основном списке рассматриваются только виды, принадлежность которых определенному семейству может считаться установленной. Ошибочно отнесенные к чешуекрылым таксоны, виды неясного систематического положения и не сопровождающиеся описанием или рисунком указания на обнаружения чешуекрылых приводятся отдельными списками.

2.6.1. ПОДОТРЯД EOLEPIDOPTERIGINA A. RASNITSYN, 1983

По-видимому, наиболее архаичный из подотрядов чешуекрылых. Фрагментарность ископаемого материала затрудняет сравнение с рецентными группами, однако, на наш взгляд, сем. *Eolepidopterigidae* не может быть включено ни в один из рецентных подотрядов.

Наиболее важным признаком мы считаем строение яйцекалада, явно телескопического, с двумя парами длинных апофизов. Сходным яйцекаладом обладают примитивные ручейники (*Dugdale*, 1972). От этого, по-видимому, исходного для *Amphiesmenoptera* состояния (*Kristensen*, 1984) гениталии самок эволюционировали в различных направлениях (*Mutuura*, 1972). У *Agathiphagidae* (подотряд *Agathiphagina*) строение яйцекалада сходно с *Eolepidopterigidae*, однако сильно модифицировано (преобразованы задние апофизы, имеются дополнительные апофизы на VIII стерните). В подотряде *Eriocraniina* сохраняются две пары апофизов, но возникает режущий яйцекалад. У *Micropterigidae* (подотряд *Micropterigina*) апофизы редуцированы. Телескопический яйцекалад с двумя парами длинных апофизов вторично возникает (или сохраняется) у низших чешуекрылых, обладающих, однако, гетерономным жилкованием крыльев и лишенных мандибул.

Строение ногума *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn. указывает на принадлежность этого вида к функционально четырехкрылым бабочкам. Приме-

чательно строение пронотума, представленного широкой, почти прямоугольной пластинкой. У современных чешуекрылых пронотум в большинстве семейств сильно редуцирован. Сходное его состояние отмечено лишь в сем. *Herialidae*, но и в этом случае его длина составляет 1/5 длины мезонотума (у *E. jurassica* A. Rasn. около 2/5). Отметим, что у примитивных рецентных *Mecoptera* пронотум хорошо развит (Matsuda, 1970). На отпечатке не просматриваются парные "setosae warts", рассматриваемые как синапоморфия *Amphimesenoptera* (Boudreaux, 1979) и включаемые в исходный план строения груди чешуекрылых (Kristensen, 1984).

Хорошо сохранившиеся жилкование *Daiopterix rasnitsyni* Skalski показывает, что сем. *Eolepidopterigidae* по признакам жилкования было очень близко к ручейникам, а предложенный ранее исходный план жилкования крыльев бабочек (Kristensen, 1984) не точен во многих деталях.

С Е М Е Й С Т В О EOLEPIDOPTERIGIDAE A.RASNITSYN, 1983

Eolepidopterix A. Rasnitsyn, 1983

Eolepidopterix jurassica A. Rasnitsyn: Расницын, 1983, а, с. 470; удинская свита, верхняя юра; Центральное Забайкалье.

Daiopterix Skalski, 1984

Daiopterix rasnitsyni Skalski, 1984, p. 389; балейская свита, нижний мел, апт-альб; Восточное Забайкалье.

2.6.2. ПОДОТРЯД MICROPTERIGINA HERRICH-SCHAEFFER, 1855 (=ZEUGLOPTERA CHAPMAN, 1917)

С Е М Е Й С Т В О MICROPTERIGIDAE HERRICH-SCHAEFFER, 1855

Micropterix Hübner, 1825

Electrocrania: Кузнецов, 1941, с. 19 (типовой вид *E. immensipalpa* Kusnezov, 1941), syn. nov.

Micropterix anglica: Jarzembowski, 1980, p. 263; бембриджские слои, о-в Уайт, Англия.

Micropterix immensipalpa (Kusnezov, 1941), comb. nov. *Electrocrania*: Кузнецов, 1941, с. 19; эоцен, балтийский янтарь.

Последующие исследователи (Davis, 1978; Скальский, 1979) также относят этот вид к сем. *Egiocraniidae*, отмечая его явную обособленность. По-видимому, обе интерпретации жилкования переднего крыла, предложенные Н.Я. Кузнецовым (1941), неточны. Реконструкция, выполненная на основании тотального рисунка в указанной работе (рис. 2), позволяет отнести этот вид к сем. *Micropterigidae*.

Palaeosabatinca Kozlov, gen. nov.

Д и а г н о з. В переднем крыле Sc и R_1 простые, R_2-R_5 самостоятельно отходят от ячейки r , Sc выходит на костальный край крыла на расстоянии 3/4 его длины от корня. В задних крыльях длина общего ствола CuA_1 и CuA_2 равна длине свободных ветвей.

С о с т а в. Типовой вид *Palaeosabatinca zherichini* sp. nov.

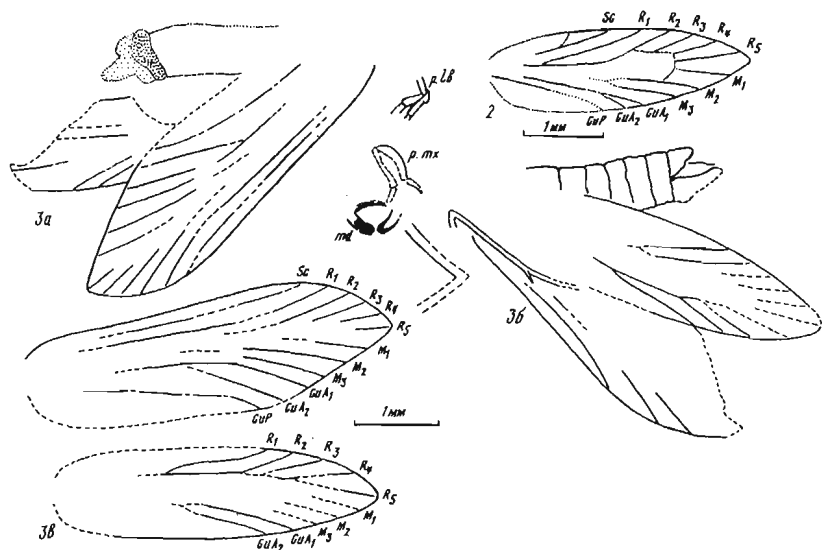


Рис. 2—3. Семейство Micropterigidae

2 — *Micropterix immensipalpa* Kusun., реконструкция жилкования переднего крыла;
3 — *Paleosabatınca zherichini* gen. et sp. nov., голотип ПИН № 3064/515, Байса (а, б —
прямой и обратный отпечатки; в — реконструкция жилкования крыльев)

С р а в н е н и е. Неразветвленные жилки Sc и R_1 сближают описываемый род с *Parasabatınca* Whalley, от которого отличается самостоятельным отхождением жилок R_2 — R_5 и M_1 — M_3 от ячейки г—су.

З а м е ч а н и я. Отнесен к сем. Micropterigidae на основании наличия мандибул, длинного челюстного щупика, изогнутого между 1-м и 2-м, 3-м и 4-м члениками, гомономного жилкования крыльев и строения гениталий самца, сходного с таковым видов рода *Paramartyria* Issiki. Вместе с тем большая длина свободных ветвей CuA_1 и CuA_2 в обоих крыльях отличает описываемый род от всех известных представителей Micropterigina, *Agathiphagina* и *Eriocraniina*.

Paleosabatınca zherichini Kozlov, sp. nov.

На з в а н и е в и д а в честь палеознтомолога В.В. Жерихина.

Г о л о т и п — ПИН, № 3064/515, прямой и обратный отпечатки самца. Бурятская АССР, Еравненский р-н, левый берег р. Витима ниже устья р. Байса, слой № 15, нижний мел (неоком), зазинская свита.

О п и с а н и е (рис. 3, табл. 1, фиг. 4). Переднее крыло удлинненно-овальное, (отношение длины к ширине 3,2:1); вершина крыла округлена. Sc и R_1 параллельны костальному краю, выходят на него в апикальной четверти крыла. R_5 впадает в вершину крыла. M_1 , по-видимому, самостоятельно отходит от ячейки г—су. Ветви CuA_1 и CuA_2 несколько короче их общего ствола. В задних крыльях R_1 простая, отходит от ствола на границе базальной трети крыла; R_2 — R_5 самостоятельно отходят от ячейки г—су. CuA_1 и CuA_2 длинные, больше похожи на M_2 и M_3 других Micropterigina, однако ошибка в интерпретации элементов жилкования маловероятна,

судя по сходству переднего и заднего крыльев. Гениталии самца, по-видимому, представлены склеротизованным кольцом (аннулюсом), куполовидным тегуменом и удлинено-треугольными вальвами. Длина переднего крыла 4,5 мм. Размах крыльев 10 мм.

З а м е ч а н и я. Бабочка видна сбоку, так что крылья частично перекрывают друг друга. На отпечатке головы различимы хорошо развитые мандибулы и длинный челюстной щупик, на обратном отпечатке — трехчлениковые губные щупики. Грудной отдел практически не сохранился. Окраска бабочки, по-видимому, темная, однотонная.

Parasabatinca Whalley, 1978

Parasabatinca aftimacrai: Whalley, 1978, p. 73; нижний мел, апт; ливанский янтарь. Предварительное описание: Whalley, 1977, p. 526.

Sabatinca Walker, 1863

Sabatinca perveta (Cockerell). Micropteryx: Cockerell, 1919, p. 23; верхний мел — палеоген; бирманский янтарь. *Dyseriocrania*: Кузнецов, 1941, с. 69. *Sabatinca*: Whalley, 1977, p. 526; 1978, p. 77.

Sabatinca proavitella (Rebel). Micropteryx: Rebel, 1936, S. 185; эоцен, балтийский янтарь. Неописанный род Micropterigidae: Skalski, 1976b, p. 199. *Sabatinca*: Whalley, 1978, p. 77.

2.6.3. ПОДОТРЯД ERIOCRANIINA TUTT, 1899 (=DACNONYPHA HINTON, 1940)

С Е М Е Й С Т В О UNDOPTERIGIDAE KOZLOV, FAM. NOV.

Д и а г н о з. В передних крыльях R_1 с апикальным развилком. В задних крыльях R_2-R_5 свободные, M_1 на общем стебле с M_2 . Гениталии самки с режущим яйцекладом, снабженным длинными апофизами.

С о с т а в: Типовой род *Undopterix* Skalski, 1979.

С р а в н е н и е. Указанные особенности жилкования отличают описываемое семейство от всех семейств подотряда *Eriocraniina*.

З а м е ч а н и я. Анализ гениталий самки *U. sukatshevae* Skalski, относящихся к "эриокраниоидному типу" (Mutuura, 1972), позволяют помещать описываемое семейство либо в подотряд *Eriocraniina*, либо в инфраотряд *Adelomorpha* подотряда *Adelina*. Однако гомоморфное жилкование крыльев исключает отнесение *Undopterigidae* к *Adelomorpha*. Наличие длинных апофизов в сочетании со склеротизацией модифицированного VIII тергита и режущим яйцекладом в гениталиях самки коррелятивно связано с откладкой яйца в ткани кормового растения и, как следствие, с минирующим образом жизни гусениц.

Undopterix Skalski, 1979

Micropterigidae: Скальский, 1979с, с. 92. Eolepidopterigidae: Расницын, 1983а, с. 472; Skalski, 1984, p. 389.

Undopterix sukatshevae Skalski: Скальский, 1979с, с. 92; балейская свита, нижний мел, апт—альб; Восточное Забайкалье; Расницын, 1983а, с. 470; Skalski, 1984, p. 389.

СЕМЕЙСТВО LOPHOCORONIDAE COMMON, 1973

"Lophocoronid like specimen": Skalski, 1979d, P. 63; хетская свита, сантон, верхний мел, ретинит Таймыра.

Анализ опубликованных рисунков и описания (Skalski, 1979d) позволяет отнести этот экземпляр к сем. Lophocoronidae. Наличие или отсутствие эпифиза на передних голеньях, а также особенности расположения ветвей R и M в близком сем. Eriocraniidae — признаки родового ранга (Davis, 1978). Эдеагус указанного экземпляра гораздо больше напоминает эдеагус Lophocorona Common, нежели двухветвистый эдеагус Eriocraniidae. Сходство с Eriocraniidae выражается в наличии выроста вальвы, несущего на конце длинную щетинку; однако эти образования скорее аналогичны, чем гомологичны.

2.6.4. ПОДОТРЯД NEPIALINA LATREILLE, 1809 (= EXOPORIA DUGDALE, 1974)

СЕМЕЙСТВО NEPIALIDAE LATREILLE, 1809

Nepialidae: Evans, 1931, p. 99; верхний эоцен, угольные слои Вайкато. Harris, 1984, p. 48; чешуйки, которые по заключению Тильярда, близки к чешуйкам *Wiseana signata* Walk.

Pronepialus Piton, 1940

Pronepialus incertus: Piton, 1940, p. 217; палеоцен; Мена, Франция.

Pronepialus sp. Nepialidae: Jarzembowski, 1976, p. 13; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия; Robinson, 1977, p. 108. *Pronepialus*: Jarzembowski, 1980, p. 265.

2.6.5. ПОДОТРЯД ADELINA LAMEERE, 1936

2.6.5.1. ИНФРАОТРЯД ADELOMORPHA LAMEERE, 1936

СЕМЕЙСТВО ADELIDAE WOCKE, 1871

Adela Latreille, 1796

Adela kuznetzovi Kozlov: Козлов, 1987б, с. 59; балтийский янтарь, эоцен.

Adela similis Kozlov: Козлов, 1987б, с. 60; балтийский янтарь, эоцен.

Adelites Rebel, 1934

Мы принимаем этот сборный род как объединение видов подсем. Adelinae, родовая принадлежность которых не ясна.

Adelites acutitarsella (Rebel). *Prophalonia*: Rebel, 1936, S. 168; эоцен, балтийский янтарь.

Adelites electrella: Rebel, 1934, S. 15; эоцен, балтийский янтарь.

Adelites serraticornella: Rebel, 1936, S. 183; эоцен, балтийский янтарь. Сближение с *A. electrella* Rebel. вызывает сомнения.

Prophalonia Rebel, 1936

Tortricidae, Prophaloninae: Rebel, 1936, s. 167. Incurvariidae: Skalski, 1976b, p. 200.

Prophalonia gigas: Rebel, 1936, S. 167; эоцен, балтийский янтарь.

2.6.5.2. ИНФРАОТРЯД NEPTICULOMORPHA STAINTON, 1859

СЕМЕЙСТВО NEPTICULIDAE STAINTON, 1859

Nepticulidae: Lewis, 1969, p. 1210; свита Лэйта, миоцен; штат Вашингтон, США; мина на листе *Quercus* sp. (Fagaceae). *Caloptilia*: Opler, 1973, p. 1321.

Liebholt, Volney, Schorn, 1982, p. 455; свита Траппер-Крик, Айдахо, США; мина на листе *Mahonia reticulata* (McGinitie) Brown (Berberidaceae). Не исключена возможность отнесения минера к Muscida.

Opler, 1973, p. 1321; средний—верхний миоцен, различные местонахождения в штатах Калифорния, Невада, Айдахо, Вашингтон; миоцен—плиоцен, Невада, США. Мины на листьях *Quercus* spp. (Fagaceae), многие из которых неотличимы от мин рецентных видов Nepticulidae.

"Healed wound": Brooks, 1955, p. 6; свита Уилкоккс, нижний эоцен, Западный Теннесси, США. Nepticulidae: Opler, 1973, p. 1321; мина на листе *Proteoidea wixohensis* Berry (?Proteaceae).

Crane, Jarzembowski, 1980, p. 632—633; слои Вулвич, палеоцен; Южная Англия. Несколько листовых мин, возможно принадлежащих Nepticulidae.

Stigmella Schrank, 1802

Stigmella ulmivora Fologne, 1860: Kernbach, 1967. S. 106; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ. Мина на листе ?*Ulmus* sp. (Ulmaceae). Ископаемая находка рецентного или весьма близкого к нему вида.

Stigmellites Kernbach, 1967

Мы принимаем этот сборный род как объединение видов сем. Nepticulidae, родовая принадлежность которых не ясна.

Stigmellites araliae (Frič). Tinea: Frič, 1882, S. 6; перучские слои, сеноман, верхний мел; ЧССР. Egiocranioidea: Жерихин, 1978, с. 74. Мина на листе *Araliaceae*. По личному сообщению В.Г. Ковалева (Палеонтологический институт АН СССР), исследовавшего голотип этого вида, мина, скорее всего, принадлежит гусенице бабочки, а не личинке мухи. На современных аралиевых мины молей—малюток не зарегистрированы. Не исключена возможность последующего отнесения к другому семейству минирующих чешуекрылых.

Stigmellites baltica Kozlov, sp. nov.

Голотип — № 15—1—4 в частной коллекции К.М. Садиленко, Москва; самка в балтийском янтаре; эоцен.

Описание (рис. 4). Бабочка хорошо сохранилась. Чешуйчатый покров практически не нарушен, что сильно затрудняет изучение жилкова-

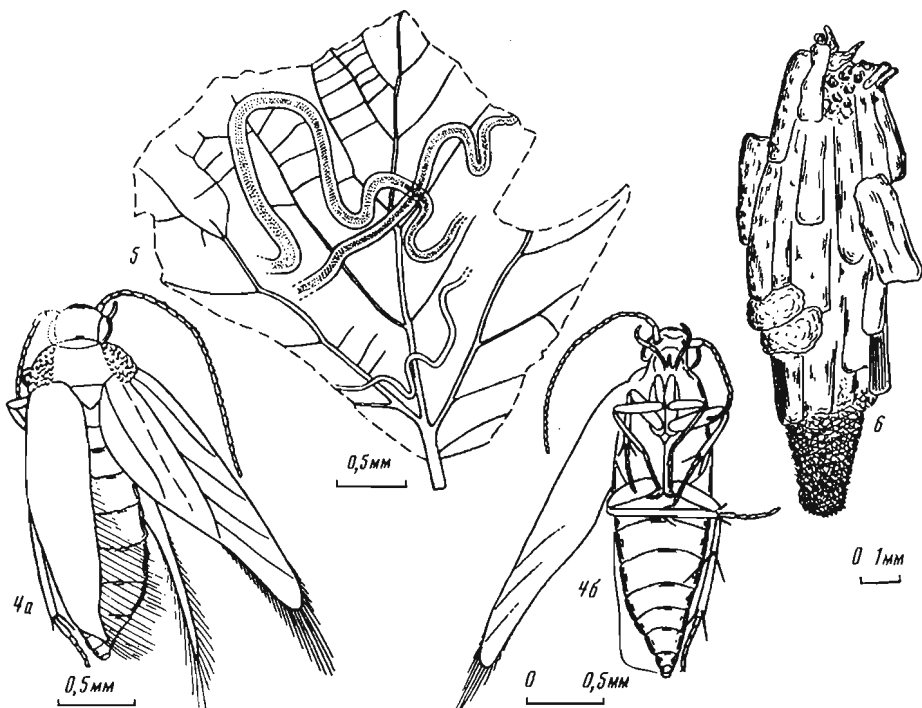


Рис. 4–6. Семейства Nepticulidae, Psychidae

4 — *Stigmellites baltica* sp. nov., голотип, колл. К.М. Садиленко, № 15–1–4, балтийский янтарь; 5 — мина *Stigmellites kzyldzharica* sp. nov. на листе *Platanus* sp., голотип ПИН № 2383/206, Кзыл-Джар; 6 — *Psychites* sp., экз. ПИН № 363/79

ния. Голова широкая, лоб выпуклый, гладкий. Усики нитевидные, поверхность члеников со взъерошенными чешуйками. Челюстные щупики длинные, 5-члениковые. Хоботок короткий, в 3 раза короче челюстных щупиков. Губные щупики не видны. Крылья узкие, с длинной бахромкой. В передних крыльях на костальный край выходят Sc и 3 ветви R, независимо отходящие от ствола R+M; Cu тонкая. В задних крыльях различимы ствол R+M и Cu. Брюшко толстое, с вытянутым яйцекладом. Срединные шпоры на задних голених удалены на 2/5 от основания. Длина переднего крыла 1,8 мм, ширина головы 0,45 мм, длина брюшка 1,6 мм, ширина мезонотума 0,5 мм. Размах крыльев 4,1 мм.

З а м е ч а н и я. Это наиболее ранняя находка бабочки Nepticulidae. Сравнение описываемого вида с современными невозможно, поскольку систематика молей-малюток базируется на строении гениталий самцов.

Stigmellites fossilis (Heyden). *Nepticula*: Heyden, 1862, S. 77; верхний олигоцен; Зальцхаузен, ФРГ. Мина на листе *Juglans acuminata* Braun (Juglandaceae). ?*Muscida*: Opler, 1973, p. 1321; Skalski, 1973a, p. 647. Принадлежность мины гусенице Nepticulidae весьма вероятна.

Stigmellites heringi: Kernbach, 1967, S. 104; плиоцен; Виллерхаузен, ФРГ. Мина на листе ?*Berberis* sp. (Berberidaceae). На современных видах барбарисов мины молей-малюток не отмечались; определение кормового растения нуждается в проверке.

Stigmellites kzyldzharica Kozlov, sp. nov.

Eriocraniidae: Жерихин, 1978, с. 79. Nepticulidae: Skalski, 1979b, p. 64; Жерихин, 1980, с. 89.

Голотип — ПИН, № 2383/206, прямой и обратный отпечатки листа *Platanus* sp. с миной. Паратип — ПИН, № 2383/214, отпечаток листа *Platanus ambicula* Vachr. с миной. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (рис. 5; табл. II, фиг. 1). Змеевидная мина на листе платана. Линия экскрементов четкая, занимает около $3/5$ ширины хода. Ширина мины в дистальной части около 1,4 мм, длина мины 50–70 мм.

Сравнение. В современной фауне с платанами связаны три вида молей—малюток, но их мины значительно отличаются от мины описываемого вида. Европейский *Acalypttris platanii* (Müller-Rutz) прокладывает змеевидную мину, причем ход целиком заполнен экскрементами (Heering, 1957). Два североамериканских вида — *Ectoedemia platanella* (Clemens) и *E. ceemensiella* (Chambers) делают змеепятновидную мину с очень короткой змеевидной частью (Wilkinson, Newton, 1981).

Stigmellites messelensis: Straus, 1976 S. 446; эоцен; Мессель, ФРГ. Кормовое растение неизвестно ("двудольное"). По-видимому, мина Nepticulidae.

Stigmellites pliotityrella: Kernbach, 1967, S. 106; плиоцен; Виллерхаузен, ФРГ. Мина на листе *Fagus* sp. (Fagaceae). Сравнение с современными видами затруднительно.

Stigmellites sp. Microlepidoptera, family uncertain, species A: Jarzembowski, 1980, p. 270; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия. Форма и размеры нотумов, форма головы и жилкование крыльев однозначно определяют принадлежность этого вида к сем. Nepticulidae.

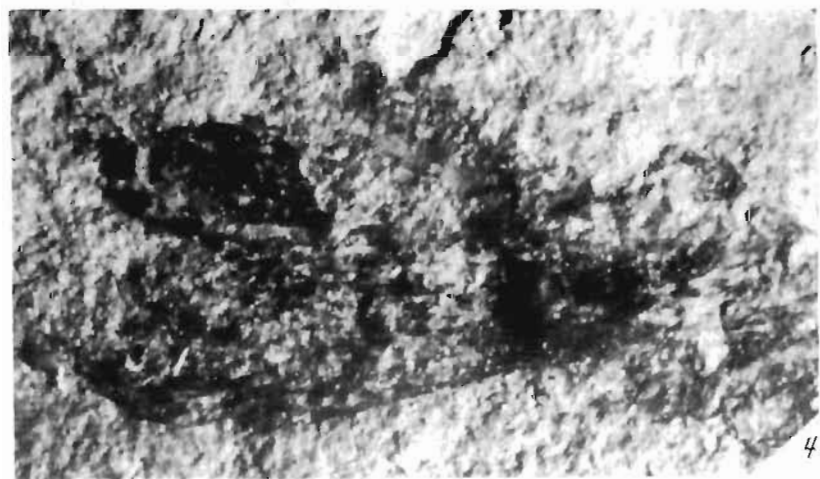
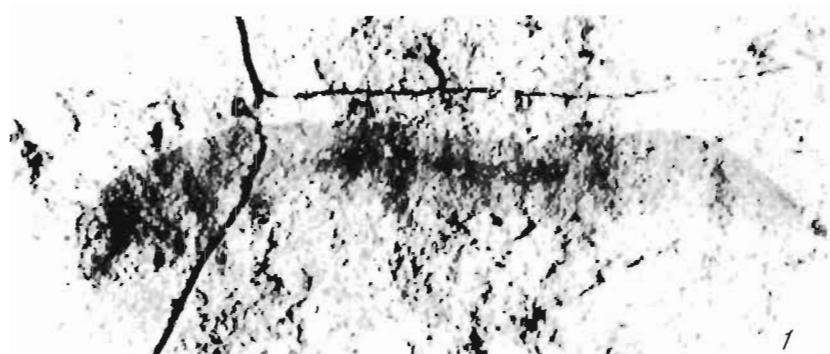
Stigmellites sp. Microlepidoptera, family uncertain, species C: Jarzembowski, 1980, p. 271; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия. Незначительные размеры бабочки (размах крыльев 3,8 мм) и сохранившиеся детали жилкования позволяют отнести этот вид к сем. Nepticulidae.

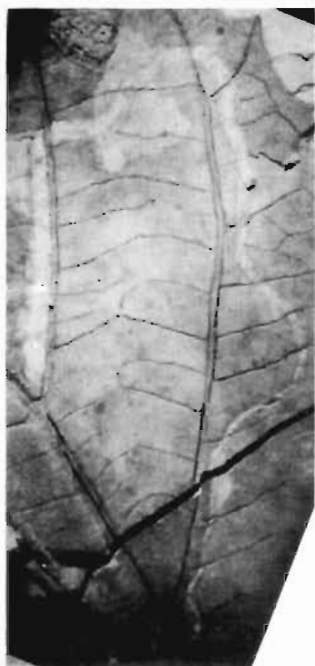
Stigmellites serpentina Kozlov, sp. nov.

Голотип — ПИН, 2383/205, отпечаток листа с 6–7 минами. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (табл. II, фиг. 2) Мина на листе *Trochodendroides arctica* Heer (Berry) (Cercidiphyllaceae). Змеевидный, сильно изогнутый ход с отчетливо выраженной линией экскрементов, занимающей $1/2$ – $2/3$ ширины хода. Апикальный участок мины без экскрементов. Ширина мины в дистальной части около 0,5 мм; длина мины 40–60 мм, длина апикального участка хода без экскрементов 3 мм.

Замечания. Сем. Cercidiphyllaceae известно только в ископаемом состоянии, в связи с чем сравнение мины *S. serpentina* Kozlov с минами рецентных видов затруднительно.

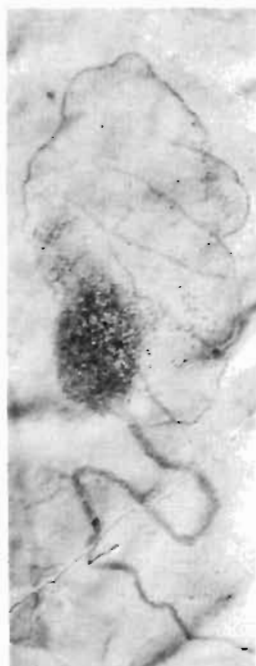




1



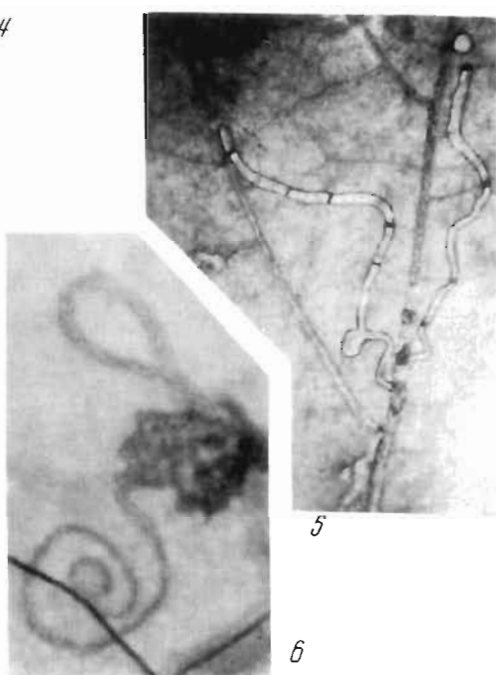
2



3



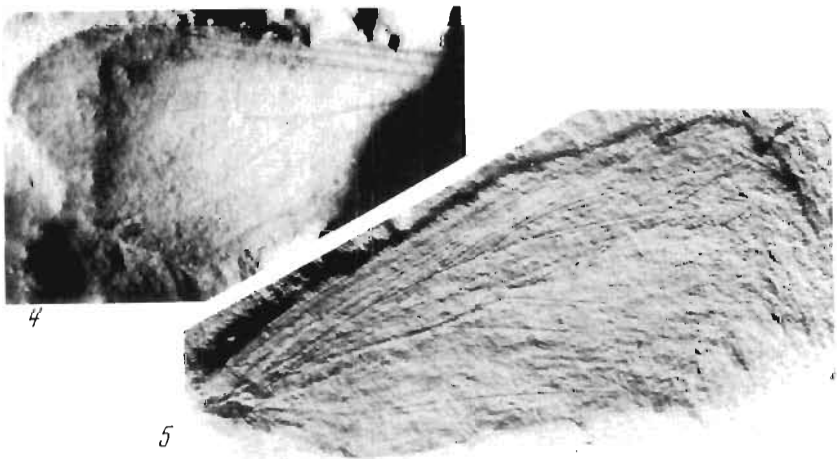
4

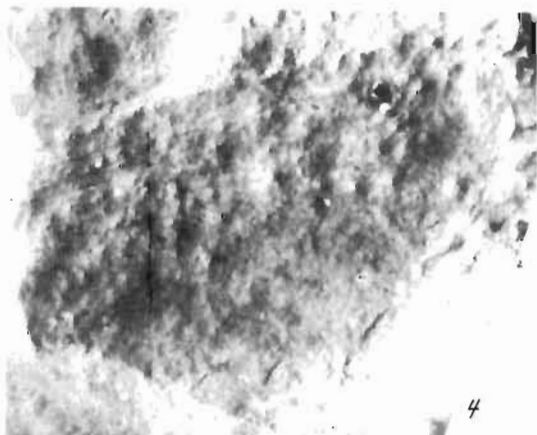
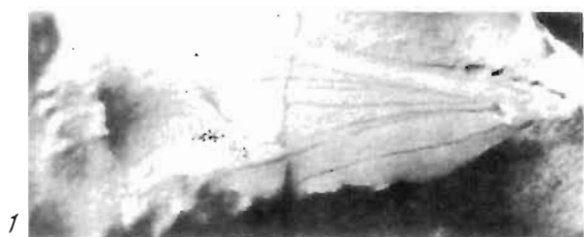


5



6





Stigmellites samsonovi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь палеоботаника К.С. Самсонова.

Голотип — ПИН, № 2383/209, отпечаток листа с миной. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чиилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (табл. II, фиг. 3). Змеепятновидная мина на листе *Trochodendroides arctica* Heer (Berry) (Cercidiphyllaceae). Змеевидный ход начинается от срединной жилки листа, практически целиком заполнен экскрементами; близ места впадения в пятновидную часть мины линия экскрементов занимает около 3/4 ширины хода. Длина змеевидной части почти в 2 раза превышает максимальный поперечник пятна. В пятновидной части мины крупинки экскрементов располагаются беспорядочно, концентрируясь у места впадения змеевидного хода. Длина змеевидного хода 12 мм, ширина близ места впадения в пятновидную часть мины 0,4 мм, максимальный поперечник пятновидной части мины 7,5 мм.

Сравнение. От *S. serpentina* Kozlov, связанного с тем же кормовым растением, отличается типом мины (офио-стигматомом).

Stigmellites sharovi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь палеознтомолога А.Г. Шарова.

Голотип — ПИН, № 2383/208, отпечаток листа с миной. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чиилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (табл. II, фиг. 4). Змеепятновидная мина на листе *Trochodendroides arctica* Heer (Berry) (Cercidiphyllaceae). Змеевидный ход начинается в дистальной части листа и направляется к срединной жилке; линия экскрементов четкая, занимает 2/5–3/5 ширины хода. Длина змеевидной части в 1,2 раза превышает максимальный поперечник пятна. В начале пятновидной части мины экскременты расположены правильными параллельными рядами. Длина змеевидного хода 6 мм, ширина у места впадения в пятновидную часть мины 0,5 мм, максимальный поперечник пятновидной части 4,8 мм.

Сравнение. От *S. serpentina* Kozlov отличается типом мины (офио-стигматомом), от *S. samsonovi* Kozlov — расположением экскрементов в змеевидной и пятновидной частях мины и меньшими размерами.

Stigmellites tyshchenkoi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь проф. В.П. Тьщенко, советского энтомолога.

Голотип — ПИН, № 2383/211, отпечаток листа с 2 минами. Казахская ССР, Кзыл-Ординская обл., Чиилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кзыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (табл. II, фиг. 5). Змеевидная мина на листе *Platanus latior* Knowlton (Platanaceae). Ход начинается у основания срединной жилки, слабо извилистый; линия экскрементов не видна (по видимому, ход целиком заполнен экскрементами). Длина хода 25 мм (возможно, мина не завершена), ширина хода в дистальной части 0,6 мм.

С р а в н е н и е. От верхнемелового *S. kzyldzharica* Kozlov отличается отсутствием четко выраженной линии экскрементов, от современного *Niepeltia platani* (Müller-Rutz) отличается расположением начала хода у срединной жилки близ основания листа.

2.6.6. ПОДОТРЯД PAPILIONINA LAICHTING, 1781
(= DITRYSLA BÖRNER, 1825)

2.6.6.1. ИНФРАОТРЯД TINEOMORPHA LATREILLE, 1802–1803

НАДСЕМЕЙСТВО PSYCHOIDEA HERRICH-SCHAEFFER, 1845

С Е М Е Й С Т В О PSYCHIDAE HERRICH-SCHAEFFER, 1845

Adelopsyche Cockerell, 1926

Cossidae: Cockerell, 1926, p. 17.

Adelopsyche frustrans: Cockerell, 1926, p. 18; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США. Проведенное в масштабе мировой фауны сравнение с Cossidae показывает уклоняющийся характер этого рода (Cockerell, 1926). Хорошо сохранившиеся на отпечатке широкие двухзубчатые чешуйки не отмечены для Cossidae (Müller, 1965), но встречаются у многих Psychidae (Hättenüchwilser, 1977). Жилкование, форма крыла и строение чешуек позволяют отнести род к сем. Psychidae.

Psychites Kozlov, gen. nov.

Сборный род обозначается нами как формальное объединение описанных по чехликам видов сем. Psychidae. Мы допускаем возможность последующего создания формальной системы этих чехликов, аналогичной системе ископаемых домиков ручейников (Вялов, 1973; Сукачева, 1982).

Psychites pineella (Heer). Psyche: Heer, 1849, S. 179; нижний миоцен, Радобой, Югославия.

Psychites pristinella (Rebel). Sterrhopteryx: Rebel, 1934, S. 105; эоцен, балтийский янтарь. Отнесение к роду Sterrhopteryx Hbn. произвольно.

Psychites spp. Psychidae: Menge, 1856, S. 27–28; эоцен, балтийский янтарь; краткие описания 15 чехликов по меньшей мере 7 видов. Vachofen-Echt, 1949, S. 148; эоцен, балтийский янтарь; хорошие фотографии 4 различных чехликов. Schlee, 1980, S. 61; эоцен, балтийский янтарь; фотографии 2 различных чехликов.

Psychites sp.

М а т е р и а л. ПИН, № 363/79, эоцен, балтийский янтарь. Плохо сохранившийся веретенovidный чехлик длиной 15 мм, покрытый уложенными вдоль длинной оси небольшими кусочками детрита неясного происхождения (рис. 6). Внешне напоминает чехлики рецентных видов *Lepidopsyche* Newm.

НАДСЕМЕЙСТВО TINEOIDEA LATREILLE, 1810

СЕМЕЙСТВО TINEIDAE LATREILLE, 1810

ПОДСЕМЕЙСТВО TINEINAE LATREILLE, 1810

Monopibaltia Skalski, 1974

Monopibaltia ignitella: Skalski, 1974, S. 98; эоцен, балтийский янтарь. Сближение с рецентными видами рода *Monopis* Hbn. представляется вполне обоснованным.

Palaeotinea Kozlov, 1987

Palaeotinea rasnitsyni Kozlov: Козлов, 1987б, с. 61; эоцен, балтийский янтарь.

ПОДСЕМЕЙСТВО SCARDIINAE EYER, 1924

Proscardiites Kusnezov, 1941

Proscardiites martynovi Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 34; эоцен, балтийский янтарь. Двуворшинный ункус этого вида, характерный для *Scardiinae*, вынуждает отнести *P. martynovi* Kusn. к подсем. *Scardiinae*, несмотря на нетипичные для этого подсемейства длинные губные щупики, незначительные размеры бабочки (размах крыльев 10,5 мм), форму крыльев и их жилкование. Диагноз подсем. *Scardiinae* при включении в него ископаемых видов должен быть расширен.

Palaeoscardiites Kusnezov, 1941

Palaeoscardiites mordvilkoii Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 37; эоцен, балтийский янтарь. Двуворшинный ункус в гениталиях самца сближает этот вид с *Proscardiites martynovi* Kusn. и позволяет отнести его к подсем. *Scardiinae*.

Scardiites Kusnezov, 1941

Scardiites meyrickii Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 32; эоцен, балтийский янтарь. Несмотря на наличие длинных челюстных щупиков, незначительные размеры тела (размах крыльев 12 мм), форму крыльев и расположение M_1 и M_2 на стебле в задних крыльях, мы помещаем этот вид в подсем. *Scardiinae* на основании его большого сходства с *Proscardiites martynovi* Kusn. и *Palaeoscardiites mordvilkoii* Kusn., для которых принадлежность к подсем. *Scardiinae* установлена по признакам строения гениталий самца.

Glessoscardia Kusnezov, 1941

Glessoscardia gerasimovi Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 43; эоцен, балтийский янтарь. Убедительная аргументация Н.Я. Кузнецова (1941) позволяет отнести этот описанный по гусенице вид к подсем. *Scardiinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО MYRMECOZELINAE ZAGULAJEV, 1968

Martynea Kusnezov, 1941

Martynea rebeli Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 27; эоцен, балтийский янтарь. Особенности строения ункуса этого вида не позволяют согласиться с отнесением его к подсем. *Tineinae* (Кузнецов, 1941), поскольку у видов этого подсемейства ункус простой (Загуляев, 1960). Мы помещаем этот род в подсем. *Myrmecozelinae*, сближая его с родами *Ateliotum* Z. и *Cephitinea* Zag.

Pseudocephitinea Kozlov, 1987

Pseudocephitinea svetlanae Kozlov: Козлов, 1987б, с. 62; эоцен, балтийский янтарь.

ПОДСЕМЕЙСТВО MEESSIINAE ZAGULAJEV, 1968

Palaeoinfurcitinea Kozlov, 1987

Palaeoinfurcitinea rohdendorfi Kozlov: Козлов, 1987б, с. 62; эоцен, балтийский янтарь.

Paratriaxomasia Jarzembowski, 1980

Paratriaxomasia solentensis: Jarzembowski, 1980, p. 267; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия. Принадлежность к сем. *Tineidae* не бесспорна. Жилкование крыльев весьма генерализовано. Условно включая этот вид в сем. *Tineidae*, мы помещаем его в подсем. *Meessiinae*, в пределах которого сближаем с трибой *Infurcitineini* Zag.

Simulotinea Skalski, 1977

Simulotinea intermedia: Skalski, 1977, p. 16; эоцен, балтийский янтарь. На основании незначительных размеров бабочки (размах крыльев около 8 мм) и особенностей строения ротового аппарата мы предварительно помещаем этот вид в подсем. *Meessiinae*, несмотря на расположение жилок R_3 и R_4 на общем стебле. Такой тип жилкования (если указание на наличие общего стебля подтвердится) легко мог возникнуть параллельно в различных подсемействах.

Tineolamima Rebel, 1934

Tineolamima aurella: Rebel, 1934, S. 13; эоцен, балтийский янтарь. Малые размеры (размах крыльев 7,5 мм), ланцетовидная форма передних крыльев и длинные челюстные щупики позволяют предварительно поместить этот вид в подсем. *Meessiinae*.

Electromeessia Kozlov, 1987

Electromeessia zagulajevi Kozlov: Козлов, 1987б, с. 63, эоцен, балтийский янтарь.

ПОДСЕМЕЙСТВО TILLYARDINEINAE KOZLOV, SUBFAM. NOV.

Д и а г н о з. Мелкие бабочки, размах крыльев 6–10 мм. Усики достигают 1/2 длины переднего крыла. Челюстные щупики в апикальной части вторично расчленены, равны губным щупикам или несколько длиннее последних. Хоботок короче губных щупиков или редуцирован. В передних крыльях все жилки отходят от ячейки г–си свободно, имеются ячейка г и ствол М; ячейка m не выражена.

С о с т а в. Три рода, в том числе типовой *Tillyardinea* Kusnezov.

С р а в н е н и е. От всех известных нам рецентных и ископаемых чешуекрылых виды описываемого подсемейства отличаются многочлениковыми челюстными щупиками. Отметим, что многочлениковые челюстные щупики характерны для ручейников подотряда *Hydropsychina* (= *Annulipalpia*). Три включенных в подсемейство рода при описании были отнесены к сем. *Tineidae*. По общему облику (габитусу) эти бабочки чрезвычайно сходны с настоящими молями, и мы считаем возможным сохранить их в составе сем. *Tineidae* в ранге нового подсемейства.

Tillyardinea Kusnezov, 1941

Tillyardinea eosaenica Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 23; эоцен, балтийский янтарь.

Tineosemopsis Skalski, 1974

Tineosemopsis decurtatus: Skalski, 1974, S. 97; эоцен, балтийский янтарь.

Dysmasiites Kusnezov, 1941

Dysmasiites carpenteri Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 29; эоцен, балтийский янтарь. При описании род сближался с родом *Dysmasia* H.-S. Анализ рисунков жилкования *Eumasia parietella* H.-S. — типового вида рода *Eumasia* Chr. (= *Dysmasia* H.-S.) (Загуляев, 1978) показывает отсутствие какого-либо сходства с жилкованием *D. carpenteri* Kusn. Редукция хоботка и наличие только 4 ветвей R в передних крыльях позволяют считать *D. carpenteri* Kusn. наиболее специализированным видом описываемого подсемейства.

TINEIDAE INCERTAE SEDIS

Architinea Rebel, 1934

Architinea balticella: Rebel, 1934, S. 10; эоцен, балтийский янтарь.

Tineites Kowall, 1876

Мы принимаем этот сборный род как формальное объединение видов сем. *Tineidae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Tineites sepositella (Rebel). *Architinea*: Rebel, 1934, S. 12; эоцен, балтийский янтарь.

Tineites suscinacius Kozlov: Козлов, 1987б, с. 63; эоцен, балтийский янтарь.

Tineites sp. *Tineidae*: Handschin, 1947, S. 8; олигоцен; Керси, Франция. Куколки обнаруживают большое сходство с куколками современных *Tineidae*.

НАДСЕМЕЙСТВО УРОНОМЕУТОИДЕА

СЕМЕЙСТВО PLUTELLIDAE GUENEE, 1845

Epinomeuta Rebel, 1936

Epinomeuta truncatipennella: Rebel, 1936, S. 172; эоцен, балтийский янтарь.

Plutellites Kozlov, gen. nov.

Сборный род выделяется как объединение видов сем. *Plutellidae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Plutellites inversellus (Rebel). *Epinomeuta*: Rebel, 1936, S. 173; эоцен, балтийский янтарь.

Plutellites acutipennellus (Rebel). *Epinomeuta*: Rebel, 1936, S. 174; эоцен, балтийский янтарь.

Plutellites minorellus (Rebel). *Epinomeuta*: Rebel, 1936, S. 174; эоцен, балтийский янтарь.

Plutellites sp. *Plutellidae*: MacKay, 1969, p. 1173–1180; эоцен, балтийский янтарь (2 гусеницы).

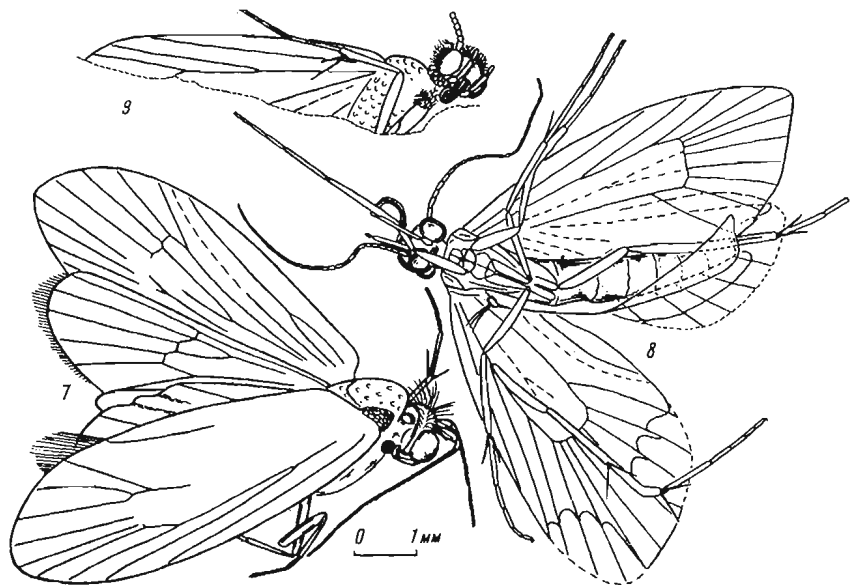


Рис. 7–9. Семейства *Plutellidae*, *Tortricidae*

7 – *Plutellites tenebricus* sp. nov., голотип ПИН № 363/80; 8 – *Tortricites sadilenko* sp. nov., голотип колл. К.М. Садяенко, № 4; 9 – *T. skalskii* sp. nov., голотип, ПИН № 694/659

Plutellites tenebricus Kozlov, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 363/80; балтийский янтарь, эоцен.

Описание (рис. 7). Усики слегка заходят за середину передних крыльев. Губные щупики короткие, их 2-й членик в 1,5 раза длиннее 3-го. Хоботок короткий, спирально закручен. Жилкование полное, все жилки свободные. В передних крыльях имеются радиальная ячейка и медиальный ствол. В задних крыльях основания M_3 и CuA_1 расставлены. В гениталиях самца вальвы удлинненно-треугольные, с округлой вершиной. Длина переднего крыла 6,8 мм. Размах крыльев 14,5 мм.

З а м е ч а н и я. По жилкованию крыльев сходен с родами *Scythropia* Hbn. и *Orthotaelia* Stph.

Scythropites Rebel, 1936

Scythropites balticella: Rebel, 1936, S. 169; эоцен, балтийский янтарь. *Scythridae*: Skalski, 1976b, p. 201. Этот вид, очевидно, относится к сем. *Plutellidae*, несмотря на некоторые особенности жилкования заднего крыла (возможно, объясняющиеся неточностью рисунка).

СЕМЕЙСТВО LYONETIIDAE STAINTON, 1854

Prolyonetia Kusnezov, 1941

Prolyonetia cockerelli Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 45; эоцен, балтийский янтарь.

Отнесение к сем. *Lyonetiidae* вполне обосновано; вид может быть сближен с видами подсем. *Leucopterinae*. Укажем, что в обозначении жилок на рисунке голотипа (Кузнецов, 1941, рис. 30, 31) допущены ошибки: в задних крыльях на рис. 30 следует читать вместо $R - Sc, M - R, C_1 - M, C_2 - CuA$; на рис. 31 вместо $M_3 - R$. Кроме того, рис. 31 противоречит рис. 30, так как на первом жилка CuA в задних крыльях отходит от общего с R и M ствола, а на втором идет самостоятельно от корня крыла (что, по-видимому, соответствует истине).

НАДСЕМЕЙСТВО GRACILLARIOIDEA STAINTON, 1854

СЕМЕЙСТВО BUCCULATRICIDAE MOSHER, 1916

Bucculatrix platani Kozlov, sp. nov.

Название вида по названию кормового растения (*Platanus*).

Голотип — ПИН, № 2383/213; отпечаток листа *Platanus cuneifolia* Gronn с миной. Казахская ССР, Кызыл-Ординская обл., Чиилийский р-н, сев.-зап. отроги хребта Каратау, сопка Кызыл-Джар; белеутинская свита, турон, верхний мел.

Описание (табл. II, фиг. 6). Короткий спирально закрученный ход, расширяющийся в пятно несколько меньших размеров, чем последний виток спирального хода. Линия экскрементов четкая, занимает около 3/5 ширины хода.

С р а в н е н и е. На современных видах платанов мины *Bucculatricidae* не отмечены.

З а м е ч а н и я. Спирально закрученную мину могут прокладывать

также гусеницы некоторых видов *Lyoniidae* и *Nepticulidae*; в целом для упомянутых семейств спиральная мина не характерна. На современных платанах спирально закрученные мины не отмечались.

Bucculatrix sp. Opler, 1982, p. 146; нижний—средний олигоцен, Флорисант, США. Мина на листе "Zelkova" *drymeja* (Lesq). R.W. Br. (*Ulmaceae*).

СЕМЕЙСТВО GRACILLARIIDAE STANTON, 1854

Caloptilia Hübner, 1825

Caloptilia sp. *Nepticulidae*: Lewis, 1969, p. 1210; миоцен, США. Мина на листе *Quercus* sp. (*Fagaceae*). *Caloptilia*: Opler, 1973, p. 1321.

Gracillariites Kozlov, 1987

Род понимается нами как формальное объединение видов сем. *Gracillariidae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Gracillariites lithuanicus Kozlov: Козлов, 1987б, с. 68; эоцен, балтийский янтарь.

Gracillariites mixtus Kozlov: Козлов, 1987б, с. 68; эоцен, балтийский янтарь.

Gracillariites sp. *Microlepidoptera*, family uncertain, species N: Jarzembowski, 1980, p. 274; бембриджские слои, нижний олигоцен; о-в Уайт, Англия. Небольшие размеры бабочки (размах крыльев 5—6 мм) и особенности жилкования позволяют отнести вид к сем. *Gracillariidae*.

Lithocolletis Hübner, 1825

Lithocolletis sp. Freeman, 1965, p. 1069; нижний олигоцен, Уайт Лэйк Бэйсин, Британская Колумбия, Канада. Мина на листе неизвестного растения.

2.6.6.2. ИНФРАОТРЯД TORTRICOMORPHA LATREILLE, 1802—1803

НАДСЕМЕЙСТВО TORTRICOIDEA LATREILLE, 1802—1803

СЕМЕЙСТВО TORTRICIDAE LATREILLE, 1802—1803

Electresia Kusnezov, 1941

Electresia zalesskii Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 63; эоцен, балтийский янтарь. Вид предположительно относится к подсем. *Olethreutinae*.

Spatalistiforma submerga: Skalski, 1976b, p. 203; эоцен, балтийский янтарь; *nomen nudum*.

Tortricibaltia diakonoffi: Skalski, 1976b, p. 203; эоцен, балтийский янтарь; *nomen nudum*.

Tortricidrosis Skalski, 1973

Tortricidrosis inclusa: Skalski, 1973c, S. 339; эоцен, балтийский янтарь. Вид предположительно относится к подсемейству *Olethreutinae*.

Tortricites Kozlov, gen. nov.

Род обозначается нами как формальное объединение видов сем. *Tortricidae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Tortricites sadilenkoi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь К.М. Садиленко.

Голотип — № 4 в частной коллекции К.М. Садиленко, Москва; эоцен, балтийский янтарь.

Описание (рис. 8). Самка. Глаза большие, выпуклые. Губные щупики 3-члениковые, голые; 3-й членик несколько длиннее 1-го; 2-й членик составляет около 0,7 от всей длины щупика. Хоботок в 2 раза длиннее губных щупиков. Усики достигают середины передних крыльев. Жилкование передних крыльев полное, все жилки свободные; развита ячейка m. Жилкование задних крыльев не просматривается. Длина переднего крыла 5,3 мм, длина тела 5 мм, ширина головы 0,8 мм. Размах крыльев 11,6 мм.

З а м е ч а н и я. Принадлежность описываемого вида к сем. Tortricidae в связи с недостаточной сохранностью бабочки не бесспорна. В пределах сем. Tortricidae мы сближаем описываемый вид с видами трибы Cochylini Guenée.

Tortricites skalskii Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь Dr. A. Skalski (Польша), специалиста по ископаемым чешуекрылым.

Голотип — ПИН, № 964/659, голова и фрагмент переднего крыла; паратип — ПИН, № 964/660, тело и крылья; балтийский янтарь.

Описание (рис. 9). Губные щупики короткие, плотно прижаты к голове. Хоботок длинный, спирально закручен. Усики несколько заходят за середину передних крыльев. Жилкование передних и задних крыльев полное, все жилки свободные. В передних крыльях ячейка ограничена очень тонкой жилкой; основания M_2 , M_3 и CuA_1 сильно сближены. В задних крыльях Sc оканчивается близ вершины крыла, R упирается в вершину крыла, M_3 и CuA_1 в основании сближены. Длина переднего крыла 6 мм. Размах крыльев 13 мм.

З а м е ч а н и я. Бабочка заключена в 2 осколках янтаря. Систематическое положение не ясно. Мы сближаем описываемый вид с видами трибы Laspeyresiini Hein.

НАДСЕМЕЙСТВО COSSOIDEA LEACH, 1815

СЕМЕЙСТВО COSSIDAE LEACH, 1815

Gurnetia Cockerell, 1921

Gurnetia durranti: Cockerell, 1921, p. 472; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия; Jarzembowski, 1980, p. 275–276. Принадлежность этого вида к Cossidae не бесспорна.

НАДСЕМЕЙСТВО ZYGAENOIDEA LATREILLE, 1809

СЕМЕЙСТВО ZYGAENIDAE LATREILLE, 1809

Zygaena Fabricius, 1775

Zygaena miocaenica: Reiss, 1936, S. 556; верхний миоцен; Рандекер Маар, ФРГ.

2.2.6.3. ИНФРАОТРЯД COLEOPHOROMORPHA HÜBNER, 1825

НАДСЕМЕЙСТВО COPROMORPHOIDEA HAMPSON, 1918

СЕМЕЙСТВО COPROMORPHIDAE HAMPSON, 1918

Copromorpha Meyrick, 1886

Copromorpha fossilis: Jarzembowski, 1980, p. 270; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия. По жилкованию и форме крыльев отпечаток практически идентичен *C. gypsota* Meyr.

СЕМЕЙСТВО XYLORYCTIDAE MEYRICK, 1890

Oegocniites Kusnezov, 1941

Oegocniites borisjaki Kusnezov. Gelechiidae: Кузнецов, 1941, с. 53; эоцен, балтийский янтарь. Сравнение жилкования этого вида с жилкованием тропических Xyloryctidae (Clarke, 1955) позволяет отнести его к указанному семейству. Широкие округленные крылья характерны также для сем. Oecophoridae, но у последних жилки M_3 и CuA_1 в задних крыльях всегда расставлены (Львовский, 1981).

НАДСЕМЕЙСТВО ELACHISTOIDEA BRUAND, 1850

СЕМЕЙСТВО ELACHISTIDAE BRUAND, 1850

Elachistites Kozlov, 1987

Сборный род; понимается как формальное объединение видов сем. Elachistidae, родовая принадлежность которых не ясна.

Elachistites inclusus Kozlov: Козлов, 1987б, с. 64; эоцен, балтийский янтарь.

Elachistites sukatshevae Kozlov: Козлов, 1987б, с. 66; эоцен, балтийский янтарь.

Microperittia Kozlov, 1987

Microperittia proboscifera Kozlov: Козлов, 1987б, с. 66; эоцен, балтийский янтарь.

Microperittia sp. Heliodinidae: Skalski, 1976b, p. 205; 1977, p. 13; эоцен, балтийский янтарь. Сравнение жилкования этого вида с жилкованием рецентных Heliodinidae (Skalski, 1977) и Elachistidae (Traugott-Olsen, Nielsen, 1977) позволяет с уверенностью отнести указанный вид к сем. Elachistidae, сблизив его с *M. proboscifera* Kozlov.

Palaeoelachista Kozlov, 1987

Palaeoelachista traugottolseni Kozlov: Козлов, 1987б, с. 67; эоцен, балтийский янтарь.

Praemendesia Kozlov, 1987

Praemendesia minima Kozlov: Козлов, 1987б, с. 67; эоцен, балтийский янтарь.

НАДСЕМЕЙСТВО COLEOPHOROIDEA HÜBNER, 1825

СЕМЕЙСТВО OECOPHORIDAE BRUAND, 1849

ПОДСЕМЕЙСТВО OECOPHORINAE BRUAND, 1849

Borkhausenites Rebel, 1934

Borkhausenites bachofeni: Rebel, 1934, S. 6; эоцен, балтийский янтарь. *Bachofen-Echt*, 1949, S. 141: фотография голотипа. Skalski, 1976a, p. 157; жилкование переднего крыла.

Epiborkhausenites Skalski, 1973

Epiborkhausenites obscurotrimaculatus: Skalski, 1973b, p. 154; эоцен, балтийский янтарь.

Glesseumeyrickia Kusnezov, 1941

Glesseumeyrickia henrikseni Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 48; эоцен, балтийский янтарь.

Neoborkhausenites Skalski, 1977

Neoborkhausenites incertella (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 158; эоцен, балтийский янтарь. *Neoborkhausenites*: Skalski, 1977, p. 20.

Oecophorinites Kozlov, gen. nov.

Сборный род обозначается нами как формальное объединение видов подсем. *Oecophorinae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Oecophorinites incolumnellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1934, S. 8; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophorinites angustipennellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, p. 179; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophorinites innominatus (Kusnezov). *Paraborkhausenites*: Кузнецов, 1941, с. 50; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophorinites vulneratellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 180; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophorinites implicatellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 180; эоцен, балтийский янтарь. Skalski, 1976a, p. 156; фотография голотипа.

Oecophorinites ingentellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 182; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophorinites crassellus (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 182; эоцен, балтийский янтарь.

Schiffermuelleria Hübner, 1825

Schiffermuelleria jantarica: Skalski, 1977, p. 17; эоцен, балтийский янтарь.

Paraborkhausenites Kusnezov, 1941

Paraborkhausenites vicinella (Rebel). *Borkhausenites*: Rebel, 1936, S. 181; эоцен, балтийский янтарь. *Paraborkhausenites*: Кузнецов, 1941, с. 49.

ПОДСЕМЕЙСТВО SYMMOCINAE GOZMÁNY, 1957

Microsymmocites Skalski, 1977

Microsymmocites kuznetzovi: Skalski, 1977, p. 19; эоцен, балтийский янтарь. Вид назван в честь Н.Я. Кузнецова, транскрипцию фамилии которого (N. Kusnezov) Скальский ошибочно заменил транскрипцией фамилии В.И. Кузнецова (Vl. Kuznetzov).

Symmocites Kusnezov, 1941

Symmocites rohdendorfi Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 56; эоцен, балтийский янтарь.

ПОДСЕМЕЙСТВО DEPRESSARIINAE MEYRICK, 1883

Depressariites Rebel, 1936

Род принимается нами как формальное объединение видов подсем. *Depressariinae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Depressariites levipalpellus: Rebel, 1936, S. 175; эоцен, балтийский янтарь.

Depressariites blastuliferellus: Rebel, 1936, S. 177; эоцен, балтийский янтарь.

Palaeodepressaria Skalski, 1979

Palaeodepressaria hannemanni: Skalski, 1979b, p. 101; эоцен, балтийский янтарь.

Oecophoridae incertae sedis

Oecophoridae: MacKay, 1969, p. 1174–1176; эоцен, балтийский янтарь (2 гусеницы).

2.6.6.4. ИНФРАОТРЯД PYRALOMORPHA LATREILLE, 1809

НАДСЕМЕЙСТВО PYRALOIDEA LATREILLE, 1809

СЕМЕЙСТВО PYRALIDAE LATREILLE, 1809

Glendotricha Kusnezov, 1941

Glendotricha olgae Kusnezov: Кузнецов, 1941, с. 65; эоцен, балтийский янтарь.

Pyralites Heer, 1856

Род принимается нами как формальное объединение видов сем. *Pyralidae*, родовая принадлежность которых не ясна.

Pyralites greesei: Jarzembowski, 1980, p. 276; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия.

Geometridites Kernbach, 1967

Род принимается нами как формальное объединение видов семейства Geometridae, родовая принадлежность которых не ясна.

Geometridites larentiformis: Jarzembowski, 1980, p. 278; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия.

Geometridites repens: Kernbach, 1967, S. 107; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ (гусеница).

Geometridites sp. *Hyperythria lutea* Cramer: Evers, 1907, S. 130; плейстоцен; копал Занзибара. Определение вида сомнительно. *Phalaenites proserpinus*: Heer, 1861, p. 153; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция; *pomen nudum*.

2.6.6.5. ИНФРАОТРЯД NOCTUOMORPHA LATREILLE, 1809

НАДСЕМЕЙСТВО NOCTUOIDEA LATREILLE, 1809

СЕМЕЙСТВО NOCTUIDAE LATREILLE, 1809

Noctuities Heer, 1849

Xyleutites: Кожанчиков, 1957, с. 676 (типовой вид *Xyleutites miocenicus* Kozhantshikov, 1957), *syn. nov.*

Сборный род принимается нами как формальное объединение видов сем. Noctuidae. Поскольку родовая принадлежность совок, как правило, не может быть определена по сохранившимся на отпечатках признакам, к этому роду мы относим всех известных ископаемых совок.

Noctuities caucasicus Kozlov, *sp. nov.*

Голотил — ПИН, № 254/175, переднее крыло. Ставропольский край, Вишневая балка, 18 км к З от Ставрополя, обн. № 4; караганский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 10; табл. III, фиг. 1). R_1 отходит от ячейки г—си посередине между основанием крыла и основанием ячейки г; длина общего стебля R_{3+4} равна длине свободных ветвей; R_2 отходит от ячейки г на уровне $3/4$ ее длины; поперечная жилка, замыкающая ячейку г—си, подходит к ячейке г на уровне $2/3$ ее длины. Длина крыла 16 мм. Размах крыльев 32–35 мм.

Сравнение. От описываемых ниже видов отличается меньшими размерами, формой ячейки г и расположением отходящих от нее жилок.

Noctuities effosa: Heer, 1949, S. 179; нижний миоцен; Радобой, Югославия.

Noctuities gersdorfi: Kernbach, 1967, S. 107; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ.

Noctuities haidingeri: Heer, 1849, S. 179; нижний миоцен; Радобой, Югославия.

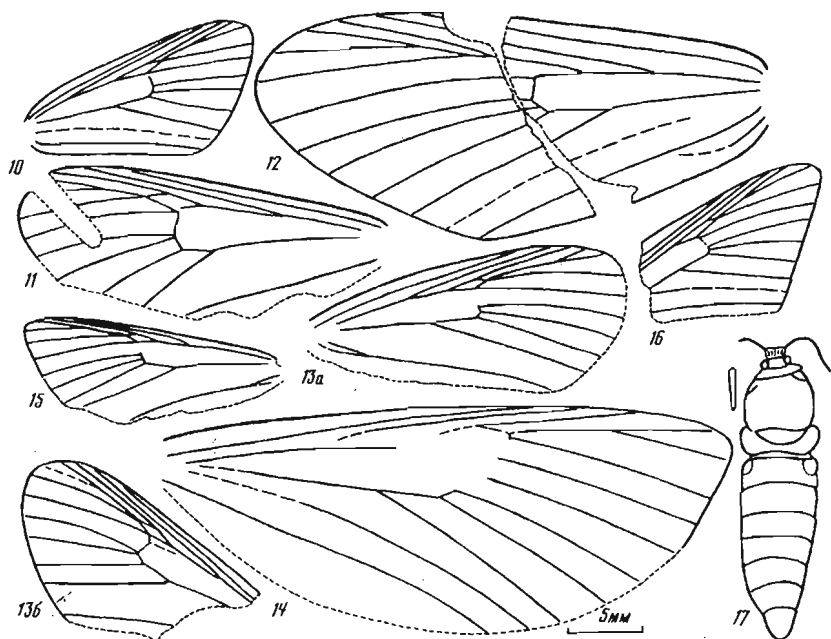


Рис. 10–17. Семейство Noctuidae из миоценовых отложений Ставропольского края
 10 – *Noctuities caucasicus* sp. nov., голотип ПИН № 254/175; 11 – *N. kaspievi* sp. nov., голотип ПИН № 254/2057; 12 – *N. kusnezovi* sp. nov., голотип ПИН № 254/1912; 13 – *N. kozhantshikovi* sp. nov. {а – голотип, ПИН № 254/166, б – паратип ПИН № 254/197}; 14 – *N. maximus* sp. nov., голотип ПИН № 254/178; 15 – *N. miocenictus* Kozh., голотип ПИН № 254/182; 16 – *N. stavoropolicus* sp. nov., голотип ПИН № 254/185; 17 – *Noctuities* sp., экз. ПИН № 254/201

Noctuities kaspievi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь Б.Ф. Каспиева, исследовавшего местонахождение "Вишневая балка".

Голотип – ПИН, № 254/2057, переднее крыло. Ставропольский край, Вишневая балка, 18 км к З от Ставрополя, обн. № 4; караганский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 11, табл. III, фиг. 2). R_1 отходит от ячейки г–си на уровне ее середины; R_2 отходит от ячейки г на уровне ее середины; длина общего стебля R_{3+4} вдвое меньше длины свободных ветвей; поперечная жилка, замыкающая ячейку г–си, изогнута под прямым углом в месте впадения в нее жилки M_1 ; CuA_2 отходит от ячейки г–си на уровне основания ячейки г. Длина крыла 25 мм, размах крыльев 52–55 мм.

Сравнение. От других описываемых видов хорошо отличается впадением M_1 в поперечную жилку несколько ниже ячейки г.

Noctuites kusnezovi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь известного лепидоптеролога Н.Я. Кузнецова.

Голотип — ПИН, № 254/1912, переднее крыло. Ставропольский край, станица Темнолесская, 18 км к З от Ставрополя; чокракский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 12; табл. III, фиг. 3). R_1 отходит от ячейки г—си на уровне ее середины; общий стебель R_{3+4} в 4—5 раз короче свободных ветвей; CuA_2 отходит от ячейки г—си на уровне середины расстояния между основаниями жилки R_1 и ячейки г. Длина крыла 35 мм, размах крыльев 72—76 мм.

Сравнение. От всех описываемых видов хорошо отличается крупными размерами, а от более крупного *N. maximus* sp. nov. — соотношением длин общего стебля и свободных ветвей жилок R_{3+4} .

Noctuites kozhantshikovi Kozlov, sp. nov.

Название вида в честь известного лепидоптеролога И.В. Кожанчикова.

Голотип — ПИН, № 254/166, переднее крыло. Паратип — ПИН, № 254/197, апикальная половина переднего крыла. Ставропольский край, Вишневая балка, 18 км к З от Ставрополя, обн. № 4: караганский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 13, табл. III, фиг. 4—5). R_2 отходит от ячейки г на уровне отхождения от нее жилки M_1 или несколько апикальнее; длина общего стебля R_{3+4} в 1,5 раза превышает длину свободных ветвей. Длина крыла 22—24 мм, размах крыльев 45—50 мм.

Сравнение. Близок к *N. miocenicus* Kozh., от которого отличается местом отхождения R_2 от ячейки г и соотношением длин общего стебля и свободных ветвей R_{3+4} .

Noctuites maximus Kozlov, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 254/178, переднее крыло. Ставропольский край, станица Темнолесская, 18 км к З от Ставрополя, слой X; чокракский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 14; табл. IV, фиг. 2—3). Длина общего стебля R_{3+4} равна длине свободных ветвей; жилки R_{3+4} и R_5 в основании расставлены. Длина крыла 40 мм, размах крыльев 80—85 мм.

Сравнение. От всех видов сборного рода *Noctuites* Heer отличается крупными размерами и разобщенностью оснований R_{3+4} и R_5 .

Noctuites miocenicus (Kozhantshikov, 1957), comb. nov.

Xyleutites, Cossidae: Кожанчиков, 1957, с. 676. Описывая отпечаток, И.В. Кожанчиков отнес его к сем. Cossidae на основании наличия медиального ствола и вставочной ячейки в переднем крыле. Однако изучение голотипа (рис. 15; табл. IV, фиг. 1) показало, что за медиальный ствол была принята медиальная складка (sm), хорошо развитая в передних крыльях современных совок. Пересмотр признаков, в частности

расположения жилок R_3 и R_4 на общем стебле, и сравнение с другими миоценовыми чешуекрыльями позволяют отнести указанный отпечаток к сем. Noctuidae.

Noctuities radobojana: Handlirsch, 1906, S. 924; нижний миоцен; Радобой, Югославия; nomen dubium.

Noctuities stavropolicus Kozlov, sp. nov.

Голотип — ПИН, № 254/185, апикальная часть переднего крыла. Ставропольский край, станица Темнолесская, 18 км к З от Ставрополя, слой X; чокракский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 16; табл. IV, фиг. 4). R_2 отходит от ячейки r на уровне $3/5$ ее длины; общий стебель R_{3+4} в 2 раза короче свободных ветвей; M_1 впадает в поперечную жилку на уровне $2/5$ длины ячейки r ; CuA_2 отходит от ячейки g — cu несколько базальнее основания ячейки g . Длина крыла 20 мм, размах крыльев 42—45 мм.

Сравнение. От описываемых выше видов отличается размерами, формой ячейки g и местами отхождения от нее жилок.

Noctuities sp.

Материал, ПИН, № 254/201, тело бабочки. Ставропольский край, станица Темнолесская, 18 км к З от Ставрополя, слой X; чокракский горизонт, средний миоцен.

Описание (рис. 17; табл. IV, фиг. 5). Усики нитевидные. Мезонотум округлый, скутоскутеллярный шов прямой; метанотум вогнут по переднему краю, его длина в средней части составляет $1/3$ длины мезонотума. 1-й сегмент брюшка, по-видимому, с тимпанальными органами. Длина тела 19 мм.

Замечания. Поскольку у всех описанных выше видов сохранились только крылья, мы не имеем возможности сопоставить с ними отпечаток тела и воздерживаемся от отнесения этого отпечатка к какому-либо виду.

Noctuities sp. Noctuidae: Gall, Tiffney, 1983, p. 507; свита Мэгоги, кампан, верхний мел; восток Северной Америки. Хорошо сохранившееся яйцо.

СЕМЕЙСТВО SYNTOMIDAE HERRICH-SCHAEFFER, 1847

Oligamatites Kusnezov, 1928

Oligamatites martynovi Kusnezov: Кузнецов, 1928, с. 431; средний олигоцен; Ашутас, Казахская ССР.

Pseudonaclia Butler, 1876

Pseudonaclia puella Boisduval: Zeuner, 1943, p. 144; поздний плейстоцен; копал Занзибара. Ископаемая находка рецентного вида.

НАДСЕМЕЙСТВО NOTODONTOIDEA VOISDUVAL, 1837

СЕМЕЙСТВО NOTODONTIDAE VOISDUVAL, 1837

Cerurites Kernbach, 1967

Cerurites wagneri: Kernbach, 1967, S. 107; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ. Полный отпечаток бабочки с сохранившимся рисунком передних крыльев.

2.6.6.6. ИНФРАОТРЯД BOMBYCOMORPHA LATREILLE, 1802–1803

НАДСЕМЕЙСТВО SPHINGOIDEA LATREILLE, 1802–1803

СЕМЕЙСТВО SPHINGIDAE LATREILLE, 1802–1803

Sphingidae: Zeuner, 1931, S. 311–313; верхний миоцен; Бёттинген, ФРГ. Хорошо сохранившийся отпечаток гусеницы.

НАДСЕМЕЙСТВО BOMBYCOIDEA LATREILLE, 1802–1803

СЕМЕЙСТВО SATURNIIDAE VOISDUVAL, 1837

Aglia Ochsenheimer, 1810

Aglia tau Linnaeus: Lindberg, 1900, p. 235; плейстоцен; Финляндия; Koronen, Nuorteva, 1973, p. 34. Ископаемая находка гусеницы рецентного вида.

2.6.6.7. ИНФРАОТРЯД PAPILIONOMORPHA LAICHARTING, 1781

НАДСЕМЕЙСТВО HESPERIOIDEA LATREILLE, 1809

СЕМЕЙСТВО HESPERIIDAE LATREILLE, 1809

Pamphilites Scudder, 1875

Pamphilites abdita: Scudder, 1875, p. 68; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Thanaites Scudder, 1875

Thanaites vetulinus (Heyden). *Vanessa*: Heyden, 1859, S. 12; нижний миоцен; Ротг, ФРГ; *Thanaites*: Scudder, 1875, p. 62.

НАДСЕМЕЙСТВО PAPILIONOIDEA LEACH, 1815

СЕМЕЙСТВО PAPILIONIDAE LEACH, 1815

Doritites Rebel, 1898

Doritites bosniaskii: Rebel, 1898, S. 740; верхний миоцен, Габбро, Италия. *Luehdorfia*: Demoulin, 1975, p. 98.

Papilio Linnaeus, 1758

Papilio cf. *maackii* Ménétriés: Fujiyama, 1968, p. 87; плейстоцен; Сиоба-ра, Хонсю, Япония.

Praepapilio Durden et Rose, 1978

Praepapilio colorado: Durden, Rose, 1978, p. 6; средний эоцен; Колорадо, США.

Praepapilio gracilis: Durden, Rose, 1978, p. 11; средний эоцен; Колорадо, США.

Thaites Scudder, 1875

Thaites ruminianus Scudder, 1875. *Thaites ruminiana* Heer: Heer, 1861, p. 153, 205; *nomen nudum*; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция; Scudder, 1875, p. 60–62, (первоописание); Demoulin, 1975, p. 98.

С Е М Е Й С Т В О PIERIDAE DUPONCHEL, 1832

Belenois Hübner, 1825

Belenois crawshayi Butler: Zeuner, 1942, p. 415; плейстоцен; копал Занзибара. Ископаемая находка рецентного вида.

Coliates Scudder, 1975

Coliates proserpina: Scudder, 1875, p. 52; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция; Zeuner, 1942, p. 414.

Miopieris Zeuner, 1942

Miopieris talboti: Zeuner, 1942, p. 409; верхний миоцен; Рандекер Маар, ФРГ.

Oligodonta Brown, 1976

Oligodonta florissantensis: Brown, 1976; нижний–средний олигоцен; Флориссант, США.

Pierites Heer, 1849

Род принимается нами как формальное объединение видов сем. Pieridae, родовая принадлежность которых не ясна.

Pierites sp. *Aporia crataegi* L.: Kernbach, 1967, S. 108; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ. *Aporia* sp., *villeicht crataegi* L.: Branscheid, 1968, S. 41. Отпечатки переднего и заднего крыльев по жилкованию и размерам соответствуют таковым *Aporia crataegi* L., но могут быть приписаны также и некоторым другим видам белянок из подсем. Pierinae и Coliadae. Мы считаем отнесение отпечатков к рецентному виду *A. crataegi* L. недостаточно обоснованным.

Pontia Fabricius in Illiger, 1807

Pontia freyeri (Heer): *Pierites*: Heer, 1849, S. 182; нижний миоцен; Радобой, Югославия. *Pontia*: Scudder, 1875, p. 53–56.

Stolopsyche Scudder, 1889

Stolopsyche libytheoides: Scudder, 1889, p. 468; нижний–средний олигоцен, Флориссант, США.

СЕМЕЙСТВО SATYRIDAE BOISDUVAL, 1833

Lethites Scudder, 1875

Lethites reynesii (Scudder). Satyrites: Scudder, 1872, p. 74; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция. *Lethites*: Scudder, 1875, p. 34—40.

Mylothrites Scudder, 1875

Mylothrites pluto (Heer). *Vanessa*: Heer, 1849, S. 179; нижний миоцен; Радобой, Югославия. *Mylothrites*: Scudder, 1875, p. 44; Pongrácz, 1928, S. 152. Pieridae: Zeuner, 1942, p. 414. Отнесение к одному виду разобщенных переднего и заднего крыльев (Heer, 1849) является необоснованным.

СЕМЕЙСТВО LIBYTHEIDAE BOISDUVAL, 1829

Prolibythea Scudder, 1889

Prolibythea vagabunda: Scudder, 1889, p. 465; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США.

Barbarothea Scudder, 1892

Barbarothea florissanti: Scudder, 1892, p. 23; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США.

СЕМЕЙСТВО NYMPHALIDAE SWAINSON, 1827

Apanthesis Scudder, 1889

Apanthesis leuce: Scudder, 1889, p. 461; нижний—средний олигоцен, Флориссант, США.

Chlorippe Doubleday, 1844

Chlorippe wilmatae: Cockerell, 1907b, p. 361; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США.

Jupiteria Scudder, 1889

Jupiteria charon: Scudder, 1889, p. 450; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США.

Lithodryas Cockerell, 1909

Lithopsyche: Scudder, 1889, p. 454 (non *Lithopsyche* Butler, 1889). *Lithodryas*: Cockerell, 1909, p. 79.

Lithodryas styx (Scudder). *Lithopsyche*: Scudder, 1889, p. 454; нижний—средний олигоцен, Флориссант, США.

Neorinopsis Butler, 1873

Neorinopsis sepulta (Boisduval). *Cylo*: Boisduval, 1840, p. 371; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция. *Neorinopsis*: Butler, 1873, p. 127; Scudder, 1875, p. 9.

Nymphalites Scudder, 1889

Род понимается нами как формальное объединение видов сем. Nymphalidae, родовая принадлежность которых не ясна.

Nymphalites atavus (Charpentier). *Sphinx*: Charpentier, 1843, p. 408; нижний миоцен; Радобой, Югославия. *Vanessa atavina*: Heer, 1849, S. 177. *Eugonia*: Scudder, 1875, p. 40—44.

Nymphalites obscurum: Scudder, 1889, p. 457; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США.

Nymphalites scudderi Beutenmüller et Cockerell: Cockerell, 1908, p. 67; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США.

Nymphalites zeuneri Jarzembowski, 1980. *Lithosia* sp.: Woodward, 1879, p. 344; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия; Handlirsch, 1907, S. 923. *Euthalia*: Zeuner, 1960, p. 310. *Nymphalites zeuneri*: Jarzembowski, 1980, p. 279.

Nymphalites sp. *Apaturidi*: Zeuner, 1931, S. 310—311; верхний миоцен; Бёттинген, ФРГ. Хорошо сохранившийся отпечаток гусеницы. *Nymphalidarum* gen. et sp. (?): Zeuner, 1931, S. 309—310; верхний миоцен; Бёттинген, ФРГ. Отпечаток гусеницы.

Prodryas Scudder, 1889

Prodryas persephone: Scudder, 1889, p. 443; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США.

Vanessa Fabricius in Illiger, 1807

Vanessa sp. *Pyramis fossilis*: Nekrutenko, 1965b, p. 156; чокракский горизонт, средний миоцен; Ставропольский край; *nomen conditionalis*. Видовое название непригодно согласно ст. 15 ICZN.

Aglais Dalman, 1816

Aglais karaganica (Nekrutenko). *Vanessa*: Некрутенко, 1965, с. 97; чокракский горизонт, средний миоцен; Ставропольский край; Nekrutenko, 1965b, p. 153.

СЕМЕЙСТВО LYCAENIDAE LEACH (1815)

Aquisextana Theobald, 1937

Aquisextana irenaei: Theobald, 1937, p. 160; нижний олигоцен, Экс-ан-Прованс, Франция.

Lithopsyche Butler, 1889

Geometroidea, *Euchemidae*: Butler, 1889, p. 294; *Lycaenidae*, *Riodininae*: Jarzembowski, 1980, p. 283.

Lithopsyche antiqua: Butler, 1889, p. 294; бембриджские слои, нижний олигоцен; о-в Уайт, Англия.

Lycaenites Rebel, 1898

Род принимается нами как формальное объединение видов сем. Lycaenidae, родовая принадлежность которых не ясна.

Lycaenites gabbroensis: Rebel, 1898, S. 742; верхний миоцен; Габбро, Италия.

Rhiodinella Durden et Rose, 1978

Rhiodinella nympha: Durden, Rose, 1978, p. 17; свита Грин-Ривер, средний эоцен; Колорадо, США.

2.6.7. PAPILIONIDA INCERTAE SEDIS

В эту группу мы включаем сведения о таксонах, описанных по фрагментарному материалу либо недостаточно подробно, так что установить их принадлежность какому-либо определенному семейству чешуекрылых не представляется возможным. Список составлен в алфавитном порядке оригинальных названий объектов.

Anybia cuprella Rebel (Elachistidae s.l.): Rebel, 1934, S. 9; эоцен, балтийский янтарь. По первоописанию вид можно отнести к инфраотряду Coleophomomorpha.

Archaeolepis mane Whalley (Archaeolepidae): Whalley, 1985, p. 160; нижний лias, Англия. Принадлежность единственного фрагмента крыла чешуекрылому нельзя считать однозначно определенной; систематическое положение не ясно.

Arctiites deletus Rebel (Arctiidae): Rebel, 1898, S. 732; верхний миоцен, Габбро, Италия. Неопределимый отпечаток; отнесение к Arctiidae произвольно.

Argyresthites Rebel (Argyresthiidae): Rebel, 1934, S. 5; отнесение рода к Argyresthiidae и объединение в нем двух нижеперечисленных видов произвольно: признаки жилкования крыльев и строения ротового аппарата не согласуются ни между собой, ни с диагнозом указанного семейства.

Argyresthites succinella Rebel (Argyresthiidae): Rebel, 1934, S. 5; эоцен, балтийский янтарь. См. *Argyresthites* Rebel.

Argyresthites balticella Rebel (Argyresthiidae): Rebel, 1936, S. 175; эоцен, балтийский янтарь. См. *Argyresthites* Rebel.

Bombycites buechii Heer (Bombycoidea): Heer, 1865, p. 397; верхний миоцен, Энинген, ФРГ. Недиагностируемый отпечаток гусеницы.

Bombycites oeningensis Heer (Bombycoidea): Heer, 1849, S. 179; верхний миоцен, Энинген, ФРГ. Два брюшка с фрагментами крыльев.

Charidea metis Dalman (Zygaenidae): Dalman, 1826, p. 407; копал (без более точных указаний). Вид может быть отнесен как к Zygaenidae, так и к Syntomidae.

Chionaeomopsis quadrifasciatus Cockerell et LeVeque (Oecophoridae): Cockerell, LeVeque, 1931, P. 355; свита Грин-Ривер, средний эоцен, Колорадо, США. *Atteva* (Yponomeutidae): Forbes, 1931, p. 480. На оригинальном рисунке, по-видимому, следует исправить обозначения жилок: m на R₅, Cu? на M₃. R₃ и R₄ на общем стебле не встречаются у Tortricidae и Yponomeutidae; такое расположение жилок отмечено у Amphibatinae

(Oecophoridae), заметно отличающихся от указанного вида формой крыла и особенностями жилкования. Отнесение к Oecophoridae произвольно.

Eriocraniites hercynicus Kernbach (Eriocraniidae): Kernbach, 1967, S. 104; плиоцен, Виллерсхаузен, ФРГ. Размах крыльев современных Eriocraniidae не превышает 16 мм (обычно 9–13 мм); отнесение к этому семейству вида с размахом крыльев 19–20 мм нуждается в дополнительном обосновании. Опубликованная фотография не позволяет рассмотреть жилкование крыла.

Eristalis lapideus Scudder (Syrphidae, Muscida): Scudder, 1877, p. 765; 1890, p. 558, pl. 5, fig. 48. Судя по изображению, плохо сохранившийся отпечаток ночной бабочки.

Ethmia mortuella (Scudder). Pseudocladia (Ethmiidae): Scudder, 1890, p. 603; нижний—средний олигоцен, Флориссант, США. Этот вид может быть отнесен как к сем. Ethmiidae, так и к сем. Oecophoridae.

Gallerites keleri Kernbach (Pupalidae): Kernbach, 1967, S. 106; плиоцен, Виллерсхаузен, ФРГ. Плохое качество фотографии и явная неполнота описания затрудняют определение систематического положения.

Gelechioidea, species A: Jarzembowski, 1980, p. 269; бембриджские слои, олигоцен, о-в Уайт, Англия. Отпечаток не содержит никаких диагностических признаков.

Gelechioideorum, gen. et sp. 1 et 2: Кузнецов, 1941, с. 59–60; эоцен, балтийский янтарь. Эти виды относятся к инфраотряду Coleophoromorpha.

Geometridites jordani Kernbach (Geometridae): Kernbach, 1967, S. 107; плиоцен, Виллерсхаузен, ФРГ. Принадлежность описанного фрагмента крыла к сем. Geometridae вызывает сомнение; скорее, это крыло булавоусой бабочки.

Hexerites primalis Cockerell (Thyrididae): Cockerell, 1933, p. 480; эоцен; Колорадо, США. Качество фотографии и неполнота описания не позволяют установить систематическую принадлежность отпечатка.

Hydriomena protrita Cockerell (Geometridae): Cockerell, 1922, p. 1; нижний—средний олигоцен; Флориссант, Колорадо, США. Отнесение к Geometridae не обосновано.

Incurvariidae: Whalley, 1978, p. 77; ?апт, нижний мел; ливанский янтарь. Семейство определено по крыловым чешуйкам; определение нуждается в подтверждении.

Macropteridoptera: Theobald, 1937b, p. 132; олигоцен; Гард, Франция. Плохо сохранившийся отпечаток.

Micropterix sp. (Micropterigidae): Kühne, Kubig, Schlüter, 1973, S. 62; сеноман, верхний мел; Дюрталь, Франция; Schlüter, 1974, S. 253; Skalski, 1976a, p. 162; Schlüter, 1978, Taf. 6. Принадлежность описанных чешуек не ясна.

Nocticulidae: Kinzelbach, 1970, S. 93; средний эоцен; Мессель, ФРГ. Мина на листе Moraceae. Sittig, 1927, S. 350; нижний олигоцен; Зальцхаузен, ФРГ. Мина на листе неизвестного растения. Принадлежность обеих мин бабочкам сомнительна.

Noctuidae: Theobald, 1937b, p. 163, Taf. III, fig. 20; олигоцен; Клейн-кемб, Эльзас, ФРГ. Описания нет.

Noctuites deperditus Heer (Noctuidae): Heer, 1856, S. 30; нижний оли-

гоцен; Экс-ан-Прованс, Франция. Возможно, что изображенный отпечаток вообще не относится к чешуекрылым.

Noctuites incertissimus Oustalet (Noctuidae): Oustalet, 1870, p. 158; средний олигоцен; Жерговия, Франция. Отнесение к Noctuidae произвольно.

Opnerites macroceraticus Oppenheim (Lymantriidae): Oppenheim, 1885, S. 347; нижний миоцен; Ротг. ФРГ. Отнесение к Lymantriidae произвольно.

Phalaena geometra Bloch (Geometridae): Bloch, 1776, S. 180; копал (без более точного указания). Отнесение к Geometridae произвольно.

Phalaenites crenata Heer (Geometridae): Heer, 1849, S. 180; нижний миоцен; Радобой, Югославия; Pongrác, 1928, S. 152. Отнесение к пяденицам не обосновано.

Phalaenites obsoleta Heer (Geometridae): Heer, 1849, S. 180; нижний миоцен; Радобой, Югославия. Систематическое положение не ясно.

Phylledestes vorax Cockerell (?Nymphalidae): Cockerell, 1907a, p. 187; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США. Отпечаток гусеницы Macrolepidoptera.

Phyllocnistis sp. (Phyllocnistidae): Hickey, Hodges, 1975, p. 719; свита Уинд-Ривер, нижний эоцен; перевал Шеридан, Вайоминг, США. Мина на листе *Cedrela* sp. (Meliaceae). Отнесение к Phyllocnistidae возможно, но не однозначно.

Psychidae: Pongrác, 1928, S. 152; нижний миоцен; Радобой, Югославия. Отпечаток бабочки плохой сохранности; отнесение к Psychidae произвольно.

Pyralites obscurus Heer (Pyralidae): Heer, 1856, S. 30; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция. Плохо сохранившийся отпечаток; отнесение к Pyralidae произвольно.

Satyrites incertus Daudet (Satyridae): Daudet, 1876, p. 423; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция. Отпечаток гусеницы. Возможно, вообще не имеет отношения к насекомым, представляя собой отпечаток шишки голосеменного (Nel, Nel, 1985).

Sphingidae: George, 1952, S. 88; средний олигоцен; Соляной Кряж, Пакистан. Одна удлиненная чешуйка; отнесение к Sphingidae произвольно.

Sphingidites weidneri Kernbach (Sphingidae): Kernbach, 1967, S. 108; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ. Нечеткий отпечаток гусеницы.

Tineidae: Menge, 1856, S. 29; эоцен, балтийский янтарь. Tineidae, species A: Jarzembowski, 1980, p. 269; бембриджские слои, олигоцен; о-в Уайт, Англия. Отнесение обоих видов к Tineidae произвольно.

Tineites crystalli Kawall (Tineidae): Kawall, 1876, p. 171; возраст неизвестен; Уфалей, Средний Урал. Несколько мелких гусениц в кристалле горного хрусталя (!). Отнесение к Tineidae произвольно.

Tortricidae: Menge, 1856, S. 28–29; эоцен, балтийский янтарь. Отнесение к Tortricidae произвольно.

Tortrix destructus Cockerell (Tortricidae): Cockerell, 1916, p. 98; нижний—средний олигоцен; Флориссант, США. Отнесение к Tortricidae произвольно.

Ypsolophus insignis Germar (Plutellidae): Germar, 1837, Taf. 20; нижний миоцен; окрестности Бонна, ФРГ. Отнесение к Plutellidae произвольно; инфраотряд Coleophoromorpha.

2.6.8. УКАЗАНИЯ НА PAPILIONIDA

Под указанием мы понимаем упоминание об обнаружении ископаемых чешуекрылых, не сопровождающееся описанием или рисунком. Все указания в списке расположены в алфавитном порядке. Не включены указания на находки остатков бабочек, не сопровождающиеся никакими сведениями об их систематическом положении.

Androgynus neander Plötz (Hesperiidae): Skalski, 1976b, p. 199; плейстоцен; копал Занзибара.

Arctia (Arctiidae): Klebs, 1890, S. 270; эоцен, балтийский янтарь.

Arctiidae: Kernbach, 1967, S. 107; плиоцен; Виллерсхаузен, ФРГ.

Bombux: Serres, 1829, p. 230; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Charaxes candiopo Godt (Nymphalidae): Skalski, 1976b, p. 198; плейстоцен; копал Занзибара. Ископаемая находка рецентного вида.

Cosmopterigidae: Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

Cossus: Serres, 1829, p. 230; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Deilephila sp. (Sphingidae): Theobald, 1934, p. 281; нижний олигоцен; Села, Франция.

Ectoedemia Busck (Nepticulidae): Skalski, 1976b, p. 199; эоцен, балтийский янтарь.

Eriocraniella sp. (Eriocraniidae): Opler, 1973, p. 1321; средний миоцен; Невада, США.

Мины на *Quercus simulans* (Fagaceae).

Ethmiidae: Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

Evetria resinella L. (Tortricidae): Koponen, Nuorteva, 1973, p. 34; плейстоцен, Финляндия. Ископаемая находка рецентного вида.

Gelechiidae: Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

Heliozelidae: Skalski, 1976b; p. 199; эоцен, балтийский янтарь.

Incurvariidae: Skalski, 1979d, p. 63; хетская свита, верхний сантон; ретинит Янтардаха, Таймыр.

Johanssonia Bork. (Nepticulidae): Skalski, 1976b, p. 199; эоцен, балтийский янтарь.

Junonia sp. (Satyridae): Evers, 1907, p. 132; плейстоцен; копал Занзибара.

Lipariden—Raupe (Lymantriidae): Evers, 1907, S. 132; плейстоцен; копал Занзибара.

Lithocolletis acerella Clem. (Gracillariidae): Chambers, 1882, p. 529; верхний мел, группа Дакота; Канзас, США. Мина на листе "*Acer*" sp. Определение современного вида чрезвычайно сомнительно.

Micropterigidae: Tillyard, 1926, p. 410; эоцен, балтийский янтарь.

Mnesarchaeidae: Жерихин, Сукачева, 1973, с. 20; хетская свита, верхний сантон; ретинит Янтардаха, Таймыр. Skalski, 1979d, p. 63.

Oecophoridae: Hurd, Smith, Durham, 1962, p. 110; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

Phalaena (Geometridae): Curtis, 1829, p. 295; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Phyllocnistis liriodendronella Clem. (Phyllocnistidae): Chambers, 1882, p. 529; верхний мел, группа Дакота; Канзас, США. Мина на листе "*Magnolia*" sp. Определение современного вида чрезвычайно сомнительно.

Precis sp. (Nymphalidae): Evers, 1907, S. 130; плейстоцен; копал Занзибара.

Psychidae: Lewis, 1976, p. 345; олигоцен; Монтана, США.

Pyrallidae: Hiura, Miyatake, 1974, p. 389; плейстоцен; Мидзунами, о-в Хонсю, Япония.

Rhrobota sp. (Tortricidae): Skalski, 1976b, p. 203; копал (без более точных указаний).

Satyrus (Satyridae): Serres, 1829, p. 230; н. олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Sesia (Sesiidae): Serres, 1829, p. 230; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Sphinx: Berendt, 1830, p. 37; эоцен, балтийский янтарь.

Sphinx (Sphingidae): Schöberlin, 1888, S. 69; верхний миоцен; Энинген, ФРГ (гусеница).

Tineidae: Hurd, Smith, Durham, 1962, p. 110; Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен, Чьяпас, мексиканский янтарь.

Tineoidea: Жерихин, 1980б, с. 67; коньяк, нижняя часть хетской свиты; ретинит, Романиха, Таймыр. Неописанный фрагмент бабочки; определение А. Скальского.

Tortricidae: Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

Triphena (Noctuidae): Gervais, 1877, p. 68; олигоцен; Керси, Франция (куколка).

Zygaena (Zygaenidae): Serres, 1829, p. 230; нижний олигоцен; Экс-ан-Прованс, Франция.

Walshidae: Skalski, 1976b, p. 199; верхний олигоцен—нижний миоцен; Чьяпас, мексиканский янтарь.

2.7. ТАКСОНЫ, ОШИБОЧНО ОТНЕСЕННЫЕ К PAPILIONIDA

Archipsyche eichstaettensis: Handlirsch, 1906, S. 624: Cimicida, Palaeontinidae.

Beloptesis gigantea (Weyenberg, 1874): Handlirsch, 1906, S. 625: Cimicida, Palaeontinidae.

Beloptesis oppenheimi: Handlirsch, 1906, S. 625: Cimicida, Palaeontinidae.

Breyeria borinensis (Borre, 1875): Wallace, 1879, p. 501, 582 (цит. по: Scudder, 1891):

Dictyonaurida, Breyeriidae.

Curvicubitidae (единственный род и вид Curvicubitus triassicus); Hong, 1984, p. 783: Cimicida (Д.Е. Щербаков, лич. сообщ.)

Cyllonium boisduvalianum: Westwood, 1854, p. 387: Cimicida, Palaeontinidae.

Cyllonium hewistonianum: Westwood, 1854, p. 390: Cimicida, Palaeontinidae.

Eocicada lameeri: Handlirsch, 1906, S. 627: Cimicida, Palaeontinidae.

Eocicada microcephala: Oppenheim, 1888, S. 229: Cimicida, Palaeontinidae.

Eocoronidae (единственный род и вид Eocorona iani); Tindale, 1980, p. 270: Phryganeida, Protorhyacophilidae Riek, 1955; Protorhyacophila iani (Tindale) (Сукачева, 1980, с. 9).

Eoneura (подотряд Papilionida с единственным семейством, родом и видом Eoseotidae, Eoses triassica); Tindale, 1945, p. 39, триас: Panorpida, Permochoristidae, Mesochorista proavitella Tillyard, 1916 (Riek, 1955; Сукачева, 1980, с. 9; Wilmann, 1984, p. 232).

Fabellovena (3 вида): Oppenheim, 1885, S. 344, юра: Vespida, Myrmiciidae, Myrmicium Westwood, 1854 (Мaa, 1949, p. 17).

Limacodites mesozoicus: Handlirsch, 1906, S. 662: Cimicida, Palaeontinidae.

Micropterigidae indet.: Barthel, Hetzer, 1982, S. 333: Phrygaenida (И.Д. Сукачева, лич. сообщ.).

Pachypsyche vidali: Meunier, 1902, p. 9; Cimicida, Palaeontinidae.

Palaeocossus jurassicus: Oppenheim, 1885, S. 333: Cimicida, Palaeontinidae.

Palaeontina oolitica: Butler, 1873, p. 126: Cimicida, Palaeontinidae.

Palaeontinidae: Handlirsch, 1906, S. 618: Cimicida (Tillyard, 1921, p. 283).

Paratrachoptera: Riek, 1976: Panorpida, subordo Paratrachoptera. Рик (Riek, 1976) считал Paratrachoptera подотрядом Papilionida, что противоречит диагнозу чешуекрылых. Обычно эта группа рассматривается как отдельный отряд (Родендорф, 1977) или подотряд скорпионниц (Сукачева, 1980).

Phragmatoecites damesii: Oppenheim, 1885, S. 323: Cimicida, Palaeontinidae.

Prolystra lithographica: Oppenheim, 1888, S. 228: Cimicida, Palaeontinidae.

Protopsyche braueri: Handlirsch, 1906, S. 623: Cimicida, Palaeontinidae.

Pseudosirex darwini: Weyenberg, 1873, S. 238: Vespida, Myrmiciidae, Myrmicium schroeteri (Germar, 1839) (Carpenter, 1932, p. 125; Maa, 1949, p. 17).

Rhipidorabds (3 вида): Oppenheim, 1885, S. 344: Vespida, Myrmiciidae, Myrmicium Westwood, 1854 (Мaa, 1949, p. 17).

Sphinx schroeteri: Germar, 1839, S. 210: Vespida, Myrmiciidae, Myrmicium schroeteri (Germar, 1839) (Мaa, 1949, p. 17).

Sphinx schelleni: Weyenberg, 1869, p. 261: Vespida, Myrmiciidae, Myrmicium schroeteri (Germar, 1839) (Carpenter, 1932, p. 125; Maa, 1949, p. 17).

Tineites lithophilus: Germar, 1842, S. 88–89: Termitida (Hagen, 1862, p. 107).

2.8. ИСХОДНЫЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Установление исходного плана строения какой-либо группы организмов — классическая проблема, лежащая на стыке филогенетики, сравнительной анатомии и палеонтологии. Ее решение входит в сферу компетенции сравнительной анатомии и служит основой для создания естественной системы организмов, для установления их филогенетических связей. "Разделение целого на части и описание их взаимной связи составляет предмет тектологии; синтез целого, обратное его построение из частей, составляет предмет архитектоники" (Беклемишев, 1952, с. 19). Применительно к отряду чешуекрылых достаточно подробно разработана только архитектоника гениталий самцов (Birket-Smith, 1974; Кузнецов, Стекольников, 1978); исследования других систем органов находятся в лучшем случае на тектологическом уровне. Попытка реконструкции исходного плана строения чешуекрылых недавно была предпринята Кристенсенем (Kristensen, 1984), который, однако, не использовал имеющиеся палеонтологические материалы. Мы рассмотрим те черты исходного плана строения бабочек, которые могут быть установлены на ископаемом материале.

Размеры. Специально вопрос о размерах гипотетического предка чешуекрылых ранее не обсуждался. Отметим, что у современных чешуекрылых из наиболее примитивных семейств наблюдается достаточно большой размах размерной изменчивости — от 3 (моли-малютки) до 100 и более (тонкопряды) миллиметров в размахе крыльев. Вместе с тем наиболее древние (юрские и нижнемеловые) чешуекрылые представлены видами с размахом крыльев 10–15 мм. По-видимому, этот факт нельзя объяснить тафономическими искажениями; наоборот, крупные размеры способствуют захоронению насекомых в осадочных породах.

Косвенным, но достаточно важным указанием на относительно небольшие размеры предковых форм отряда чешуекрылых является чрезвычайно раннее и, по-видимому, быстрое возникновение у чешуекрылых минирующего образа жизни гусениц. Наличие у самки *Undopterix sukatshevae* Skalski режущего яйцеклада позволяет предположить, что гусеницы этого вида, подобно гусеницам современных *Eriocraniidae*, минировали листья древесных растений. Наличие богатой фауны минеров в дуроне подтверждается приведенными выше описаниями мин 5 видов *Nepiculidae* и 1 вида *Bucculatricidae* из Кызыл-Джара. На обилие в позднем мелу чешуекрылых-минеров указывает также высокая численность их паразитов в сенонских смолах Таймыра (Расницын, 1975). Вместе с тем очевидно, что ключевой преадаптацией для перехода гусениц к минированию тканей листа являются незначительные размеры тела насекомого. Показано, что относительное число видов с минирующим образом жизни гусениц коррелятивно связано с размерами бабочек и крайне незначительно в тех семействах, где размах крыльев в среднем больше 12–15 мм (Ivinskis, Pakalniškis, Puplėsis, 1985).

Исходя из вышеизложенного, мы считаем, что размах крыльев гипотетической предковой формы отряда чешуекрылых составлял 10–15 мм. Современные представители подотрядов *Micropterigina*, *Agathiphagina*, *Heterobathmiina*, *Eriocraniina* в основном сохранили принадлеж-

ность к той же размерной группе. В пределах Nepticulomorpha (подотряд Adelina) наблюдается заметное уменьшение размеров тела в связи с дальнейшим приспособлением гусениц к минирующему образу жизни. У Nepialina, напротив, мы наблюдаем резкое увеличение размеров тела, носящее, несомненно, вторичный характер и вызвавшее изменения относительных размеров торакальных мышц (Козлов, 1986) в связи с переходом в иную размерную категорию. В пределах Papilionina наблюдается очень широкий спектр абсолютных размеров тела: 3–300 мм в размахе крыльев.

Голова. Мы затрудняемся провести подробный анализ строения усиков, однако укажем, что судя по отпечатку *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn. они составляли около $2/5-1/2$ длины передних крыльев, что и отражено в реконструкции Кристенсена (Kristensen, 1984). В дальнейшем у чешуекрылых происходило как удлинение (наблюдающееся уже у эоценовых Tineidae и Adelidae), так и гораздо более редкое укорочение усиков; последнее направление представлено лишь тонкопрядами.

Ротовой аппарат у предковых форм отряда, несомненно, был грызущего типа, с хорошо развитыми мандибулами, наличие которых Уолли (Whalley, 1978) считает одной из главных плезиоморфных черт Micropterigidae. Отметим, что ротовой аппарат ручейников сильно специализирован в ином по сравнению с чешуекрылыми направлении и прямое выведение особенностей строения ротового аппарата примитивных чешуекрылых из ротового аппарата примитивных ручейников (более древнего отряда, имеющего пермский возраст) невозможно. Ротовой аппарат ископаемых ручейников изучен пока что недостаточно.

Одной из интересных особенностей строения ротового аппарата *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn. являются размеры губных щупиков, практически равных по длине челюстным и несколько превышающих расстояние между глазами бабочки. По-видимому, равная длина челюстных и губных щупиков была присуща исходному плану строения бабочек; в дальнейшем преимущественное развитие получали либо челюстные, либо губные щупики. Наличие перегибов на челюстных щупиках, также являющееся одной из плезиоморфных черт Micropterigidae (Whalley, 1978), прослеживается не только у всех ископаемых видов этого семейства, но и у *Eolepidopterigidae*.

Уникальным для бабочек случаем преобразования челюстных щупиков является возникновение вторичной кольчатости их концевых члеников, отмеченное у 3 видов вымершего подсем. Tillyardineinae (Tineidae). По-видимому, это вторичное расчленение может рассматриваться как возникшее параллельно у бабочек (где, однако, оно не получило широкого распространения) и у ручейников (подотряд Hydropterygina) на общей морфологической основе.

Грудь. При обсуждении исходного для чешуекрылых состояния пронотума палеонтологические данные приходят в явное противоречие с данными сравнительной морфологии. Хорошо сохранившийся отпечаток пронотума *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn. напоминает пронотум современных Panorpida и не несет парных "setose warts", принимаемых за синапоморфию Amphiesmenoptera (Boudreaux, 1979) и включаемых в исход-

ный план строения груди чешуекрылых (Kristensen, 1984). В качестве альтернативной гипотезы можно выдвинуть предположение, что упомянутые "setose warts" параллельно возникли у Phryganeida и Papilionida на общей морфологической основе.

Соотношение размеров нотумов средне- и заднегруди наиболее древних чешуекрылых подтверждает наше предположение (Гродницкий, Козлов, 1985; Козлов, 1986) об исходной гомономности двух сегментов пероторакса. Явная гетерономность строения грудных сегментов, выражающаяся в преобладании мезонотума над метанотумом, обнаруживается лишь у более продвинутых палеогеновых чешуекрылых.

Из особенностей строения ног укажем на наличие эпифиза на передних голенях, обнаруженного у *Parasabatina aftimacrai* Whalley из ливанского янтаря, и наличие шпор: апикальной пары на средних и срединной и апикальной пар на задних голенях (Whalley, 1978). Предполагаемое наличие срединной пары шпор на средних голенях (Kristensen, 1984) не подтверждается палеонтологическими данными (Whalley, 1978; Скальский, 1979в; Расницын, 1983а). Отметим, что на задних голенях, кроме 2 пар шпор, исходно, по-видимому, имелись многочисленные длинные щетинки, как у *Eolepidopterix jurassica* A. Rasp. (Расницын, 1983а).

Основные черты исходного для отряда строения крыльев (удлиненно-овальная, симметричная относительно базально-апикальной оси форма крыльев; отсутствие специализированного сцепочного аппарата; гомономное жилкование; расположение линии отгиба вершины близ середины крыла), установленные ранее (Козлов, Иванов, Гродницкий, 1986), могут быть существенно дополнены при изучении ископаемого материала. Анализ жилкования юрских и нижнемеловых представителей *Eolepidopterigidae*, *Micropterigidae* и *Undopterigidae* показывает, что предложенный ранее (Kristensen, 1984) исходный план жилкования крыльев бабочек не вполне точен.

Для исходного типа жилкования крыльев чешуекрылых, по-видимому, было характерно наличие апикальных бифуркаций практически всех жилок. Основными из них являются Sc_1 и Sc_2 (не ясно, имелось ли это разветвление в задних крыльях), R_{1a} и R_{1b} , R_2 и R_3 , R_4 и R_5 , M_1 и M_2 , CuA_1 и CuA_2 . Отметим отсутствие бифуркации задней ветви ствола M , следовательно, отсутствие жилки M_4 , искусственно введенной в исходный план жилкования чешуекрылых (Kristensen, 1984). Кроме того, при реконструкции архетипа жилкования необходимо учитывать некоторые закономерности функциональной морфологии крыльев и, в частности, наличие на крыльях первичных молей линий отгиба вершины крыла (лежащие на одном уровне место выхода на костальный край жилки Sc_2 , бифуркации стволов R , M и CuA и место выхода на анальный край крыла жилки CuP и связанной с ней складки scu) и трапециевидного прогиба вершины крыла (места расхождения жилок R_2 и R_3 , R_4 и R_5 , M_1 и M_2). Жилки в местах прохождения через них линий деформации уплощены и представляются прерванными, в связи с чем расположение этих линий можно восстанавливать на палеонтологическом материале хорошей сохранности. Обе указанные линии прекрасно видны у *Daiopterix rasnitsyni* Skalski и у рецентных видов первичных молей (Гродницкий, Козлов, 1985), но потеряны на реконструкции Кристенсена

(Kristensen, 1984). Отметим, что у ископаемых Eolepidopterigidae и Micropterigidae жилка R_5 выходит на терминальный край крыла (плезиоморфия Micropterigidae по Whalley, 1978). Поперечные жилки, замыкающие ячейку $r-cu$, выражены гораздо более слабо, чем продольные жилки. В целом жилкование наиболее примитивных из известных чешуекрылых гораздо ближе к жилкованию ручейников (Phryganeida), чем это предполагалось ранее.

Как на попытку установления архетипа жилкования булавоусых чешуекрылых (Hesperioidea + Papilionoidea) необходимо указать на работу Тиндейла (Tindale, 1980). Однако предлагаемая им схема является несколько усложненной; она не подтверждается при изучении палеогеновых и неогеновых булавоусых чешуекрылых. В указанной работе исходный план жилкования крыла установлен на основании изучения онтогенеза жилкования при однозначном истолковании биогенетического закона ("онтогенез есть краткое повторение филогенеза"). Методологическая несостоятельность подобного "прямолинейного" подхода неоднократно обсуждалась ранее (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1982).

Гомономность крыльев и соответствующих им двух сегментов проторакса (симметрия сдвига), наблюдающаяся у наиболее древних из известных чешуекрылых, подтверждает наше предположение (Гродницкий, Козлов, 1985), что исходным для бабочек является функционально четырехкрылый полет; переход к функциональной двукрылости происходил уже в пределах отряда Papilionida. Отметим, что уздечка (френулюм) у *Parasabatinca aftimacrai* Whalley по строению идентична уздечке современных Micropterigidae и явно не обеспечивала механической связи крыльев одной стороны тела в цикле взмаха. Возможно, щетинки френулюма исходно несли сенсорную функцию (Гродницкий, Козлов, 1985).

Судя по ископаемым материалам, организация поверхности крыла у Micropterigidae на протяжении около 100 млн лет не претерпела существенных изменений; подчеркнем наличие шпиков (микротрихий) на крыловой мембране и однородность чешуйчатого покрова крыльев (Whalley, 1978). Строение чешуек современных Micropterigidae (Kristensen, 1970) идентично с таковым ископаемых представителей этого семейства и, по-видимому, совпадает со строением чешуек гипотетических предковых форм чешуекрылых. Наличие чешуек такого типа вполне обоснованно включено в исходный план строения бабочек (Kristensen, 1984).

Наиболее сложным является вопрос о строении брюшка, в особенности о строении генитальных структур, которые редко удается изучать у ископаемых объектов. Укажем, что палеонтологические материалы подтверждают приписываемое исходному плану строения гениталий самок наличие двух пар длинных апофизов. По-видимому, самки Eolepidopterigidae обладали коротким телескопическим яйцекладом, обеспечивающим откладку яиц в полости какого-либо субстрата. Из рецентных групп примитивных чешуекрылых наиболее близки к такому состоянию самки Agathiphagidae. В целом мы поддерживаем предложенную ранее (Mutuura, 1972) схему основных направлений эволюции гениталий

самок. Подчеркнем, что на палеонтологическом материале удастся проследить лишь эволюцию структур, связанных с яйцекладом.

Гениталии самцов наиболее древних представителей *Papilionida* практически не изучены. Укажем только, что частично сохранившиеся на отпечатке гениталии описанного выше *Palaeosabatinca zherichini* Kozlov внешне практически идентичны изображенным у "hypothetical ancestral moth" (Kristensen, 1984).

Приведенным выше перечислением анцестральных состояний морфологических признаков, по-видимому, ограничивается на современном этапе вклад палеознтомологии в проблему реконструкции исходного плана строения чешуекрылых.

2.9. ФИЛОГЕНИЯ ОТРЯДА ЧЕШУЕКРЫЛЫХ

Одним из ключевых вопросов филогении *Papilionida*, решение которого должно базироваться на изучении ископаемого материала, является вопрос о времени возникновения отряда в целом и отдельных его таксонов в частности.

Время возникновения отряда чешуекрылых широко обсуждалось в литературе, но до последнего времени отсутствие палеонтологических данных тормозило решение этого вопроса и вынуждало исследователей прибегать к косвенным методам оценки возраста *Papilionida*. При этом выдвигались предположения о том, что чешуекрылые как отряд сформировались в конце триаса—начале юры (Razowski, 1974) или даже в перми—триасе (Емельянов, Фалькович, 1983). Последняя датировка, вероятно, основывается на подтвержденном палеонтологическими материалами пермском возрасте отряда *Phryganeida*, поскольку считается установленным, что предками чешуекрылых не могли быть представители современных подотрядов ручейников (Kristensen, 1975). Однако дивергенция двух подотрядов ручейников — *Hydropsychina* и *Phryganeina* — и становление их морфологических особенностей происходили в верхнем триасе—нижней юре (Сукачева, 1980), в связи с чем пермский возраст чешуекрылых представляется нам завышенным.

Для установления времени происхождения чешуекрылых использовались также зоогеографические данные, объясняемые с позиций "мобилистической биогеографии" (Kristensen, Nielsen, 1979; Емельянов, Фалькович, 1983). Убедительная критика подобных концепций приведена К.Ю. Еськовым (1984), в связи с чем мы воздерживаемся от обоснования выводов предшествующих исследователей, основанных на анализе ареалов реликтовых групп. Отметим только, что нахождение ископаемых представителей реликтовых семейств чешуекрылых далеко за пределами их современных ареалов подтверждает выводы К.Ю. Еськова. Это в первую очередь достоверное нахождение бабочки сем. *Lophocoridae* в ретинитах Таймыра (Skalski, 1979d); три современных вида этого семейства известны из Южной Австралии (Common, 1973). Кроме того, в ретинитах Таймыра обнаружен фрагмент равнокрылой бабочки, предварительно отнесенный к сем. *Mnesarchaeidae* (Skalski, 1979d), а из олигоценовых отложений о-ва Уайт (Англия) описан представитель рода *Copromorpha* Меур. (*Copromorphidae*) (Jarzembowski, 1980). Оба указан-

ных таксона в современной фауне представлены только в Индо-Австралийском регионе. Наконец, два ископаемых рода *Micropterigidae* — *Parasabatinca* Whalley и *Palaeosabatinca* Kozlov — обнаружены соответственно в Ливане и в Бурятии, в то время как наиболее близкий к ним род *Sabatinca* Walk. встречается в Австралии и Новой Зеландии. Два ископаемых вида последнего рода описаны из бирманского и балтийского янтарей (Whalley, 1978).

Не так давно (Сукачева, 1980) древнейшие находки чешуекрылых датировались аптом—альбом (нижний мел). Однако за последние годы чешуекрылые обнаружены в нижнем мелу (Байса; см. выше) и в верхней юре (Уда; Расницын, 1983а). Имеется также сообщение об обнаружении приписываемого чешуекрылым крыла *Archaeolepis* Whalley в нижнем лейасе Англии (Whalley, 1985). Таким образом, юрский возраст отряда чешуекрылых можно считать доказанным.

Система высших таксонов отряда чешуекрылых в последнее десятилетие активно разрабатывалась различными авторами. Несмотря на это, не существует общепринятой классификации отряда *Papilionida*. В целом мы принимаем схему дивергенции подотрядов и надсемейств равнокрылых бабочек, предложенную Кристенсеном (Kristensen, 1984). К этой схеме довольно близко филогенетическое древо В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниково (1978, 1986), охватывающее, однако, только палеарктических представителей отряда. В подавляющем большинстве работ принимается точка зрения, что *Micropterigidae* являются сестринской группой по отношению ко всем остальным чешуекрылым; выделение подотряда *Micropterigina* можно считать общепринятым. Вместе с тем мы считаем нецелесообразным объединять всех остальных чешуекрылых в один подотряд (*Haustellata*: Кузнецов, Стекольников, 1984), поскольку указанный таксон хотя и базируется на синапоморфии признаков, но все же является чрезвычайно неоднородным. От выделения этого таксона в последние годы воздерживаются даже сторонники "чистого" кладизма (Kristensen, 1984; Minet, 1984).

Предложение М.И. Фальковича (Емельянов, Фалькович, 1983) использовать в качестве основного признака при выделении подотрядов разнокрылость (гетерономное жилкование крыльев бабочек) было рассмотрено нами ранее (Козлов, Иванов, Гродницкий, 1986; Козлов, 1986, 1987а). Показано, что достижение разнокрылости (точнее — функциональной двукрылости, ее определяющей) хотя и явилось важнейшим этапом в эволюции полета чешуекрылых, однако не затронуло принципиальных особенностей строения птероторакса и не изменило аэродинамику полета чешуекрылых. В связи с этим мы считаем, что этот признак имеет подчиненное значение по сравнению с особенностями морфологии и анатомии генитальных структур, строение которых широко используется в классификации чешуекрылых. Принимаемый многими авторами подотряд *Frenatae* (= *Heteroneura*) является гетерогенной группой, объединяющей монотризных и дитризных чешуекрылых. Заметим, что сходство в строении крылового аппарата функционально двукрылых бабочек можно рассматривать не только как доказательство монофилии этой группы, но и как результат конвергенции (дифилетизм *Heteroneura*, по: Minet, 1984). Гипотеза независимого становления

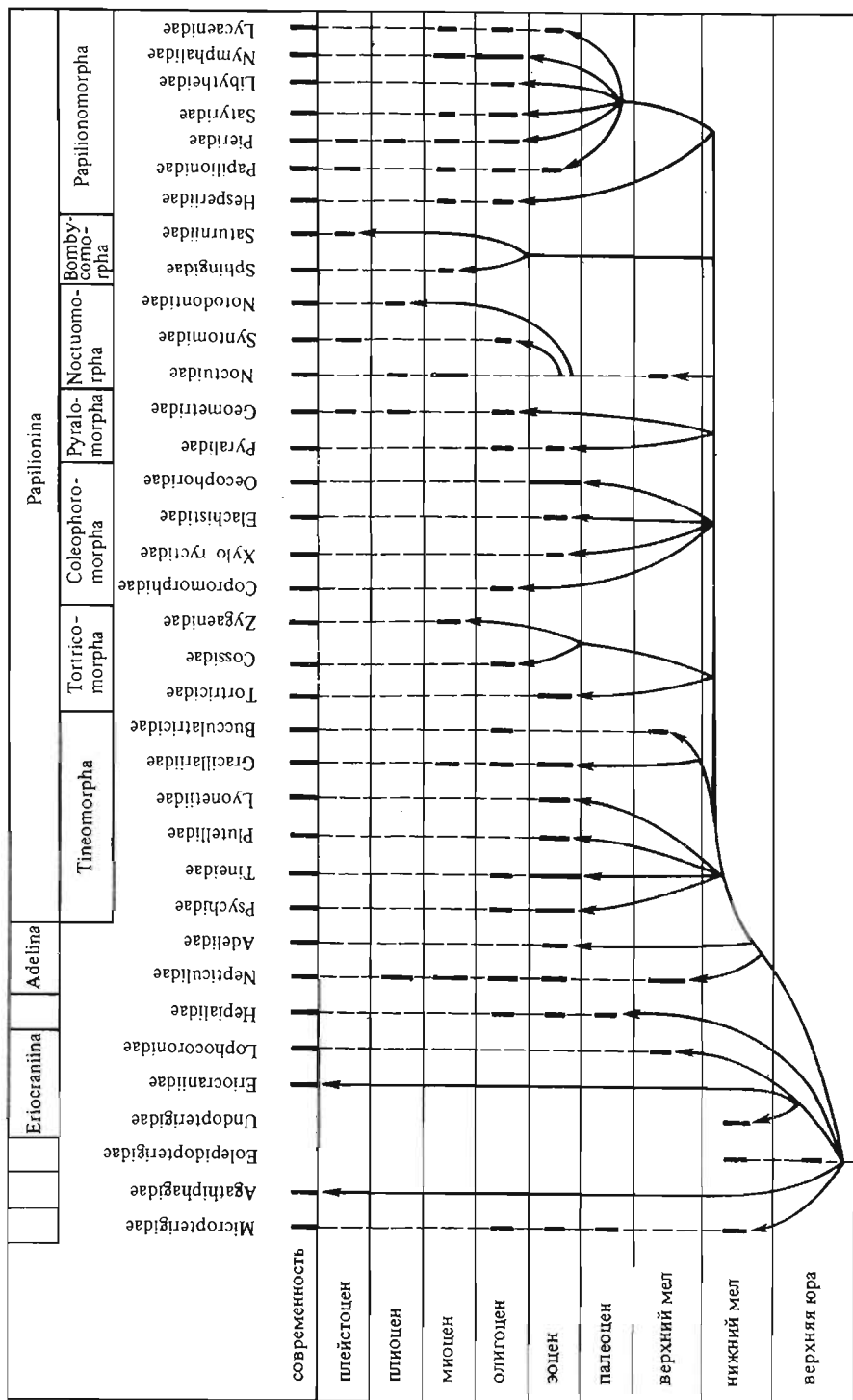


Рис. 18. Схема филогенетических отношений чешуекрылых (сплошные линии указывают на наличие ископаемого материала)

разнокрылости объясняет, в частности, отмеченные ранее (Nielsen, 1982; Minet, 1984) отличия в строении сцепочного аппарата некоторых нептикулуморфных молей. Не отрицая возможность неоднократного возникновения функционально двукрылого полета у разных групп чешуекрылых (как это имело место у ручейников, — Иванов, 1985), мы рассматриваем эту гипотезу как не доказанную и принимаем более простую схему, в которой разнокрылые бабочки рассматриваются как монофилетическая группа. Мы отклоняем также недостаточно аргументированное предложение Минэ (Minet, 1984) выводить подотряд *Hepialina* из общего корня с разнокрылыми бабочками, помещая его между инфраотрядами *Nepticulomorpha* и *Adelomorpha*.

Введенная в систематику чешуекрылых В.И. Кузнецовым и А.А. Стекольниковым (1978) категория инфраотряда с окончанием — *morpha* хорошо укладывается в принятую нами систему типифицированных таксонов и используется в настоящей работе для более дробной классификации инфраотрядов *Adelina* и *Papilionina* как промежуточная категория между подотрядом и надсемейством. При этом мы допускаем возможность последующего повышения двух инфраотрядов *Adelina* в ранг подотрядов. Приводимое ниже разделение на инфраотряды подотряда *Papilionina* отражает, по нашему мнению, основные направления эволюции высших (дитризных) чешуекрылых. При этом каждый из инфраотрядов объединяет, как правило, комплекс не только морфологически сходных, но и экологически близких семейств. Подробная характеристика выделенных нами инфраотрядов подотряда *Papilionina* и обсуждение их объема выходят за рамки настоящей работы.

Ordo *Papilionida* Laicharting, 1781

- Subordo *Eolepidopterigina* Rasnitsyn, 1983
- ” *Micropterigina* Herrich-Schaeffer, 1855
- ” *Agathiphagina* Davis, 1978
- ” *Heterobathmiina* Kristensen et Nielsen, 1983 (1979)
- ” *Eriocraniina* Tutt, 1899
- ” *Hepialina* Latreille, 1809
- ” *Adelina* Lameere, 1936 (1815)
- Infraordo *Adelomorpha* Lameere, 1936 (1815)
- ” *Nepticulomorpha* Stainton, 1859
- Subordo *Papilionina* Laicharting, 1781
- Infraordo *Tineomorpha* Latreille, 1810, stat. nov.
- ” *Tortricomorpha* Latreille, 1802–1803, stat. nov.
- ” *Coleophoromorpha* Hübner, 1825, stat. nov.
- ” *Pyalomorpha* Latreille, 1809, stat. nov.
- ” *Noctuomorpha* Latreille, 1809, stat. nov.
- ” *Bombycomorpha* Latreille, 1802–1803, stat. nov.
- ” *Papilionomorpha* Laicharting, 1781, stat. nov.

Схема филогенетических отношений основных групп отряда чешуекрылых, составленная с учетом палеонтологического материала, приведена на рис. 18. Мы предполагаем, что в историческом развитии отряда чешуекрылых можно выделить три основных этапа адаптивной радиации. Первый, наиболее древний, по-видимому, датируется верхней юрой. Из юры известны *Archaeolepis mane* Whalley и *Eolepidopterix jurassica* A. Rasn. и в дальнейшем, возможно, произойдет смещение этого этапа вниз по геохронологической шкале.

В мелу представлены основные подотряды чешуекрылых: *Eolepidopterigina*, *Micropterigina*, *Eriocraniina*, *Adelina* и *Papilionina*. Второй, наиболее бурный период адаптивной радиации чешуекрылых, преимущественно подотряда *Papilionina*, наблюдается в середине мела и совпадает по времени с экспансией покрытосеменных. Козволюция чешуекрылых и цветковых растений неоднократно подчеркивалась многими исследователями, и мы не будем специально останавливаться на этом вопросе. Отметим только, что покрытосеменные растения явились чрезвычайно мощным средообразующим фактором, так что их роль в эволюции чешуекрылых не ограничивается созданием трофической базы для гусениц и имаго. Большое значение имело резкое увеличение пространственно-временной неоднородности растительного покрова, послужившее основой для формирования значительного количества потенциальных экологических ниш, многие из которых были заняты чешуекрылыми. В середине—конце мела сформировались, по-видимому, все инфраотряды *Papilionina*.

Наконец, третий период адаптивной радиации чешуекрылых датируется средним палеогеном (предположительно нижним эоценом) и связан в первую очередь с резким увеличением разнообразия дневных (инфраотряд *Papilionomorpha*) и некоторых ночных чешуекрылых. Возможно, это было связано с переходом гусениц к открытому образу жизни и с освоением бабочками открытых (не лесных) ландшафтов.

Наиболее примитивными из известных чешуекрылых являются 2 вида подотряда *Eolepidopterigina*. По-видимому, они наиболее близки к предковым формам *Papilionida*, от которых предположительно в конце юры отделились все подотряды чешуекрылых: Подотряд *Eolepidopterigina* является вымершим; в современной фауне к нему наиболее близки *Micropterigina* и *Agathiphagina* (ископаемые находки последних нам неизвестны).

Геологическая история *Micropterigina* — группы, сохранившей, по-видимому, наибольшее количество плезиоморфных признаков, прослеживается достаточно полно. Они известны с нижнего мела до олигоцена, причем число достоверных находок бабочек *Micropterigidae* (6 видов) составляет 3% от известных ископаемых чешуекрылых (в современной фауне к этому семейству относится менее 0,1% видов). Можно предположить, что в мелу—палеогене *Micropterigidae* были гораздо более многочисленны, чем в настоящее время; их вымирание, вероятно, было вызвано не конкурентным вытеснением со стороны более продвинутых групп, а их стенобионтностью — высокой требовательностью к постоянству определенных абиотических факторов, в первую очередь влажности почвы. Необходимо отметить, что при этом как гусеницы, так и бабочки очень лабильны в выборе пищи. Так, для гусениц *Micropterix* Hb. отмечено питание растительным детритом (Lorenz, 1961), скелетирование листьев *Veronica agrestis* L. (Lorenz, 1961) и других цветковых растений (Carter, Dugdale, 1982). Бабочки питаются пылью голосеменных (сосны), чаще покрытосеменных растений, как однодольных, так и двудольных (Heath, 1959, и мн. др.). Отметим, что хотя гусеницы некоторых тропических представителей этого семейства и питаются мхами (Powell, 1980), широко распространенное мнение о питании мхами гусениц *Micropterix* Hb. являет-

ся ошибочным. Наиболее древним из рецентных родов является, по-видимому, *Sabatinca* Walk., известный с палеоцена—эоцена; два близких к нему рода описаны из мела.

Подотряд *Etiostapilina* достоверно известен только из мела. Имеющиеся указания на нахождение мин в туроне Средней Азии основаны на ошибочном определении, в миоцене США нуждаются в подтверждении (мины не описаны). Гусеницы всех известных видов этого подотряда минируют листья древесных растений.

Подотряд *Nerialina* представлен несколькими находками в олигоцене—эоцене. Положение этого подотряда в системе *Papilionida* не вполне ясно; в качестве крайних вариантов можно указать как противопоставление тонкопрядов всем прочим чешуекрыльми (Friese, 1969), так и расположение их между разнокрылыми бабочками инфраотрядов *Nepticulomorpha* и *Adelomorpha* (Minet, 1984). Это объясняется тем, что выводы указанных исследователей базируются на изучении различных групп признаков без учета явлений гетеробатмии — неодинакового уровня специализации различных органов, т.е. присутствия как плезиоморфных, так и апоморфных признаков в строении организмов определенного таксона. По-видимому, тонкопряды являются в этом отношении одной из наиболее показательных групп. В качестве примеров далеко зашедшей специализации укажем на большие размеры тела бабочек, яркую окраску крыльев и сложную систему рисунка, наличие своеобразного андроконияльного аппарата в преобразованных голенях задних ног самцов, уклоняющееся строение гениталий как самцов (утрата эдеагуса), так и самок (сопряженное расположение гонопора и овипора, соединенных наружным желобком) и сложное предкопуляционное поведение. Вслед за Кристенсенем (Kristensen, 1984) мы считаем *Nerialina* наиболее уклонившимся подотрядом низших (равнокрылых) бабочек.

В подотряд *Adelina* мы включаем 2 сильно различающихся инфраотряда: *Adelomorpha* и *Nepticulomorpha*. *Adelidae* достоверно известны из эоцена, откуда, в частности, описаны 2 вида современного рода *Adela* Latr. Имеются указания на нахождение *Incurvariinae* и *Prodoxinae* в мелу. Мины *Nepticulidae* прослеживаются с верхнего мела (сеноман—турон) до плиоцена; бабочки известны из эоцена и олигоцена. Становление подотряда, вероятно, было связано с переходом гусениц к минирующему образу жизни; *Nepticulomorpha* специализировались в этом направлении, а *Adelomorpha* вторично перешли к открытому (точнее полускрытому) образу жизни, к питанию детритом, и, кроме того, более широко освоили травянистые растения.

Одной из наиболее древних групп *Papilionina* является инфраотряд *Tineomorpha*, к которому мы относим надсемейства *Tineoidea*, *Psychoidea*, *Uropomeutoidea*, *Gracillarioidea*. Отметим, что здесь и далее при определении объема инфраотрядов мы учитываем только таксоны палеарктической фауны, перечисленные в работе В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниковой (1986). Достоверные находки *Tineomorpha* датируются эоценом—миоценом, однако наличие в меловых янтарях головной капсулы, приписываемой гусенице *Tineoidea* (MacKay, 1970) и неописанной бабочки надсем. *Tineoidea* (Жерихин, 1980б) позволяет поддержать вывод А.К. Загуляева (1969) о том, что формирование этого комплекса проис-

ходило в мелу. Вопросы филогении тинеоидного комплекса разработаны достаточно подробно, однако единой точки зрения на взаимоотношение различных семейств *Tineomorpha* нет (Загуляев, 1969, 1973; Кузнецов, Стекольников, 1976, 1977, 1986). Наличие большого ископаемого материала (46 видов, т.е. 24% от описанных ископаемых бабочек) позволяет обсудить структуру этого инфраотряда и его положение в системе *Papilionina*.

Центральной группой инфраотряда *Tineomorpha* является сем. *Tineidae*, представленное в эоцене 19 видами из 5 подсемейств. Их изучение позволяет заключить, что реконструированный А.К. Загуляевым (1973) исходный план строения гипотетического предка *Tineidae* не вполне точен. Мы считаем ошибочным предположение, что предковые формы *Tineoidea* были довольно крупными бабочками. Средний размах крыльев современных *Tineidae* составляет около 15 мм, т.е. они относятся к той же размерной категории, что и гипотетический предок отряда *Papilionida* (см. выше). Увеличение размеров, наблюдающееся у *Scardiinae*, несомненно, является вторичным. Известные из эоцена 3 бабочки *Scardiinae* имеют размах крыльев 10–12 мм, т.е. примерно в 2 раза меньше современных представителей этого подсемейства. Кроме того, хоботок, "предназначенный для втыкания в субстрат" (Загуляев, 1973), также явно вторичен; об этом свидетельствует наличие у эоценовых *Tineidae* типичного хоботка, который в среднем несколько длиннее, чем у современных близкородственных форм.

В эоцене существовало 5 подсемейств *Tineidae*, что согласуется с заключением А.К. Загуляева (1969) о том, что основные черты настоящих молей сформировались уже в начале палеогена, но противоречит приводимой в более поздних работах (Загуляев, 1975, 1979) филогенетической схеме с геохронологической шкалой, согласно которой дивергенция подсемейств семейства *Tineidae* происходила в среднем–верхнем эоцене. В балтийском янтаре представлено 4 достаточно специализированных рода *Meessiinae* и 2 рода *Mutmesozelinae*, что говорит о гораздо более раннем формировании этих подсемейств, особенно *Meessiinae*, для гусениц которых характерна лихенофагия. Подсем. *Scardiinae* в эоцене представлено 4 родами, 1 из которых описан по гусенице. Особенности строения ротового аппарата и жилкования крыльев сближают эоценовых *Scardiinae* с *Tineinae*. Вместе с тем строение гениталий самцов у ископаемых *Scardiinae* чрезвычайно сходно с таковым современных видов *Scardia* F. Это не позволяет согласиться с повышением ранга *Scardiinae* до семейства (Кузнецов, Стекольников, 1976, 1977). Вымершее подсемейство *Tillyardineinae* может быть сближено как с *Meessiinae*, так и с *Tineinae*; его ранг и положение в системе не вполне ясны. Виды подсем. *Nemarogoninae* в ископаемом состоянии неизвестны.

Формирование надсемейств *Psychoidea*, *Gracillarioidea* и *Yponomeutoidea*, по-видимому, происходило в позднем мелу, однако становление связей *Gracillarioidea* и *Yponomeutoidea* с цветковыми растениями способствовало более быстрой эволюции этих надсемейств по сравнению с *Psychoidea*, которые, вероятно, перешли к питанию цветковыми растениями через питание низшими растениями (водорослями и лишайниками). В эоцене эти надсемейства представлены значительным числом

видов; интересно отметить, что чехлики наиболее примитивных *Psychidae* (подсем. *Talaerogiinae* и *Solenobiinae*), так же как и чехлики гусениц *Tineidae*, в ископаемом состоянии неизвестны.

К инфраотряду *Tortricomorpha* мы относим надсемейства *Cossoidea*, *Sesioidea*, *Tortricoidea* и *Zygaenoidea*. Отметим, что если близость трех первых надсемейств не вызывает сомнений, то положение надсемейства *Zygaenoidea* требует уточнения. В частности, В.И. Кузнецов и А.А. Стекольников (1986) сближают это надсемейство с булавоусыми чешуекрылыми. В ископаемом состоянии известно 6 видов *Tortricomorpha*.

Инфраотряд *Coleophoromorpha* по объему соответствует гелехиоидному комплексу в понимании В.И. Кузнецова и А.А. Стекольниковой (1984) и включает надсемейства *Sorptomorphoidea*, *Elachistoidea*, *Coleophoroidea* и *Gelechioidea*. В ископаемом состоянии представлен 26 эоценовыми и 1 олигоценным видом из 4 семейств. Наиболее богато видами сем. *Oecophoridae*. Интересно отметить нахождение в балтийском янтаре 5 видов *Elachistidae* — специализированных минеров, связанных исключительно с травянистыми растениями, преимущественно с однодольными (злаками и осоками). У эоценовых *Elachistidae* хоботок в среднем заметно длиннее, чем у современных.

Гусеницы всех перечисленных выше таксономических групп в подавляющем большинстве случаев ведут скрытый или полускрытый образ жизни. Они белые или окрашены в светлые тона (зеленовато-серый, светло-розовый, светло-коричневый), без рисунка. Исключением являются гусеницы некоторых семейств *Tortricomorpha* (*Limacodidae*, *Zygaenidae* и др.). Напротив, для гусениц *Papilionina* из остальных 4 инфраотрядов характерен открытый, реже полускрытый образ жизни, часто яркая окраска с выраженным рисунком. Бабочки указанных групп (по-видимому, в связи с переходом гусениц к открытому образу жизни и снятию за счет этого части размерных ограничений) в среднем значительно крупнее, чем низшие чешуекрылые и представители первых 3 инфраотрядов.

Ограниченность ископаемых находок *Pupalomorpha* (6 видов) и *Wormomorpha* (2 вида) не позволяет обсуждать историческое развитие этих групп. Представители *Noctuomorpha* известны с верхнего мела (яйцо *Noctuidae* в кампане Северной Америки), что подтверждает принятую нами датировку времени становления инфраотрядов *Papilionina*.

Инфраотряд *Papilionomorpha* известен с эоцена; в ископаемом состоянии обнаружены оба относящихся к нему надсемейства (*Hesperioidea* и *Papilionoidea*) и 7 из 11 известных семейств. При этом даже наиболее ранние находки булавоусых бабочек полностью вписываются в рамки современных семейств и не позволяют установить связи с предковыми формами. Мы считаем, что корни этого инфраотряда также уходят в верхний мел; верхний палеоген является периодом бурной адаптивной радиации, но не становления *Papilionomorpha*.

В заключение отметим, что в отличие от многих других отрядов насекомых практически все таксоны ранга семейства и выше, обнаруженные в ископаемом состоянии, представлены в современной фауне. Вымершими являются подотряд *Eolepidopterigina* (единственное сем. *Eolepidopterigidae*), сем. *Undopterigidae* (подотряд *Eriocraniina*) и подсем. *Tillyardineinae* (сем. *Tineidae*, подотряд *Papilionina*).

3. ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ МУРАВЬЕВ (HYMENOPTERA: FORMICIDAE)

3.1. ВВЕДЕНИЕ

В отличие от других семейств перепончатокрылых, все ныне живущие муравьи, объединяемые большинством авторов в единственное семейство Formicidae надсемейства Formicoidea, являются истинно социальными (эусоциальными) насекомыми, т.е. такими насекомыми, в семьях (общинах) которых имеются четко отличающиеся репродуктивные и бесполое (рабочие) особи. Поэтому естественно, что, как только встает вопрос о происхождении муравьев, первое, что волнует исследователей — как возникла социальность у этих насекомых. Первоочередность такой постановки вопроса объясняется и тем, что многие особенности строения муравьев прямо связаны с их общественным образом жизни.

В настоящее время мы не испытываем недостатка в гипотезах происхождения социальности у перепончатокрылых вообще и у муравьев в частности. Имеются и достаточно полные обзоры этой проблемы (Wilson, 1971; Расницын, 1980; Brian, 1983; Кипятков, 1985). Общей особенностью всех этих реконструкций является то, что в основу построения кладутся данные сравнительной этологии и некоторые общетеоретические рассуждения, подкрепленные, да и то не всегда, самыми поверхностными данными о внешней морфологии. Среди современных ос и пчел наблюдаются все переходы от одиночного к эусоциальному образу жизни, так что в этих группах построение сравнительных рядов не вызывает особых трудностей. Для муравьев же приходится экстраполировать в прошлое данные о поведении "примитивных" групп. В зависимости от того, какие черты поведения тот или иной автор считает примитивными, построения, естественно, получаются различными.

Из предложенных гипотез наиболее приемлемой нам представляется гипотеза А.П. Расницына (Расницын, 1980), хотя и она вызывает ряд возражений. Вряд ли, однако, имеет смысл выдвигать новые гипотезы до тех пор, пока не будут выполнены три задачи:

1. Реконструкции филогенеза муравьев традиционными методами филогенетики.

2. Получение данных об образе жизни различных родов ныне живущих муравьев с низким уровнем социальной организации и примитивным строением. Пока более или менее изучены только виды родов *Amblyopone*, *Mutgmecia* и *Alloformica*.

3. Получение данных об образе жизни сколиоидов, наиболее близких к муравьям. Ранее (Wilson, 1971; и др.) муравьев сближали с *Methochinae* (*Tiphidae*), но, как показал А.П. Расницын (1980), сходство метохин

с муравьями — результат параллелизма, тогда как ближе всего к ним стоят представители семейств *Sierolomorphidae* и *Bradynobaenidae*. О биологии этих насекомых практически ничего не известно.

Выполнению первой из этих задач и посвящена данная работа. Из классической триады Э. Геккеля (палеонтология, сравнительная морфология, сравнительная эмбриология) для муравьев, как насекомых с полным превращением, приходится исключать сравнительную эмбриологию. Рассуждая теоретически, данные тератологии могли бы выявить степень устойчивости различных этапов морфогенеза при метаморфозе, но, к сожалению, исследования в этом направлении (обзор Forel, 1928) успехов не принесли. Также почти ничего не дали для понимания филогении и работы по изучению морфологии личинок муравьев.

До середины 60-х годов наиболее древние ископаемые муравьи были известны практически лишь из позднего эоцена¹, главным образом из балтийского янтаря (Wheeler, 1914). Поскольку эта фауна представлена либо рецентными, либо вымершими, но довольно специализированными родами, использование палеонтологического материала для реконструкции филогенеза муравьев также давало не слишком много.

Сейчас, однако положение существенно изменилось. В 1967 г. был впервые описан формикоид из позднемиоценовых отложений Северной Америки *Sphesomyrma freyi*. На основании этой единственной находки и данных о внешней морфологии муравьев авторы, на наш взгляд несколько поспешно, построили схему филогенеза муравьев, получившую широкую известность (Wilson et al., 1967; Wilson, 1971; и др.). С начала 60-х годов палеознтомологами Палеонтологического института АН СССР был предпринят ряд экспедиций, во время которых был собран обширный материал, в том числе несколько десятков инклюзов в ископаемых смолах и отпечатков формикоидов из позднего мела и палеоцена и более сотни отпечатков сколиоидов из раннего мела, т.е. более древних, чем все известные до сих пор фауны муравьев и сколиоидов. В ходе обработки этих коллекций уже описано 11 родов формикоидов из позднего мела (Длусский, 1975, 1983, 1987) и 5 родов муравьев из палеоцена (Длусский, 1988). Полученные данные существенно дополняют наши представления о ранних этапах эволюции муравьев.

Существующие схемы филогенеза муравьев, в том числе и упоминавшаяся схема Брауна и Вильсона, построены главным образом на основе сравнения внешней морфологии рецентных форм. Хотя анатомия муравьев изучена сравнительно неплохо, причем лучшая работа (Насонов, 1889) была опубликована почти 100 лет назад, сравнительно-анатомические исследования практически не проводились. Единственные исключения — работы Т. Эйзнера (Eisner, 1957) по сравнительной морфологии провентрикулюса и ряд работ по анатомии желез внешней секреции (обзор — Wilson, 1971) и жала (Kügler, 1978). Данные этих работ в некоторых случаях позволяют лучше понять связи внутри существующих подсемейств, но практически ничего не дают для понимания происхождения муравьев и начальных этапов их эволюции.

Общеизвестно, что насекомые имеют "внешний скелет", т.е. большая

¹ Все датировки даются по работе В.В. Жерихина (1978).

часть их мышц крепится на внутренней поверхности склеритов тела. Отсюда следует, что изменения пропорций тела должны в значительной степени определяться изменениями длины, толщины (точнее площади прикрепления) или векторов действия тех или иных групп мышц, что связано с изменением характера движения. Об усилении мышц говорит также появление ребер жесткости над местами их прикрепления. Таким образом, сравнительный функционально-морфологический анализ опорно-двигательной системы смог бы дать много для понимания путей и причин целого ряда перестроек внешней морфологии. Первый опыт такого подхода к изучению эволюции муравьев (Длусский, 1981а) оказался продуктивным. В данной работе приводятся новые данные, проливающие свет на проблему происхождения и начальных этапов эволюции муравьев.

Прежде чем перейти к изложению и обсуждению фактического материала, необходимо кратко остановиться на терминологии, принятой в данной работе.

1. Поскольку грудь и брюшко муравьев не гомологичны груди и брюшку других насекомых, то принято подразделять их тело на голову, мезосому (истинная грудь + I абдоминальный сегмент) и метасому, которая включает I или 2-члениковый стебелек и сегменты "функционального брюшка". Во всех случаях, когда речь идет об истинных брюшных сегментах, гомологичных сегментам других насекомых мы используем термин "абдоминальный" сегмент". Таким образом, I сегмент брюшка муравьев гомологичен III или IV абдоминальному, а петиолюс — это II абдоминальный сегмент.

2. Следуя за Хангом и Брауном (Hung, Brown, 1966), трубочку на вершине брюшка Formicinae мы называем ацидопорой, а венчик волосков вокруг нее — короной.

3. Используется номенклатура жилкования крыльев, предложенная А.П. Расницыным (1975, 1980).

3.2. КЛАССИФИКАЦИЯ

Все современные систематики-мирмекологи рассматривают ныне живущих муравьев как единое семейство, разделяя его на несколько подсемейств. Попытки разделить их на семейства (Grassé, 1951; Расницын, 1966, 1980), подобно тому как это уже сделано для прежних семейств Aridae и Vespidae, сочувствия не встречают. Это объясняется, с одной стороны, укоренившимися традициями, а с другой — тем, что, несмотря на колоссальное разнообразие муравьев, они представляют достаточно компактную группу и различия между подсемействами Formicidae не столь велики, как различия между семействами других перепончатокрылых. В то же время муравьи отличаются даже от ближайших к ним семейств сколиоидов и вespoидов большим комплексом апоморфных признаков, что заставляет выделять их в самостоятельное надсемейство Formicoidea. Большинство этих признаков связано с возникновением социальности, которая, по мнению большинства специалистов, возникла у них однократно, так что муравьи являются монофилетической группой.

Однако уже в вопросе о числе и границах подсемейств общепринятой точки зрения нет. Наиболее распространенной является в настоящее вре-

мя классификация Э. Вильсона (Wilson, 1971; Kempf, 1972; и др.), в которой современные Formicidae делятся на 10 подсемейств: Ponerinae, Cerapachyinae, Leptanillinae, Dorylinae, Myrmicinae, Myrmeciinae, Aneuretinae, Pseudomyrmecinae, Dolichoderinae и Formicinae. Поддерживая идею Брауна (Brown, Nutting, 1950; Brown, 1954), Вильсон и его последователи делят муравьев на два комплекса подсемейств — понероидный, включающий первые 5 подсемейств приведенного выше списка, и мирмеционидный. В основе этого деления лежит представление о двух стволах в эволюции муравьев, о котором будет сказано в последующих главах. Сам Браун, как показывает порядок расположения подсемейств в его списке (Brown, 1973), теперь либо отказался от концепции двух стволов, либо не придает ей серьезного значения.

В том же списке Браун ликвидирует подсемейства Cerapachyinae и Aneuretinae, включив их соответственно в Ponerinae и Dolichoderinae, а Dorylinae, напротив, делит на два подсемейства Ecitinae и Dorylinae. Причина ликвидации Aneuretinae непонятна: никаких возражений против весьма убедительной аргументации Вильсона с соавторами (Wilson et al., 1956) не приводится. Основанием для двух других изменений являются сомнения в монофилетичности Dorylinae (Reid, 1941; Brown, 1954; Gotwald, 1969, 1971, 1979) и Cerapachyinae (Brown, 1975). Из работ Брауна и Готвальда ясно видно, что эти авторы придерживаются концепции строгой монофилетичности таксонов, т.е. предполагается, что таксон должен происходить от одного вида другого таксона. Подобный подход в систематике кажется нам нерациональным. Применительно к муравьям он может привести к тому, что в конце концов будут ликвидированы все подсемейства. Гораздо более продуктивной нам кажется концепция широкой монофилии таксонов, согласно которой монофилетическим считается происхождение некоторого таксона по одной или более линиям от одного непосредственного предкового таксона того же самого или более низкого ранга (Simpson, 1961). С этих позиций Dorylinae, скорее всего, является монофилетическим таксоном.

В результате переоткрытия и обстоятельного изучения *Nothomyrmecia macrops*, ранее относившейся к *Myrmeciinae*, Р. Тэйлор (Taylor, 1978) пришел к выводу, что формы, близкие к *Nothomyrmecia*, не могли быть предками *Myrmecia*. Это существенно изменило предложенную Вильсоном схему двух стволов: *Myrmeciinae* и *Pseudomyrmecinae* были перенесены в понероидный комплекс, а *Nothomyrmeciinae*, выделенные в самостоятельное подсемейство, оставлены в "мирмеционидном" (у Тэйлора — формиционидном) комплексе.

Как следует из сказанного, устоявшейся системы подсемейств формиционидов не существует, что вынуждает нас предложить собственную систему, которой мы и будем пользоваться в дальнейшем тексте. Она отличается следующими особенностями:

1. Верхнемеловые *Armaniidae* и *Sphocomyrmidae* рассматриваются как самостоятельные семейства надсемейства *Formicoidea*; обоснования даны ранее в работе одного из авторов (Длусский, 1983).

2. Мы отказываемся от деления муравьев на понероидный и мирмеционидный (формиционидный) комплексы; обоснования будут даны ниже.

3. Число и объем подсемейств принимается как в работах Вильсона

(Wilson, 1971) и Кемпфа (Kempf, 1972) с поправками Тэйлора (Taylor, 1978) и Брауна (Brown, 1975).

Еще больше проблем связано с системами триб в четырех "больших" подсемействах (Formicinae, Dolichoderinae, Ponerinae, Myrmicinae) и синонимикой родов. Система Эмери (Emery, 1910–1925) в настоящее время безнадежно устарела, с чем согласны все современные систематики. Во-первых, система, особенно надродовая, изначально была несовершенной: в ряде случаев роды объединялись в трибы на основании чисто формальных признаков (число члеников усика), а иногда это объединение проводилось на основе интуиции и надежные диагностические признаки для различения триб отсутствуют. Во-вторых, за 60 лет, прошедших с момента выхода последнего тома "Genera Insectorum", накопились новые данные.

Важным шагом в направлении новой ревизии муравьев была работа Брауна (Brown, 1973), который провел обширную синонимизацию родов. Все роды и подроды, в диагнозах которых отсутствовали надежные отличительные признаки, были сведены в синонимы, так что число родовых и подродовых названий сократилось с 724 до 265, исключая вымершие роды, которые не были затронуты ревизией. Одновременно сходную работу для фауны неотропической области проделал Кемпф (Kempf, 1972).

Как показали последующие ревизии (Kempf, 1973; Brown, 1976), часть синонимизированных родов в дальнейшем, безусловно, будет восстановлена. Таким образом, система Брауна должна рассматриваться не как окончательный, а как необходимый промежуточный этап ревизии. В приводимом ниже списке родов муравьев мы в основном ориентировались на список Кемпфа (Kempf, 1972) для Неотропической области и список Брауна (Brown, 1973) для остальных областей, добавив к последнему роды, восстановленные в ходе последующих ревизий, и роды, с синонимизацией которых мы не можем согласиться.

В обсуждаемой работе Брауна также отсутствует разделение на трибы, хотя роды в списке расположены в "естественном" порядке. Это не означает, однако, что он отказывается от этой таксономической категории, а связано лишь с тем, что сейчас очертить границы многих триб невозможно без специальных ревизий. В настоящее время более или менее закончена ревизия подсемейства Ponerinae (Brown, 1958, 1960, 1965; Taylor, 1965; Brown et al., 1970; Bolton, 1974 etc., Kempf, 1975; Brown, 1975, 1976, 1978). Приводимая ниже классификация подсемейства отличается от классификации Брауна по двум пунктам. Во-первых, мы не можем согласиться с чрезмерно широким толкованием трибы Ponerini, куда Браун (Brown, 1976) включает прежние трибы Thaumatomyrmecini, Odontomachini и Leptogenyini. Во-вторых, мы выделяем в самостоятельную трибу род *Аромутта*. Этот род был условно включен авторами в трибу *Amblyoropini*, но при этом было высказано мнение, что скорее всего он все же должен выделяться в особую трибу (Brown et al., 1970). Невозможность сближения *Аромутта* с трибой *Amblyoropini* обосновывается ниже.

Довольно большая работа проделана и в направлении ревизии подсемейства Myrmicinae (Brown, 1953 etc.; Brown, Kempf, 1960; Ettershank, 1966; Kügler, 1978; Bolton, 1981, 1984; etc.). В настоящее время картина

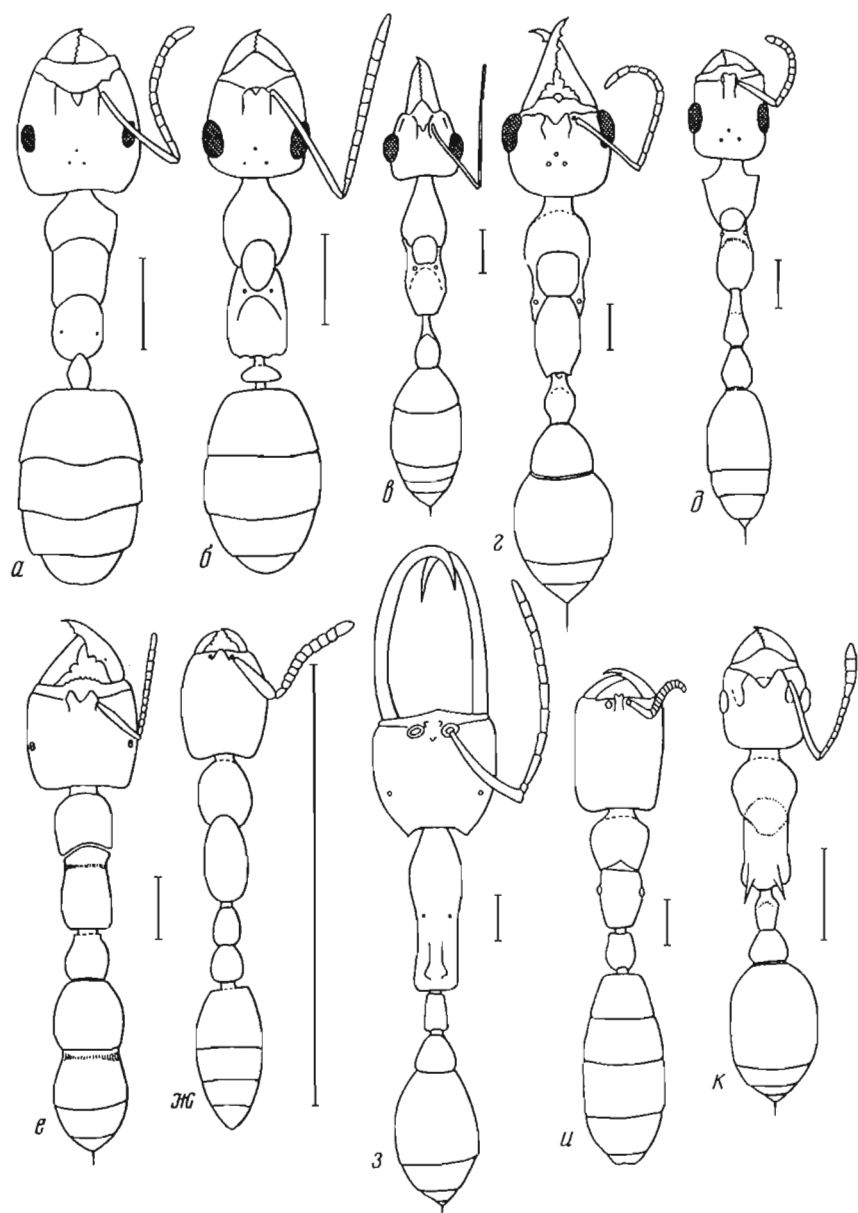


Рис. 19. Представители разных подсемейств муравьев (рабочие особи)

a – *Liometopum microcephalum* (Dolichoderinae); *б* – *Formica fusca* (Formicinae); *в* – *Nothomyrmecia macrops* (Nothomyrmecinae); *г* – *Myrmeccia* sp. (Myrmecinae); *д* – *Tetraponera rufonigra* (Pseudomyrmecinae); *е* – *Amblyopone australis* (Ponerinae); *ж* – *Leptanilla boltoni* (Leptanillinae); *з* – *Eciton burchelli* (Dorylinae); *и* – *Dorylus labiatus* (Dorylinae); *к* – *Myrmica rubra* (Myrmicinae). Размер масштабного отрезка для всех рисунков – 1 мм. (*ж* – по Baroni Urbani, 1977; остальные – ориг.)

выглядит следующим образом: примерно треть родов объединены в хорошо обособленные трибы (Dacetini, Basiceratini, Cryptocerini, Attini, Crematogasterini и др.). Остальные же роды представляют аморфную массу (триба Myrmicini Вильсона и других авторов), в которой пока выделены только некоторые группы близких родов ("Genus-groups" западных авторов). Чтобы как-то унифицировать классификацию, мы сохраняем для этих групп название триб, давая соответствующие ссылки. Кроме того, мы сохранили некоторые трибы Эмери (Myrmicini, Pheidolini, Leptothoracini, Cardiocondylini, Tetramoriini), представляющие собой также группы близких родов, исключив из них роды, положение которых в этих трибах для нас сомнительно. Все роды, по тем или иным причинам не вошедшие в выделенные трибы, даны в конце списка в алфавитном порядке.

Ревизии Dolichoderinae и Formicinae пока еще не начаты. Для Dolichoderinae, по-видимому, вполне может быть сохранена система Эмери (Emery, 1912) с двумя дополнениями. Во-первых, мы выделяем как самостоятельную трибу Liometopini, для представителей которой характерно примитивное (по сравнению с Taripomini, куда их прежде относили) строение провентрикулюса (Eisner, 1957) и наличие простых глазков у рабочих особей. Во-вторых, в самостоятельную трибу выделяется род Zherichinius, описанный из сахалинского янтаря. Система Formicinae, несомненно, требует серьезной ревизии. В приводимом списке мы сохранили большинство триб, выделявшихся ранее, но исключили из них часть родов. Их положение в системе неясно и мы помещаем их в конце списка в алфавитном порядке.

Ниже приводится система Formicoidea, как мы ее сейчас представляем. Мы отчетливо понимаем, что она носит сугубо временный характер и будет меняться по мере дальнейшей ревизии муравьев. Однако приведение такой системы представляется нам необходимым промежуточным этапом работы. В пределах каждого подсемейства мы стремились расположить трибы в "естественном" порядке. Вначале идут трибы, представители которых имеют те или иные архаичные признаки, что свидетельствует об их раннем обособлении. Затем идут "типичные" для подсемейства трибы, причем близкие помещены друг за другом. В конце списка приводятся высоко специализированные трибы и роды, положение которых по тем или иным причинам для нас неясно. В пределах каждой трибы роды даны в алфавитном порядке.

В скобках после названий родов заглавными буквами указано геологическое время нахождения рода: К — поздний мел, Р — палеоцен, Е — эоцен, О — олигоцен, М — миоцен, Р — современность. Для современных родов, эндемичных для одной зоогеографической области, прописной буквой указано название соответствующей области: а — Австралийская, е — Эфиопская, н — Неотропическая и (или) Неарктическая, о — Индо-Малайская, р — Палеарктическая. При этом как эндемичные мы рассматриваем и такие роды, отдельные широко распространенные представители которых могут заходить в смежную зоогеографическую область.

Типичные представители разных подсемейств изображены на рис. 19.

НАДСЕМЕЙСТВО FORMICOIDEA

I. СЕМЕЙСТВО ARMANIIDAE

Armania Dlussky (K), Armaniella Dlussky (K), Archaeopone Dlussky (K), ? Cretopone Dlussky (K), Dolichomyrma Dlussky (K), ? Petropone Dlussky (K), Poneropterus Dlussky (K), Pseudarmania Dlussky (K).

II. СЕМЕЙСТВО SPHECOMYRMIDAE

? Baikuris Dlussky (K), Cretomyrma Dlussky (K), Palaeomyrmex Dlussky (K), Sphecomyrma Wilson et Brown (K).

III. СЕМЕЙСТВО FORMICIDAE

1. ПОДСЕМЕЙСТВО FORMICINAE

Триба OECOPHYLLINI: Oecophylla F. Smith (E-R)

Триба GESOMYRMINI: Gesomyrmex Mayr (E-R), Prodimorphomyrmex Wheeler (E), Sicilomyrmex Emery (M).

Триба GIGANTIOPINI: Gigantiops Roger (Rn).

Триба CAMPONOTINI: Calomyrmex Emery (Ra), Camponotus L.(E-R), Chimaeromyrma Dlussky (P), Dendromyrmex Wheeler (En), Echinopla F. Smith (R), Forelophilus Kutter (Ro), Notostigma Emery (Ra), Opisthopsis Dalla Torre (Ra), Overbeckia Viehmeier (Ro), Phasmomyrmex Stitz (Re), Polyrhachis F. Smith (R), Pseudocamponotus Carpenter (O), Drymomymex Wheeler (E).

Триба MELOPHORINI: Lasiophanes Emery (Rn), Melophorus Lubbock (Ra), Myrmecorhynchus André (Ra), Notoncus Emery (Ra), Prolasius Forel (Ra), Pseudonotoncus Clark (Ra).

Триба FORMICINI: Alloformica Dlussky (Rp), Cataglyphis Förster (?E-Rp), Formica L.(E-R), Glaphyromyrmex Wheeler (E), Polyergus Latr.(R), Proformica Ruzsky (Rp), Protoformica Dlussky (E), Rossomyrmex Arnoldi (Rp).

Триба LASIINI: Acanthomyops Mayr (Rn), Euprenolepis Emery (R), Lasius F. (E-R), Myrmecocystus Wesmael (Rn), Paratrechina Motschulski (R), Prenolepis Mayr (E-R), Pseudolasius Emery (E-R).

Триба PLAGIOLEPIDINI: Acantholepis Mayr (R), Anoplolepis Santschi (?M-Ra), Plagiolepis Mayr (E-R).

Триба MYRMOTERATINI: Myrmoteras Forel (Ro).

Триба SANTSCHIELLINI: Santschiella Forel (Re).

Триба MYRMELACHISTINAE: Myrmelachista Roger (Rn), Neaphomus Me-
nozzi (Rn).

Роды с неясной принадлежностью: Acropyga Roger (R), Aphomomyrmex Emery (Re), Brachymyrmex Mayr (Rn), Bregmatomyrma Wheeler (Ro), Cladomyrma Wheeler (Ro), Pseudaphomomyrmex Wheeler (Ro), Stigmacros Forel (Ra), Teratomyrmex McAraevey (Ra), Protrechina Wilson (E).

2. ПОДСЕМЕЙСТВО DOLICHODERINAE

Триба ZHERICHINIINI: Zherichinius Dlussky (P)

Триба LIOMETOPINI: Asymphylomyrmex Wheeler (E), Liometopum Mayr (E-R)

Триба TAPINOMINI: Araucomyrmex Gallardo (Rn), Amyrmex Kusnezov (Rn), Azteca Forel (M-Rn), Bothriomyrmex Emery (R), Conomyrma Fo-

rel (Rn), Dorymyrmex Mayr (Rn), Ecphorella Forel (Re), Engramma Forel (Re), Eotapinoma Dlussky (P), Forelius Emery (Rn), Frogatella Forel (Ra), Iridomyrmex Mayr (E-R), Neoforelius Kusnezov (Rn), Protazteca Carpenter (O), Semonius Forel (R), Tapinoma Förster (M-R), Technomyrmex Mayr (R), Turneria Forel (Ra), Zatapinoma Wheeler (R).

Триба DOLICHODERINI: Dolichoderus Lund (E-R), Hypoclinea Mayr (E-R), ? Kotschkorkia Dlussky (M), Linepithema Mayr (Rn), Monacis Roger (M-Rn), Monoceratoclinea Wheeler (Ra).

Триба LEPTOMYRMECINI: Leptomyrmex Mayr (Mn-Ra).

Триба AXINIDRINI: Axinidris Weber (Re).

Триба PITYOMYRMECINI: Pityomyrmex Wheeler (E).

3. ПОДСЕМЕЙСТВО ANEURETINAE

Aneuretellus Dlussky (P), Aneuretus Emery (Ro), Mianeuretus Carpenter (M), Paraneuretus Wheller (E), Protaneuretus Wheeler (E).

4. ПОДСЕМЕЙСТВО NOTHOMYRMECINAE

Nothomyrmecia Clark (Ra).

5. ПОДСЕМЕЙСТВО MYRMECINAE

Myrmecia F. (Ra), ?Prionomyrmex Mayr (E)

6. ПОДСЕМЕЙСТВО PSEUDOMYRMECINAE

Pseudomyrmex Lund (Rn), Tetraponera F. Smith (E-R).

7. ПОДСЕМЕЙСТВО PONERINAE

Триба AMBLYOPONINI: Amblyopone Erichson (E-R), Myopopone Roger (Ro), Mystrium Roger (R), Onychomyrmex Emery (Ra), Prionopelta Mayr (R).

Триба AROMYRMINI: Aromyrma Brown, Gotwald et Levieux (Re).

Триба PONERINI: Asphinctopone Santschi (Re), Bothroponera Mayr (R), Brachyponera Emery (R), Belonopelta Mayr (Rn), Centromyrmex Mayr (R), Cryptopone Emery (R), Diacamma Mayr (Ro), Dinoponera Roger (Rn), Euponera Emery (R), Harpegnathos Jerdon (Ro), Hypoponera Santschi (E-R), Emeryopone Forel (Ro), Megaponera Mayr (Re), Mesoponera Emery (R), Neoponera Emery (Rn), Odontoponera Mayr (Ro), Ophthalmopone Forel (Re), Hagensia Forel (Re), Pachycondyla F. Smith (R), Paltothyreus Mayr (Re), Plectroctena F. Smith (Re), Poner a Latr. (R), Protopone Dlussky (P), Psalidomyrmex André (Re), Streblognathus Mayr (Re), Trachymesopus Emery (E-R).

Триба LEPTOGENYINI: Leptogenys Roger (R), Prionogenys Emery (Ra).

Триба ARCHIPONERINI: Archiponera Carpenter (M).

Триба ODONTOMACHINI: Anochetus Mayr (M-R), Odontomachus Latr. (M-R).

Триба THAUMATOMYRMECINI: Thaumatomyrmex Mayr (Rn).

Триба ECTATOMMINI: Acanthoponera Mayr (Rn), Aulacopone Arnoldi (Rp), Bradoponera Mayr (E), Ectatomma F. Smith (Rn), Electroponera Wheeler (E), Gnampptogenys Roger (E-R), Discothyrea Roger (R), Heteroponera Mayr (R),

Paraponera F. Smith (M-Rn), Proceratium Roger (E-R), Rhytidoponera Mayr (E-R).

Триба TYPHLOMYRMECINI: Typhlomyrmex Mayr (Rn).

Триба PLATYTHYREINI: Platythyrea Roger (E-R), Probolomyrmex Mayr (R).

Триба AENICTOGITINI: Aenictogiton Emery (Re).

Триба CERAPACHYINI: Cerapachys F. Smith (E-R), Leptanilloides Mann (R), Procera-pachys Wheeler (E), Simopone Forel (R), Sphinctomyrmex Mayr (R).

Триба CYLINDROMYRMECINI: Cylindromyrmex Mayr (M-Rn).

Триба ACANTHOSTICHINI: Acanthostichus Mayr (Rn), Ctenopyga Ashmead (Rn).

8. ПОДСЕМЕЙСТВО DORYLINAЕ

Триба CHELIOMYRMECINI: Cheliomyrmex Mayr (Rn).

Триба ECITONINI: Eciton Latr. (Rn), Labidus Jurine (Rn), Neivamyrmex Borgmeier (M-Rn), Nomamyrmex Borgmeir (Rn).

Триба DORYLINI: Dorylus F. (R).

Триба AENICTINI: Aenictus Schuckard (R).

9. ПОДСЕМЕЙСТВО LEPTANILLINAЕ

Leptanilla Emery (R), Noonilla Petersen (Ro), Phaulomyrma C. & E. Wheeler (Ro), Scyphodon Brues (Ro).

10. ПОДСЕМЕЙСТВО MYRMICINAЕ

Триба METAPONINI: Metapone Forel (R).

Триба MELISSOTARSINI: Melissotarsus Emery (Re), Rhopalomastix Forel (Ro).

Триба OCYMYRMECINI: Ocyomyrmex Emery (Re).

Триба MYRMICARIINI: Myrmicaria Saunders (R).

Триба CRYPTO CERINI: Cephalotes Latr. (Rn), Eucryptocerus Kempf (Rn), Proscryptocerus Emery (Rn), Zacryptocerus Wheeler (M-Rn).

Триба АТТИНИ: Acromyrmex André (Rn), Apterostigma Mayr (Rn), Atta F. (Rn), Cyphomyrmex Mayr (M-Rn), Mycecopurus Forel (Rn), Myrmicocrypta F. Smith (Rn), Mycetarotes Emery (Rn), Trachymyrmex Forel (M-Rn), Sericomymyrmex Mayr (Rn).

Триба ПОДОМЫРМИНИ: Atopomyrmex André (Re), Atopula Emery (R), Dilobocondyla Santschi (R), Podomyrma F. Smith (Ra), Poecilomyrma Mann (Ra), Terataner Emery (Re).

Триба MYRMECINI: Acanthomyrmex Emery (R), Myrmecina Curtis (R), Perissomyrmex M. Smith (Rn), Pristomyrmex Mayr (R), Xenomyrmex Forel (Rn).

Триба MYRMICINI: Ephebomyrmex Wheeler (Rn), Holomyrma Forel (Rn), Manica Jurine (R), Myrmica Latr. (E-R), Pogonomyrmex Mayr (Rn), Sifolinia Emery (Rp).

Триба LEPTOTHORACINI: Adelomyrmex Emery (R), Chalepoxenus Menozzi (Rp), Doronomyrmex Kutter (Rp), Epimyrmex Emery (Rp), Formicoxenus Mayr (R), Harpagoxenus Forel (R), Lachnomyrmex Wheeler (R), Leptothorax Mayr (E-R), Macromischa Roger (Rn), Myrmoxenus Ruzsky (Rp), Nothomyrmica Wheeler (E), Rogeria Emery (R), Temnothorax Mayr (E-Rp).

Триба CARDIOCONDYLINI: Cardiocondyla Emery (R).

Триба TETRAMORIINI: Anergates Forel (Rp), Decamorium Forel (Re), Eutetramorium Emery (Re), Macromischoides Wheeler (Re), Rhoptomymex Mayr (R), Strongylognathus Mayr (Rp), Teleutomymex Kutter (Rp), Tetramorium Mayr (E-R), Tetramyrma Forel (Re), Xiphomymex Forel (R).

Триба PHEIDOLINI: Aphaenogaster Mayr (E-R), Bruchomyrma Santschi (Rn), Eriopheidole Kusnezov (Rn), Gallardomyrma Bruch (Rn), Goniomma Emery (Rp), Lordomyrma Emery (R), Oxyopomyrma André (Rp), Pheidole Westwood (M-R), Proatta Forel (Ro), Paraphaenogaster Dlussky (M), Stenamma Westwood (E-R), Veromessor Forel (Rn).

Триба CALYPTOMYRMECINI (genus group, Bolton, 1981): Calyptomymex Emery (R), Dicroaspis Emery (R), Ilemomyrma Wilson (Mn), Mayriella Forel (R), Prodicroaspis Emery (Ra), Promeranoplus Emery (Ra).

Триба MONOMORIINI (pro Monomorium—genus group, Ettershank, 1966): Anillomyrma Emery (Ro), Chelaner Emery (Ra), Diplomorium Mayr (Re), Hagioxenus Forel (R), Monomorium Mayr (E-R), Sylophopsis Santschi (Re).

Триба MEGALOMYRMECINI (pro Megalomyrma—genus group, Ettershank, 1966): Allomerus Mayr (Rn), Brownidris Kusnezov (Rn), Carebarella Emery (Rn), Megalomyrma Forel (Rn), Nothidris Ettershank (Rn), Tranopelta Mayr (Rn).

Триба PHEIDOLOGETINI (pro Pheidologeton—genus group, Ettershank, 1966): Anisopheidole Forel (Ra), Carebara Westwood (R), Lophomyrma Emery (Ro), Oligomyrma Mayr (E-R), Pheidologeton Mayr (R), Paedalgus Forel (R).

Триба SOLENOPSISIDINI (pro Solenopsis—genus group, Ettershank, 1966): Diplorhoptum Mayr (E-R), Oxyepocus Santschi (Rn), Oxydridis Wilson (Mn), Solenopsis Westwood (Rn).

Триба MERANOPLINI (genus group, Bolton, 1981): Meranoplus F. Smith (R), Romblonella Wheeler (R), Willowsiella Wheeler (R).

Триба CATAULACINI: Cataulacus F. Smith (R).

Триба PHALACROMYRMECINI (genus group, Bolton, 1984): Ishakidris Bolton (R), Phalacromymex Kempf (R), Pilotrochus Brown (R).

Триба OCHETOMYRMECINI: Ochetomyrma Mayr (Rn).

Триба AGROECOMYRMECINI: Agroecomymex Wheeler (E), Eulithomyrma Carpenter (O), Tatuidris Brown & Kempf (Rn).

Триба STEREOHYRMECINI: Stereomyrma Emery (Ro).

Триба BASICEROTINI: Aspididris Weber (Rn), Basiceros Schultz (Rn), Creightonidris Brown (Rn), Eurhopalothrix Brown & Kempf (R), Octostruma Forel (M-Rn), Rhopalothrix Mayr (R).

Триба DACETINI: Acanthognathus Mayr (Rn), Colobostruma Wheeler (Ra), Daceton Perty (Rn), Dorisidris Brown (Rn), Dysedrognathus Taylor (Ro), Epitritus Emery (R), Epopostruma Forel (Ra), Glamymymex Wheeler (R), Kyidris Brown (R), Mesostruma Brown (Ra), Miccostruma Brown (Re), Microdaceton Santschi (Re), Neostruma Brown (Rn), Orectognathus F. Smith (Ra), Pentastruma Forel (Ro), Quadristruma Brown (R), Serrastruma Brown (Re), Smithistruma Brown (M-R), Strumigenys F. Smith (R), Tingimymex Mann (Rn), Trichoscapa Emery (R).

Триба CREMATOGASTERINI: Crematogaster Lund (M-R).

Роды с неясной принадлежностью: Adlerzia Forel (Ra), Ankylomyrma Bolton (Re), Brunella Forel (Re), Dacatinops Brown & Wilson (R), Electromymex Wheeler (E), Ennaemerus Mayr (E), Hypopomyrma Emery (M),

Geognomicus Menozzi (Re), *Ireneopone Donisthorpe* (Re), *Liomyrmex Mayr* (R), *Machomyrma Forel* (Ra), *Parameranoplus Wheeler* (E), *Peronomyrmex Viehmeyer* (Ra), *Stegomyrmex Emery* (Rn), *Stigmomyrmex Mayr* (E), *Stiphomyrmex Wheeler* (E), *Trigonogaster Forel* (Ro), *Vollenhovia Mayr* (?E—Ro), *Eocenidris Wilson* (E).

Положение *Ameghinoia Viano et Haedo Rossi* (?P), *Polanskiella Rossi de Garcia* (E) и "*Sphecomyrma*" *canadensis Wilson* (K) неясно и обсуждается ниже. В список также не включены некоторые ископаемые роды, сохранность или неудовлетворительное описание которых не дает возможности отнести их к какому-либо подсемейству, а тем более трибе.

3.3. СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ

Муравьи отличаются от остальных перепончатокрылых тремя главными признаками:

1. Наличием трех каст (самки, самцы, рабочие особи), причем рабочие всегда бескрылые; рабочие могут отсутствовать у некоторых паразитических муравьев, но там это всегда вторично;

2. Наличием меташлевальных желез, которые иногда могут вторично исчезать, но при этом, как правило, сохраняются их следы;

3. Характерными особенностями жилкования крыльев.

Первый признак, безусловно, связан с социальностью, и бескрылые рабочие особи, помимо муравьев, имеются только у термитов, но у них это не бескрылые самки, а личинки обоих полов. Второй признак также обычно связывается с социальностью: секрет мандибулярных желез скорее всего служит для дезинфекции гнезда.

Кроме того, для муравьев характерны некоторые другие признаки, которые по отдельности могут встречаться и в некоторых других группах перепончатокрылых. К числу их, в частности, относятся:

4. Наличие 1 или 2-членикового стебелька, гомологичного II или II и III абдоминальным сегментам. Сходный внешне стебелек имеется также у некоторых сколиоидов (*Mutillidae*, *Bradynobaenidae*), веспоидов (*Eumenidae*) и даже наездников (*Austroniidae*, *Serphitidae*, *Heloridae*), но там это, как правило, родовой признак, а не признак всего семейства в целом. К социальности дифференциация абдоминальных сегментов, видимо, не имеет прямого отношения;

5. Наличие коленчатых усиков у самок и рабочих особей. Как будет показано ниже, у перепончатокрылых коленчатые усики возникают в тех группах, где появляется необходимость контролировать манипуляции мелкими объектами.

6. Исходными для муравьев являются мандибулы с несколькими зубцами, а наиболее распространенными — с зазубренным жевательным краем. Похожие мандибулы возникают у перепончатокрылых, строящих сложные гнезда (*Vespidae*) или прокладывающих ходы в древесине (некоторые *Sphecidae*). Исходными для *Aculeata* являются мандибулы с двумя зубцами, имеющиеся у большинства сколиоидов.

Подсемейства муравьев различаются в первую очередь характером расчленения брюшка и строением ядовитого аппарата самок. Кроме того, имеют значение такие признаки, как наличие или отсутствие глаз и простых глаз-

ков, степень слияния швов мезосомы, строение ротового аппарата и т.д. По сути дела, вопрос о происхождении и ранней эволюции муравьев сводится к объяснению путей развития этих признаков.

Поскольку методика построения морфоклин и определения их полярности изложена в отдельной статье данного сборника (Расницын, Длусский), здесь мы не будем останавливаться на методических вопросах. Хотелось бы только подчеркнуть, что мы считаем принципиально неверным рассматривать эволюцию органов или структур в отрыве от той функциональной системы, в которую они входят. К сожалению такой подход весьма широко распространен в филогенетической литературе, в том числе и в работах по филогении муравьев.

Под функциональной ("технологической") системой мы понимаем систему органов и структур, связанных динамическими координациями и выполняющих одну сложную функцию.

3.3.1. КРАНИО-МАНДИБУЛЯРНАЯ СИСТЕМА

Кранио-мандибулярная функциональная система (КМС) — это тесно связанный в эволюции комплекс из мандибул, мандибулярных мышц *m. flexor mandibularis*, основания которых крепятся к затылочным углам головной капсулы, и *m. extensor mandibularis*, крепящихся к гулярному шву, головной капсулы и мандибулярных желез. Максиллы и нижняя губа не входят в эту систему, так как эволюция этих органов идет в значительной степени независимо от эволюции мандибул. В то же время эти органы функционально связаны между собой и входят в лабио-максиллярную систему, эволюция которой будет кратко рассмотрена в следующем разделе.

У Formicoidea можно выделить следующие основные типы кранио-мандибулярных систем (КМС):

1. Сфекоидная, или несовершенная, удерживающая КМС. Мандибулы узкие, без развитого жевательного края, с двумя зубцами — вершинным и предвершинным. Мандибулярные мышцы развиты слабо, и поэтому затылочный край головы широко округлен.

Основная функция такой системы — кратковременное удерживание добычи на время, необходимое для того, чтобы ее ужалить. Основную функцию удержания выполняют вершинные зубцы, а предвершинные не позволяют добыче вращаться на оси, образуемой вершинными зубцами. В сложном виде роющие осы используют такие мандибулы для отгребания почвы в норке, хотя в основном они пользуются для рытья передними ногами. Двузубые мандибулы могут использоваться и для переноски сравнительно крупных предметов, например при извлечении камешков из норки или подтаскивании растительных частиц для укрытия входа в нее.

Сфекоидная КМС весьма распространена среди одиночных перепончатокрылых, парализующих крупную добычу, в частности, у многих Sphecidae и Scolioidea и у многих одиночных пчел (Andrenidae, Melitidae). Среди самок формикоидов такая система имела только у меловых Atmaniidae и Sphecomyrmidae (рис. 20, а) и не наблюдается ни у одного из видов муравьев. Правда двузубые мандибулы встречаются у рабочих особей некоторых Dorylinae (в частности, *Dorylus wilverthi*) и у рабочих Leptanilla butelli, но это явно вторичное состояние. Во-первых, у этих муравьев хо-

рошо выражены затылочные углы головы, что указывает на существенное развитие мандибулярных мышц, а во-вторых, ближайшие виды рода обычно имеют большее число зубцов. У самцов некоторых примитивных муравьев, в частности, у *Amblyopone australis* имеются двузубые мандибулы, по-видимому сохранившиеся от предков с двузубыми мандибулами у обоих полов. У позднемелового *Baikuris mandibularis* мандибулы, видимо, также двузубые (внутренний край их плохо виден), но расширены, что связано с сильным развитием мандибулярной железы.

2. **Лептаниллоидная или совершенная удерживающая КМС** (рис. 20 б, в). Мандибулы сравнительно узкие, но с 3–5 крупными зубцами. Голова прямоугольная или с выпуклыми боками, с явственно выраженными округленными затылочными углами и прямым или вогнутым затылочным краем. Это развитие затылочных углов головы связано со значительным развитием мандибулярных мышц. Такая степень развития мышц не всегда встречается у видов с более совершенной формицидной КМС. Скорее всего, это объясняется тем, что недостаточное совершенство мандибул компенсируется усилением мускулатуры.

Лептаниллоидная система позволяет лучше удерживать и умерщвлять при помощи жала живую добычу, а также осуществлять более тонкие манипуляции, например переносить личинок. По крайней мере ни у одного из видов со сфекоидной КМС перенос самками личинок не наблюдается, тогда как все муравьи, за которыми велись наблюдения (никто еще не наблюдал поведения *Leptanillinae*), это могут делать. Среди одиночных перепончатокрылых сходные мандибулы имеются у видов, строящих сложные постройки, например у *Megachilidae*.

Лептаниллоидная КМС, по-видимому, является исходной для муравьев и имеется у рабочих особей всех *Leptanillinae*, многих *Dorylinae* (*Dorylus*, *Cheliomyrmex*), некоторых *Ponerinae* (*Prionopelta*, *Onychomyrmex*), и *Murmicinae* (*Осумурмекс*, *Onychomyrmex*, *Adelomyrmex*, некоторые *Solenopsis*, *Молотогийум* и т.д.). Интересно отметить, что в группах, традиционно считающихся наиболее примитивными, все (*Nothomyrmecinae*, *Murmicinae*) или большинство (*Amblyoponini*) представителей имеют не лептаниллоидную, а более специализированную кранио-мандибулярную систему. Такая система не встречается и у представителей "высших" подсемейств *Dolichoderinae* и *Formicinae*.

3. **Формицидная или универсальная КМС** (рис. 20 г, д). Мандибулы треугольные, с жевательным краем, обычно вооруженным многими мелкими зубцами. Степень развития жевательных мышц и форма головы могут быть различными: голова от овальной до прямоугольной, с выпуклым, прямым или вогнутым затылочным краем.

Формицидная КМС позволяет муравьям осуществлять широкий круг работ, связанных с добыванием пищи, уходом за расплодом и постройкой сложного гнезда. Неслучайно почти все виды с высокой социальной организацией (кроме *Dorylinae*) имеют формицидную или производную от нее КМС.

Эта система характерна для большинства рецентных и вымерших *Ponerinae* и *Murmicinae* и является исходной для *Pseudomyrmecinae*, *Aneuretinae*, *Dolichoderinae* и *Formicinae*. Среди других перепончатокрылых треугольные мандибулы с развитым жевательным краем имеются у видов, выгры-

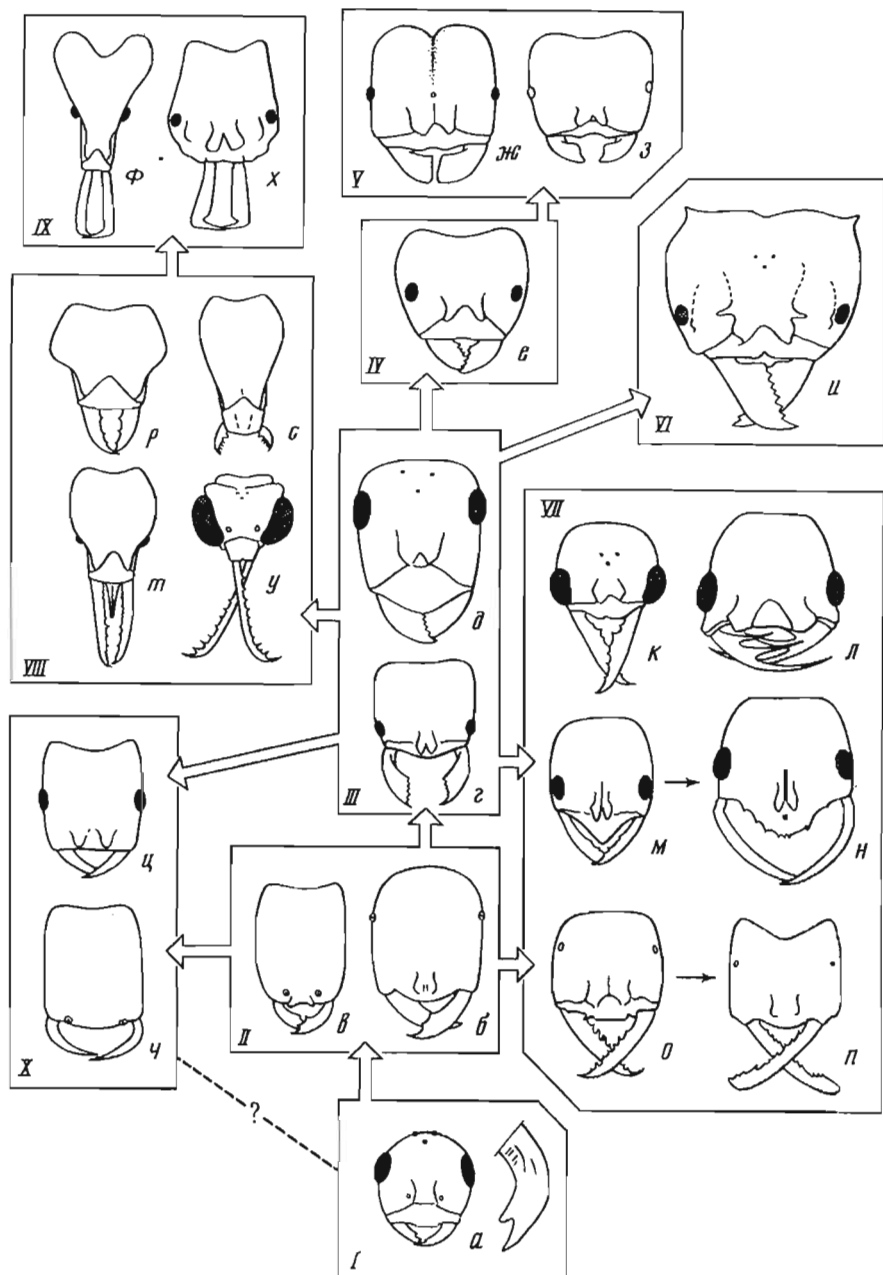


Рис. 20. Типы строения кранио-мандибулярных систем муравьев и возможные эволюционные переходы между ними

I — несовершенная удерживающая (сфекоидная); II — совершенная удерживающая (лептаниллоидная); III — универсальная (формикоидная); IV — грызущая; V — давящая; VI — режущая; VII — специализированная удерживающая с расставленными основаниями мандибул; VIII — специализированная удерживающая со сближенными основаниями мандибул; IX — капканная; X — дорилоидная. Представители:

зающих норки в древесине (например, *Crabro*, *Sphesidae*) и у общественных ос (*Vespidae*). У пчел, строящих гнезда из воска, имеются своеобразные ложковидные мандибулы, не встречающиеся у муравьев.

Три вышеперечисленных типа кранио-мандибулярных систем являются базовыми для формикоидов и отражают три основных этапа формирования типичных для муравьев мандибул формикоидного типа. Этот процесс прошел на самых ранних этапах эволюции муравьев, поскольку все известные палеоценовые муравьи уже имели формикоидную КМС. Но на этом процесс не закончился. На базе лептаниллоидной и формикоидной КМС в связи с пищевой специализацией возникали различные специализированные системы.

4. **Грызущая КМС** (рис. 20, е) возникает на базе формикоидной. Для нее характерны массивные мандибулы с сильно хитинизированным жевательным краем, снабженным острыми зубцами. Жевательные мышцы мощные и толстые, площадь их оснований расширена, что приводит к вздутию затылочных углов и (или) к расширению затылочной области головы; затылочный край головы, как правило, вогнутый.

Образование грызущей КМС связано либо с необходимостью расчленения твердой крупной добычи (многие *Pheidole*) либо, чаще с постройкой гнезд в древесине (*Camponotus*, *Azteca*, некоторые *Lasius* и т.д.).

5. **Давящая КМС** (рис. 20, ж, з). Обычно возникает на базе грызущей. От последней она отличается тем, что массивные мандибулы не имеют острых зубцов. Такая КМС служит для раздавливания и измельчения семян и возникает у солдат различных зерноядных муравьев (*Messor*, *Pheidologeton*, некоторые *Pheidole*, *Chelaner* и т.д.). Важно отметить, что у всех видов давящая КМС возникает только у солдат, тогда как у мелких рабочих сохраняется более примитивная формикоидная или грызущая КМС. При грызущей КМС подобный полиморфизм может наблюдаться (*Camponotus*, *Pheidole*), но может и отсутствовать (*Lasius fuliginosus*).

6. **Режущая КМС** возникает у муравьев-листорезов (*Attini*) на основе формикоидной. Длинные мандибулы с острым режущим краем перекрещиваются и работают как ножницы. Жевательные мышцы развиты очень сильно, и у наиболее специализированных листорезов (*Atta*) затылочные углы головы вздуты необычайно сильно (рис. 20, и).

7. **Специализированные удерживающие КМС** развиваются у видов с низким уровнем социальной организации семьи и, видимо, связаны со специализированным питанием. Как правило, для них характерны длинные мандибулы со многими зубцами, часто направленными назад. Системы эти до-

←
а — *Sphecomyrma freyi* (*Sphecomyrmidae*); б — *Onychomyrmex hedleyi* (*Ponerinae*: *Amblyoponini*); в — *Leptanilla thal* (*Leptanillinae*); г — *Brachyponera lutea* (*Ponerinae*: *Ponerini*); д — *Formica truncorum* (*Formicinae*); е — *Azteca* sp. (*Dolichoderinae*); ж — солдат *Pheidologeton affinis* (*Myrmicinae*: *Pheidologetini*); з — *Pogonomyrmex badius* (*Myrmicinae*: *Myrmecini*); и — *Atta cephalotes* (*Myrmicinae*: *Attini*); к — *Myrmecia* sp. (*Myrmecinae*); л — *Thaumatomyrmex cochlearis* (*Ponerinae*, *Thaumatomyrmecini*); м — *Leptogenys aspera*; н — *L. falcigera* (*Ponerinae*: *Leptogenyini*); о — *Amblyopone reclinatum*; п — *Myrmiarium truncatirostris* (*Ponerinae*: *Amblyoponini*); р — *Epitritus hexamerus*; с — *Smithistruma weberi*; т — *Neostruma myllorhapha* (*Myrmicinae*: *Dacetini*); у — *Myrmotheras binghami* (*Formicinae*); ф — *Strumigenys bryanti* (*Myrmicinae*: *Dacetini*); х — *Anochetus graeffei* (*Ponerinae*: *Odontomachini*); и — *Strongylognathus testaceus* (*Myrmicinae*: *Tetramoriini*); ч — самка *Leptanilla theryi* (*Leptanillinae*). (а — по Wilson et al., 1967; в, ч — по Baroni Urbani, 1977; п, с, т, ф — по Brown, Wilson, 1959; остальное — ориг.)

вольно разнообразны, но здесь мы не будем давать их подробной классификации. Отметим лишь, что имеются два принципиально различных типа таких систем. Для одного характерно сближение оснований мандибул при одновременном их удлинении (*Nothomyrmecia*, *Murmoteras*, часть *Dacetini*, рис. 20, *p-y*). При этом мандибулярные мышцы расходятся V-образно и голова явственно расширяется кзади. При другом типе системы, наоборот, происходит раздвижение оснований мандибул, а голова становится трапецевидной и суженной кзади (*Amblyopone*, *Murmesia*, часть *Leptogenys*, рис. 20, *к, м, о*). В ходе дальнейшей специализации мандибулы превращаются в некое подобие пинцетов (*Myrmium*, *Leptogenys* группы *falcigera*, рис. 20, *н, л*). По-видимому, КМС с раздвинутыми мандибулами возникают как приспособление для охоты на крупную добычу. Вероятно, в удержании добычи принимают участие не только мандибулы, но и зубцы на переднем крае наличника у *Amblyopone* и острый передний угол наличника специализированных *Leptogenys*. Вариантом этого типа КМС, видимо, следует рассматривать крайне своеобразную удерживающую систему *Thaumatomyrmex* (рис. 20, *л*). Функция необычных мандибул этих муравьев совершенно непонятна; есть указание, основанное на одном наблюдении, что эти муравьи питаются моллюсками (Kempf, 1975). За одним исключением (*Murmoteras*), специализированные удерживающие КМС возникают у муравьев с хорошо развитым жалом.

8. **Капканная КМС** — наиболее сложная из всех кранио-мандибулярных систем муравьев, независимо возникла в трибе *Dacetini* подсемейства *Murmicinae* и в трибе *Odontomachini* подсемейства *Ponerinae* (рис. 20, *ф, х*). Для этой системы характерны длинные (иногда превышающие длину головы) мандибулы с немногими длинными, обычно острыми зубцами, направленными перпендикулярно к мандибуле. Мандибулы сдвигаются сильными и одновременно длинными мышцами, так что либо вся голова муравья удлинена (*Odontomachus*), либо затылочные углы головы оттянуты и она имеет сердцевидную форму (*Strumigenys* и др.). Но наиболее существенной особенностью этой системы является замок в основании мандибул.

Нормальное положение мандибул такого муравья во время поиска добычи — открытое, они даже несколько отведены назад. При напряжении мандибулярных мышц мандибулы сначала остаются открытыми и только после открытия замка мгновенно схлопываются. У *Odontomachini* приводящая мышца мандибулы разделена на две порции. Более крупная из них прикреплена к затылочному углу головы и служит собственно для закрывания мандибулы. Меньшая порция крепится либо к валуку на верхней поверхности головы (*Odontomachus*), либо к выступу на боковой стороне головы (*Anochetus*) и, видимо, служит для открывания замка. Сила хлопка мандибул у этих муравьев такова, что *Odontomachus* используют мандибулы для прыжков: муравей упирается открытыми мандибулами в субстрат и, захлопывая их, отлетает на несколько сантиметров. Все муравьи с капканной КМС охотятся на подвижных насекомых (например, ногохвосток или саранчовых), подкрадываясь к ним. Биология дацетин хорошо описана в работах Э. Вильсона (Wilson, 1953; Brown, Wilson, 1959).

9. **Дорилоидная КМС** характеризуется своеобразными мандибулами, лишенными зубцов и напоминающими изогнутые клыки (рис. 20, *ц, ч*). Степень развития мандибулярных мышц может быть различной, но обычно

они не бывают сильно развитыми. Такая система наблюдается у всех самок Dorylinae и Leptanillinae, где функция ее неясна, у солдат некоторых Dorylinae и у рабочих муравьев-рабовладельцев (Strongylognathus, Polyergus). В последнем случае мандибулы служат идеальным орудием убийства, но рабочие особи специализированных рабовладельцев неспособны выполнять никаких других работ и даже самостоятельно питаться. Возможно, это относится и к солдатам Eciton, главной функцией которых является охрана колонн и бивуаков, поскольку эти муравьи не имеют гнезд и в отличие от других дорилин всегда обитают на поверхности почвы.

Тот факт, что наиболее "примитивные" муравьи (Amblyopone, Nothomyrmecia, Myrmecia) имеют длинные зазубренные мандибулы, заставляя всех прежних исследователей предполагать, что такие же мандибулы должны были иметь и предки муравьев. Даже нахождение Sphecomyrma не смогло изменить этого представления, и Вильсон и Браун (Wilson, Carpenter, Brown, 1967), реконструируя гипотетического предка муравьев, изображают его с большими, чем у Sphecomyrma (правда двузубыми), мандибулами. Сейчас, однако, можно с уверенностью сказать, что предки муравьев, как и Sphecomyrma, имели обычные сфекоидные двузубые мандибулы, сходные с таковыми у большинства сколиоидов. Если рассматривать мандибулы "примитивных" муравьев не сами по себе, а как часть кранио-мандибулярной системы, становится ясно, что они возникли в ходе пищевой специализации из мандибул лептаниллоидного типа. Сочетание архаичных признаков с высокой специализацией вообще типично: в противном случае эти архаичные формы просто не смогли бы дожить до настоящего времени.

Для нас является очевидным, что типичные для муравьев формикоидные кранио-мандибулярные системы возникали из более примитивных лептаниллоидных, причем, скорее всего, неоднократно. У рецентных форм далеко не всегда эти два типа можно четко различить. Возникновение это произошло очень рано. По крайней мере все палеоценовые муравьи уже имели типичные треугольные мандибулы со многими зубцами. Первично лептаниллоидные КМС сохранились лишь в немногих рано обособившихся примитивных группах муравьев.

По всей видимости, возникновение эусоциальности у насекомых со сфекоидными КМС невозможно, так как такие мандибулы не позволяют осуществлять ухода за расплодом. Таким образом, лептаниллоидная КМС должна была предшествовать эусоциальности или по крайней мере возникать параллельно с ней. Отсюда следует, что, если допускать однократное возникновение эусоциальности у муравьев, лептаниллоидная КМС возникла у муравьев однократно и является исходной для семейства.

Правда, не очень ясно происхождение лептаниллоидных КМС у Myrmicinae. Можно предполагать, что такая система является исходной для этого подсемейства, но нельзя и исключать возможности вторичного упрощения формикоидных мандибул. Против второго предположения, однако, говорит тот факт, что в двух других продвинутых подсемействах Dolichoderinae и Formicinae не известно ни одного случая вторичного упрощения формикоидной КМС, исходной для них.

Не вызывает сомнения возникновение грызущей и режущей кранио-мандибулярных систем и дорилоидной системы муравьев-рабовладель-

цев от формикоидной, а также давящей КМС из грызущей. Все эти системы связаны постепенными переходами и во многих случаях возникли сравнительно недавно. Сложнее обстоит дело с возникновением специализированных удерживающих и капканных КМС.

В работе об эволюции *Dacetini* В. Брауном и Э. Вильсоном (Brown, Wilson, 1959) построены довольно полные ряды преобразования мандибул в пределах этой трибы, связывающие формикоидные мандибулы типа *Codiomygma* и *Smithistruma* со специализированными удерживающими мандибулами типа *Epitritus* или *Neostruma*, а последние — с мандибулами-капканами *Strumigenys* (рис. 20, *p, c, t, ф*). Подобные ряды, связывающие формикоидные и специализированные удерживающие мандибулы, можно построить и для трибы *Basicerotini*, конвергентно сходной с *Dacetini* (Brown, Kempf, 1960). Сложность, однако, заключается в том, что любой морфологический ряд может читаться слева направо, справа налево или в двух направлениях от любой взятой точки. Все определяется тем, какую форму автор считает наиболее примитивной.

Браун и Вильсон исходили из того, что наиболее примитивными являются длинные мандибулы с малым числом крупных зубцов, и что эволюция шла в направлении сокращения длины мандибул и увеличения числа зубцов, т.е. в направлении *Strumigenys*—*Smithistruma*. При этом зубец при основании мандибул *Strumigenys* (входящий в состав замка) постепенно превращался в базальный угол жевательного края формикоидной мандибулы. С такой интерпретацией рядов никак нельзя согласиться. Мандибулы *Strumigenys* лишь формально сходны с примитивными сфекоидными мандибулами. Они являются составной частью ("челюстями капкана") весьма специализированной и сложной капканной кранио-мандибулярной системы. Наиболее же простая кранио-мандибулярная система характерна как раз для видов *Dacetini* с короткими зазубренными мандибулами. Таким образом, на наш взгляд, этот ряд следует читать наоборот и в качестве исходной рассматривать формы с формикоидными кранио-мандибулярными системами, кстати, характерными для большинства представителей подсемейства.

Проследить пути возникновения капканной КМС у *Odonthomachini* не удастся, так как все известные представители этой трибы крайне специализированы и переходы к другим типам КМС отсутствуют. Однако, В. Браун (Brown, 1976) показал близость этой трибы к трибе *Ponerini*. Он даже рассматривает их как специализированных представителей *Ponerini* (в ранге подтрибы). В то же время исходной для *Ponerini* является, скорее всего, формикоидная КМС. По крайней мере треугольные зазубренные мандибулы уже имелись у палеоценовой *Protopone primigena* — самого древнего и наиболее примитивного представителя этой трибы.

Специализированная удерживающая кранио-мандибулярная система с более или менее сближенными основаниями мандибул *Dacetini* и *Basicerotini*, как уже говорилось, произошла от формикоидной КМС. Таково же, несомненно, было и происхождение сходной в принципе КМС *Mutmoteras*, поскольку формикоидный тип КМС является исходным для подсемейства *Formicinae*, к которому относится этот род. Происхождение аналогичной КМС *Nothomygmesia* неясно. С одной стороны, общая примитивность этого муравья делает возможным допущение, что предки его имели примитивную

для муравьев лептаниллоидную КМС. Но с другой — очевидна близость *Nothomyrmecinae* к *Aneuretinae* (Wilson et al., 1956; Taylor, 1978), а у всех *Aneuretini* как вымерших, так и современного *Aneuretus semoli* мандибулы формикоидного типа. Более того, у *A. semoli* намечается некоторая тенденция к специализации, выражающаяся в расширении затылочной области головы, что свидетельствует об усилении мышц, сжимающих мандибулы. Таким образом, несомненно, что специализированная удерживающая КМС со сближенными основаниями мандибул неоднократно возникала в ходе эволюции из формикоидной КМС, тогда как возникновение ее из лептаниллоидной КМС сомнительно, хотя и возможно в случае *Nothomyrmecinae*.

Напротив, внешне очень сходные специализированные удерживающие КМС с раздвинутыми мандибулами, несомненно, возникали как на базе формикоидной, так и на базе лептаниллоидной КМС. Причем как в первом, так и во втором случае крайняя специализация приводила к появлению пинцетовидных мандибул. Первый путь хорошо прослеживается на примере рода *Leptogenys* (рис. 20, м, н), а второй — на примере трибы *Amblyoropini* (рис. 20, б, о, п). Происхождение кранио-мандибулярной системы *Мутмесиинае* неясно, так как промежуточные формы отсутствуют. Возможно, предки *Мутмесия* имели лептаниллоидную КМС.

Все сказанное в данном разделе суммирует схема, данная на рис. 20. Для наглядности мы изобразили характерных представителей каждого типа кранио-мандибулярных систем. Следует только подчеркнуть, что стрелки показывают возможные переходы между типами КМС, а не филогенетические связи между изображенными видами муравьев.

В заключение отметим, что для подсемейств *Ponerinae*, *Dorylinae*, *Leptanillinae*, а возможно и *Мутмесиинае* исходной является лептаниллоидная КМС, а для *Pseudomyrmecinae*, *Aneuretinae*, *Dolichoderinae* и *Formicinae* — формикоидная КМС. Под исходной мы понимаем наиболее примитивную из КМС, встречающуюся у известных представителей данного подсемейства как рецентных, так и вымерших. Происхождение мандибул *Мутмесия* и *Nothomyrmecia* неясно, но краниомандибулярные системы этих муравьев специализировались в разных направлениях, что подтверждает точку зрения Р. Тэйлора (Taylor, 1978) о том, что *Nothomyrmecinae* не могли быть предками *Мутмесиинае*.

3.3.2. АНТЕННЫ

Самки и самцы большинства *Scolioidea* и известных мезозойских *Formicoidea* имеют антенны **сфекоидного типа**. Для таких антенн характерен сравнительно короткий первый членик (скапус), очень короткий (иногда кубический) второй членик (педицеллюс) и удлинённый третий членик, приблизительно равный по длине скапусу. Длина последующих члеников постепенно уменьшается, так что вершинный (12-й у самок и 13-й у самцов) или предвершинный членик бывают самыми короткими.

У самок и рабочих особей всех муравьев как рецентных, так и вымерших антенны **формикоидного типа**, для которых характерны следующие особенности: скапус удлинён и составляет более 25% (обычно около 40%) от общей длины усика; педицеллюс удлинён, сужен к основанию и основа-

ние его изогнуто; следующие за ним членики обычно самые короткие, а вершинный или предвершинный — самые длинные. Таким образом, эти усики имеют коленчатую форму и благодаря искривленному педицеллюсу жгутик может плотно прикладываться к скапусу, тогда как у сфекоидных антенн угол между скапусом и жгутиком никогда не может быть менее 90° . Стабильное строение педицеллюса у большинства перепончатокрылых, видимо, связано с тем, что в нем располагается джонстонов орган. Его функция у перепончатокрылых не изучалась, но по аналогии с другими насекомыми (Жантiev, 1981) можно предполагать, что он служит для нахождения особей другого пола в полете. Судя по всему функция этого органа у муравьев была утрачена, что и создало предпосылки для преобразования формы педицеллюса.

У самцов *Nothomyrmecia*, *Myrmecia*, *Aneuretus* и большинства *Dolichoderinae* и *Ponerinae* сохранились антенны сфекоидного типа. У *Myrmicinae* сфекоидные антенны встречаются только у небольшой группы южноамериканских родов (*Cephalotini*, *Wasmannia*, *Brownidris*). Для большинства представителей этого подсемейства характерны антенны самцов с укороченным скапусом, но модифицированным жгутиком: педицеллюс может быть шаровидным или удлинённым, 3-й членик всегда короче скапуса, длина члеников к вершине не уменьшается, а увеличивается. Такие же антенны имеют некоторые *Dolichoderinae* и *Leptanillinae* (*Leptanilla*, *Scyphodon*). У *Phaenopygma* и *Noonilla*, относящихся ко второму подсемейству, антенны сфекоидного типа. И наконец, самцы некоторых *Ponerinae*, *Myrmicinae* и *Dolichoderinae* и всех *Formicinae* и *Dorylinae* имеют коленчатые усики формикоидного типа.

Коленчатые антенны имеются не только у муравьев, но и у многих других *Aculeata*, причем часто можно построить довольно полные ряды рецентных форм, что позволяет связать становление этого признака с биологией видов. В качестве показателя коленчатости мы использовали два индекса. Первый (ИК1) — это отношение длины скапуса к общей длине антенны. Во многих случаях более информативным оказался другой индекс — ИК2, или отношение условного расстояния от вершин антенн до переднего края клипеуса к длине головы. Условное расстояние измерялось следующим образом: делался рисунок, на котором скапусы насекомого отведены назад под углом 45° , а вершины жгутиков сведены вместе. Для некоторых насекомых это положение неестественно, но в любом случае ИК2 позволяет оценить возможности насекомого свести вместе кончики антенн вблизи ротового аппарата: насекомые с высокими значениями ИК2 этого не могут делать. Кроме того, определялся индекс АИ, представляющий отношение длины антенны к длине головы.

Как видно из таблиц 2 и 3, для низших сколиоидов (*Sapygidae*, *Scoliidae*: *Proscollinae*) и некоторых *Tiphidae* (*Meria*, *Methocha*) характерно самое низкое значение ИК1 (0,13–0,19) и самое высокое ИК2 (0,8–1,7). В тех же пределах лежат значения этих индексов у роющих ос, парализующих крупную добычу (гусениц, прямокрылых): ИК1–0,13; ИК2–1,1–1,3. У некоторых *Pompiliidae* эти индексы могут достигать значений ИК1–0,10 и ИК2–2,03. Иными словами, у всех этих насекомых имеются классические сфекоидные антенны с очень коротким скапусом и длинным жгутиком. Эти насекомые не способны приблизить вершины антенн к голове.

Таблица 2. Особенности внешней морфологии самок некоторых Scolioidea (Типы жвал: S-сфероидные; D – удлинненные без зубцов; M – удлинненные с зубцами)

Виды	Наличие крыльев	Жвалы	Петиолюс	Антеннальные индексы		
				АИ	ИК1	ИК2
SAPYGIDAE: Sapyginae:						
<i>Sapyga repandum</i>	+	S	–	2,62	0,13	1,74
<i>Sapyga schevyrevi</i>	+	S	–	2,04	0,14	1,42
Fedtschenkiinae:						
<i>Fedtschenkia indigotea</i>	+	S	–	1,71	0,18	0,90
<i>Fedtschenkia anthracina</i>	+	S	–	1,65	0,19	0,82
SCOLIIDAE: Proscoliinae:						
<i>Proscolia spectata</i>	+	S	–	1,76	0,15	0,89
TIPHIIDAE: Tiphinae:						
<i>Tiphia femorata</i>	+	S	–	1,57	0,23	0,76
Myzininae:						
<i>Meria discussa</i>	+	D	–	1,48	0,18	0,89
Brachycistidinae:						
<i>Brachycistis carinata</i>	–	M	–	1,81	0,23	1,00
Metochinae:						
<i>Methoca ichneumonoides</i>	–	S	–	2,09	0,11	1,55
MUTILLIDAE: Pseudophotopsidinae:						
<i>Pseudophotopsis nasarovi</i>	–	S	–	1,78	0,23	0,92
Mutillinae:						
<i>Mutilla europea</i>	–	S	–	1,38	0,26	0,51
<i>Smicromyrme rufipes</i>	–	S	–	1,82	0,25	0,91
Myrmosinae:						
<i>Myrmosa melanocephala</i>	–	S	–	1,96	0,20	1,04
BRADYNOBAENIDAE: Bradynobaeninae:						
<i>Bradynobaenus gayi</i>	–	M	–	1,38	0,28	0,62
Typhoctinae:						
<i>Typhoctes preculearis</i>	–	S	+	2,04	0,17	1,32
Apterogyninae:						
<i>Apterogynе sp.</i>	–	S	+	1,88	0,23	0,88

Несколько больше относительная длина скапуса у самок продвинутых сколионидов, в частности Mutillidae и Bradynobaenidae, самки которых бескрылы (ИК1 = 0,17–0,28; ИК2 = 0,5–1,0), и у большинства одиночных пчел (ИК1 = 0,19–0,28; ИК2 = 0–0,5). Исключение среди одиночных пчел представляют виды рода *Halictus* (ИК1 = 0,36–0,37; ИК2 = 0–0,1), но в пределах этого рода наблюдаются все переходы от одиночного к эусоциальному образу жизни. Среди одиночных ос коленчатые антенны (ИК1 = 0,25–0,33; ИК2 = 0–0,4) характерны для видов, делающих постройки из глины или охотящихся на мелкую добычу, т.е. у тех видов, которым необходимо манипулировать мелкими объектами. В этих же пределах находятся индексы и у рабочих особей общественных ос (ИК1 = 0,25–0,30; ИК2 = 0,1–

Таблица 3. Некоторые параметры строения антенн у самок одиночных и общественных ос и пчел (расшифровка индексов в тексте)

Виды	АИ	ИК1	ИК2
EUMENIDAE (одиночные)			
<i>Eumenes pedunculatus</i> Pz.	1,74	0,25	0,39
<i>Euodynerus disonotatus</i> Licht.	1,26	0,32	0
<i>Symmorphus mutiniensis</i> Bald.	1,42	0,26	0,42
<i>Ancistrocerus parietanus</i> L.	1,56	0,30	0,19
VESPIDAE (общественные, рабочие особи)			
<i>Vespa crabro</i> L.	1,58	0,26	0,33
<i>Paravespula vulgaris</i> L.	1,87	0,25	0,46
<i>Polistes gallicus</i> L.	1,60	0,30	0,12
SPHECIDAE, охотящиеся на крупную добычу			
<i>Sphex maxillosus</i> F.	2,00	0,13	1,12
<i>Ammophila sabulosa</i> L.	2,10	0,13	1,25
<i>Agrogorytes mystaceus</i> L.	2,28	0,13	1,34
<i>Gorytes quadrifasciatus</i> F.	2,05	0,13	1,29
охотящиеся на мелкую добычу			
<i>Stabro scibrarius</i> L.	1,29	0,33	0,25
<i>Crossocerus pusilus</i> Lep. et Brull.	1,28	0,30	0,35
<i>Oxybellus</i> sp.	1,05	0,25	0,29
APIIDAE (одиночные)			
<i>Andrena hattorfiana</i> F.	1,22	0,28	0,08
<i>Andrena rosae</i> Pz.	1,56	0,23	0,40
<i>Panurgus calcaratus</i> Scop.	1,20	0,27	0,21
<i>Dasipoda plumipes</i> Pz.	1,09	0,22	0,15
<i>Megachile lagopoda</i> L.	1,26	0,23	0,28
<i>Eucera longicornis</i> L.	1,61	0,19	0,54
<i>Tetralonia dentata</i> Kirby	1,41	0,21	0,33
	1,14	0,25	0,02
APIIDAE (общественные, рабочие особи)			
<i>Bombus agrorum</i> F.	1,24	0,35	-0,08
<i>Bombus lapidarius</i> L.	1,38	0,36	-0,05
<i>Bombus hypnorum</i> L.	1,40	0,36	-0,04
<i>Bombus lucorum</i> L.	1,57	0,35	0,07
<i>Apis mellifera</i> L.	1,17	0,32	0

0,5). У рабочих особей общественных пчел имеются совершенные коленчатые усики с длинным скапусом (ИК1 = 0,3), вершины которых сходятся вблизи переднего края клипеуса (ИК2 = 0).

У рабочих и самок всех муравьев усики коленчатые (ИК \geq 0,25; ИК2 \leq 1), но значения индексов, как видно из табл. 4, могут варьировать. Правда данные таблицы могут ввести в некоторое заблуждение. Дело в том, что эта изменчивость наблюдается лишь в "примитивных" подсемействах, тогда как представители "высших" подсемейств (*Muticinae*, *Fornicinae*, *Dolichoderinae*), кроме некоторых специализированных форм, имеют совершенные коленчатые антенны с ИК1 > 0,4 и ИК2 \approx 0. В таблице, однако, приведены данные промеров только для трех таких родов, один из ко-

Таблица 4. Антеннальные индексы самок и рабочих некоторых современных и верхнемеловых Formicoidea

Роды или виды	Число изучен. видов	АИ	ИК1	ИК2	Материал для измерений
Формикоиды верхнего мела					
<i>Armania robusta</i>		2,54	0,15	1,57	Ориг.
<i>Armaniella curiosa</i>		2,24	0,17	1,12	Ориг.
<i>Cretomyrma arnoldii</i>		3,33	0,18	1,94	Реконструкция голотипа Wilson etc., 1967
<i>Sphecomyrma freyi</i> , A		3,10	0,20	—	”
<i>Sphecomyrma freyi</i> , B		—	0,19	2,07	”
<i>Sphecomyrma canadensis</i>		3,3	0,23	?	Wilson, 1985
Рецентные муравьи					
NOTHOMYRMECIINAE:					
<i>Nothomyrmecia</i>	1	2,54	0,38	0,39	Ориг.
MYRMECIINAE:					
<i>Myrmecia</i>	6	2,2–3,0	0,36–0,41	0,2–0,5	Ориг.
LEPTANILLINAE:					
<i>Leptanilla</i>	15	1,4–2,3	0,25–0,36	0,4–1,0	Baroni Urbani, 1977
PONERINAE:					
<i>Amblyopone</i>	9	1,5–1,9	0,34–0,38	0,2–0,4	Ориг.
<i>Myopopone</i>	1	2,10	0,41	0,25	Ориг.
<i>Mystrium</i>	1	1,57	0,41	0,14	Ориг.
<i>Аромурма</i>	1	1,52	0,29	0,59	Brown etc., 1970
<i>Leptogenys</i>	6	1,9–2,8	0,39–0,41	0,2–0,6	Ориг.
<i>Thaumatomyrmex</i>	9	2,2–2,7	0,39–0,42	0,0–0,3	Kempf, 1975
<i>Emeryopone</i>	3	2,1	0,38–0,40	0,3–0,4	Baroni Urbani, 1975
DORYLINAE:					
<i>Dorylus</i>	3	0,7–1,3	0,36–0,41	–0,1–+0,2	Ориг.
PSEUDOMYRMICINAE:					
<i>Tetraopone</i>	4	1,3–1,7	0,38–0,41	0,1–0,4	Ориг.
MYRMICINAE:					
<i>Myrmica</i>	4	1,9–2,1	0,41–0,42	0,0–0,1	Ориг.
FORMICINAE:					
<i>Anoplolepis</i>	1	4,32	0,44	0,2	Ориг.
<i>Oecophylla</i>	2	3,5–3,6	0,44	0,0	Ориг.

торых (*Myrmica*) — типичный представитель неспециализированных страто- и герпетобионтов, а два других — муравьи, охотящиеся в кронах и имеющие необычайно длинные антенны.

Выборка Ponerinae также не является показательной для этого подсемейства: измерены представители наиболее примитивных родов *Amblyopone* и *Аромурма*, родов *Thaumatomyrmex* и *Mystrium* с крайне специализированными кранио-мандибулярными системами, рода *Leptogenys*, где

имеются переходы от типичной формикоидной до высоко специализированной КМС с пинцетовидными мандибулами и не слишком специализированного рода *Emeryorone*. Существенная изменчивость коленчатости антенн у представителей *Mutgesia*, *Amblyorone* и *Leptogenys*, возможно, связана с тем, что у этих муравьев сильно варьирует относительная длина мандибул. Правда, на имеющемся материале не удалось выявить значимой корреляции между величиной ИК и длиной антенн. Что же касается родов *Aromutga* и *Lertanilla*, где отмечены самые низкие значения ИК1 и самые высокие ИК2, здесь это, скорее всего, плезиоморфное состояние признака. Следует отметить, что у этих же муравьев наблюдается и самое примитивное строение мандибул.

Прежде чем перейти к обсуждению строения антенн меловых формикоидов, необходимо обсудить причины возникновения коленчатости антенн у *Aculeata*. У паразитических *Aculeata* и одиночных ос, охотящихся за крупной добычей на поверхности почвы, основная функция антенн — локализация удаленных сравнительно крупных объектов. Та же функция (поиск самки) сохраняется как основная и у самцов подавляющего большинства эусоциальных перепончатокрылых. Лучше всего ее обеспечение достигается длинными нитевидными антеннами, позволяющими создать достаточно большую базу между обонятельными органами, расположенными на последних члениках антенн, что обеспечивает возможность стереоэффекта. Не исключено, что аналогично другим насекомым (Жантiev, 1981) длинный жгутик важен и для повышения чувствительности джонстонова органа, расположенного в педицеллюсе и используемого для локализации особей другого пола по звуку. Вытянутыми вперед нитевидными усиками удобно также ощупывать субстрат или объект на расстоянии. Выше уже отмечалось, что все виды рецентных *Aculeata*, самки которых имеют антенны сфероидного типа, либо являются паразитами, либо парализуют крупную добычу.

Во всех случаях, когда перепончатокрылые переходят к манипуляции мелкими объектами, будь то уход за потомством у эусоциальных перепончатокрылых, постройка гнезд из воска, глины, картона или охота за мелкой добычей у одиночных ос и пчел, возникает необходимость контролировать эти манипуляции при помощи антенн. Для этого необходимо, чтобы вершинные членики антенн, на которых находятся органы обоняния и осязания, сводились вблизи мандибул. Сведение вершин антенн вблизи мандибул в ходе эволюции достигается двумя путями: общим укорочением антенн или удлинением скапуса при некотором укорочении жгутика. При первом способе, реализуемом в чистом виде у полусоциальных бетилид из рода *Scleroderma* (АИ=1,0; ИК1=0,17; ИК2=0,65), утрачивается способность к точной локализации удаленных объектов. При втором способе общая длина антенн может не уменьшаться, так что преимущества длинных антенн не теряются. В крайней форме это выражено у рабочих особей некоторых древесных муравьев, где общая длина антенн (АИ=3,5—4,5) даже больше, чем у примитивных ос-парализаторов (АИ=2,0—2,6), но за счет того, что относительная длина скапуса велика (ИК1=0,44), вершины антенн без труда сводятся к мандибулам (ИК2=0—0,2). Чаще всего (табл. 3) происходит одновременно как некоторое относительное удлинение скапуса, так и общее укорочение усика.

Хотелось бы особо подчеркнуть, что возникновение коленчатости антенн связано не с эусоциальностью, а именно с манипуляцией мелкими объектами. Во всех известных случаях оно предшествовало возникновению социальности. Это хорошо видно при сопоставлении данных табл. 3. Индексы коленчатости общественных пчел в среднем выше, чем у одиночных, но и у многих одиночных пчел они достаточно высоки. У общественных ос и одиночных Eumenidae эти индексы практически не отличаются, но это, безусловно, объясняется тем, что одиночные эвмениды строят гнезда из частиц почвы и обычно охотятся на сравнительно мелкую добычу. В то же время способность контролировать манипуляции мелкими объектами — необходимая предпосылка для возникновения эусоциальности, поскольку манипуляции с расплодом — обязательное условие эусоциальности.

У Armaniidae имеются типичные сфекоидные антенны. Они полностью сохранились у *Armania robusta*, *Armaniella curiosa* и частично у *Pseudarmania gasnitsyni* и *Dolichomygma longiceps*. Во всех случаях скапус приблизительно равен 3-му членику усика, а педицеллюс имеет цилиндрическую или колоколовидную форму, причем его длина приблизительно равна ширине. Таким образом, эти насекомые могли быть либо паразитами, либо парализаторами крупной добычи.

Сложнее интерпретировать строение антенн сфекомирид. У *Sphesomygma freyi* явно намечается тенденция к возникновению коленчатых антенн. Правда на хорошо известной реконструкции этого вида коленчатость явно преувеличена: скапус изображен в 2,6 раз длиннее 3-го членика усика и составляет 30% от общей длины антенны. В то же время из промеров, приведенных в описании вида, следует, что у паратипа эти величины составляют 1,7 и 19% и у голотипа — 1,8 и 20%. Примерно такие же цифры получаются при измерении рисунка головы паратипа, приведенной в описании (см. рис. 24*μ*). И все же тот факт, что скапус у этого вида почти вдвое длиннее 3-го членика усика, примечателен. Примечательно и то, что педицеллюс, как хорошо видно и на рисунке и на фотографии насекомого, слегка изогнут при основании и жгутик образует со скапусом прямой угол.

В то же время общий характер расчленения жгутика *S. freyi*, а также *Sretomygma* имеет сфекоидный характер: педицеллюс короче остальных члеников, 3-й членик — самый длинный, а длина последующих члеников, кроме терминального, постепенно уменьшается. Очень велика и общая длина антенн сфекомирид (АИ=3,1–3,3), даже в сравнении с более примитивными арманидами (АИ=2,2–2,5), сколиоидами (АИ=1,4–2,6) или роющими осами, охотящимися на крупную добычу (АИ=2,0–2,3). В стандартном положении антенны сфекомирид сходятся на расстоянии вдвое превышающем длину головы. Этот факт, указывающий на определенную специализацию сфекомирид в сочетании с другими привел нас к выводу, что эти насекомые, скорее всего, вели паразитический образ жизни или парализовали крупную добычу (Длусский, 1983).

Совсем недавно (Wilson, 1985b) из поздне меловых янтарей Канады была описана по двум плохо сохранившимся экземплярам *Sphesomygma canadensis*. Хотя в описании автор пишет, что этот вид весьма сходен со *S. freyi*, отличия, если судить по приведенным рисункам, очень велики, и в первую очередь это касается строения антенн. Скапус составляет 23% от общей длины усика. Педицеллюс удлиннен (это самый длинный членик жгу-

тика) и искривлен при основании. Жгутик у голотипа располагается под углом 47° к скапусу, 3-й членик в 3,5 раза короче скапуса и в 2 раза короче педицеллюса (правда в описании сказано, что они равны). Последующие членики жгута постепенно увеличиваются до 6-го, а затем вновь уменьшаются (см. рис. 24,л). Таким образом, антенны этого насекомого очень похожи по строению на наиболее примитивные антенны рецентных муравьев (*Aromutma*, *Leptanilla*). Правда длина их, как и у *S. freyi*, довольно велика (по измерениям рисунка $AI=3,3$). Подсчитать величину ИК2 невозможно, так как на рисунке не видно места прикрепления антенн, но судя по всему он должен быть около 2. О возможном таксономическом положении этого вида будет сказано ниже.

В заключение нужно коротко сказать о характере прикрепления антенн к голове. Исходными для муравьев были широко расставленные антенны, основания которых располагались в открытых усиковых ямках. Так прикрепляются антенны у всех *Armaniidae* и *Sphesomutmidae* и рецентных *Leptanilla* и *Aromutma*. У большинства современных видов основания скапуса прикрыты лопастями. У представителей *Dogulinae* и некоторых *Roneginae* усиковые ямки открыты, но сильно сближены и разделены гребнем: при этом скапусы отводятся не в бока, как у большинства муравьев, а вверх.

3.3.3. ОРГАНЫ ЗРЕНИЯ РАБОЧИХ ОСОБЕЙ

Исходны для муравьев глаза умеренных размеров, расположенные близ середины на боках головы, подобно глазам *Sphesomutma* или *Formica*. Точно так же исходно бескрылые особи у муравьев имели три простых глазка.

Размеры глаз и глазков в пределах одного филума могли то уменьшаться, то увеличиваться. Поскольку фасеточный глаз — это типичный полимерный орган, вполне возможно и обращение формы глаз. Поэтому для реконструкции филогенеза имеют значение только случаи утраты этих органов. Правда, теоретически возможность рекапитуляции не исключена. И. Василевым (Болгария) был передан нам экземпляр *Formica rufa* с необычным уродством: на месте медиального простого глазка у этого муравья имеется маленький фасеточный глаз. Этот случай свидетельствует, что путем единичной мутации морфогенез глаза может быть переключен. Однако закрепление такой мутации отбором крайне маловероятно. Нереальность такого пути показывает пример с *Eciton*. Эти муравьи вторично перешли к обитанию на поверхности почвы. У их предков глаза были редуцированы до одной фасетки. У *E. burchelli* (рис. 20,з) эта фасетка сильно увеличена в размерах и под ней имеется нечто типа сетчатки, но при этом фасеточного глаза не возникло. Правда, нужно отметить, что самки *Dogulinae* также лишены фасеточных глаз, так что онтогенетический перенос признаков самок на рабочих исключен. В то же время известны случаи онтогенетического переноса признаков самок на рабочих в отношении наличия простых глазков. В типе у рабочих особей *Mutomicinae* глазки отсутствуют, а у самок имеются. Но у наиболее крупных солдат *Pheidologeton* и *Atta* морфогенез частично идет по типу самки, что приводит к появлению у них некоторых признаков самок, в частности к появлению 1 или 2 глазков (рис. 20,ж,и). Описано также появление простых глазков у

крупных рабочих *Cephalotes atratus* (Weber, 1947). Но и в этих случаях ненормальность глазков и вторичность их появления очевидны.

Полностью лишены глаз самки и рабочие всех известных *Leptanillinae*. У самок и рабочих *Dorylinae* либо глаза полностью отсутствуют, либо на их месте у рабочих имеется один простой глазок. Довольно сильно редуцированы глаза и у рабочих *Amblyoropini* — от полного отсутствия до нескольких десятков фасеток. Характерной особенностью этой группы является и то, что у представителей глаза смещены к задней части головы. Во всех остальных подсемействах все или большинство представителей имеют хорошо развитые фасеточные глаза.

Наличие или отсутствие простых глазков у рабочих особей рассматривается как признак, имеющий важное филогенетическое значение. Глазки имеются у всех или у наиболее примитивных представителей подсемейств *Mutomicinae*, *Pseudomutomicinae*, *Dolichoderinae* и *Formicinae*, т.е. у всех, за исключением *Aneuretinae*, подсемейств, включаемых Вильсоном (Wilson, 1971) в мирмеционидный комплекс. У представителей всех остальных подсемейств, включенных в понероидный комплекс, а также у *Nothomutomicia*, глазки отсутствуют. Исключения составляют описанные выше уродства у *Mutomicinae* и своеобразный род *Naepagnathos* подсемейства *Poponinae*, рабочие которого имеют глазки. Правда у этих муравьев голова сильно модифицирована в связи с развитием специализированной КМС, так что не исключена возможность вторичного возникновения признака за счет переноса признака самок на рабочих.

3.3.4. ЛАБИОМАКСИЛЛЯРНАЯ СИСТЕМА

Лабิโอмаксиллярная система, включающая верхнюю и нижнюю губы, максиллы, гипофаринкс и эпифаринкс, хорошо описана и изображена у многих видов сколиоидов и муравьев (Насонов, 1889; Janet, 1911 и др.; Kusnezov, 1954; Gotwald, 1969; Osten, 1982, а также многие работы, посвященные отдельным группам муравьев). Однако эта огромная информация практически не может быть использована, поскольку мы не знаем, как функционирует эта система, и без этого построение морфоклин теряет всякий смысл. Первые шаги в изучении функций разных отделов лабиомаксиллярной системы были предприняты лишь совсем недавно Т. Остенем (Osten, 1982), но, во-первых, им была получена лишь самая общая картина, а во-вторых, результаты получены главным образом при наблюдениях за *Scolia*, которые дальше всех сколиоидов отстоят от муравьев.

Таким образом, для муравьев мы можем только гадать о причинах изменения формы тех или иных частей, появления фиксированных щетинок и гребней, уменьшения числа члеников щупиков и т.д. Высказанное Н. Кузнецовым (Kusnezov, 1954) предположение о том, что длинные щупики связаны с высокой социальной организацией семьи, не выдерживает никакой критики. Как справедливо отметил В. Готвальд (Gotwald, 1969), скорее всего, степень развития щупиков связана со способом фуражировки: у видов, охотящихся в подстилке или почве, они, как правило, редуцированы, а у видов, добывающих пищу на поверхности, хорошо развиты. В то же время идея Кузнецова о важном филогенетическом значении числа члеников щупиков, несомненно, верна, поскольку позволяет в некоторых слу-

чаях выявить возможные пути эволюции. Действительно, мало вероятно, что после уменьшения числа члеников затем, в ходе эволюции, их число может увеличиться вновь.

Исходными для муравьев являются длинные 6-члениковые максиллярные щупики и 4-члениковые лабиальные. Такое число члеников имеют все изученные сколииды (*Scoliidae*, *Mutillidae*, *Tiphidae*, *Sapygidae*), а среди муравьев — *Nothomyrmecia*, *Mutmecia*, *Pseudomyrmecinae* и большинство *Dolichoderinae* и *Formicinae*, т.е. подсемейства мирмециоидного комплекса. У *Aneuretinae* и подсемейств, объединяемых в понероидный комплекс, щупики у большинства представителей в большей или меньшей степени редуцированы. Среди *Aneuretinae* примитивная формула палъп (6 : 4)¹ имела только у *Paraneuretus* из балтийского янтаря, но принадлежность этого вида к *Aneuretinae* вызывает сомнения. У современного *Aneuretus semoni* максиллярные щупики укорочены (формула 3 : 4). У эоценового *Protaneuretus succineus* и палеоценового *Aneuretellus* подсчитать число члеников щупиков не удалось, но они явно укорочены.

У *Ponerinae* максимальное число члеников щупиков найдено у *Paraponera clavata* (5 : 3), а наименьшее — у *Nurroponera orasiog* и *Amblyopone saundersi* (1 : 2). Интересно отметить, что у *Arromyrmex*, имеющей самые примитивные среди муравьев мандибулы и антенны, лабиомаксиллярный комплекс довольно специализирован и щупики имеют по 2 членика. У современных *Segarachyini* щупики сильно редуцированы (от 3 : 3 до 2 : 2), но у эоценового *Prosegarachys* формула палъп была 5 : 4. У *Dorylinae* число члеников варьирует от 1 : 1 до 2 : 3, а у всех *Leptanillinae* как максиллярные, так и лабиальные щупики одночлениковые. Среди *Mutmicinae* полная сегментация щупиков (6 : 4) была обнаружена у *Mutmica*, *Manica* и *Arphaenogaster*, однако она встречается и у продвинутых форм (*Melissotarsus beccarii*). У остальных изученных видов максиллярные щупики имеют 5 или меньше члеников, а лабиальные — 3 или меньше. Готвальд также обратил внимание, что для всех *Mutmicinae* характерным отличительным признаком является наличие параглосс, отсутствующих у *Ponerinae*. Единственными исключениями среди первого подсемейства являются роды *Melissotarsus* и *Metapone* (Данные приведены по работам: Wheeler, 1914; Brown, 1960; Gotwald, 1969; Baroni Urbani, 1977).

3.3.5. МЕЗОСОМА, КРЫЛЬЯ И НОГИ

В мезосоме, как и в голове перепончатокрылых, имеется несколько функциональных систем. Однако, если в голове кранио-мандибулярная и лабиомаксиллярная системы сравнительно обособлены, в мезосоме такое разграничение провести гораздо сложнее. В протораксе располагаются мышцы, управляющие движениями головы и передних ног. Именно эти мышцы позволяют осуществлять сложные скоординированные движения при различных манипуляциях объектами, сравнимые с движениями рук приматов. Мы, например, наблюдали, как рабочие *Arphaenogaster subter-*

¹ В мирмекологической литературе принято указывать число члеников щупиков в виде формулы, где первая цифра означает число члеников максиллярных щупиков, а вторая — лабиальных.

гапеа вращали во всех направлениях миллиметровый шарик, держа его в передних лапках.

Основную массу мезоторакса у большинства перепончатокрылых занимают летательные мышцы, приводящие в движение передние крылья и лишь незначительную — коксальные мышцы средних ног. Напротив, в проподоуме летательные мышцы занимают сравнительно немного места, а основной объем занимают коксальные мышцы самых сильных задних ног и мышцы, приводящие в движение петиолюс.

Таким образом, условно в мезосоме можно выделить четыре системы — манипуляторную, куда входят проторакс с включенными в него мышцами и передние ноги; летательную, ходильную и петиолярную. Все эти системы типографически связаны, и изменения в одной из них могут приводить к изменениям в остальных, как было показано нами на примере эволюционных изменений ходильной и петиолярной систем у *Cataglyphis* (Длусский, 1981а). К сожалению, функциональная морфология мезосомы муравьев и сколиоидов почти не изучена, так что в данной работе нам придется ограничиться данными об изменениях общей формы и расчленения мезосомы и некоторых изменениях в строении ног и крыльев.

Наиболее ярким отличием муравьев от большинства других перепончатокрылых является изменение структуры мезосомы у рабочих особей, связанное с утратой крыльев. Внимание всех исследователей, занимавшихся изучением филогении муравьев, также привлекал факт необычайного сходства в строении мезосомы у рабочих муравьев и бескрылых самок сколиоидов (*Mutillidae*, *Tiphidae*, *Bradynobaenidae*). Наиболее полно строение мезосомы муравьев и бескрылых и короткокрылых самок других перепончатокрылых изучено Дж. Рэйдом (Reid, 1941), на работу которого мы неоднократно будем ссылаться. Следует только отметить, что даже этим автором была изучена лишь внешняя морфология и совершенно не затрагивались вопросы функциональной морфологии.

Прежде всего хотелось бы отметить, что факту сходства в строении груди рабочих муравьев и самок бескрылых сколиоидов вряд ли стоит придавать серьезное значение. При утрате летательной системы (а не просто крыльев) неизбежно должны уменьшаться размеры мезонотума, к которому крепятся летательные мышцы, а его строение упрощаться при сохранении размеров мезостернума, связанного с ходильной системой. Соответственно относительные (но не абсолютные) размеры проторакса и проподоума увеличиваются. Все эти перестройки осуществляются на уровне онтогенетических корреляций и не являются результатом специального отбора на форму соответствующих структур. Они могут происходить даже в пределах одного вида при наличии полиморфизма самок. Неудивительно, что при сходстве в строении мезосомы у крылатых особей утрата летательной системы приводит к сходству у бескрылых.

Рэйдом были выделены три типа строения мезосомы у бескрылых перепончатокрылых с несколькими подтипами, причем он показал, что среди муравьев встречаются все эти типы и подтипы. На этом основании он не считал возможным связать муравьев с какой-либо определенной группой сколиоидов или бетилид и отметил, что его данные не подтверждают и не опровергают ни одной из выдвигавшихся гипотез о происхождении муравьев.

Не останавливаясь подробно на изложении материала, приведем лишь основные выводы автора, касающиеся муравьев:

1. Наиболее примитивное строение имеет мезосома *Mutmesia*, разделенная на три отдела (проторакс, имеющий некоторую подвижность относительно остальных отделов, мезоторакс и проподоум) и наиболее полный набор швов на плевритах. Столь же примитивное строение имеет мезосома многих *Dolichoderinae* (например, *Dolichoderus*) и *Formicinae* (например, *Formica*). Основным направлением эволюции в разных группах является компактизация мезосомы, выражающаяся в постепенном исчезновении швов.

2. *Cerapachyini* не могли быть предками *Dorylinae*, поскольку у некоторых дорилин (*Dorylus*) проторакс обособлен, тогда как у всех *Cerapachyini* швы полностью отсутствуют. *Ecitonini* и *Aenictini* по строению мезосомы сходны с *Cerapachyini*, а *Leptanilla* — с *Dorylus*.

3. Максимальное расчленение мезосомы у *Mutmicinae*, обнаруженное у *Manica rubida*, характеризуется некоторой продвинутостью: промезонотальный шов выражен слабо. По строению мезосомы это подсемейство более всего сходно с трибой *Ectatommini* подсемейства *Ponerae* и с подсемейством *Pseudomutmicinae*.

К сказанному можно добавить только следующее:

1. У *Sphesomyrma* Вильсон и соавторы (Wilson, Carpenter, Brown, 1967) обнаружили расчленение мезонотума на скutum и скутеллюм, не известное для муравьев. Этому факту авторы придали важное филогенетическое значение. Дело в том, что такое же расчленение мезонотума отмечено у *Methochinae*, но у других сколиоидов, как видно из работы Рейда, мезонотум не разделен или вообще не обособлен. На этом основании в значительной степени основано сближение муравьев с *Methochinae*. Обособленный скутеллюм имеется и у самки второго представителя *Sphesomyrmidae* — *Cretomyrma* (Длусский, 1975).

2. А.П. Расницыным (Расницын, 1980) обнаружены следы шва между скutum и скутеллюмом у рабочих особей *Manica rubida* и *Mutmica rubra* (*Mutmicinae*). Этот след явственно виден только у молодых неокрашенных особей, чем видимо и объясняется то, что Рэйд не заметил его, изучая *Manica*. К этому следует добавить, что у некоторых *Mutmicinae*, в частности у *Messor*, проторакс хорошо обособлен и обладает некоторой ограниченной подвижностью. Таким образом, новые данные свидетельствуют, что предки *Mutmicinae* должны были обладать строением мезосомы более примитивным, чем у всех известных *Ectatommini*.

3. У эоценового *Procerapachys annosus* (Wheeler, 1914) проторакс отделен от остальной груди явственным швом, что снимает возражение Рэйда против гипотезы о происхождении *Dorylinae* от *Cerapachyini*.

При обсуждении строения ног формикоидов нам хотелось бы обратить внимание на три признака, имеющих существенное филогенетическое значение, хотя функции этих признаков не совсем ясны: строение коготков, строение шпор голеней и характер расчленения вертлуга.

У большинства изученных нами сколиоидов на коготках имеется дополнительный зубец. Положение его может быть различным; иногда он несет щетинку. Явственный зубец виден и на коготках у всех формикоидов позднего мела. Среди ныне живущих муравьев зубец сохраняется лишь у

представителей 5 подсемейств: *Nothomyrmecinae*, *Myrmicinae*, *Pseudomyrmecinae*, *Ponerinae* и *Dorylinae*. Все виды остальных подсемейств имеют простые коготки без дополнительного зубца. Среди *Ponerinae*, изученных нами (42 вида 14 родов), редукция дополнительного зубца наблюдается лишь у *Amblyoropini*, *Odontomachini*, *Cerapachyini* и части *Ponerini*, а у *Leptogenyini* коготки становятся гребенчатыми. Среди *Dorylinae* дополнительный зубец имеется у видов Нового Света и отсутствует у *Dorylus* и *Aenictus*.

Исходным для муравьев является следующее строение шпор на голенях: на передней голени имеется одна большая гребенчатая шпора, образующая вместе с первым члеником лапки аппарат для чистки антенн. На средних и задних голенях имеется по две шпоры, причем одна из них (обычно более длинная) гребенчатая, а вторая — простая. Обычно такое строение записывается формулой 1 : 2 : 2. Полный набор шпор был у всех позднемеловых формикоидов, а среди муравьев имеется у всех *Nothomyrmecinae*, *Myrmicinae*, *Pseudomyrmecinae* и части *Ponerinae* и *Dorylinae*. В продвинутых группах происходит редукция шпор средних и задних голеней, причем морфология выглядит следующим образом: редукция простой шпоры на средних ногах — редукция обеих простых шпор — утрата гребенчатости сохранившихся шпор — полное исчезновение шпор. Среди *Ponerinae* редукция шпор характерна для *Ectatommini* и некоторых мелких *Ponerini* (*Ponera*, *Nuroropera*), а среди *Dorylinae* полный набор шпор имеется только у *Dorylus*.

У большинства изученных нами сколиоидов формула шпор также 1 : 2 : 2, но у них часто обе шпоры на средних и задних голенях не гребенчатые, а простые или зазубренные. Часто также аппарат для чистки усиков, строение которого у муравьев весьма стабильно, у сколиоидов специализирован и шпора имеет вид крючка со специальным пазом для усика.

Неожиданным было нахождение двучленикового вертлуга у позднемеловых *Atmaniidae* (см. рис. 24,д) и *Vaikuris*. Это крайне архаичный для *Aculeata* признак, ныне встречающийся только у наездников и *Vespoidea*, ранее характерный также для вымершего семейства *Falsiformicidae* (*Scolioidea*). При внимательном рассмотрении больших серий разных видов муравьев обнаружилось, что следы такого расчленения можно найти у части экземпляров многих видов *Myrmicia*, крупных *Ponerinae* (*Rhithidoponera*, *Ectatomma*, *Odontomachus*, *Paraponera*, *Paltothyreus*) и *Manica rubida*.

Исходным для формикоидов является жилкование переднего крыла, изредка встречающееся как реверсия у некоторых *Myrmicia* и *Ponerinae* (см. рис. 21,а) и обнаруженное у позднемеловых *Pseudatmania* (см. рис. 24,д) и *Vaikuris*. По крайней мере у *Vaikuris* оно было стабильным родовым признаком, поскольку обнаружено у всех экземпляров двух видов. Для такого крыла характерны замкнутые ячейки $3r$, $1m$, $2m$ и mcu , замкнутая ячейка $1 + 2r$ подразделена поперечной жилкой на $1r$ и $2r$. Начальный отрезок RS , отходящий от $Sc + R$ направлен перпендикулярно этой жилке или немного вперед (т.е. между $Sc + R$ и первым отрезком RS — прямой или тупой угол), а ячейка $2m$ — четырехугольная. Типичным для примитивных муравьев (большинство *Ponerinae*, все *Myrmicia* и *Nothomyrmecia*) является такое же крыло, но с неразделенной ячейкой $1 + 2r$ (см. рис. 21,б). Поскольку такое же крыло было и у позднемеловых

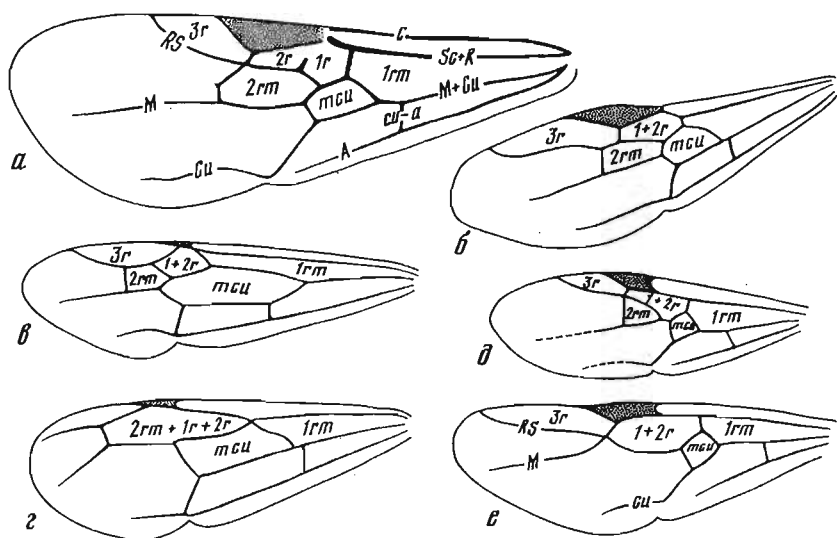


Рис. 21. Жилкование крыльев муравьев

a — aberrантный экземпляр *Platythreya cribrinodis* (реверсия жилкования некоторых позднемеловых формикоидов); *б* — *Ectomyrmex punctatus*; *в* — *Eciton burchelli*; *г* — *Dorylus fuscus*; *д* — *Pogonomyrmex comanche*; *е* — *Lasius flavus*

ловых *Armaniella*, *Poneropterus*, *Palaeomyrmex*, возможно, оно и было исходным для муравьев.

За исключением *Dorylinae*, о которых будет сказано ниже, дальнейшая эволюция жилкования переднего крыла муравьев сводится к смещению жилки *cu-a* к основанию крыла, превращению ячейки *2rm* из четырехугольной в треугольную и стебельчатую и главным образом к редукции жилок и уменьшению числа замкнутых ячеек. Крайней степени этот процесс достигает у *Leptanillinae* и некоторых мелких *Mutomicinae*, где все жилки за исключением рудимента *Sc + R* редуцируются. Процесс редукции от исходного или близкого к нему типа можно наблюдать в пределах *Ponerinae*, *Dolichoderinae* и *Mutomicinae*, но обсуждение его деталей выходит за рамки данной работы. Здесь мы остановимся лишь на вопросе об исходных типах жилкования разных подсемейств.

Для *Aneuretinae*, *Pseudomyrmecinae* и *Dolichoderinae* исходным является тот же тип, что у *Ponerinae*, но с жилкой *cu-a*, смещенной к основанию крыла, а для *Mutomicinae* — крыло с полным набором ячеек, но также смещенной жилкой *cu-a* и треугольной короткостебельчатой *2rm* (рис. 21 *д*). Ни у одного из современных или ископаемых представителей *Secarachyini*, *Formicinae* и *Leptanillinae* не отмечено полного набора замкнутых ячеек. У *Secarachyini*, как минимум открыта ячейка *3r*, но жилка *cu-a* не смещена к основанию крыла. У *Formicinae* при наиболее полном жилковании, отмечающемся у большинства, представителей триб *Formicini* и *Lasiini*, *cu-a* смещена к основанию крыла, ячейка *2rm* редуцирована, а свободные ветви *RS* и *M* выходят из общего узелка. У подавляющего большинства представителей подсемейства редуцирована также ячейка *mCu*.

Но при этом, в отличие от других больших подсемейств, у Formicinae всегда сохраняется замкнутая ячейка 3г (рис. 21, е).

Наиболее сильно редуцировано жилкование Leptanillinae. Наиболее полно оно развито у Noonilla, где сохранились Sc + R, свободная ветвь RS, короткие рудименты M + Cu и A и соединяющая их и Sc + R поперечная жилка, сдвинутая к основанию крыла и образующая единственную замкнутую ячейку 1gm + cu. У остальных представителей сохранился только рудимент Sc + R, обычно интерпретируемый как C, и замкнутые ячейки отсутствуют (Petersen, 1968).

Крайне своеобразное жилкование передних крыльев, не похожее на жилкование остальных муравьев, имеют Dorylinae. У Ecitonini имеется полный для муравьев набор ячеек, но их форма и взаимное расположение необычны (см. рис. 21, в). Начальный отрезок RS отходит от Sc + R под острым углом. Видимо, это связано со смещением к основанию крыла точки ветвления M и Cu. В результате ячейка mcu стала очень вытянутой и поперечная жилка cu—а впадает в нее примерно посредине. Может быть, самым броским отличием является взаимное расположение ячеек 1 + 2г и 2gm, которые у Ecitonini расположены одна за другой, а не одна над другой, как у остальных муравьев. Жилкование Dorylus и Aenictus имеет много отличий, что было одной из причин разделения Dorylinae на два подсемейства (Brown, Nutting, 1949; Brown, 1973). Основные отличия сводятся к тому, что ячейка 3г открыта, а ячейки 1 + 2г и 2gm слиты, причем форма этой ячейки необычна, т.к. первый свободный отрезок RS исчез и RS почти на всем протяжении слит с M (см. рис. 21, г). Все же, на наш взгляд, сравнение крыльев Dorylinae Старого и Нового Света явственно показывает единство плана их строения и нетрудно представить себе возникновение первых из вторых. Ранее (Emery, 1913) крыло Eciton из-за сходства с крыльями некоторых сколиоидов рассматривалось как исходное для муравьев. Сейчас, после нахождения мезозойских формикоидов, можно с уверенностью интерпретировать это сходство как вторичное, а своеобразие жилкования Dorylinae — как результат высокой специализации их самцов.

3.3.6. МЕТАПЛЕВРАЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ, ПРОВЕНТРИКУЛУС, ЯДОВИТЫЙ АППАРАТ

Метаплевральные железы — характерная особенность Formicoidea, отличающая их от остальных перепончатокрылых. Структуры, которые могут быть интерпретированы как такие железы, хорошо видны на отпечатках сеноманских *Argmania robusta* и *Pseudargmania aberrans*. Железа хорошо видна у всех мезозойских Formicoidea из ископаемых смол (*Spherosomuga*, *Sretomugma*, *Palaeomugma*, *Vaikuris*). Среди современных муравьев она может отсутствовать у самцов Dorylinae и некоторых Mutillinae, рабочих муравьев-рабовладельцев *Polyergus* и некоторых муравьев-дендробионтов и у самок многих паразитических муравьев. Во многих случаях при этом сохраняются рудименты этой железы, так что вторичность утраты не вызывает сомнений.

Браун (Brown, 1968) высказал гипотезу, что наличие метаплевральных желез связано с зусоциальностью и что выделения их создают "запах семьи". В этом случае становится понятным исчезновение желез у социальных па-

разитов, т.к. им выгодно не иметь собственного специфического запаха, что должно облегчать проникновение в гнездо хозяина. Позднее было, однако, показано, что секрет этих желез обладает антибиотическим действием (Maschwitz et al., 1970) и теперь считается, что меташлевральные железы служат муравьям для дезинфекции гнезда. Но это не может объяснить, почему железы редуцируются у самок, но не у рабочих временных социальных паразитов, например у *Lasius fuliginosus* и близких видов, тогда как имеются у самок их хозяев (*Lasius flavus*, *L. niger*).

Нам кажется, что эти два объяснения не противоречат друг другу. Первичной функцией меташлевральных желез могла действительно быть дезинфекция гнезда. Но затем они могли приобрести и другую, сигнальную функцию. Во всяком случае именно так обстояло дело с другими железами, сигнальная функция которых известна — максиллярной, дюфуровой и ядовитой.

Прекрасно выполненная работа Эйснера (Eisner, 1957; Eisner, Brown, 1958) по эволюции провентрикулюса муравьев считается одной из важнейших филогенетических работ последнего времени. Безусловно, она много дает для понимания связей между родами в подсемействах Dolichoderinae и Formicinae, но для понимания происхождения и ранних этапов эволюции муравьев она дает немного и лишь подтверждает общепризнанную точку зрения о независимом возникновении Dolichoderinae, Formicinae и Mutomicinae. Во всяком случае, мнение о том, что его данные подтверждают гипотезу двух стволов в эволюции муравьев (Gotwald, 1969) — явное преувеличение. У изученных представителей Mutomicinae, Pseudomyrmecinae, Seraphychini, Ponerinae и Aneuretinae провентрикулюс имеет сходное примитивное строение, не отличающееся от *Apis mellifera*, так что сказать что-либо о связи этих подсемейств между собой и другими подсемействами на основании строения провентрикулюса невозможно. В двух подсемействах — Dolichoderinae и Formicinae — происходит усовершенствование строения этого органа, но идет оно разными путями. Напротив, у Dorylinae и Mutomicinae наблюдается редукция исходного строения и в результате возникает конвергентное сходство.

У самок и рабочих особей большинства муравьев имеется более или менее развитое жало. Если не считать случаев редукции, у муравьев оно изогнуто вверх, тогда как у других Aculeata — прямое или изогнуто вниз. Изогнутое вверх жало обнаружено и у мезозойских *Armania* и *Sphecomyrma*. У *Cretopone*, *Petropone* и *Pseudarmania* жало прямое, а у *Cretomyrma* — сильно редуцировано. У современных Mutomicinae жало может довольно сильно модифицироваться, что в значительной степени связано с тем, что оно приобретает новую функцию — оставление пахучего следа. Сравнительно-морфологическое изучение строения жала дает много для понимания эволюции Mutomicinae на уровне триб и родов (Kügler, 1978).

У всех представителей Dolichoderinae и Formicinae жало полностью редуцировано. Выделения ядовитых желез, которые служат у этих муравьев как для поражения добычи, так и для отпугивания врагов, выбрызгиваются в воздух или на жертву. У подавляющего большинства современных Formicinae отверстие ядовитой железы открывается в ацидопору, имеющую вид короткой трубочки, образованной VII абдоминальным стернитом. Обычно ацидопора бывает окружена коронулой, венчиком волосков,

но у *Oecophylla* и *Gigantiops* коронула отсутствует, но имеются 2 длинные щетинки. У современных представителей рода *Polyrhachis* (*Camponotini*) строение ацидопоры варьирует и в некоторых группах она не имеет коронулы и открывается в тонкую перепонку между VII тергитом и стернитом. В нормальном состоянии она прикрыта тергитом и не видна (Hung, Brown, 1966). Ацидопоры и коронулы не имели и древнейшие известные представители подсемейства — палеоценовая *Chimaeromyrma brachycephala* и среднеценовая *Protrechina carpenteri* (Wilson, 1985; Длусский, 1988).

3.3.7. РАСЧЛЕНЕНИЕ МЕТАСОМЫ И ОБРАЗОВАНИЕ ПЕТИОЛЮСА

Как уже говорилось, специфической особенностью муравьев является расчленение метасомы на стебелек и функциональное "брюшко". Строение стебелька различно в разных подсемействах, и не случайно, что эти признаки широко использовались при всех филогенетических построениях. В то же время функционально-морфологический анализ этих преобразований, имеющих кардинальное значение в эволюции *Formicoidea*, до сих пор не был сделан. Поэтому в данной работе мы уделили этому вопросу специальное внимание.

3.3.7.1. МЕТАСОМАЛЬНЫЕ СОЧЛЕНЕНИЯ FORMICOIDEA

Характерной чертой жалящих перепончатокрылых является сочленение I вошедшего в состав пропodeума и II абдоминальных сегментов. Удлиненные сочленовые мышечки пропodeума, превратившиеся в треугольные выступы или зубцы, перегородивающие пропodeальное отверстие, вставлены в сочленовые ямки тергита II абдоминального сегмента, находящиеся на медиальном гребне акротергита, к которому крепятся сухожилия грудных мышц, поднимающих метасому. Такой тип сочленения близок шарнирному, т.е. допускающему вращение вокруг одной оси. Поэтому у большинства *Aculeata* метасома в области сочленения с мезосомой может колебаться в основном в вертикальной плоскости. Чем длиннее первый сегмент метасомы, тем больше размах колебаний конца брюшка при одинаковой степени укорочения управляющих мышц.

Соединение стебелькового сегмента со следующим изначально является трубчатым, позволяющим им втягиваться друг в друга. Естественно, степень втягивания, как и возможность вращательных движений сегментов зависят от их формы в зоне контакта. Нередко форма сообщающихся отверстий I и II метасомальных сегментов является эллиптической или полусферической, вследствие чего почти исчезает возможность вращения сегментов вокруг продольной оси тела при сохранении их втягивания, качания в вертикальной плоскости и поворотов в горизонтальной (некоторые *Scolioidea*).

Однако у высших *Scolioidea* и *Vespoidea* движения II метасомального (III абдоминального) сегмента еще более ограничены наличием шарнирного сочленения в стеральной области (рис. 22, а). Его присутствие препятствует любым перемещениям сегмента за исключением качаний в вертикальной плоскости.

Интересно отметить, что у *Mutillidae* ограничение движений II сегмента

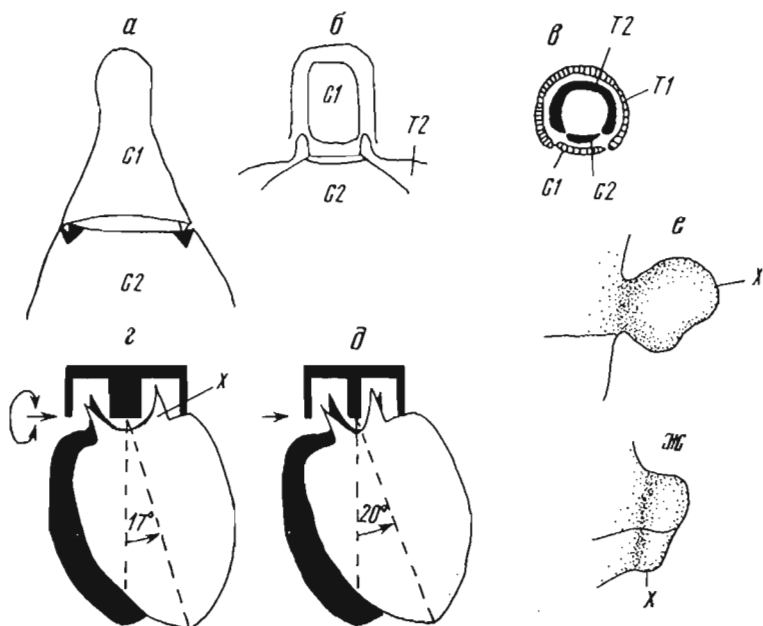


Рис. 22. Сочленовые образования между I и II сегментами метасомы

a–*б* – шарнирные варианты сочленения: *a* – Scolioidea и Vespoidea; *б* – Formicidae (*a*, *б* – вид снизу); *в* – поперечный разрез сочленения Dorylinae; *г*, *д* – увеличение угла горизонтального смещения брюшка при сужении области шарнирного сочленения, работающего в вертикальной плоскости; *е* – чашевидная (Ponera) и *ж* – узкокольцевая (Messor) форма хитинового ободка II сегмента в сочленении кольцевого типа (вид сбоку). С1, С2 – стерниты, Т1, Т2 – тергиты I и II сегментов; I – I сегмент метасомы; X – хитиновый ободок II сегмента; — — направление оси вертикальных колебаний метасомы в области сочленения I и II сегментов

метасомы заходит еще дальше: его стернит плотно соединен со стернитом стебелькового сегмента. Даже после удаления всех мышц и обработки горячим щелочным раствором удается добиться лишь небольшого разгибания стернитов в области перетяжки II метасомального сегмента.

Появление второго сочленения между абдоминальными сегментами у высших представителей Aculeata часто трактуется как усиление подвижности брюшка, необходимой для эффективного действия жала. Но при этом забывают о других последствиях появления сочленения.

Выделение одной оси неизбежно сопровождается ограничением или полной утратой некоторых степеней свободы движения. С этой точки зрения трубчатое соединение сегментов более "подвижно", чем шарнирное. Стоит заметить, что можно добиться большего смещения вокруг одной из осей, не прибегая к потере остальных, например изменив угол наклона плоскости отверстия, в которое вставлен сегмент, или увеличив люфт между контактирующими частями сегментов при помощи перетяжки. Указанные способы увеличения углового смещения вполне обычны и в шарнирном сочленении, характерном для высших сколиоидов и вespoидов. Поэтому, с нашей точки зрения, само возникновение сочленения следует

скорее связывать с необходимостью выделения основного направления движения, нежели с подвижностью как таковой.

В соответствии с изложенным выше, несомненный интерес представляет сопоставление морфологических вариантов второго сочленения абдоминальных сегментов Aculeata, на которые впервые обращает внимание А.П. Расницын (1980).

У большинства Aculeata ось поворота II метасомального сегмента в вертикальной плоскости привязана к краям стернитов I и II сегментов метасомы. Иногда при плотном соединении углов тергита и стернита II сегмента (осы, сколии) создается впечатление, что сочленение становится терго-стернальным. Но на самом деле это жесткое шарнирное сочленение остается стерно-стернальным: его выступы находятся по углам стебелькового стернита, а ямки в углах стернита II сегмента метасомы, тергальные углы которого лишь частично участвуют в формировании впадин, прикрывая их снаружи.

Для муравьев, а также многих сколиоидов характерен хитиновый ободок, окружающий отверстие II сегмента и вставленный внутрь I. Говоря иначе, перетяжка охватывает как стернальную, так и тергальную часть сегмента. Отличительной особенностью собственно Formicoidea является отсутствие сочленовых образований в стернальной области этого ободка, которая совместно с тергальной обычно образует почти правильное кольцо или сферу (Murgicinae, Ponerginae) (см. рис. 22, е, ж). Таким образом, функционально такое сочленение является кольцевым или даже шаровым. Последнее, конечно, не означает, что у Formicoidea не встречается шарнирный тип сочленения первых метасомальных сегментов. Напротив, у Dolichoderinae, Formicinae и Dorylinae тергальные углы ободка, входящие в пазухи терго-стернальной кромки заднего петиолярного отверстия, фактически являются сочленовыми отростками шарнирного сочленения (см. рис. 22, б, в). Но важно подчеркнуть, что при этом стернальная часть ободка не участвует в формировании сочленения и оно образовано преимущественно из тергальных частей сегментов.

Однако, помимо указанных особенностей строения этого сочленения муравьев, обращает на себя внимание крайняя узость соединяющихся отверстий I и II метасомальных сегментов. Последнее означает, что в тех случаях, когда тип сочленения близок шарнирному, длина сочленовой оси очень мала. Казалось бы при наличии шарнира расстояние между сочленовыми мышцелками не имеет существенного значения. И все же это не так.

На примере сочленения стебелька Aprocrita с грудным отделом А.П. Расницыным (1980) было показано, что из-за наличия люфтов между соприкасающимися частями (что кстати необходимо для предотвращения сильного трения) длина сочленовой оси влияет на возможности смещений в плоскостях, отличных от основной. При одной и той же величине люфтов укорочение оси неизбежно приведет к возрастанию таких смещений. То же самое можно сказать и о втором сочленении абдоминальных сегментов. На схематическом рисунке (см. рис. 22, б) показано, как меняется величина смещения конца "брюшка" в горизонтальной плоскости в зависимости от диаметра "ободка", входящего в состав сочленения, приспособленно для вертикальных колебаний "брюшка".

Нетрудно заметить, что шарнирный вариант сочленения первых ме-

гасомальных сегментов, встречающийся у муравьев, допускает большую подвижность, а значит не только морфологически, но и функционально ближе кольцевому сочленению, нежели жесткому шарнирному, описанному у веслоидов и высших сколиоидов.

По мнению А.П. Расницына (1980), начальные этапы возникновения сочленений между I и II метасомальными сегментами, характерного для муравьев, среди сколиоидов демонстрируют *Sierolomorphidae* и *Falsiformicidae*, у которых стерниты обоих сегментов выпуклы в поперечном сечении. Поэтому хитиновый ободок II сегмента имеет форму кольца и, будучи вставленным в отверстие I сегмента метасомы, этот ободок может не только качаться в различных плоскостях, но и вращаться вокруг продольной оси тела.

Примечательно вместе с тем, что у *Formicoidea* кольцевые структуры возникли не только в зоне контакта I и II метасомальных сегментов. У *Poneginae*, *Mymecinae* и *Mymecinae* передняя часть III сегмента ограничена кольцевой перетяжкой. У представителей *Poneginae* и *Mymecinae* хитиновый пояс III сегмента [”tubulation” по терминологии Р. Тэйлора (Taylor, 1978)] развит особенно сильно, но перетяжка за пояском сравнительно неглубокая. Углубление перетяжки заходит существенно дальше у *Mymecinae*, *Pseudomymecinae* и некоторых *Poneginae*, где она становится совсем узкой, а II метасомальный сегмент явно отделен от III и превращается в постпетиолюс. Безусловно, углубление перетяжки на III сегменте способствует увеличению размаха колебаний брюшка в различных плоскостях. Но не менее важно, что уже при появлении хитинового пояса на III сегменте исчезает взаимная подвижность тергита и стернита II сегмента. С нашей точки зрения, это указывает на образование коррелятивной связи в развитии обоих сегментов, свойственной элементам единого сочленения. Суммируя представленные факты, можно заключить, что возникновение кольцевых структур в зоне контакта базальных сегментов метасомы *Formicoidea* скорее тенденция, нежели исключение. Тем не менее соответствующей интерпретации это явление пока не получало.

Различные варианты расчленения метасомы связаны у рецентных муравьев переходами, так что вопрос об эволюции стебелька этих насекомых неоднократно обсуждался и всегда казался довольно простым. При этом, однако, не ставились до сих пор два принципиальных вопроса:

1. Почему формирование сочленений между базальными сегментами метасомы у муравьев проходило иначе, чем у большинства *Aculeata*, а в ряде случаев дифференциация самих сегментов выражена значительно сильнее?
2. Как перестройки внешней морфологии сегментов связаны с перестройками их мускулатуры?

Ответить на первый вопрос не так просто. В самом деле основным жизненно важным движением метасомы *Aculeata* является подгибание, позволяющее направить жало или отверстие ядовитой железы вперед. Значение этого акта как в защитном, так и агрессивном поведении несомненно. Но в таком случае следует признать наилучшим жесткое шарнирное сочленение веслоидов и высших сколиоидов, препятствующее отклонениям от основной оси. Встречающиеся у современных муравьев варианты соединения базальных сегментов метасомы заставляют предположить, что первоначально сочленения формировались в условиях, требовавших большей

свободы движений метасомы, чем предполагает жесткий шарнирный тип.

Возможной причиной появления более подвижных сочленений мог быть переход предков Formicoidea к охоте в почве, где продвижение по узким извилистым ходам требует значительного изгибания метасомы в разных плоскостях. Для сколиоидов исходным, по-видимому, был именно такой образ жизни. Мы уже упоминали, что характерная перетяжка на II метасомальном сегменте появилась как раз в этой группе. Приблизительно таким же было брюшко арманид. Но здесь уже заметна тенденция к увеличению подвижности сочленения: у *Armania* и *Roperopterus* намечается образование узелка, свидетельствующее о сокращении размеров сочленовой области.

Вершиной специализации к продвижению в ходах плотного субстрата является брюшко понерин. Наряду с подвижным сочленением I и II сегментов метасомы, в котором форма ободка II сегмента приближена к сферической, последующие сегменты также имеют значительное число степеней свободы движения благодаря кольцевым сочленениям. Такое брюшко, состоящее из жестких хитиновых колец, позволяет понеринам не только успешно продвигаться в узких извилистых ходах почвы или древесины (пассивное изгибание), но и эффективно пользоваться жалом в любом направлении (активное изгибание).

Основываясь на предположении о существовании "почвенного" этапа в эволюции Formicoidea, мы считаем, что усиление дифференциации метасомальных сегментов стало следствием вторичного перехода муравьев к фуражировке на поверхности. Вероятно, оно было обусловлено утратой полета рабочими особями и развитием наземной локомоции.

В условиях герпетобия на преобразование метасомы должна была влиять необходимость в снижении нагрузки на двигательный аппарат конечностей при условии улучшения или по меньшей мере сохранения эффективности действия защитных механизмов. Облегчение нагрузки становится возможным при компактизации метасомы. Она достигается либо развитием значительного втягивания сегментов друг в друга (смещение центра тяжести), либо в результате сокращения размеров самих сегментов. Правда в последнем случае предъявляемые требования могут оказаться противоречивыми: уменьшение размеров метасомы вызовет сокращение оперативного поля для действенного поражения врага или жертвы. Вероятно, поэтому компактизация этого отдела у муравьев-герпетобионтов осуществлялась достаточно своеобразно: наряду с уменьшением размеров брюшка, приобретающего здесь короткую яйцевидную или шаровидную форму, в ряде случаев происходило удлинение передней трубчатой части I метасомального сегмента, шарнирно сочлененной с грудным отделом (*Myrmicinae*). Правда у муравьев с одночлениковым стебельком (*Formicinae*, *Dolichoderinae*) относительное удлинение петиолюса скорее исключение, чем правило. Здесь чаще встречается стебелек с вертикальной чешуйкой, где высота преобладает над длиной. Однако важно отметить, что как раз для этих муравьев характерно шарнирное сочленение между стебельком и II метасомальным сегментом. Явное выделение вертикальной оси вращения базальных сегментов метасомы, так же как и относительное удлинение мышщ петиолюса, управляющих подгибанием брюшка, означает, что в условиях, требующих компактизации метасомы в целом, сохраняется и совершенст-

вуется только тип движения, обеспечивающий точную направленность действия защитных механизмов. Это и неудивительно: отравляющее действие секрета ядовитой железы, которым пользуются представители обоих подсемейств, в наземных условиях, где быстро идет испарение, будет сказываться, если яд попадет непосредственно на жертву (хищника). Несомненно, два шарнирных сочленения (проподеум—петиолюс и петиолюс—II сегмент метасомы) с параллельными, и, что особенно важно, сближенными осями при совместном действии создают необходимую прицельность выбрызгивания секрета.

Конечно, количество сочленений, их строение и размеры, так же как и другие характеристики скелета, существенным образом влияют на множество параметров движения: число степеней свободы, диапазоны угловых смещений и др., но не менее значима и роль мышечного аппарата. Известно, что длина мышечных волокон определяет максимальную величину смещения, толщина мышц — развиваемое усилие, а расположение — направление силы. Естественно, рассмотрение функциональной дифференциации частей скелета нельзя в целом ряде случаев проводить безотносительно к строению мышечного аппарата.

3.3.7.2. МУСКУЛАТУРА МЕТАСОМАЛЬНОГО СЕГМЕНТА

Первое описание метасомальных мышц муравьев было выполнено Насоновым еще в 1889 г. при изучении анатомии *Lasius flavus* (Formicinae), им же были присвоены определенные названия мышечным группам. К сожалению, автор смешивал в названиях морфологическую и функциональную типологию мышц, что крайне затрудняет их гомологизацию с метасомальной мускулатурой других видов Formicoidea, где она часто выполняет иные функции, нежели у *Lasius*. Поэтому в своей работе мы лишь частично использовали номенклатуру Насонова.

Проведенный анализ состава мышечных групп первых метасомальных сегментов сколиоидов и муравьев показал, что существующие различия сводятся к количеству мышц и положению базальных отделов мускулов. Говоря иначе, перестройки мускулатуры состоят в редукции одних мышц и смещении оснований других по сравнению с прототипом.

Первоначальное состояние мускулатуры, характерное для недифференцированного метасомального сегмента, представлено на рисунке (рис. 23, а). Конечно, такой вариант расположения мышц схематичен и вряд ли реально встречается, однако подобная схема позволяет лучше представить исходный набор мышц и основные места их крепления.

Исходно в сегменте, состоящем из двух подвижных полусегментов, находится 7—8 пар мышц. Одна-две пары мышц соединяют тергит и стернит сегмента между собой, остальные являются межсегментарными. Их можно подразделить на две основные группы: I — терго-тергальная (3 пары мышц) и II — стерно-стерральная (3 пары мышц).

Терго-тергальная группа (I) включает: прямые спинные мышцы — Ia, отходящие по сторонам спинного сосуда от переднего края тергита и крепящиеся к переднему краю тергита следующего сегмента; поперечные спинные мышцы Ib, основания которых лежат близ переднего края тергита латеральнее оснований мышц Ia, их апикальные концы крепятся

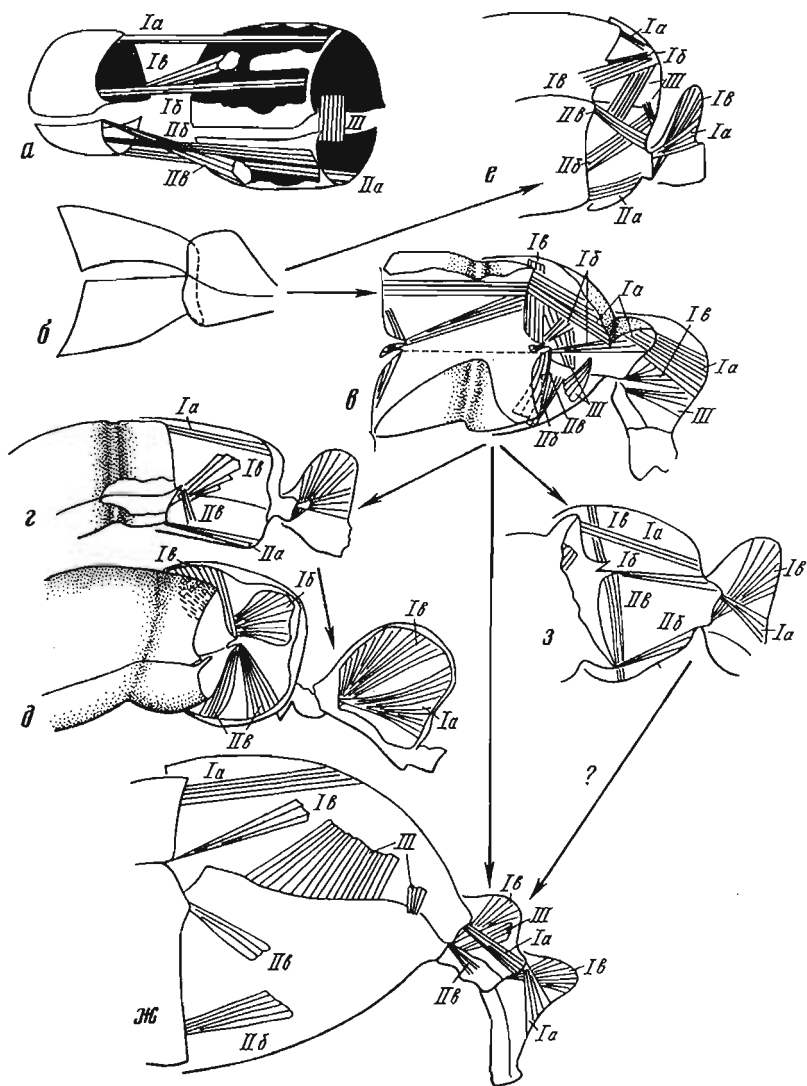


Рис. 23. Морфологические варианты базальных сегментов метасомы Formicoidea
 а — моторные мышцы метасоматического сегмента (обобщенная схема); б — I и II сегменты метасомы Sierolomorphidae (зиероломорфный тип); в — I—III сегменты Amblyopora (пропонероидный тип); г — I—III сегменты Ponera (понероидный тип); д — I—III сегменты Leptogenys (специализированный понероидный тип); е — I и II сегменты метасомы Lasius (формикоидный тип); ж — I—IV сегменты метасомы Messog (мирмикоидный тип); з — I—III сегменты метасомы Ectatomma (ектатоммоидный тип). Ia — прямые терготергальные мышцы, IIa — прямые стерно-стернальные мышцы, IIб — поперечные стерно-стернальные мышцы, IIв — косые стерно-стернальные мышцы, п — перетяжка на III сегменте, — хитиновый поясok II сегмента. Указаны направления возможных переходов между морфотипами. Остальные обозначения как на рис. 22

близ углов переднего края тергита следующего сегмента; косые спинные мышцы Iв, основания которых находятся позади оснований мышц Iб, а концы прикреплены к отросткам, находящимся на тергальных углах следующего сегмента.

Стерно-стерральная группа (II) образована прямыми брюшными мышцами IIа, отходящими от переднего края стернита и крепящимися к переднему краю стернита следующего сегмента; поперечными брюшными IIб, отходящими от переднего края стернита (латеральнее мышц IIа) и крепящимися к следующему стерниту латеральнее мышц IIа; косыми брюшными мышцами IIв, которые начинаются позади мышц IIб в боковой области стернита и крепятся к стерральным отросткам следующего сегмента.

Заканчивая описание мускулатуры метасомального сегмента, необходимо особо подчеркнуть, что разделение межсегментарных мышц на две основные группы проведено не случайно. Тщательное сопоставление местоположения мышечных аподем в сегментах самых разных видов показало, что сухожилия мышц, основания которых связаны с тергитом, всегда крепятся к тергиту следующего сегмента, соответственно аподемы стернальных мышц заканчиваются только на брюшном полусегменте. Отсутствие мышечных связей между тергитом и стернитом соседних сегментов, несомненно, затрудняет морфологические перестройки, необходимые для выполнения некоторых движений, поскольку любое изменение положения мышцы из I или II группы допустимо лишь в пределах соответствующих полусегментов.

3.3.7.3. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ МЫШЦ СЕГМЕНТА

Основной функцией терго-стернальных мышц считается изменение объема сегмента, необходимое для дыхания. Правда, при антагонистических сокращениях этих мускулов должны возникать небольшие повороты тергита и стернита вокруг продольной оси тела.

Одновременное укорочение всех межсегментарных мышц вызовет поступательное втягивание одного сегмента в другой. Однако разные по составу функциональные группы сокращающихся мышц должны вызывать определенные перекосы при втягивании сегмента.

Так, если будут укорачиваться только стерно-стерральные мышцы (II группа), то возникнет некоторый сдвиг сегмента назад из-за опережающего движения стернита, а при сокращении терго-тергальной группы — сдвиг вперед (применительно к движению метасомы в целом это выглядит как подгибание вниз или выгибание вверх соответственно). Одновременное укорочение мышц правой половины сегмента или левой приведет к сдвигам в горизонтальной плоскости. Но пожалуй наиболее заметные перекосы может вызвать деятельность косых спинных (Iв) и косых брюшных мышц (IIв), единственной функциональной группы, способной создавать некоторое вращение относительно продольной оси тела.

3.3.7.4. ТОПОГРАФИЯ МУСКУЛАТУРЫ II МЕТАСОМАЛЬНОГО СЕГМЕНТА СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ FORMICOIDEA

Lasius flavus (Formicinae) (рис. 23, e)

Состав мускулатуры отличается от описанного выше прототипа лишь тем, что направления действия межсегментарных мышц не являются строго параллельными продольной оси тела, поэтому сокращение некоторых групп будет вызывать втягивание следующего сегмента с более или менее сильными перекосами. Судя по рисунку Насонова, наибольший перекос вызовет укорочение поперечных брюшных мышц (IIб) — некоторое отклонение III сегмента назад, или укорочение прямых спинных мышц (Iа), приводящее к отклонению сегмента вперед (применительно к метасоме в целом — подгибание ее вниз или выгибание вверх соответственно). Косые спинные и косые брюшные мускулы (Iв и IIв) расположены у *Lasius* таким образом, что имеют очень небольшие составляющие сил, способных вызвать вращение сегмента.

Cataglyphis setipes (Formicinae)

Набор мышц II метасомального сегмента этого вида отличается отсутствием косых спинных мышц. В целом расположение межсегментарных мышц говорит о том, что их деятельность сводится ко втягиванию следующего сегмента. Значительный перекос вперед (выгибание конца метасомы вверх) возникнет при действии прямых спинных мышц (Iа), а назад (соответственно — подгибание метасомы вниз) — при укорочении брюшных мышц (IIа и IIб). Боковые повороты могут создаваться сокращением мышц левой или правой половины сегмента. Из-за отсутствия косых спинных мышц здесь даже теоретически невозможно вращение сегментов друг относительно друга, поскольку вследствие характерной для всех Formicinae подвижности половинок сегментов усилие развиваемое косыми брюшными мышцами, каждая из которых может в принципе вызвать некоторый "вращательный" перекос стернита следующего сегмента, не способно передаваться на тергальную его часть.

Таким образом, у представителей Formicinae II и следующие метасомальные сегменты обладают значительной терго-стеральной подвижностью, а основной функцией межсегментарной мускулатуры является втягивание. Эти особенности позволяют значительно менять объем брюшка в зависимости от наполнения и вместе с тем способствуют его компактизации за счет втягивания. Однако здесь совершенно не развита возможность активного вращения сегментов относительно продольной оси тела. Иная ситуация складывается у видов с утраченной терго-стеральной подвижностью II и III сегментов метасомы.

Amblyopone reclinatum (Ponerinae) (рис. 23, e)

Несмотря на то что состав мышечных групп здесь близок к исходному, пространственное расположение мышц значительно уклоняется от прототипа, поэтому необходимо более подробно описать топографию мускулатуры. Терго-стеральные мышцы представлены двумя парами. Первая крепится основаниями в верхне-боковой области тергита II сегмента, а сухожилия-

ми к боковым, граничным с тергитом краям стернита III сегмента. Вторая пара прикрепляется основаниями в передне-боковой области стернита и заканчивается в передне-боковой области тергита.

Возникает вопрос, какой смысл в сохранении мышц, связывающих неподвижные вследствие слияния боковых кромок части сегмента. Можно предположить, что эти мышцы, функция которых связана с дыхательными движениями, действуют на ранних имагинальных стадиях: во всяком случае прямая проверка зафиксированного в спирте материала показала, что на поздних кукольных стадиях терго-стернальная подвижность явственно сохраняется.

Терго-тергальные мышцы представлены тремя парами, но из-за наличия глубокой перетяжки, ограничивающей хитиновый поясok II сегмента, возникает разделение базальных частей некоторых мышц этой группы: часть мышечных волокон прямых спинных мышц (Ia) крепится внутри хитинового пояса к его переднему краю, остальные волокна крепятся за перетяжкой.

Апикальные концы этих мышц прикрепляются к переднему краю тергита следующего сегмента метасомы. Основания поперечных спинных мышц (Iб) разделены еще сильнее, каждая из них фактически имеет по две головки: одна находится внутри хитинового пояса II сегмента метасомы, а вторая лежит впереди одной из терго-стернальных мышц — каждая из головок крепится собственным сухожилием к переднему углу тергита III сегмента метасомы под тергальным отростком. Косые спинные мышцы (Iв) начинаются в задней области тергита, проходят сверху вниз и прикрепляются непосредственно к тергальным отросткам III метасомального сегмента, т.е. выше точек крепления мышц Iб.

Стерно-стернальная группа мышц в отличие от прототипа представлена лишь двумя парами: отсутствует пара прямых брюшных мускулов (IIa). Поперечные брюшные мышцы (IIб) отходят в среднебоковой области стернита и прикрепляются под значительным углом к осевой линии к передней кромке стернита III сегмента. Косые брюшные мышцы (IIв) сближены основаниями, лежащими в задней области стернита. Они проходят снизу вверх навстречу косым спинным мышцам и прикрепляются к стернальным отросткам следующего сегмента.

Обилие пространственных перекрестов между мышцами сегмента указывает на ограниченность поступательного втягивания III сегмента. Укорочение мышц II сегмента будет вызывать различные варианты поворотов III сегмента. Так, сокращение прямых спинных мышц (Ia) вызовет качание сегмента вперед, попеременные сокращения поперечных спинных мышц (Iб) вызовут повороты в горизонтальной плоскости. Явственную функцию поворота вокруг продольной оси тела выполняют у *Amblyorope* косые спинные (Iв) и косые брюшные мышцы (IIв), причем для осуществления поворота в ту или иную сторону здесь достаточно сокращения даже одной из мышц каждой пары, поскольку из-за слияния кромок стернита и тергита "вращаемого" сегмента развиваемое усилие будет передаваться на обе половинки сегмента; асимметрично составленные пары синергистов (например, Iв правая + IIв левая) создадут значительный момент вращения.

У остальных представителей *Ronopinae* также отсутствует подвижность

частей II и III сегментов метасомы, но редукция числа мышц нередко выражена значительно сильнее: наряду с полной утратой терго-стернальной группы исчезают и некоторые другие мышцы.

Ponega coarctata (Poneginae) (рис. 23, з)

В группе терго-тергалных мышц остается две пары: прямые спинные (Ia) и косые спинные мышцы (Iв), правда, последние здесь отклоняются от вертикальной плоскости из-за смещения оснований мышц вперед; функционально они замещают поперечные мышцы (Iб), которые обычно участвуют в создании боковых поворотов. В то же время пара Iв при синергическом сокращении должна вызывать некоторое качание III сегмента назад (подгибание метасомы). Качание сегмента вперед вызывается укорочением прямых спинных мышц (Ia). Повороты III сегмента вокруг продольной оси тела обеспечивают косые стернальные мышцы IIв. Кстати; те же мускулы смогут усилить качание сегмента вперед при совместном действии с прямыми спинными мышцами.

В известной мере уменьшение числа межсегментарных мышц в метасомальном сегменте *Ponega* можно объяснить небольшими размерами муравьев, однако редукция целого ряда мышц отмечается и у представителей *Poneginae*, имеющих более крупные размеры тела.

Leptogenys falcigera (Poneginae) (рис. 23, д)

В группе терго-тергалных мышц II сегмента метасомы *Leptogenys* исчезают прямые спинные мускулы (Ia), но получают значительное развитие поперечные и косые спинные мышцы (Iб и Iв), основания которых сильно расширены и занимают почти всю площадь тергита. В группе стерно-стернальных мышц сохраняется только одна пара — косые стернальные мышцы (IIв), каждая из них разделена на две головки. Синергическое сокращение пары поперечных спинных мышц (Iб) может вызвать лишь небольшое втягивание сегмента, но попеременное — значительные повороты в горизонтальной плоскости. Синергическое сокращение пары косых спинных мышц (Iв) вызовет некоторое качание сегмента III назад. Синергическое сокращение пары косых брюшных мышц (IIв) приведет к отклонению сегмента вперед. Вращение III сегмента вокруг продольной оси тела возникнет при укорочении любой из косых мышц, но асимметрично составленные пары (например, Iв левая + IIв правая) усилят вращение.

Состав мускулатуры II метасомального сегмента *Odontomachus*, *Vaucheronera*, *Mesoponega* отличается от описанного выше типа лишь присутствием пары спинных мышц Ia. В целом сопоставление наборов мышц вторых сегментов метасомы различных представителей *Poneginae* позволяет заметить устойчивое сохранение, а часто и значительное развитие косых спинных и брюшных мышц (Iв и IIв), т.е. группы, обеспечивающей вращение сегмента вокруг продольной оси тела. Напротив, втягивание III метасомального сегмента сокращается здесь до минимального. Мало выражена у многих понерин способность подгибать III сегмент.

Ectatomma quadridens (Ponerinae) (рис. 23, з)

Для этих муравьев, имеющих глубокую перетяжку на III сегменте метасомы, характерен несколько иной вариант развития мускулатуры II сегмента. Мышцы здесь не имеют обширных площадей крепления (а значит и не обладают большой силой), зато отличаются значительной протяженностью. Терго-тергальная группа представлена тремя парами мышц: прямыми спинными (Ia), поперечными спинными (Iб) и косыми спинными (Iв). Стерно-стернальная группа состоит из двух пар: косых брюшных (IIб) и поперечных брюшных мышц (IIб). Благодаря значительному развитию перетяжки втягивание III сегмента во II становится практически невозможным — ограничение, характерное и для остальных понерин. Однако наряду с выраженной способностью вращать III сегмент вокруг продольной оси тела и в горизонтальной плоскости *Ectatomma* может подгибать его и в вертикальной плоскости благодаря наличию протяженных поперечных брюшных мышц (IIб). Таким образом, у *Ectatomma* мы находим наиболее сбалансированный вариант развития мускулатуры II сегмента, близкий по составу к типу амблиопонин.

Messor intermedius (Myrmicinae) (рис. 23, ж)

Прежде чем рассмотреть особенности мускулатуры II сегмента метасомы, превратившегося у *Myrmicinae* в постпетиолус, стоит остановиться на топографии мышц обширного по размерам III сегмента, являющегося у мирмицин I сегментом брюшка. Здесь находится 6 пар мускулов, из которых 2 — терго-стернальные, а остальные — межсегментарные.

Прямые спинные мышцы (Ia) начинаются в передней области тергита и крепятся к кромке тергита следующего сегмента. Косые спинные (Iв) начинаются в среднебоковой области тергита и крепятся непосредственно к передним углам тергита IV сегмента, утратившим у *Myrmicinae* характерные отростки. Поперечные брюшные (IIб) начинаются в средней части стернита и заканчиваются на переднем крае стернита IV сегмента.

Обращает на себя внимание не столько сокращение числа межсегментарных мышц по сравнению с исходным набором, сколько отсутствие пространственных перекрестов между мышцами, столь обычных у понерин. Нетрудно прийти к заключению, что функционально этот тип расположения мышц близок к варианту *Formicinae*, поскольку основной функцией межсегментарной мускулатуры здесь также является втягивание.

Иные функции выполняет мускулатура постпетиолуса. Из-за наличия кольцевого сочленения втягивание III сегмента метасомы естественно невозможно. Поэтому укорочение прямых спинных мышц (Ia), крепящихся в передней трубчатой части постпетиолуса и к верхней части хитинового ободка III сегмента, должно вызывать его качание (подъем брюшка вверх). Их антагонистами в постпетиолусе выступают косые спинные мышцы (Iв), образующие с парой Ia явственный перекрест. Они крепятся в среднебоковой области тергита постпетиолуса и к тергальным углам ободка III сегмента. Сокращение одной из мышц этой пары должно вращать хитиновый ободок, а с ним и брюшко в ту или иную сторону вокруг продольной оси тела, поскольку каждая из них имеет

необходимую составляющую силы относительно этой оси. Вместе с тем косые спинные мышцы при взаимодействии с косыми брюшными могут вызывать повороты сегмента в горизонтальной плоскости, если пара синергистов составлена из левых косых или правых косых мышц постпетиолюса (Iв левая + Iв левая). Косые брюшные мышцы (Iв) крепятся в передней части стернита постпетиолюса и к стернальным отросткам IV сегмента. При синергическом сокращении этой пары совместно с парой Ia должно усиливаться качание IV сегмента вперед (подъем брюшка вверх).

Нетрудно заметить разнообразие движений, создаваемых мышцами небольшого по размерам постпетиолюса, причем явно прослеживается возможность вращательного движения, обусловленная как строением сочленения между II и III сегментами, так и присутствием косых мышц. Стоит также обратить внимание, что уменьшение числа межсегментарных мышц здесь не затронуло как раз косую мускулатуру: сохранились обе пары, Iв и Iв, причем мышцы Iв получили относительное развитие в сравнении с остальными постпетиолярными мускулами — площадь крепления косых спинных мышц занимает существенную часть поверхности постпетиолюса.

Несмотря на далеко зашедшую дифференциацию II сегмента метасомы *Murmicinae*, в котором, так же как и у понерин, тергит и стернит неподвижны друг относительно друга, здесь сохранилась пара терго-стернальных мышц, за которыми можно признать разве что укрепляющую функцию. Их основания лежат впереди мышц Iв на боковой поверхности постпетиолюса, а сухожилия крепятся к небольшим выступам в задней части постпетиолярного стернита. Сходная ситуация уже отмечалась нами ранее у амблиопонин. Остается предположить, что сохранение явно недействующей мышечной группы — один из парадоксов развития структуры, необходимый для ее целостного формирования.

Наличие кольцевого сочленения между постпетиолюсом и I сегментом метасомы, состав и расположение мышц в постпетиолюсе с нашей точки зрения свидетельствуют о сходстве направлений функциональной дифференциации вторых сегментов метасомы *Ponerinae* и *Murmicinae*. С другой стороны, топография мышц последующих сегментов мирмицин предполагает втягивающую функцию мышц, но отнюдь не вращение. Иное положение складывается у понерин: несмотря на то что в ряде случаев состав и расположение мышц II сегмента отличны от III, все же имеется и явное сходство: морфо-функциональное различие между сегментами скорее количественное, чем качественное. Вполне понятен вопрос, почему дифференциация II сегмента мирмицин шла иначе, чем последующих.

Если предполагать, что вначале типы сочленений, как и расположение мышц в этом сегменте, были такими же, как и в последующих, то придется допустить, что одни и те же факторы совершенно избирательно действовали на соседние сегменты, что само по себе маловероятно. Нет серьезных оснований приписывать постпетиолюсу и специальные функции: многие *Formicoidea* обладают одночлениковым стебельком, да и в пределах подсемейства *Murmicinae* степень дифференциации постпетиолюса заметно варьирует.

Более оправданным нам представляется объяснение, предполагающее

появление постпетиолюса мирмицин в результате редукции близкого поперинам варианта строения метасомы.

С переходом к наземной локомоции способность вращать метасомальные сегменты в разных направлениях теряет свое значение и одновременно возрастает необходимость компактизации метасомы в целом. Наиболее подходящим для герпетобия следует считать строение брюшка Formicinae и Dolichoderinae, допускающее значительное изменение объема. Но, как ясно из предыдущего, совершенствование вращения может свести на нет возможность втягивания III сегмента во II. Компромиссным решением в этом случае может стать сокращение размеров II сегмента метасомы, функции которого передаются менее дифференцированному III. В III и следующих сегментах мышцы, препятствующие втягиванию, редуцируются, поэтому основные повороты метасомы осуществляют проподальные грудные, петиолярные и постпетиолярные мышцы, связанные с тремя абдоминальными сочленениями.

3.3.7.5. ПЕТИОЛЮС FORMICOIDEA

Форма I метасомального сегмента весьма разнообразна даже в пределах отдельных подсемейств муравьев. Так, у Formicinae встречаются удлинненно-треугольный петиолюс (*Oecophylla*), узловидный (некоторые *Cataglyphis*) стебелек с вертикальной чешуйкой (*Formica*, *Lasius*). Тем не менее это многообразие не отражается на составе мышц сегмента: как у низших, так и у высших представителей Formicoidea в петиолюсе всегда находится две пары межсегментарных мышц, они фиксируют положение брюшка и управляют его движениями. Основной двигательной функцией петиолярных мускулов является подъем и опускание брюшка. Обе пары мышц несомненно относятся к группе терго-тергальных межсегментарных мышц, поскольку их основания и сухожилия крепятся к тергальным частям соединяемых сегментов. Установить гомологию петиолярных мышц тем или иным мускулам "обычного" сегмента метасомы удастся, если использовать сопоставление петиолюса с постпетиолюсом у Murgicinae. Так как мышцы постпетиолюса неплохо гомологизируются с мышцами менее дифференцированных сегментов (см. топографию постпетиолюса *Messor*), то проведенное сравнение показывает — в петиолюсе муравьев сохранились пара прямых спинных мышц (Ia) и косых спинных (Iв).

Иначе выглядит состав мускулатуры I метасомального сегмента других Aculeata. Даже у ос-немок Mutillidae, перешедших, как и муравьи, к наземному существованию, в этом сегменте, помимо межсегментарных мышц Ia и Iв (или Ib), сохранились стерно-стернальные мышцы Iв, а также и пара хорошо развитых терго-стернальных мышц, редко встречающихся в петиолюсе муравьев.

Единообразие состава мускулатуры петиолярного сегмента всех Formicoidea позволяет прийти к заключению, что подобное состояние возникло еще у предков формикоидов, а различия в строении петиолюса современных муравьев обусловлены функциональными причинами. Действительно, если состав мышц в петиолюсе неизменен и сводится к двум парам мускулов, вариации строения сегментов разных видов можно объяс-

нить разной степенью развития каждой группы мышц, которая, в свою очередь, должна быть обусловлена преимущественным направлением движения в области сочленения, поэтому в совершенно разных группах Formicoidea независимо возникает стебелек с вертикальной чешуйкой, где относительно удлинены мышцы, вызывающие подгибание брюшка. Значительно реже встречается перестройка сочленений, от формы которых, безусловно, зависит возможность поворотов метасомы в различных направлениях. Так, узкокольцевой тип сочленения между петиолюсом и II сегментом метасомы сохраняется у понерин и мирмицин, несмотря на варьирование формы самого петиолюса. Лишь у Formicinae, Dolichoderinae, Dorylinae узкокольцевой тип преобразуется в шарнирный, ограничивающий колебания метасомы вертикальной плоскостью.

3.3.7.6. ОСНОВНЫЕ ВАРИАНТЫ СТРОЕНИЯ МЕТАСОМЫ МУРАВЬЕВ

Чтобы завершить эту главу, в которой мы попытались представить, каким образом и на какой основе возникло существующее разнообразие вариантов расчленения метасомы Formicoidea, кратко охарактеризуем выделяемые нами типы.

Знероломорфный тип. I сегмент метасомы обособлен от остальных и сочленяется со II сегментом кольцевым сочленением, допускающим его вращение и качание в различных плоскостях. Характер соединения прочих сегментов соответствует грубчатому типу, а межсегментарная мускулатура обеспечивает их взаимное втягивание. Подвижность частей сегментов нарушена лишь в области хитинового пояса II сегмента и полностью отсутствует в I. Изменение размеров сегментов обусловлено деятельностью внутрисегментарных терго-стернальных мышц, а также межсегментарной мускулатуры. Повороты метасомальных сегментов в вертикальной плоскости осуществляют проподоальные, петиолярные мышцы, а также соответствующие функциональные группы межсегментарных мышц брюшка. Активное изгибание метасомы в других плоскостях осуществляют петиолярные мышцы и межсегментарные мускулы варьирующих по составу функциональных групп. Вращение метасомы вокруг продольной оси тела могут вызвать только косые мышцы петиолюса в области кольцевого сочленения со II сегментом.

Формикоидный тип. Кольцевое сочленение петиолюса и II сегмента метасомы преобразовано в шарнирное, которое совместно с первым петиолярным сочленением ограничивает колебания метасомы вертикальной плоскостью. В вертикальных колебаниях конца брюшка участвует и межсегментарная мускулатура, создавая сдвиги стернитов метасомальных сегментов относительно тергитов. Развитая подвижность частей всех (за исключением I и частично II) сегментов метасомы и способность к поступательному втягиванию сегментов позволяют здесь свободно менять размеры брюшка. Снижение нагрузки на локомоторный аппарат может достигаться облегчением кутикулы сегмента, а также сокращением длины метасомы при втягивании сегментов.

Пропонероидный тип. Между петиолюсом и II сегментом сохраняется узкокольцевое сочленение, допускающее движение метасомы в различ-

ных плоскостях и вращение вокруг продольной оси тела. От зиероломофного этот тип отличается утратой подвижности тергита и стернита во II и частично III сегментах метасомы. На III метасомальном сегменте возникает перетяжка и возникает второе кольцевое сочленение метасомальных сегментов. Расположение межсегментарных мышц во II и III сегментах приспособлено для создания поворотов метасомальных сегментов (возникают пространственные перекресты между мышцами). Из-за появления дополнительного кольцевого сочленения нарушается втягивание II сегмента в III. Вертикальные перемещения метасомы создаются в основном петиолярной и проподоальной мускулатурой, мускулатура II сегмента обеспечивает повороты III вокруг продольной оси тела и в горизонтальной плоскости.

Эктатоммоидный тип. Характеризуется углублением перетяжки на III метасомальном сегменте, вследствие чего исчезает возможность скользящих движений III сегмента и одновременно возрастает диапазон смещений при поворотах сегмента в вертикальной и горизонтальной плоскостях. Этот вариант отличает сбалансированность развития межсегментарной мускулатуры II метасомального сегмента.

Понероидный тип. В отличие от предыдущего типа, во II сегменте метасомы получает преимущественное развитие мускулатура, управляющая поворотами в горизонтальной плоскости и вращением вокруг продольной оси тела, а вертикальные колебания метасомы обеспечивает в основном проподоальная и петиолярная мускулатура. Как и в предыдущем случае, здесь нарушена возможность втягивания II сегмента метасомы, но не вследствие появления перетяжки, глубина которой здесь может быть незначительной, но из-за редукции мышц, управляющих втягиванием. В первую очередь это касается стерно-стернальных мышц. Как правило, из этой группы сохраняются только косые брюшные мышцы, участвующие во вращении III метасомального сегмента.

Особенно отчетлива такая тенденция у *Leptogenys*, где во II сегменте исчезают и прямые спинные мышцы, поэтому подобный вариант целесообразно выделить в **специализированный понероидный**.

Мирмикоидный тип. Характеризуется компактным брюшком, подвешенным на двучлениковом стебельке. Передняя трубчатая часть петиолюса, сочленяющаяся с мезосомой, относительно удлинена, поэтому метасома значительно колеблется в вертикальной плоскости. Между петиолюсом и постпетиолюсом, постпетиолюсом и III сегментом находятся сочленения кольцевого типа, разрешающие колебания в косых плоскостях и вращение вокруг продольной оси тела. В каждом из стебельковых сегментов находятся по две пары мышц, управляющих вертикальными колебаниями, одна из этих пар способна вызывать некоторое вращение в горизонтальной плоскости и вокруг продольной оси тела.

Так же как в понероидном, пропонероидном и ектатоммоидном типах метасомы, ее сегменты "убираются" при втягивании в III сегмент метасомы, но в отличие от понерин у мирмицин III сегмент становится первым сегментом функционального брюшка и сохраняет подвижность тергита и стернита, нарушенную лишь в области хитинового пояса. Основной деятельностью межсегментарной мускулатуры сегментов брюшка становится втягивание. Компактизация метасомы в мирмикоидном варианте

достигается сокращением размеров II сегмента, ставшего постпетиолюсом, а также сегментов, вытягивающихся в обширный III сегмент.

В принципе подобный вариант метасомы мог возникнуть в результате редукции любого из описанных выше типов с нарушенным вытягиванием III сегмента метасомы. Однако постпетиолюс современных мирмицин ближе понероидному типу по составу мускулатуры, в котором получили преимущественное развитие мышцы, управляющие вращательными движениями. Менее вероятным нам представляется переход от эктатоммоидного состояния к мирмикоидному. В самом деле для эктатоммоидного варианта характерно сбалансированное развитие функциональных групп межсегментарной мускулатуры в отличие от понероидного типа метасома может значительно сгибаться между I и II сегментами при укорочении поперечных брюшных мышц IIб. Поэтому неясно, отчего редукция (или наоборот, прогрессирующая функциональная дифференция) II сегмента должна была привести к исчезновению этой, несомненно, важной группы мышц при сохранении не участвующей в движении группы терго-стернальных мускулов. Но пожалуй, совершенно нереальным можно считать появление постпетиолюса *Murmicinae* на основе специализированного понероидного типа, характерного для *Leptogenys*, так как в этом варианте редуцированы не только терго-стернальные, но и прямые спинные мышцы, хорошо развитые в постпетиолюсе мирмицин.

Вместе с тем тот факт, что постпетиолярный сегмент *Murmicinae* сохранил пару терго-стернальных мышц, заставляет предполагать, что формирование мирмикоидного типа метасомы началось значительно раньше, чем окончательно оформились понероидный и эктатоммоидный варианты, для которых характерно отсутствие терго-стернальных мышц во II сегменте метасомы.

Схема, на которой представлена возможная последовательность появления типов расчленения метасомы *Formicoidea*, и разрешенные переходы между ними приводится на рисунке (рис. 23).

3.4. ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Палеонтологический метод в филогенетике дает прямые и наиболее достоверные данные, однако широкое использование его встречает большие затруднения. Во-первых, сами находки сравнительно редки и разделены большими промежутками времени. Во-вторых, даже у инклюзов в ископаемых смолах часто не удается рассмотреть некоторые детали строения из-за неудобного положения насекомого или различных включений в смолу, хотя в некоторых смолах (балтийский янтарь, ретиниты Таймыра) сохранность материала настолько хороша, что удается рассмотреть тончайшие детали скульптуры и опушения. Что же касается отпечатков в сланцах, интерпретация их обычно представляет большую трудность и требует большого опыта и знания рецентной мировой фауны даже при хорошей сохранности отпечатков, что бывает редко.

Хотя 20 лет назад уже было описано более 200 видов ископаемых муравьев, использование палеонтологического материала для филогенетики было практически невозможно. Во-первых, лишь данные по муравьям

Флориссанта (Carpenter, 1930) и балтийского янтаря (Wheeler, 1914), т.е. чуть более половины описанных видов, были достоверными. Качество описаний, рисунков и фотографий во всех остальных работах было крайне низким, а интерпретация материала сделана крайне некачественно. Во-вторых, хорошо описанные фауны относились к сравнительно позднему времени, когда уже сформировалась фауна, близкая к современной. Отложения Флориссанта (США) датируются ранним олигоценом (33–38 млн лет). Ранее балтийский янтарь относился к тому же возрасту, но в начале 70-х годов (Григялис и др., 1971; Черджемов, Бибииков, 1971) были приведены убедительные доказательства позднеэоценового возраста (38–42 млн лет) Пальмникенского месторождения, откуда происходит большинство находок.

Несмотря на значительное число вымерших родов (40%), большинство видов (77,9%), а тем более экземпляров (98,5%) муравьев балтийского янтаря относится к ныне существующим родам. Четыре вида — *Hypoclinea tertiaria*, *Formica flori*, *Lasius schiefferdeckeri*, *Prenolepis henschei* — практически неотличимы от ныне живущих *H. quadripunctata*, *F. japonica*, *L. sitkaensis*, *P. nitens* соответственно. Эти муравьи были одними из самых массовых видов и составляли 4,1 + 10,9 + 9,9 + 5,2 = 30,1% от общего числа найденных экземпляров, уступая лишь *Iridomyrmex goepperti* (46,8%) и *I. geinitzi* (10,7%)¹. Среди муравьев балтийского янтаря они отнюдь не были наиболее продвинутыми морфологически, но высокая численность их свидетельствует, скорее всего, о высоком уровне социальной организации по сравнению с остальными. В современной фауне аналоги этих видов обычно рассматриваются как наиболее примитивные морфологически и исходные для рода. Из 20 вымерших родов, описанных из балтийского янтаря, лишь 3 — *Procerapachys*, *Proditomorphyomyrmex* и *Protoformica* — могут рассматриваться как предковые по отношению к ныне живущим родам. Все остальные представляют специализированные вымершие ветви. Сходная картина наблюдается и в отложениях Флориссанта, где доминировали виды рода *Protazteca*, близкого к ныне живущему *Iridomyrmex*. Таким образом, все эти данные практически ничего не дают для понимания вопроса о происхождении и начальных этапах эволюции муравьев.

Лишь в последние 20 лет начали накапливаться данные о более древних — меловых и раннепалеогеновых фаунах муравьев. Эти данные заставляют нас по-новому взглянуть на происхождение и эволюцию этой группы, в связи с чем на них необходимо остановиться подробно. Абсолютная датировка дается по Харленду и др. (1985), а относительная датировка конкретных местонахождений — главным образом по данным В.В. Жерихина (1978, личные указания).

¹ Приведенные цифры получены на основании пересчета не только данных Вилера, но и наших еще не опубликованных данных, полученных в ходе обработки коллекций Института Земли Польской АН и Палеонтологического института АН СССР. В частности, к списку Вилера добавлены роды *Amblyopone*, *Rhytidoponera*, *Cerapachys*, *Tetramorium*, *Temnothorax*, *Diplorhoptrum*.

3.4.1. ФОРМИКОИДЫ И СКОЛИОИДЫ МЕЛА

Самые древние формикоиды были обнаружены в 1985 г. экспедицией лаборатории членистоногих ПИН АН СССР в низовьях р. Хетана (бассейн р. Улья, Охотский р-н, Хабаровский край). Их возраст датируется концом раннего мела (альб, 97–113 млн лет). Сохранность материала плохая, так что обработка его потребует длительного времени, но уже сейчас можно сказать, что 77 отпечатков принадлежат сколиоидам или формикоидам, причем 30 — *Armaniidae*. Из последних 22 экземпляра скорее всего относятся к роду *Armania*, а 8 остальных — к 2–3 новым родам.

До этой находки древнейшими были сеноманские (91–97 млн лет) формикоиды из Магаданской области (ручей Обещающий, бассейн р. Армань), представленные прекрасно сохранившимися отпечатками на сланцах. На отпечатках видны многие детали, вплоть до строения коготков и гребенчатых шпор голеней. Это позволило сделать довольно полные реконструкции облика насекомых (рис. 24, *d*, *e*) и описать 3 рода (4 вида) самок (*Armania*, *Pseudarmania*, *Armaniella*) и 2 — самцов (*Archaeorone*, *Roneopterus*). Доля формикоидов в отложениях Обещающего невелика — 13 из 1200 отпечатков (1,1%). Сеноманские формикоиды были довольно крупными насекомыми (9–15 мм). Судя по их облику самки летали плохо и, видимо, как многие сколиоиды, охотились на крупную добычу в рыхлом субстрате. Адаптации к охоте внутри субстрата у *Armania* выражены в меньшей степени, чем у *Pseudarmania* (редуцированные и смещенные на нижнюю сторону головы глаза) или *Armaniella* (брюшко с перетяжками между сегментами).

Все сеноманские формикоиды были включены в новое семейство *Armaniidae*, характеризующееся следующими особенностями: жилкование переднего крыла сходно с таковым у примитивных муравьев; по-видимому, имелись метаплевральные железы, во всяком случае там, где они должны располагаться, у *Armania robusta* и *Pseudarmania aberrans* структура отпечатков изменена; петиолюс слабо отделен от брюшка и сочленение, видимо, зиероломорфного типа; двузубые сфекоидные мандибулы, хорошо различимые у *A. robusta* и *Ps. rasnitsyni*; типичные сфекоидные антенны, как у самок так и у самцов, явственно видны у всех представителей; двучлениковый вертлуг у обоих видов *Pseudarmania*. Два первых признака сближают арманиид с муравьями, а остальные — с примитивными сколиоидами. Это и заставило нас рассматривать арманиид как "промежуточное звено" между сколиоидами и муравьями (Длусский, 1983).

По всей видимости, мелкие формы формикоидов в это время отсутствовали или были крайне редкими. Косвенно это подтверждается отсутствием формикоидов в ископаемых смолах Таймыра, относящихся к сеноману (Нижняя Агапа), где встречаются почти исключительно мелкие насекомые, размеры которых не превышают 2–3 мм. В этих смолах среди 753 найденных инклюзов насекомых три (0,4%) принадлежали представителям *Falsiformicidae* — весьма интересного семейства сколиоидов (Расницын, 1975). Один из этих остатков вначале был неверно определен как *Formicidae* (Жерихин, 1978). Жилкование крыльев и отсутствие

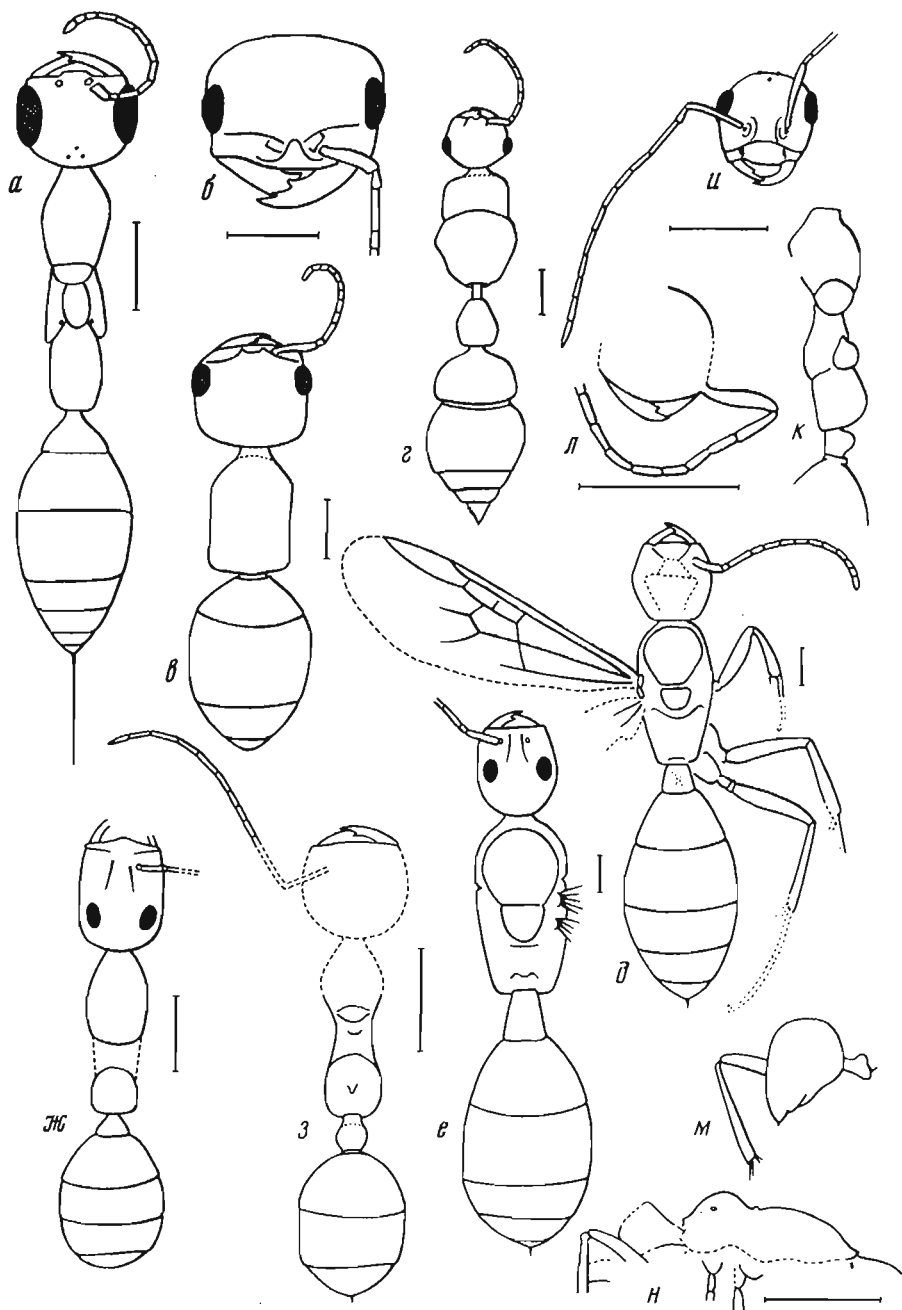


Рис. 24. Самки некоторых пещенных Scoliidea (а-г) и подземеловых Formicoidea (д-н)

а - *Methocha ichneumonoides* (Tiphliidae); б, в - *Myrmilla sarmatica* (Mutillidae); г - *Arterogyna arropinqua* (Bradynobaenidae); д - *Pseudarmania rasnitsyni* (Armaniidae)

метаплевральных желез заставляет относить этих насекомых к Scolioidea. В то же время их самки имеют хорошо обособленный петиолус, сходный с таковым у муравьев, хотя у самцов метасома не подразделена. Расницын (1980) считает их ближайшими родственниками муравьев среди сколиоидов.

В туронских (88,5–91 млн лет) отложениях урочища Кзыл–Жар в Южном Казахстане 5 из 526 найденных отпечатков (0,95%) также принадлежат формикоидам. Отпечатки имеют очень плохую сохранность, поэтому при первом описании (Длусский, 1975) были допущены ошибки в их интерпретации, которые впоследствии были исправлены (Длусский, 1983). Описано 5 видов, относящихся к 4 родам *Archaeorone*, *Dolichomyrma*, *Cretorone* и *Petrorone*. Первый род описан по самцу. *Dolichomyrma*, безусловно, относится к *Armaniidae*, поскольку на отпечатке *D. longiceps* видны сфекоидные мандибулы, первые 3 членика усика (также сфекоидного типа) и широкий, слабо обособленный петиолус. Отпечатки представителей двух последних родов сохранились неполностью и формальных признаков, которые позволили бы отнести этих насекомых к формикоидам, нет, но интуитивно мы все-таки склонны также отнести их к *Armaniidae*. В отличие от сеноманских арманиид, имевших приблизительно одинаковые размеры, туронские формикоиды показывают большее разнообразие: *Cretorone* и *Petrorone* имели длину около 20 мм, а *Dolichomyrma* — 3–5 мм. Возможно, самки последнего рода были бескрылыми, но с определенностью этого утверждать нельзя, так как строение мезосомы на отпечатках видно плохо, а крылья не сохранились и на отпечатке самца *Archaeorone*.

Все найденные до сих пор более поздние формикоиды имеют сравнительно мелкие размеры (4–5 мм, реже до 8 мм), а самки их не имеют крыльев. Это, однако, не означает, что в это время были редки крупные формы, поскольку к настоящему времени не найдено осадочных отложений коньяк-кампанского возраста, богатых остатками насекомых, а в ископаемых смолах крупные формы обычно не сохраняются. Всех этих формикоидов за исключением *Sphesomyrma canadensis*, о чем будет сказано ниже, мы относим к самостоятельному семейству *Sphesomyrmitidae*, для которого характерны следующие признаки: самки бескрылые; антенны самцов сфекоидного типа, а у самок могут наблюдаться некоторые модификации сфекоидного типа (см. выше, раздел 3.2); мезосома самок с обособленным скутеллюмом; петиолус четко обособлен от брюшка; брюшко компактное, без перетяжки; простые глазки у самок имеются; жилкование переднего крыла самца сходно с таковым

dae), реконструкция голотипа, поздний мел, сеноман, Магаданская обл.; *e* — *Armania robusta*, реконструкция паратипа, поздний мел, сеноман, Магаданская обл., *ж* — *Dolichomyrma longiceps* (? *Armaniidae*) реконструкция голотипа, поздний мел, турон, Казахстан; *з* — *Cretomyrma arnoldii* (*Sphesomyrmitidae*), реконструкция голотипа, поздний мел, коньяк, Таймыр; *и*, *к* — голова сверху (*и*), мезосома и петиолус (*к*) паратипа *Sphesomyrma freyi* (*Sphesomyrmitidae*), поздний мел, сантон, США; *л-н* — *Sphesomyrma canadensis* (? *Sphesomyrmitidae*) поздний мел, кампан, Канада; *л* — голова экземпляра 1, голотип; *м* — брюшко и петиолус того же экземпляра; *н* — мезосома и петиолус экземпляра № 2 паратип; голотип и "паратип" — явно относятся к разным видам, а возможно и родам. (*a-2*, *ж*, *з* — ориг.; *д*, *е* — по Длусский, 1983; *и*, *к* — по Wilson et al., 1967; *л-н* по Wilson, 1985)

у примитивных муравьев; мандибулы двузубые, сфекоидного типа (рис. 24, з, и, к).

Самые ранние *Sphesomyrmidae* из урочища Янтардах (Таймыр) датируются коньяк—сантоном, т.е. имеют абсолютный возраст около 88 млн лет. Они составляют здесь всего 0,17% от общего числа найденных инклюзов (5 из 2900) и относятся к трем видам двух родов *Cretomyrma*, описанной по самкам, и *Palaeomyrmetex*, описанного по самцам (Длусский, 1975). Возможно, это самки и самцы одного рода. В тех же смолах обнаружен второй известный вид *Falsiformicidae* — *Taimyrisphex pristinus* (Расницын, 1980). Ископаемые смолы из Клифвуда (США), из которых по двум бескрылым самкам была описана *Sphesomyrma freyi* (Wilson, Carpenter, Brown, 1967), в настоящее время датируются сантоном или даже ранним кампаном, т.е. имеют абсолютный возраст 80—87 млн лет (Жерихин, 1978). Из ископаемых смол залива Байжура-Неру Таймырского озера (СССР), точная датировка которых в пределах позднего мела пока неизвестна, описан (только по самцам) род *Vaikuris* с двумя видами (Длусский, 1987).

Такие особенности внешней морфологии самок известных сфекомирид, как тонкие нескульптурированные покровы тела, не утолщенные ноги ходильного типа, отсутствие дополнительных перетяжек между сегментами брюшка, довольно компактное брюшко, хорошо развитые глаза, а также тип захоронения (смола живых деревьев) указывают, что эти насекомые активно передвигались по стволам деревьев и не были специализированы для передвижения в ходах древесины или почвы. У *Cretomyrma* адаптации к передвижению на поверхности субстрата выражены сильнее: она отличается от *Sphesomyrma* более длинными ногами и компактным брюшком, напоминающим брюшко *Formica*. Кроме того, жало *Sphesomyrma* развито сильнее, чем у известных арманиид, а у *Cretomyrma* оно почти редуцировано. Это, скорее, всего, связано с различиями в способах охоты.

Интересно отметить еще одно различие между этими насекомыми. У *Cretomyrma* опускание брюшка осуществляется, видимо, преимущественно пропodeальными мышцами за счет подгибания петиолюса. На это указывает утолщение кутикулы (образование выступа) на протодеме в том месте, где должны находиться места прикрепления мышц, управляющих вертикальными колебаниями петиолюса. При этом узелок петиолюса невелик по размерам, что указывает на сравнительно слабое развитие мышц, опускающих и поднимающих брюшко. Напротив, у *Sphesomyrma* усилие распределялось между пропodeальными и петиолярными мышцами более равномерно, на что указывает обычное для бескрылых формикоидов строение пропodeума и более заметное, чем у *Cretomyrma*, развитие узелка петиолюса.

Самцы сфекомирид разных родов также сильно различаются, но эти различия трудно связать с различиями в поведении, поскольку мы не можем этого сделать даже для рецентных муравьев. *Vaikuris* имеет более примитивное, чем *Palaeomyrmetex*, жилкование крыльев (ячейка 1+2г подразделена поперечной жилкой) и строение трохантера (у *Vaikuris* он двучлениковый, а у *Palaeomyrmetex* видны лишь следы сочленения). В то же время строение петиолюса более примитивно у *Palaeomyrmetex*, у кото-

рого он мало отличается от петиолюса арманиид. У *Baikuris* петиолус удлиннен и имеет отчетливый узелок, напоминая петиолус *Aneuretinae* или *Nothomyrmecinae*. Мандибулы специализированы у обоих родов, но по-разному: у *Palaeomyrmech* они почти редуцированы, а у *Baikuris*, напротив, сильно развиты и имеют при основании овальное поле, окруженное хитиновым валиком, по-видимому представляющее отверстие сильно развитой мандибулярной железы.

Совсем недавно (Wilson, 1985) из ископаемых смол, собранных в окрестностях Медисайн Хэт (оз. Сидер-лейк, Альберта, Канада), датированных кампаном (73–83 млн лет), по двум экземплярам был описан еще один вид, отнесенный автором к роду *Sphecomyrma*, *S. canadensis*. Описание составлено чисто формально, но статья содержит хорошие рисунки, на которые мы и будем ориентироваться в дальнейшем (рис. 24, л, м, н). Вид описан по двум экземплярам, из которых № 1 обозначен как голотип, а № 2 — как паратип. Сохранность материала плохая. У экз. № 1 видны фрагменты головы, антенна, петиолус, брюшко и фрагменты ног, у экз. № 2 — мезосома, петиолус и фрагменты ног. Прежде всего вызывает сомнение отнесение этих экземпляров к одному виду, поскольку строение петиолюса у них очень сильно отличается (рис. 24, м, н). Во-вторых, на наш взгляд, нет никаких оснований для отнесения этих насекомых не только к *Sphecomyrma*, но даже к *Sphecomyrminae*, поскольку ни один из признаков, по которым *Sphecomyrminae* отличаются от муравьев, у них не присутствует. Антенны экз. № 1, как уже говорилось в разделе 3.2, не сфекоидного, а формикоидного, или по крайней мере переходного к формикоидному типа. Профиль мезосомы экз. № 2 типично муравьиный и обособленного скутеллюма не видно. Мандибулы у экз. № 1 закрыты, и хотя видны два зубца, не исключено, что это трехзубые мандибулы лептаниллоидного типа. Из других признаков можно отметить следующие: петиолус хорошо обособлен от брюшка с выраженным узелком у № 1 и угловатый в профиль у № 2; брюшко компактное, без перетяжек; жало имеется; коготки с дополнительным зубцом; задние голени с двумя шпорами, одна из которых простая, а вторая — гребенчатая. Таким образом, по нашему мнению, "*Sphecomyrma canadensis*" — это два вида очень примитивных муравьев. Таксономический статус их неясен: их либо следует выделять в особое подсемейство, либо включать в *Nothomyrmecinae*.

В отношении остальных меловых формикоидов остаются дискуссионными два связанных между собой вопроса: были ли эти насекомые социальными и как их классифицировать. Ранее одним из авторов (Длусский, 1983) довольно категорично было высказано мнение, что их следует относить к двум самостоятельным семействам *Armaniidae* и *Sphecomyrmidae*, и что ни те ни другие не могли быть зусоциальными насекомыми. Э. Вильсон (Wilson, 1985), напротив, столь же категорично считал их социальными насекомыми и относил к одному роду *Sphecomyrma*, который включает в подсемейство *Sphecomyrminae* семейства *Formicidae*. Позднее (Wilson, 1987) он признал самостоятельность *Cretomyrma* и *Dolichomyrma* и обозначил синонимизацию остальных родов и семейства *Armaniidae* как провизорную, но в целом его позиция осталась прежней. В связи с этим нужно подробнее остановиться на аргументации обеих сторон, тем более

что и наша точка зрения после нахождения *Baikuris* и "*Sphecomyrma canadensis*" несколько изменилась.

Как Вильсон (Wilson, 1987), так и мы используем косвенные доказательства. Единственным прямым доказательством социальности меловых формикоидов было бы нахождение крылатых и бескрылых самок, явно принадлежащих к одному виду. Да и оно не будет 100%-ным, поскольку две формы самок бывают и у несоциальных перепончатокрылых (*Bethylidae*, *Cynipidae*). Главным образом и по сути единственным доводом Вильсона в пользу социальности сфекомирмин является то, что бескрылые самки *Sphecomyrma*, *Cretomyrma* и *Dolichomyrma* имеют компактное брюшко. Его относительная длина у бескрылых формикоидов мела сходна с таковой у рабочих муравьев и относительно меньше, чем у большинства бескрылых сколиоидов или крылатых самок муравьев. У крылатых самок, включаемых нами в семейство *Armaniidae*, относительная длина брюшка сходна с самками муравьев и сколиоидов. В связи с этим Вильсон считает их самками *Sphecomyrma*, а отличия в их строении объясняет внутрисемейным кастовым полиморфизмом.

Естественно, если взять муравьев вообще, относительные размеры брюшка самок и рабочих будут существенно отличаться. Во-первых, у большинства современных муравьев развит клаустральный способ основания семьи, при котором самка должна иметь большие запасы питательных веществ для длительного одиночного существования и выведения первых рабочих. Во-вторых, у большинства муравьиных самок яичники, находящиеся в брюшке, сильно развиты, что связано с их высоким репродуктивным потенциалом. Однако у муравьев с первично-низкой социальной организацией различия между самками и рабочими невелики. Гораздо больше различия между группами видов и связаны они с различиями в образе жизни: у герпетобионтов (*Alloformica*, *Murgesia*) брюшко компактизировано, а у гео- и стратобионтов — обычно удлинено (большинство *Ponerginae*). Нелишне отметить, что из 45 измеренных Вильсоном рецентных видов муравьев лишь 6 примитивные, а из них лишь 2 вида *Murgesia* герпетобионты. Подавляющее большинство видов бескрылых сколиоидов охотится в почве или ходах насекомых. Поэтому не удивительно и то, что они имеют удлиненное брюшко.

Если и допустить, что меловые формикоиды были социальными, совершенно невероятным будет предположение, что их самки имели высокий репродуктивный потенциал и клаустральный способ образования семей. Поэтому трудно ожидать сколько-нибудь существенных отличий в строении петиолюса и брюшка крылатых и бескрылых самок. Тем более кастовым диморфизмом невозможно объяснить различий в строении антенн *Armaniidae* и *Sphecomyrmidae*. Бескрылые самки *Sphecomyrma* и *Cretomyrma*, как говорилось выше, несомненно, были герпетобионтами, на что указывает не только строение брюшка, но и строение конечностей и глаз. Так что компактизация их брюшка вполне может быть объяснена особенностями поведения при поиске добычи, а не тем, что это бесплодные рабочие особи. Более того, как будет показано ниже, именно наличие хорошо обособленного петиолюса и компактного брюшка является главным препятствием для того, чтобы считать их предками муравьев. И наконец, на наш взгляд, довольно рискованно считать

самками и рабочими формы, разделенные временным интервалом в 10 млн лет.

Основным доводом в пользу несоциальности меловых формикоидов мы считаем наличие у них сфекоидных антенн и мандибул, при которых невозможна тонкая манипуляция мелкими объектами (см. разделы 3.3.2 и 3.3.1). Теоретически вполне можно представить себе примитивную эусоциальность и без манипуляции расплодом, тем более что, как показывают наблюдения за самцами муравьев, сфекоидные антенны не мешают нормальному грумингу или трофаллакису, т.е. обмену информацией. Мы опираемся лишь на аналогию: во всех случаях возникновения социальности у перепончатокрылых (за исключением быть может сфециды *Microstigmaus comes*) этому всегда предшествовало возникновение колечатости антенн у самок и в большинстве случаев — возникновение модифицированных (не двузубых) мандибул. Возражение Вильсона, что у общественных ос длинные антенны, а пчелы строят сложные гнезда при помощи примитивных мандибул, просто неверно. Как видно из табл. 2, у рабочих общественных ос скапус достигает 25–30% от длины антенны, а $ИК2 = 0,12–0,46$, что укладывается в пределы изменчивости у муравьев. Малая относительно длины головы длина скапуса компенсируется здесь укорочением жгутика. Мандибулы у общественных ос треугольные с широким жевательным краем, у *Apis* и *Bombus* — ложковидные, что, видимо, связано с постройкой восковых ячеек, а у *Halictus* — промежуточные между ложковидными и сфекоидными. Необходимо подчеркнуть и одно очень важное поведенческое отличие муравьев от других общественных перепончатокрылых: у всех видов, за исключением *Murgmesia*, самка или рабоче склеивают яйца в комок, а затем ухаживают за этим комком. Эта работа, естественно, требует точной и тонкой манипуляции. Принято считать (Wilson, 1971; и др.), что поведение *Murgmesia* первично, но, на наш взгляд, проще допустить вторичное исчезновение этого необычного поведения у *Murgmesia*, чем его независимое возникновение во всех подсемействах: *Murgmesia* могли быть предками только *Pseudomurgmesia*, у которых яйца также склеиваются в комок.

Что же касается таксономического статуса меловых формикоидов, мы не считаем его принципиальным, поскольку объективных критериев для выделения надвидовых категорий не существует. Вильсон считает, что при выделении древних таксонов должны использоваться более строгие критерии, чем при выделении современных таксонов, поскольку они имеют важное значение для эволюционных построений. Мы, напротив, считаем, что поскольку число признаков, которые возможно использовать при описании ископаемых видов, меньше, значимость отдельных признаков здесь выше, чем в систематике рецентных групп. Во всяком случае все признаки, которые мы использовали как родовые при выделении меловых формикоидов, используются в современной систематике для разделения тех или иных родов. Вполне возможно, что самки и самцы, описанные нами в разных родах, на самом деле относятся даже к одному виду. Но поскольку самки и самцы отличаются по разным признакам, никаких критериев для их соединения нет. Так, например, *Archaeorope* могут быть самцами *Armania*, а *Poneropterus* — *Pseudarmania*, но поскольку все эти насекомые встречаются вместе, столь же вероятно и противоположное предположение.

Всех меловых формикоидов, за исключением "Sphecomyrma canadensis", положение которой не очень ясно из-за плохой сохранности материала, мы выделяем из семейства Formicidae, поскольку считаем важнейшими признаками этого семейства наличие социальности, двух форм самок, коленчатых антенн и продвинутой (как минимум — лептаниллоидной) кранио-мандибулярной системы. На наш взгляд, нет оснований для предположения о том, что эти насекомые были социальными и имели два типа самок, и, напротив, есть косвенные свидетельства обратного.

Как будет показано ниже, мало вероятно, что формикоиды с бескрылыми самками, имеющими компактное брюшко, обособленный петиолюс и примитивное строение антенн и мандибул, были прямыми предками муравьев. В то же время нет препятствий для предположения о том, что сеноманские формы с крылатыми самками и несовершенным строением петиолюса могли быть такими предками. Поэтому мы предпочитаем рассматривать эти группы как самостоятельные семейства, хотя считаем возможной и другую классификацию. Как диагностический признак Armaniidae нужно исключить наличие 2-членикового вертлуга, поскольку он виден на отпечатках лишь части родов (*Pseudarmania*, *Archaeopone*, *Ponegopterus*) и в то же время обнаружен у *Baikuris*, имеющего хорошо обособленный петиолюс. И все же отличия в строении антенн и петиолюса кажутся нам недостаточными для того, чтобы рассматривать Armaniidae и Sphecomyrmidae как самостоятельные семейства.

Остается совершенно неясным вопрос о том, какие причины обусловили появление у сфекомирид антенн с удлиненным скапусом и очень длинным жгутиком, а также измененной формой педицеллюса, допускающей большую свободу движения скапуса относительно жгутика. Возможно, этот вопрос станет яснее после того, как будет изучено поведение самок Bradynobaenidae и Mutillidae, скапус которых также увеличен по сравнению с примитивными сколиоидами (табл. 2, рис. 24, б). Решению этого вопроса помогло бы и изучение поведения муравьев с самыми примитивными антеннами (*Aromyrma*, *Leptanilla*).

3.4.2. МУРАВЬИ ПАЛЕОЦЕНА—СРЕДНЕГО ЭОЦЕНА

В отличие от меловых фаун фауны формикоидов раннего палеогена представлены настоящими муравьями. Правда, как и в мезозойских отложениях, встречаются эти насекомые редко. Во многих отложениях, богатых остатками насекомых (позднемеловые—раннеэоценовые смолы Бирмы, раннеэоценовые лондонские глины, среднеэоценовые отложения Гейзельталя и т.д.), муравьи вообще отсутствуют (Жерихин, 1978), в других — представлены единичными экземплярами. Начиная с позднего эоцена (балтийский янтарь) муравьи становятся одними из самых массовых насекомых в ископаемых отложениях. Почти все муравьи представлены в раннепалеогеновых отложениях вымершими родами, тогда как в балтийском янтаре доминируют виды ныне живущих родов.

Самая крупная фауна, относящаяся к этому периоду, была описана из сахалинского янтара (Длусский, 1988). Точная датировка сахалинского янтара пока невозможна, так как в коренных залеганиях он не обнаружен. Основываясь на косвенных данных, разные авторы определя-

ют его возраст от дания до среднего эоцена, но наиболее вероятным представляется палеоценовый возраст (Жерихин, 1978). Многие инклюзы в сахалинском янтаре деформированы, и для того чтобы представить облик насекомых, пришлось в ряде случаев провести довольно сложную реконструкцию, методика которой описана (Длусский, 1988). Поэтому полных гарантий в том, что пропорции насекомых реконструированы точно, дать нельзя. Но качественные признаки на инклюзах видны хорошо, так что в этом отношении реконструкции надежны.

В сахалинском янтаре найдено 7 видов муравьев, относящихся к 5 родам подсемейств Ponerinae (Protopone), Aneuretinae (Aneuretellus), Dolichoderinae (Eotapinoma, Zherichinius) и Formicinae (Chimaeromyrma). Все это настоящие муравьи с хорошо обособленным петиолюсом, формикоидной кранио-мандибулярной системой с треугольными зубренными мандибулами и коленчатыми антеннами, не отличающимися от современных муравьев ($IK1 = 0,36-0,44$). В то же время эта фауна носит явно архаичный характер. Ни один из найденных родов не сохранился до современности. Следствием архаичности строения этих муравьев являются некоторые трудности таксономического характера. Так, примитивное строение шпор голеней при отсутствии выраженных специализаций в строении краниомандибулярной системы заставляет нас отнести Protopone к трибе Ponerini. Но строение клипеуса этого муравья примитивнее, чем у известных Ponerini, и сходно с Ectatommini или даже Aromyrmini. У Chimaeromyrma, которую мы отнесли к трибе Camponotini, характер прикрепления антенн действительно характерен для этой трибы, но по строению мезосомы они больше похожи на Formica. У этого муравья также нет ацидопоры с коронулой, столь характерной для большинства Formicinae, но ацидопора скрыта под стернитами и у некоторых рецентных Camponotini (Hung, Brown, 1966). По комплексу признаков (строение головы и груди, высокая вертикальная чешуйка на петиолюсе) этот род следует все же, без сомнения, относить к Formicinae.

Сложнее обстоит дело с родом Zherichinius. Крайне своеобразное строение этих муравьев не дает возможности отнести их ни к одной из известных триб. Включение их в подсемейство Dolichoderinae является формальным и основано на особенностях строения брюшка: приостренная вершина, отсутствие ацидопоры. Хотя у современных Formicinae, не имеющих заметной трубчатой ацидопоры с коронулой, клоака и зачаточная ацидопора располагаются не на вершине, а на нижней стороне брюшка, так что вершина брюшка не приострена, а округлена, не исключено, что приостренное брюшко без ацидопоры могли иметь древнейшие представители этого подсемейства. Строение клипеуса, обычно являющееся надежным признаком для различения Dolichoderinae и Formicinae, в этом роде сильно варьирует: у *Zh. horribilis* клипеус сходен с таковым Dolichoderinae, а у *Zh. гарах* — с Formicinae. Петиолюс с наклонной чешуйкой более характерен для Dolichoderinae, но встречается и у некоторых Formicinae, например Paratrechina.

Принадлежность Aneuretellus к Aneuretinae и Eotapinoma к Dolichoderinae не вызывает сомнений. Последний род характеризуется сочетанием наиболее примитивных признаков трибы Tapinotini: неспециализированное строение головы и груди, отсутствие вырезки на переднем крае

клипеуса, наличие шпор на средних и задних голених, расположение анального отверстия на вершине брюшка. По-видимому, он может рассматриваться как исходный род для трибы *Taripomini*, а возможно, и для всего подсемейства *Dolichoderinae* в целом.

Несмотря на общую архаичность все найденные муравьи, за исключением *Eotaripoma*, обладают комплексом специализированных признаков, безусловно связанных с пищевой специализацией. Развитая булава усиков, смещенные вперед глаза, сравнительно короткие ноги с жесткими щетинками на лапках у *Protoropone* свидетельствуют, что эти муравьи передвигались и добывали пищу внутри субстрата, т.е. в почве, подстилке или эпифитах. Такие же адаптации к передвижению в субстрате, хотя и выраженные не столь резко, имелись и у *Aneuretellus*. Но строение краниомандибулярных систем этих муравьев довольно сильно отличается. Оба эти муравья имели небольшие размеры (3–3,5 мм) и, скорее всего, в палеоценовых лесах занимали ту же экологическую нишу, что и мелкие рецентные *Ponerinae* и *Murmicinae*.

Zherichinius пропорциями тела напоминали современных *Leptomyrmech*, *Oecophylla*, некоторых *Aphaenogaster* и *Dolichoderus*, т.е. муравьев-дендробионтов, передвигающихся и добывающих пищу в листве крон. Удлиненные конечности позволяют им перешагивать с листа на лист, не возвращаясь, подобно многим другим дендробионтам, на основную ветвь. Для тех же целей служат и длинные антенны, позволяющие ошупывать субстрат на расстоянии. В то же время коксы этих муравьев удлинены, а не утолщены, как у *Cataglyphis*, что свидетельствует об удлинении мышц и соответственно об увеличении размаха движений, но не силы толчка. Поэтому такие муравьи не могут быть хорошими бегунами, хотя и способны совершать отдельные короткие броски. Своеобразная краниомандибулярная система этих муравьев с оттянутыми затылочными углами головы и длинными зазубренными мандибулами с перекрещивающимися апикальными зубцами — совершенное орудие для схватывания и удержания добычи. В то же время отсутствие жала и ацидопоры, из которой выбрасывается ядовитый секрет, заставляет предполагать, что умерщвление добычи производилось только челюстями, так что на крупных беспозвоночных с плотными покровами они вряд ли охотились. Таким образом, весь облик *Zherichinius* говорит, что они были специализированными хищниками-дендробионтами, а различия в размерах (3 и 5 мм) и строении головы описанных видов указывают, что они специализировались к охоте на разных беспозвоночных.

Дендробионтами были, видимо, и *Chimaeromyrma*, ноги и антенны которых также вытянуты. Но краниомандибулярная система этого муравья грызущего типа, так что, возможно, они обитали в древесине. Судя по отсутствию явных признаков специализации, за исключением, быть может, некоторого смещения глаз вперед, *Eotaripoma*, подобно современным *Taripoma* и *Technomyrmech*, были зоонекрофагами и добывали пищу на поверхности почвы, в верхнем слое подстилки и на стволах и крупных ветвях деревьев.

Помимо сахалинского янтаря, палеоценовые муравьи известны из двух точек. Два отпечатка крыльев, сходных по жилкованию с современными *Lasius* или *Formica* (*Formicinae*), найдены в очень богатых насекомыми

(известно более 3200 отпечатков) слоях тадушинской свиты (р. Зеркальная, окрестности с. Суворова, Приморский край, СССР). Подобные крылья были описаны из позднеэоценовых отложений США (Мосс-Крик, Техас: Cockerell, 1923) под названием *Formica eoptera* и Англии (Борнмут: Cockerell, 1915) под названием *Formica heteroptera*. Кроме *Formicinae*, такое же жилкование крыла отмечено в родах *Tarionota* и *Iridomyrmex* подсемейства *Dolichoderinae*, но здесь это явно недавнее упрощение жилкования: в пределах тех же родов большинство современных и все ископаемые виды имеют замкнутую ячейку gm . Такое же жилкование имеет и *Lonchomyrmex* (*Murmicinae*), описанный из миоцена Югославии (Maug, 1867), но под этим названием, вероятно, была описана самка *Tetramorium*. Во всяком случае *Lonchomyrmex freyeri* очень похож на самку *Tetramorium* из группы *ferox*. У *Tetramorium* жилкование крыла сходно с *Lasius*, но ячейка $3r$ открыта. Однако иногда RS подходит очень близко к C , так что на плохом отпечатке может создаться впечатление замкнутой $3r$. Таким образом, принадлежность отпечатков крыльев из тадушинской свиты к *Formicinae* очень вероятно, но сказать что-нибудь большее невозможно.

Поздним палеоценом в настоящее время датируются осадочные отложения Рио Пичилефу в Аргентине (Romero, Hickey, 1976), откуда была описана *Ameghinoia piatnitzkii* (Viano, Haedo Rossi, 1957). В описании дана более поздняя датировка: поздний олигоцен—ранний миоцен. Этот своеобразный муравей был отнесен авторами к *Poneginae* и сближался с родом *Electronera* из балтийского янтаря. Последнее — явная ошибка. Из среднеэоценовых отложений Аргентины (формация Вентано) была описана *Polanskiella smekali* (Rossi de Garcia, 1983). Новый род был выделен на основании некоторых особенностей жилкования, но сопоставление рисунка и фотографии 5 в первоописании показывает, что рисунок крыла неверен. Реальные различия жилкования *Polanskiella* и *Ameghinoia* сводятся к различиям в форме перостигмы и положения жилки $cu-a$. Такого рода отличия вполне укладываются в пределах внутривидовой изменчивости современных муравьев. В остальном же *P. smekali* очень сходна с *A. piatnitzkii* и отличается от нее большими размерами (первый вид — 30 мм, второй — 16 мм) и формой петиолюса. Таким образом эти роды, видимо, являются синонимами.

Постпетиолюс *Ameghinoia* короткий, чашевидный, широко сочленяющийся со следующим сегментом, хотя и отделенный от него явственной перетяжкой. Видимо, эта особенность в сочетании со сравнительно длинными мандибулами побудила Вильсона (Wilson, 1971) отнести этот род к подсемейству *Murmesinae*. С нашей точки зрения, этого все же недостаточно. Во-первых, сходное строение постпетиолюса имеют некоторые южноамериканские *Attini*, например *Murmoscrypta*. Во-вторых, основными признаками, отличающими *Murmesinae* от *Poneginae*, являются примитивное строение лабиомаксиллярного комплекса, полное расчленение мезосомы и наличие простых глазков у рабочих. Первый признак на отпечатках не виден, а о двух других судить невозможно, так как известны только крылатые особи. Более того, насколько можно судить по фотографиям, средние и задние голени *Ameghinoia* имеют по одной шпоре, тогда как у *Murmesinae* формула шпор всегда 1:2:2. В то же вре-

мя у всех известных Ponerinae постпетиолус имеет иное строение. Отнести *Ameghinoia* к подсемейству *Murmicinae*, несмотря на некоторое внешнее сходство с *Attini*, нельзя, так как жилкование крыльев у них примитивного типа, с полным жилкованием, четырехугольной ячейкой *gm* и *cu-a*, расположенной вблизи ячейки *mcu*. Мы склонны рассматривать *Ameghinoia* как форму, занимающую промежуточное положение между *Ponerinae* и *Murmicinae*, но утверждать это не решаемся без детального изучения материала.

Сведения о муравьях раннего (50,5–55 млн лет) эоцена довольно скудны. *Eoponera berryi* (Carpenter, 1929), считавшаяся до недавнего времени древнейшим ископаемым муравьем, на самом деле относится к вымершему семейству *Murmicidae* (= *Pseudosiricidae*) надсемейства *Siricoidea*, крылья которых обладают конвергентным сходством с крыльями муравьев (Расницын, 1980). Из раннеэоценовых отложений свиты Грин-Ривер (США) описано 2 вида муравьев — *Archimyrmex rostratus* и *Eoformica pingue* (Carpenter, 1930), но судить о деталях строения или даже отнести их к определенному подсемейству невозможно ввиду плохой сохранности отпечатков (Burnham, 1978).

Фауна среднего эоцена (42–50,5 млн лет) представлена плохо описанными *Ameghinoia* (= *Polanskiella*) *smekali* из Аргентины, упоминавшейся выше, и *Eomyrmex guchengziensis* (*Ponerinae*) (Hong et al., 1974) из Северо-Восточного Китая, а также трех видов, описанных Вильсоном (Wilson, 1985) из ископаемых смол Мальверна (Арканзас, США). Один из этих видов — *Iridomyrmex tapesi* — относится к ныне живущему роду, и это древнейшее нахождение современного рода в ископаемом состоянии. Второй вид — *Eocenidris crassa* — древнейшее достоверное нахождение *Murmicinae*. В целом этот вид, по мнению автора, сходен с некоторыми видами *Erebomyrma* Нового Света. Мандибулы узкие с 6 зубцами скорее лептаниллоидного, чем формиикоидного типа. Проподеум с небольшими шипиками. Наконец, третий вид — *Protrechina carpenteri* — несомненно относится к подсемейству *Formicinae* и сходен с некоторыми *Paratrechina*. У этого муравья, однако, вершина брюшка приострена и не имеет коронулы, в чем этот род сходен с палеоэоценовым *Zherichinius*.

Таким образом, фауна муравьев палеоэоцена—среднего эоцена представляет интерес в двух отношениях. Во-первых, на этом материале мы можем наблюдать процесс расхождения современных триб и подсемейств. Во-вторых, на примере муравьев сахалинского янтаря можно видеть, что уже в это время большинство муравьев были высоко специализированными. Более того, доля специализированных видов, насколько это можно судить по ограниченному материалу, была значительно выше, чем, например, в балтийском янтаре. Это, видимо, не случайно, так как у муравьев высокая степень пищевой специализации, как правило, связана с низким уровнем социальной организации.

Лишь в позднем эоцене, т.е. около 40 млн лет назад появляются виды с высоким уровнем социальной организации. Именно они доминируют в балтийском янтаре и более поздних отложениях олигоцена и миоцена. С этого времени муравьи становятся доминирующей группой среди ископаемых насекомых.

3.5. ФИЛОГЕНИЯ

В истории мирмекологии выдвигалось 4 различных схемы происхождения муравьев. Первая гипотеза, получившая название монофилетической, была предложена Форелем (Forel, 1910) и затем развивалась Хандлиршем (Handlirsch, 1924) и особенно Вилером (Wheeler, 1926; и др.). Согласно монофилетической гипотезе, от несоциальных предков возникло подсемейство Ponerinae, а от него — все остальные подсемейства. Вторая гипотеза, получившая название полифилетической, принадлежит Эмери (Emery, 1920). По его представлениям, от одиночных предков независимо возникли Formicinae, Dolichoderinae и примитивные Ponerinae, а от последних — все остальные подсемейства. В качестве возможных предков рассматривались различные группы сколиоидов и даже Bethyloidea, но Вилер в последние годы считал наиболее вероятным происхождение муравьев от Tiphiidae, а Эмери — от Mutillidae, куда он также включал Bradynobaenidae.

В последнее время наибольшее распространение получила гипотеза двух стволов в эволюции муравьев, предложенная Брауном и развитая Вильсоном (Brown, 1954; Wilson, Carpenter, Brown, 1967; Wilson, 1971) (рис. 25, а). Согласно этой гипотезе, от несоциальных сколиоидов (скорее всего Tiphiidae), возникли прамуравьи, сочетающие плезиоморфные признаки Amblyoponini и Nothomyrmecia. От этой гипотетической группы произошли примитивные Ponerinae (Amblyoponini), давшие начало понероидному комплексу подсемейств (Ponerinae, Dorylinae, Leptanillinae, Myrmicinae) и Sphesomyrminae, от которых произошли подсемейства мирмеционидного комплекса (Myrmeciinae, Pseudomyrmecinae, Aneuretinae, Dolichoderinae, Formicinae).

Позднее Тэйлор (Taylor, 1978) показал, что Nothomyrmeciinae не могли быть предками Myrmeciinae и видоизменил эту схему: Myrmeciinae и Pseudomyrmecinae он перенес в понероидный комплекс, а Sphesomyrminae стал рассматривать как общих предков всех муравьев (рис. 25, б).

Наши данные полностью не согласуются ни с одной из выдвигавшихся гипотез, что заставляет нас обсудить их подробнее.

3.5.1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФОРМИКОИДОВ

Как показали последние сравнительно-морфологические и палеонтологические исследования (Расницын, 1980), Bethyloidea приходится полностью исключить из числа возможных предков муравьев. Ранее (Wheeler, 1926; Малышев, 1960) некоторые черты сходства в поведении примитивных муравьев и Scleroderma рассматривались как указание на родственные связи этих групп.

Морфологическая близость Formicoidea и Scolioidea несомненна и подтверждена исследованиями многих авторов, изучавших различные системы органов (Wheeler, 1926; Reid, 1941; Gotwald, 1969; Расницын, 1980; Osten, 1982). Вопрос о том, какая конкретно группа сколиоидов могла быть предковой для муравьев, впервые серьезно обсуждался Вилером (Wheeler, 1926 и ранее). Наиболее важным в его рассуждениях нам кажется доказательство положения о том, что несмотря на большое сход-

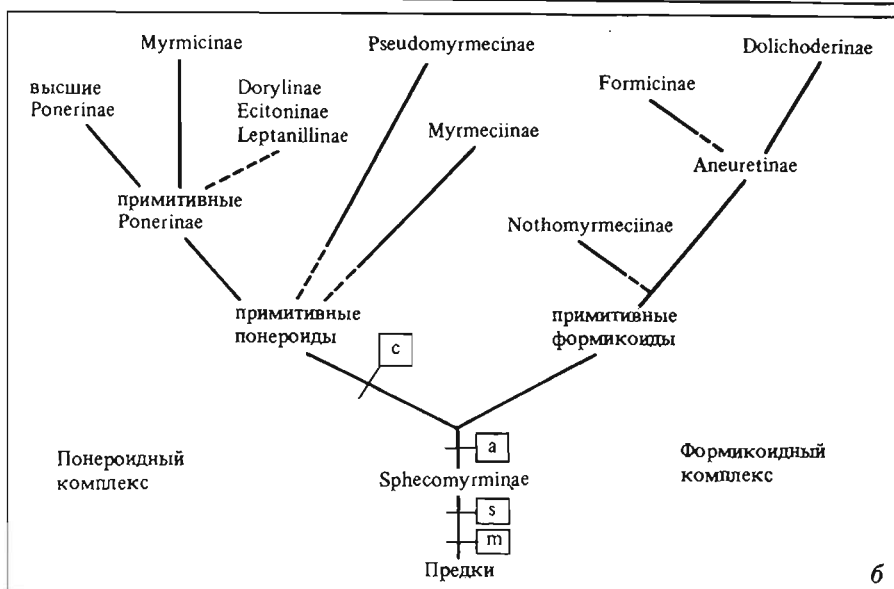
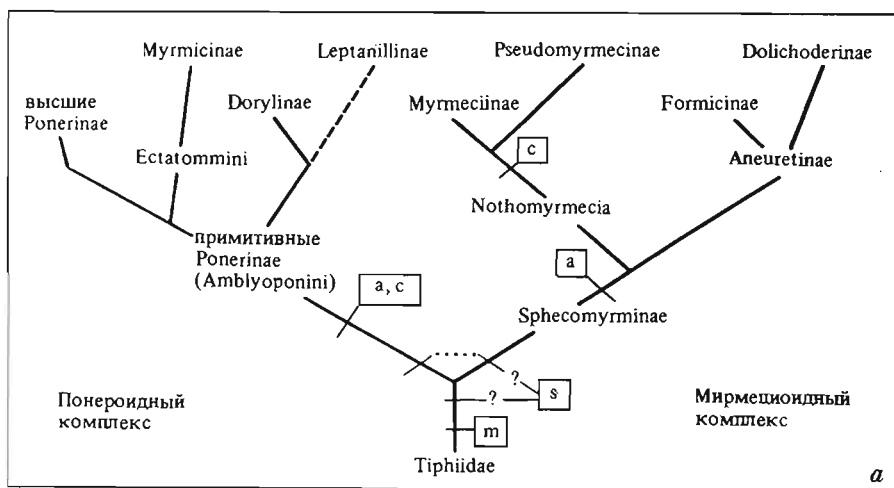


Рис. 25. Схемы филогенетических связей между подсемействами муравьев (а – Wilson, 1971; б – Taylor, 1978)

Этапы филогенеза (символы заключены в рамки): m – возникновение меташевральных желез; s – возникновение социальности; a – появление колеччатых антенн и зазубренных мандибул; c – возникновение кольцевого сочленения (tubulation) между III и IV абдоминальными сегментами

ство с муравьями (рис. 24, а–г), ни одна из групп сколиоидов, в которых имеются бескрылые самки, не может рассматриваться в качестве предковой. В этом случае нам никак не удастся объяснить вторичное возникновение крылатых самок муравьев.

Эмери, основываясь на сходстве самок Dorylinae с бескрылыми самка-

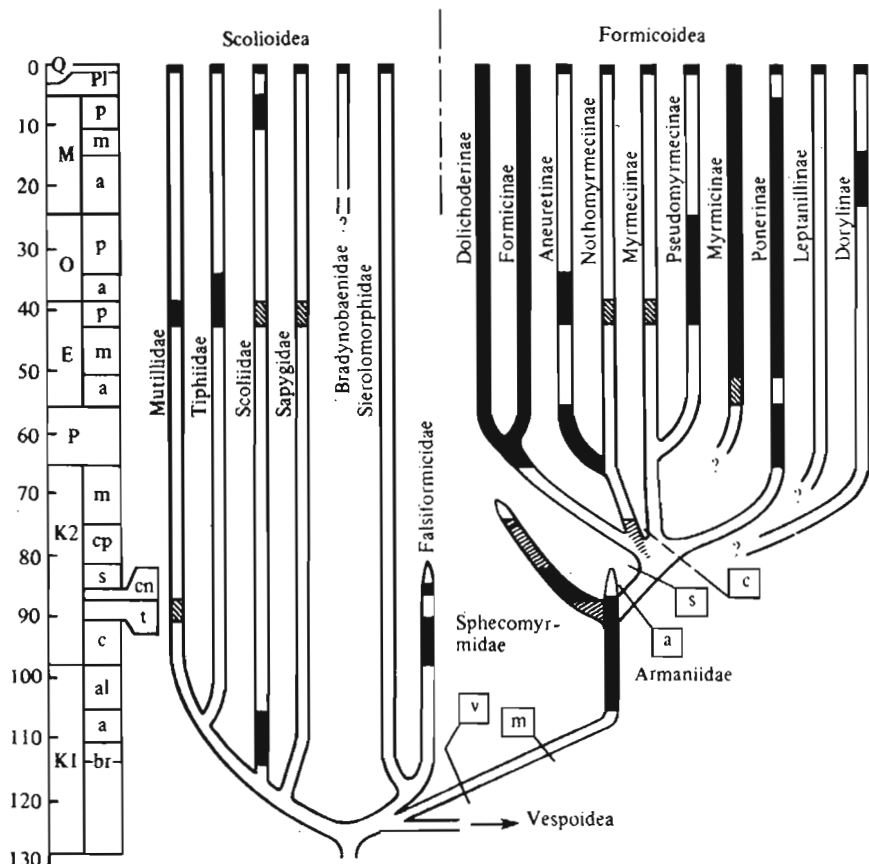


Рис. 26. Схема филогенеза Scolioidea (по: Расницын, 1980) и Formicoidea (ориг.)

Черным цветом показаны отрезки филогенеза, подкрепленные палеонтологическими данными. Штриховкой показаны находки, таксономический статус которых сомнителен: *Dolichomyrma* spp (турон, ? переход между *Argmaniidae* и *Sphecomyrmidae* или *Argmaniidae*), *Baikuris* spp (поздний мел, точнее не датированный; сочетают примитивные признаки *Argmaniidae* с продвинутым строением стебелька и мандибул; известны только самцы), "*Sphecomyrma canadensis*" (кампан, 2 вида, ? *Sphecomyrmidae* или *Formicidae*), *Archimyrmex rostratus* (ранний эоцен США, ? *Myrmecinae*), *Protaneuretus succineus* (балтийский янтарь, ? *Nothomyrmecinae*), *Prionomyrmex longiceps* (балтийский янтарь ? *Myrmecinae*). Обозначения на геохронологической шкале: K1 – ранний мел: br – баррем, а – апт (Монголия: Бон-Цаган), al – альб (СССР: Хетана); K2 – поздний мел: с – сеноман (СССР: руч. Обещающий, Нижняя Агала), t – турон (СССР: Кзыл-Джар), sp – коньяк (СССР: Янтардах), s – сантон (США: Клифвуд), st – кампан (Канада: Сидер-лейк), m – маастрихт (нет данных); P – палеоцен (СССР: сахалинский янтарь, Тадуши; Аргентина: Рио-Пичилефу); E – эоцен: а – ранний (США: Грин-Ривер), m – средний (США: Мальверн; КНР: Фушун; Аргентина: Вентано), p – поздний (балтийский и украинский янтарь; Великобритания: Борнмут; США: Мокси-Крик); O – олигоцен: а – ранний (Франция: Эксан-Прованс; Великобритания: о-в. Уайт; США: Флориссант), p – поздний (ФРГ: Клейн Кемб; СССР: р. Светловодная); M – миоцен: а – ранний (Доминиканский янтарь; Мексика: Чьяпас; Югославия: Радовой; СССР: Амбу, Великая Кема), m – средний (Сицилийский янтарь; СССР: Северный Кавказ, Ставрополь), p – поздний (ФРГ: Энген; СССР: Чон-Туэ); Pl – плиоцен; Q – антропоген. Цифры обозначают абсолютный возраст в млн лет.

Этапы филогенеза (символы заключены в рамки): v – возникновение характерного для Formicoidea жилкования; остальное – как на рис. 25

ми *Bradynobaenidae* (тогда их включали в *Mutillidae*), высказывал предположение, что самки муравьев вначале могли быть также бескрылыми, как и рабочие особи, а потом, вторично, признаки самцов были перенесены на самок. Шаткость этой гипотезы признал и сам автор и в последних работах (Emery, 1920) уже писал, что скорее всего предками муравьев были некоторые гипотетические "*Mutillidae*", у которых были две формы самок — крылатые и бескрылые. Таких мутиллид, правда, до сих пор не обнаружено.

На этих основаниях Вилер исключает из рассмотрения группы сколиоидов, у которых имеются только бескрылые самки, т.е. роды, относящиеся к современным подсемействам *Mutillinae*, *Murmozinae*, *Apterogyninae*, *Thynninae*, *Methochinae*. Он также исключает семейства *Sapygidae* и *Sierolomorphidae* в современном их понимании на том основании, что они "слишком примитивны". Наиболее вероятными предками муравьев Вилер считал *Tiphiidae* и, в особенности, род *Muzine*, представители которого сходны с муравьями "формой глаз, жилкованием крыльев и общей тенденцией к образованию перетяжек на брюшных сегментах, в чем они напоминают некоторых *Cerapachyinae* и *Dorylinae*" (Wheeler, 1926, с. 131).

Только наличием внешнего сходства *Methocha* и *Sphecomyrma* можно объяснить возврат Вильсона и его коллег (Wilson, Carpenter, Brown, 1967; Wilson, 1971) к идее о том, что предки муравьев были ближе всего к *Methochinae*. Как показано в разделе 3.5, сходству в строении мезосомы бескрылых сколиоидов и рабочих муравьев вряд ли стоит придавать значение. Скорее уж сходство с *Methochinae* свидетельствует против социальной *Sphecomyrmidae*.

Недавние исследования Расницына (1980), подтверждающиеся нашими данными (см. раздел 3.3.7), заставили пересмотреть существовавшие гипотезы. Было показано, что характер сочленения проподоума и II абдоминального сегмента различен у разных групп сколиоидов. По этому признаку они разделяются на 2 ветви: "большую", включающую *Sapygidae*, *Scoliidae*, *Tiphiidae*, *Mutillidae* и *Bradynobaenidae*, и "малую", включающую единственное ныне живущее семейство *Sierolomorphidae* и вымерших *Falsiformicidae*. Именно к этой "малой" ветви и примыкают *Formicoidea*, а также *Vespoidea*. Расхождение этих групп произошло не позднее середины раннего мела, поскольку в отложениях конца раннего мела уже найдены *Scoliidae*, *Masaridae* (? баррем—апт Монголии, Боян-Цаган) (Расницын, 1980) и *Armaniidae* (альб, Хетана, СССР). Начало расцвета этих групп совпадает с расцветом других групп насекомых, возникших в ходе мелового биоценологического кризиса (см. раздел 5).

Первые формикоиды отличались от древних сколиоидов очень немногим: по сути дела все отличия сводились к некоторому изменению жилкования крыльев и появлению метаплевральных желез. Перетяжка между петиолюсом и III абдоминальным сегментом у самок *Falsiformicidae* была выражена даже сильнее, чем у *Armaniidae*. Включение этих семейств в разные надсемейства объясняется только экстраполяцией на прошлое последствий этого расхождения.

На схеме (рис. 26), основанной в значительной степени на данных Расницына (1980), показаны современные представления и филогенетических связях между семействами *Scolioidea* и *Formicoidea*.

3.5.2. ВОЗНИКНОВЕНИЕ МУРАВЬЕВ

Как было показано в разделе 3.3.7, из формикоидного типа расчленения метасомы (*Sphocomyrmidae*, *Formicinae*, *Dolichoderinae*), при котором между II (петиолюсом) и III абдоминальными сегментами образуется шарнирное сочленение, не могло возникнуть пропонероидное расчленение (*Propo-ginae*: *Amblyoropini*), где сохранилось исходное кольцевое сочленение между этими сегментами. Невозможно и обратное, поскольку при пропонероидном типе модифицируется сочленение между III и IV абдоминальными сегментами, сохранившее исходное состояние у многих групп с формикоидным расчленением метасомы. Таким образом, общие предки муравьев могли иметь только зиероломорфный тип расчленения метасомы, сходный с таковым у *Armaniidae*.

С другой стороны, как показано в разделах 3.1 и 3.2, у всех кайнозойских и современных муравьев имеется лептаниллоидная или более продвинутая формикоидная кранио-мандибулярная система и формикоидные коленчатые антенны с $ИК1 \geq 0,25$ и $ИК2 \leq 1$ и удлинненным и искривленным при основании педицеллюсом. В то же время *Sphocomyrmidae* имеют кранио-мандибулярную систему примитивного сфекоидного типа и антенны, которые показывают лишь слабую тенденцию к образованию коленчатости.

Таким образом, мы сталкиваемся с типичной задачей выявления истинных и ложных синапоморфий при реконструкции филогенеза (раздел 1 данной работы). Если мы примем гипотезу, что *Sphocomyrmidae* были уже муравьями, мы должны допустить параллельное возникновение формикоидных антенн и лептаниллоидных мандибул в разных группах муравьев (Wilson, Carpenter, Brown, 1967). Если же мы принимаем гипотезу о том, что сходства в строении антенн и мандибул в разных подсемействах муравьев синапоморфны, мы должны допустить параллельное возникновение формикоидного расчленения метасомы и бескрылости самок у муравьев и сфекомириид (Длусский, 1983). Сложность задачи обуславливается тем, что среди *Numenoptera*—*Aculeata* известны случаи независимого возникновения всех этих признаков.

На наш взгляд, более вероятной является вторая гипотеза, поскольку возникновение бескрылых самок и обособление петиолюса не связаны с социальностью (разделы 3.3.7, 3.4.1). Решающим доводом в пользу первой гипотезы было бы, конечно, нахождение двух самок одного вида сфекомириид, но таких данных нет. Наличие у бескрылых самок сфекомириид и *Dolichomyrma* компактного брюшка, на наш взгляд, не может рассматриваться как серьезный довод в пользу их социальности (раздел 3.4.1). Сходство мезосомы муравьев и сфекомириид также не существенно (раздел 3.3.5).

Напротив, наличие коленчатых антенн и модифицированных мандибул по крайней мере косвенно связано с возникновением социальности, т.е. значительными эволюционными преобразованиями образа жизни. В большинстве групп общественных перепончатокрылых эти изменения предшествовали возникновению социальности, так как облегчали манипуляцию мелкими объектами и контроль за этими манипуляциями (разделы 3.3.1, 3.3.2, 3.4.1). К этому следует добавить, что среди сколиоидов

тенденции к возникновению бескрылости самок и образованию обособленного петиолюса очень распространены, тогда как слабоколенчатые антенны встречаются крайне редко, а лептаниллоидные и тем более формиикоидные кранио-мандибулярные системы не возникали ни разу.

Можно возразить, что у муравьев, как и у других перепончатокрылых, социальность могла возникать неоднократно. Конечно, такую возможность исключать нельзя, но дело в том, что у муравьев имеются некоторые специфические особенности поведения, не встречающиеся у других перепончатокрылых: отсутствие индивидуальных ячеек для выращивания расплода, облизывание и перемещение расплода (Расницын, 1980), склеивание яиц в пакеты (раздел 3.4.1). Это, а также весьма примитивный облик арманиид говорит о том, что несоциальные предки муравьев должны были иметь какую-то очень своеобразную биологию, не характерную для предков других социальных перепончатокрылых. Идея Расницына (1980) о том, что эти насекомые использовали локальные скопления добычи, временные, но существовавшие достаточно долго для развития ряда генераций, кажется нам вполне приемлемой в качестве рабочей гипотезы. Трудно, однако, предположить, что такой необычный тип поведения возник в разных группах арманиид. Скорее всего это была одна группа (род, а возможно и группа видов в пределах рода), специализировавшаяся к питанию специфическим кормовым объектом.

Таким образом, на наш взгляд, наиболее вероятной представляется гипотеза о монофилетическом происхождении прамуравьев, у которых уже была социальность, формиикоидные антенны и лептаниллоидные мандибулы от одной из групп арманиид со специализированным поведением. Это событие должно было произойти не позднее середины позднего мела, т.е. 80–85 млн лет назад, поскольку в кампане (73–83 млн лет) найдены формы ("*Sphesomyrma canadensis*"), которые, видимо, могут рассматриваться как настоящие муравьи (разделы 3.3.2, 3.4.1), а в палеоцене (55–65 млн лет) уже имелись настоящие муравьи, относящиеся к современным подсемействам (раздел 3.4.2).

3.5.3. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОДСЕМЕЙСТВ МУРАВЬЕВ

Основываясь на плезиоморфных признаках кайнозойских и ныне живущих муравьев, постараемся реконструировать облик гипотетических позднемеловых прамуравьев. Их самцы не должны были отличаться принципиально от самцов *Armaniidae* и *Sphesomyrmidae* (Длусский, 1987). Самки этих насекомых должны были обладать следующими признаками: 1) имелось две формы самок – бескрылые (рабочие) и крылатые; 2) кранио-мандибулярная система лептаниллоидного типа с мандибулами с несколькими крупными зубцами (раздел 3.3.1); 3) антенны формиикоидного типа с $ИК1 \approx 0,25$, $ИК2 \approx 1$, удлинненным и искривленным при основании педицеллюсом; 4) антенны широко расставлены, основания скапусов открыты; 5) глаза развиты; 6) простые глазки имеются у рабочих (раздел 3.3.3); 7) 6-члениковые максиллярные и 4-члениковые лабиальные щупики (раздел 3.3.4); 8) крылья с полным для муравьев набором ячеек; 9) мезосома с полным расчленением отделов; 10) средние и задние голени имеют по 2 шпоры, одна из которых гребенчатая; 11) коготки с дополни-

тельным зубцом (раздел 3.3.5); 12) метаплевральные железы имеются (раздел 3.3.6); 13) расчленение метасомы зиероломорфного типа (раздел 3.3.7); 14) жало имеется (раздел 3.3.6); 15) пигидий без обособленной площадки.

Признаки 1, 2, 3, 12 имеются, а признак 13 отсутствует у всех известных муравьев. Признак 4 мы пока не будем обсуждать. Современные подсемейства оказываются полностью апоморфными (т.е. плезиоморфное состояние признака не встречается ни у одного известного вида) по следующим из перечисленных признаков: *Murmeiinae*, *Pseudomyrmeiinae* — 0; *Nothomyrmeiinae* — 6; *Ponerinae* — 6, 7; *Myrmicinae* — 6, 10, 11; *Dolichoderinae* — 10, 11, 14; *Aneuretinae* — 6, 7, 10, 11; *Formicinae* — 8, 10, 11, 14; *Dorylinae* — 5, 6, 7, 9, 15; *Leptanillinae* — 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11. Если сопоставить эти данные и учесть данные о возможных путях преобразования расчленения метасомы (раздел 3.3.7, рис. 23), анализ симплезиоморфий по всем этим признакам показывает следующие возможные пути преобразований: *Murmeiinae* → *Pseudomyrmeiinae* → *Myrmicinae*; *Murmeiinae* → *Myrmicinae*; *Ponerinae* → *Dorylinae*; *Ponerinae* → *Leptanillinae*; *Dolichoderinae* → *Formicinae*; *Nothomyrmeiinae* → *Aneuretinae*. Рассмотрим подробнее эти пути, а также те варианты, которые предлагались ранее, но не укладываются в данную схему.

Происхождение *Pseudomyrmeiinae* от *Murmeiinae* не вызывает никаких сомнений. По сути дела *Pseudomyrmeiinae* могут рассматриваться как представители *Murmeiinae*, специализировавшиеся к жизни в узких ходах в плотном субстрате (древесине). В результате этой специализации тело их удлинилось, метасома приобрела большую подвижность, а антенны и конечности укоротились. Вопрос о происхождении *Myrmicinae* от этих подсемейств будет рассмотрен отдельно.

Ponerinae исходно должны были обладать следующими апоморфными признаками: редуцированные 5-члениковые максиллярные щупики; отсутствие глазков; наличия кольцевого сочленения III и IV абдоминальных сегментов. По этим признакам им синапоморфны *Dorylinae* и *Leptanillinae*. Поскольку в остальном *Ponerinae* весьма примитивны, выведение из них этих подсемейств в принципе не представляет сложности.

Ранее многие авторы (Emery, 1911, 1920; Wheeler, 1926) выводили *Dorylinae* не непосредственно из *Ponerinae*, а из *Cerapachyini* (= *Prodorylinae*). При этом обращалось внимание на сходство в строении клипеуса (сближенные антенны, разделенные килем или поднятыми вертикально лобными допастями) и вершины брюшка (наличие пигидиальной площадки), а также на сходство биологии представителей этих подсемейств (Wilson, 1958). Однако имеются возражения против этой гипотезы (Reid, 1941; Gotwald, 1969), основанные на том, что у части *Dorylinae* мезосома расчленена более полно и строение ротового аппарата, шпор голеней и коготков примитивнее, чем у *Cerapachyini*. Частично эти возражения снимаются нахождением в балтийском янтаре *Procerapachys* (Wheeler, 1914) с более полным, чем у современных представителей подсемейства, расчленением мезосомы. Таким образом, отхождение *Dorylinae* от *Cerapachyini*, если вообще его допускать, следует относить к очень глубокой древности, когда предки современных церапачин были гораздо примитивнее ныне живущих форм и даже *Procerapachys* из позднего эоцена. На древность *Dorylinae*

указывают и данные зоогеографии (Gotwald, 1979), показывающие очень раннее обособление триб в пределах этого подсемейства.

Leptanillinae ранее сближались с Dorylinae и даже включались в это подсемейство, что объясняется большим сходством этих подсемейств по апоморфиям: бескрылые репродуктивные самки, отсутствие глаз и глазков у самок и рабочих, одночлениковый стебелек самцов, двучлениковый стебелек рабочих, сходное строение мезосомы. В то же время строение антенн Leptanillinae необычно для муравьев и сходно лишь с примитивными Ponerinae (Аромугма) (раздел 3.3.2). Самцы лептаниллин и дорилин настолько различны, что реконструкция облика их общего предка приводит опять же к примитивным Ponerinae. Таким образом, наиболее вероятным представляется происхождение Leptanillinae от весьма примитивных Ponerinae.

Наиболее сложным является вопрос о происхождении Murgicinae. До сих пор ни у кого не вызвала сомнений идея Эмери (Emery, 1911, 1920; Wilson, 1971 и др.) о происхождении Murgicinae от трибы Ectatommini (Ponerinae). Внешнее сходство этих муравьев, особенно строение головы и шпор (1:1:1), бросается в глаза. В свете новых данных, однако, приходится отказаться от этой гипотезы. Во-первых, строение мезосомы некоторых Murgicinae (Manica) не только примитивнее, чем у всех известных Ponerinae, а тем более Ectatommini, но в некоторых отношениях (наличие следов скутеллюма у рабочих) примитивнее, чем у всех остальных муравьев (раздел 3.3.5). Во-вторых, у примитивных Murgicinae 6-члениковые максиллярные щупики, тогда как у Ponerinae число члеников не превышает 5 (раздел 3.3.4). И наконец, изучение расчленения метасомы и брюшной мускулатуры показало, что мирмикоидный тип метасомы не мог произойти от эктатоммоидного и, скорее всего, произошел даже до окончательного оформления понероидного типа от пропнероидного. В то же время нет никаких препятствий для выведения Murgicinae из Murgicinae или не слишком специализированных Pseudomurgicinae.

Все же мы не настаиваем на этой гипотезе по двум причинам. Во-первых, у нас пока нет данных по анатомии брюшка Murgicinae и Pseudomurgicinae. Во-вторых, не исключено, что Murgicinae имеют полифилетическое происхождение. Дело в том, что Murgicini северного полушария сходны с южноамериканскими Attini и Cryptocerini или южноафриканскими Осумгмесини лишь наличием двучленикового стебелька и апоморфиями по редукции (шпоры 1:1:1, коготок без дополнительного зубца, отсутствие глазков у рабочих и т.д.). Таким образом, вопрос о происхождении и филогении Murgicinae требует серьезного дополнительного изучения.

Если ориентироваться только на признаки, перечисленные выше, нет никаких препятствий для выведения Formicinae из Dolichoderinae. Нужно лишь представить редукцию жилкования и некоторое изменение формы клипеуса у долиходерин с развитым клиновидным в профиль петиолюсом. Различия в строении вершины брюшка, которым раньше придавалось большое значение, в свете новых палеонтологических данных (Wilson, 1985; Длусский, 1986) оказались несущественными. В то же время современные представители этих подсемейств сильно отличаются по комплексу апоморфных признаков в строении желез (Wilson, 1971) и провентрику-

люса (Eisner, 1957). Проследить становление этих признаков на палеонтологическом материале нельзя в принципе. Все же мы считаем возможным происхождение Formicinae из Dolichoderinae, так как, во-первых, у древних форм строение желез и провентрикулюса, несомненно, было более сходным и, во-вторых, в палеоцене существовали формы явно промежуточные между этими подсемействами.

Aneuretinae отличаются от Nothomyrmecinae только апоморфиями по редукции (укороченные максиллярные щупики, редукция шпор, отсутствие дополнительного зубца на коготках) и в то же время сходны по строению кранио-мандибулярной системы и петиолюса, так что происхождение первых от вторых не вызывает сомнений. Более того, мы сомневаемся в целесообразности разделения этих подсемейств и склонны рассматривать различия между Aneuretus и Nothomyrmecia, как родовые, поскольку Protaneuretus из балтийского янтаря явно занимает промежуточное положение между ними. В то же время мы не можем, как это принято (Wilson, 1971; Taylor, 1978; и др.), рассматривать эту группу, а тем более Aneuretinae в узком смысле — как предковую по отношению к Dolichoderinae. Даже у Nothomyrmecinae редуцированы глазки, а петиолюс имеет столь своеобразную форму, что из него не может быть выведен петиолюс, исходный для Dolichoderinae. У Aneuretinae, кроме того, редуцированы щупики. Нашу точку зрения подтверждает и нахождение Aneuretellus, обладающего всеми признаками подсемейства в сахалинском янтаре.

Анализ имеющихся данных приводит нас к выводу, что на ранних этапах эволюции муравьев сформировались 4 ствола: формикоидный (Dolichoderinae + Formicinae), анеуретоидный (Nothomyrmecinae + Aneuretinae), мирмециоидный (Myrmecinae + Pseudomyrmecinae + ?Myrmicinae) и понероидный (Ponerinae + Dorylinae + Leptanillinae + ? Myrmicinae). Судя по апоморфиям и данным о древнейших муравьях (раздел 3.4.2), причиной этого расхождения была адаптация к охоте в разных ярусах биоценоза. Представители формикоидного ствола, несомненно, охотились главным образом на поверхности почвы и на стволах деревьев, о чем говорит генерализованное строение мезосомы, компактное брюшко, тонкие покровы, сохранение глазков у рабочих, длинные пальпы, выбрызгивание яда на жертву вместо жаления (редукция жала). Представители понероидного ствола, напротив, изначально специализировались к передвижению в почве или ходах в древесине, на что указывает приобретение дополнительной подвижности брюшка при одновременном утолщении покровов, что достигается возникновением дополнительного кольцевого сочленения между III и IV абдоминальными сегментами, и редукция глазков и пальп. Промежуточный характер адаптаций анеуретоидного ствола (исчезновение глазков, подвижность брюшка увеличена за счет удлинения петиолюса), видимо, указывает, что они добывали пищу в подстилке или сходных субстратах. Мирмецины, как и формикоиды, несомненно, изначально были герпетобионтами. Можно предположить, что эти две группы герпетобионтов сформировались независимо на разных территориях.

В заключение необходимо обсудить гипотезы о возможных связях между этими стволами. Парная реконструкция общих предков приводит к выводу, что они должны были обладать полным набором плезиоморфных признаков, как и исходная гипотетическая группа прамуравьев, за исклю-

чением строения метасомы. Гипотетические предки формикоидного и анеуретидного, формикоидного и мирмециидного и мирмециидного и анеуретидного стволов должны были иметь петиолюс без удлинненной цилиндрической передней части, соединяющийся с брюшком кольцевым или несовершенным шарнирным сочленением, и не иметь кольцевого сочленения между III и IV абдоминальными сегментами. Иными словами, тип метасомы у них должен был быть промежуточным между формикоидным и зиероломорфным. Соответственно общий предок мирмециидного и понероидного стволов мог иметь пропонероидный, а предок формикоидного и понероидного стволов — только зиероломорфный тип расчленения метасомы. Равновероятно и предположение о независимом возникновении этих стволов от общего предка с зиероломорфным типом метасомы, т.е. от гипотетических прамуравьев. В любом случае общие предки четырех стволов должны были быть настолько сходны, что существой они сейчас, мы бы отнесли их к разным родам одного подсемейства, а может быть даже к разным видам одного рода.

Наши представления о связях между подсемействами изображены в виде схемы (рис. 26).

Авторы выражают глубокую признательность коллективу Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР, и в особенности А.П. Расницыну и В.В. Жерихину за постоянную помощь в работе и обсуждение результатов. Мы также благодарны Р. Тэйлору (Австралия) и Э.Вильсону (США) за ряд замечаний, сделанных в ходе обсуждения некоторых из затронутых проблем.

4. КЛАССИФИКАЦИЯ И ФИЛОГЕНИЯ КУЗНЕЧИКОВЫХ (GRYLLIDA=ORTHOPTERA, TETTIGONIOIDEA)

Существующие взгляды на классификацию надсемейства кузнечиковых, как было справедливо отмечено (Ragge, 1977; Rentz, 1979), отличаются нестабильностью. В основном это связано с различиями в понимании ранга таксонов разными авторами. Не исключено, что причинами, вызывающими стремление у многих исследователей сделать те или иные изменения в системе кузнечиковых, являются неуравновешенность имеющихся классификаций и невыявленность филогенетических связей между таксонами. Для примера возьмем кузнечиков, у которых нет выдающегося роострума между усиками, а усиковые впадины широко расставлены и расположены ниже глаз. Цейнер (Zeuner, 1936) считал этих кузнечиков наиболее примитивными, выделяя их в группу *Brachycephalia*. Близкой точки зрения на эту группу придерживаются и некоторые современные авторы (Rentz, 1979; Kevan, 1982). Ренц включает в отдельную секцию подсемейства *Bradyporinae*, *Русногастринae*, *Ephippigerinae*, *Deracanthinae*, *Hetrodinae*, *Acridoxeninae* и *Arteropedetinae*. Кеван рассматривает эту группу как семейство, исключая из нее *Acridoxeninae* и *Arteropedetinae*. Однако представители *Ephippigerinae* и *Deracanthinae* обнаруживают явную близость к *Tettigoniinae* по строению гениталий самца (Gorochov, 1984) и мышечного желудка (Baccetti, Gonelli, 1964). Более того, *Bradyporinae*, *Русногастринae*, *Ephippigerinae* и *Deracanthinae* оказались столь близки, что их приходится объединять в одно подсемейство. И таким передробленным таксонам во многих классификациях придавался тот же ранг, что и *Pseudophyllinae* (sensu Beier, 1963), морфологическая дифференциация внутри которых несравненно более высока.

Что касается филогении кузнечиковых, то в большинстве работ рассматриваются лишь филогенетические отношения кузнечиковых с другими надсемействами *Ensifera*. Их сближали то с одними, то с другими надсемействами. Цейнер (Zeuner, 1939) выводил *Tettigonioidea* от *Hagloidea*, но противопоставлял их *Gryllacridoidea*. Шаров (1968) считал прямыми предками кузнечиковых *Oedischioidea*, а *Gryllacridoidea* рассматривал как потомков *Hagloidea*. В последнее время появилось мнение о том, что *Hagloidea* были предками и для *Tettigonioidea*, и для *Gryllacridoidea* (Gorochov, 1984). Филогенетические отношения внутри *Tettigonioidea* до сих пор остались слабо изученными. По существу этот вопрос был оговорен только в работах Цейнера (Zeuner, 1936, 1939), который помещал *Brachycephalia* в основание ствола кузнечиковых, если не считать ископаемых *Termitidiinae*, которые, как доказал Шаров (1968), в действительности относятся к *Hagloidea*. Эта точка зрения была подвергнута правильной критике (Ander, 1939; Шаров, 1968), но потребность в более современной филогенетичес-

кой схеме и не противоречащей ей классификации кузнечиков все еще не удовлетворена.

Предлагаемая работа является попыткой разобраться в филогении Tettigoniodea, устранить, насколько возможно, неуравновешенность их классификации и сделать ее сравнимой с классификацией других близких надсемейств. Работа основана преимущественно на изучении коллекции Зоологического института АН СССР. В работе также использовались материалы из коллекции Палеонтологического института АН СССР и Музея естественной истории в Вене (Австрия). За предоставленную возможность изучить некоторых кузнечиков из последнего учреждения выражаю глубокую признательность д-ру А. Кальтенбаху (Dr. A. Kaltenbach, Naturhistorisches Museum Wien).

4.1. ПРОИСХОЖДЕНИЕ КУЗНЕЧИКОВЫХ

Новые находки отпечатков нижнемеловых ископаемых Ensifera позволяют еще более определенно утверждать о происхождении Tettigoniodea от Hagloidea. Эти находки указывают также на время возникновения надсемейства — нижний мел. Именно в нижнем мелу происходит наиболее грандиозная смена мезозойской биоты на более позднюю, характерную для кайнозоя (см. раздел 5). Интересно, что в это же время впервые появляются в палеонтологической летописи сверчковые семейств Baissogryllidae и Gryllidae (Горохов, 1985). Круг возможных предков кузнечиковых сужается до подсемейства Aboilinae (Prophalangopsidae) или близких к нему форм.

Среди Aboilinae наиболее интересным для понимания того, каким путем шло преобразование стридуляционного аппарата от Hagloidea к Tettigoniodea, явился описываемый здесь представитель нового рода.

Р о д *Tettaboilus* Gorochov, gen. n.

Типовой вид — *T. pulcher* sp. n.

Надкрылье самца весьма крупное и широкое, с увеличенными звукоизлучающими полями стридуляционного аппарата (Sc—R, R—MA, M—CuA, CuA—CuP), более явно смещенными к центру надкрыльями; костальное поле довольно узкое по сравнению с остальным надкрыльем, с хорошо выраженной вторичной костальной жилкой ("C"), пересекающей ветви Sc; в ланцетовидном поле (R—MA) присутствует разветвленная поперечная жилка у основания RS; стридуляционная жилка, образованная из CuP, поперечная; CuA₂ изогнута S-образно и разорвана в месте пересечения с диагональной жилкой таким образом, что дистальная часть CuA₂ оказывается смещенной по отношению к своему проксимальному участку вдоль диагональной жилки; диагональная жилка резко сломана посередине, с несколько гребенчатым верром.

С о с т а в. Типовой вид.

От других известных родов Aboilinae новый род отличается характерным строением CuA₂. Следует отметить, что CuA₂ у Hagloidea, вероятно, одноветвистая. Жилку, которую Шаров (1968) считал передней ветвью CuA₂, очевидно, следует считать задней ветвью MP + CuA₁, как у наиболее близких к Hagloidea представителей Oedischioidea (*Sylvoedischia* Shar.).

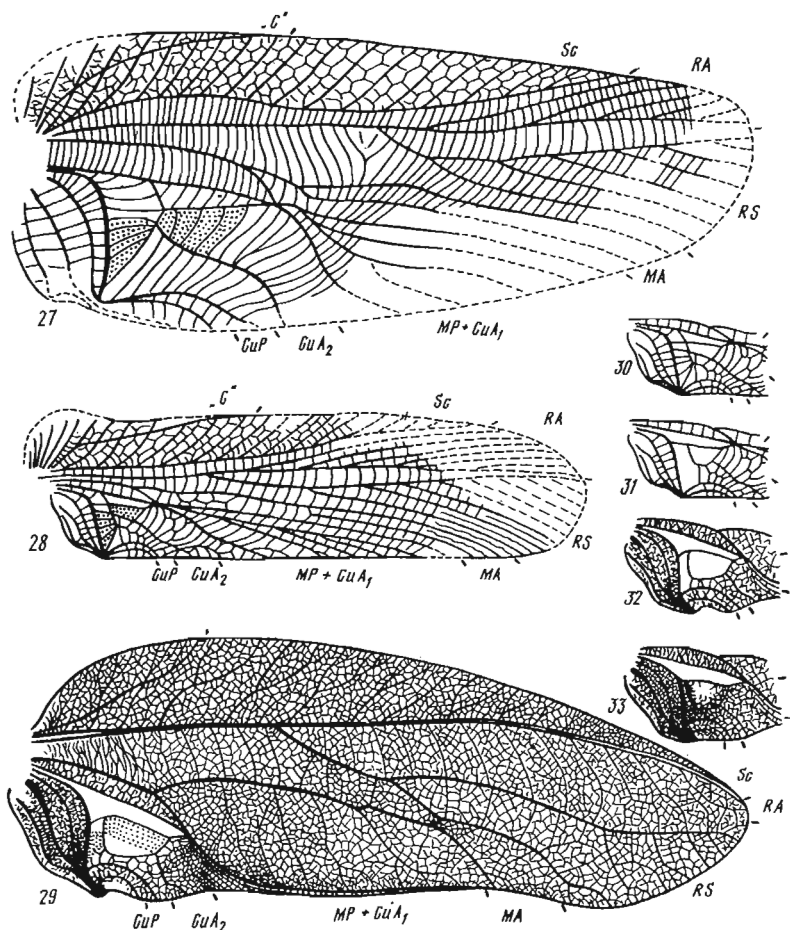


Рис. 27–33. Надкрылья самца

27 – *Tettaboilus pulcher*, sp.n., 28, 30, 31 – *Haglotettigonia egregia* sp.n., 29, 32, 33 – *Steirodon citrifolius* (L.) (27–29 – правое надкрылье, точками обозначены гомологичные поля стридуляционного аппарата, 30–33 – стридуляционный аппарат: 30, 32 – правое надкрылье, 31 – то же, некоторые жилки не изображены, 33 – левое надкрылье)

Tettaboilus pulcher Gorochov, sp. n. (рис. 27)

Г о л о т и п – ПИН, № 3064/432, позитивный и негативный отпечатки неполного надкрылья самца; Бурятская АССР, левый берег р. Витим ниже устья р. Байса, нижний мел, неоком; сборы ПИН, 1969 г.

Длина отпечатка 42 мм, предполагаемая длина надкрылья 45 мм; "С" плавно дугообразная; Sc с S-образно изогнутым стволком и частыми ветвями; RA с 4 или более ветвями; RS с 5 или более ветвями; MP+CuA₁ с 4 или более ветвями; передняя часть диагональной жилки расположена полого по отношению к CuA; 2 передние струны, образованные из CuP и 1A, сросшиеся в основании; поперечное жилкование довольно густое.

На отпечатке сохранились следы окраски, представленные крупными темными и светлыми пятнами неправильной формы.

М а т е р и а л. Голотип.

Следует обратить особое внимание на строение CuA_2 и диагональной жилки *Tettaboilus*, которые проявляют жилкование соответствующей части стридуляционного аппарата примитивнейшего представителя *Tettigonioida*, описываемого в следующем разделе.

4.2. КЛАССИФИКАЦИЯ КУЗНЕЧИКОВЫХ

НАДСЕМЕЙСТВО TETTIGONIOIDEA (TETTIGONIAE STOLL, 1788)

Надкрылья *Tettigonioida* отличаются от таковых *Hagloidea* редукцией проксимальной части второй ветви MA , в той или иной степени теряющимся среди вторичного жилкования стридуляционного аппарата диагональной жилкой и CuA_2 , наличием в различной степени развитого зеркала в стридуляционном аппарате, узким ланцетовидным полем надкрылья самца, т.е. полем между R и MA , выполняющим у *Hagloidea* одну из основных функций звукоизлучения (у кузнечиковых обнаружены расширенные звукоизлучающие поля $R-M$, $M-CuA$ и $MA-MP$, но не $R-MA$). От надкрылий *Gryllacridoidea* надкрылья кузнечиковых отличаются присутствием у большинства видов стридуляционного аппарата, нерасширенной анальной областью и непараллелизованным жилкованием. Кроме того, от современных *Hagloidea* и *Gryllacridoidea* современные *Tettigonioida* отличаются более сильным развитием стридуляционной жилки на левом надкрылье, отсутствием абдоминального стридуляционного аппарата, наличием акустической стигмы в области переднего грудного дыхальца, обычно специализированными крючковидными церками самца и несколько иным характером подвижного сочленения створок яйцекалада (Carpe-Bailon, 1920–1922).

С о с т а в. 2 семейства.

СЕМЕЙСТВО HAGLOTETTIGONIIDAE GOROSHOV, FAM. N.

Надкрылье самца примитивного строения, во многом сходно с таковым *Hagloidea*; стволы Sc и R расставлены; имеются остаток дистальной части второй ветви MA и полностью развитая, хотя и разорванная, CuA_2 , дистальный и проксимальный участки которой смещены относительно друг друга вдоль диагональной жилки; диагональная жилка развита, сильно углообразно сломана и несет гребенчатый веер; между основанием дистальной части CuA_2 и диагональной жилкой развита несколько расширенная ячейка (предвестник зеркала *Tettigoniidae*); струны хорошо выражены; $MP+CuA_1$ ясно гребенчатая; поперечное жилкование нормальное, т.е. не преобразованное в сеть вторичного архедиктия. Указанные особенности хорошо отличают новое семейство от *Tettigoniidae*.

С о с т а в. 1 род.

Род *Haglotettigonia* Gorochov, gen. n.

Типовой вид — *H. egregia* sp. n.

Надкрылье самца довольно длинное и узкое, как у большинства кузнечиковых семейства Tettigoniidae; вторичная костальная жилка хорошо развита; поля RA—RS, R—MA, M—CuA и между MA и MP+CuA₁ довольно узкие; стридуляционная жилка почти поперечная; между MP+CuA₁ и CuA₂ имеется некоторая беспорядочность в поперечном жилковании, а между CuA₂ и CuP — извилистая короткая жилка, отходящая от верха диагональной жилки параллельно CuA₂ и образованная из поперечных жилок второго порядка; между проксимальными частями MA и MP+CuA₁ имеется также извилистая короткая жилка, которая, возможно, является рудиментом проксимальной части второй ветви MA. Следует отметить, что прекостальное поле было, вероятно, с округлой лопастью в основании и с пологой выемкой дистальнее, на что указывает характерный изгиб остатка переднего края этого поля.

С о с т а в. Типовой вид.

Haglotettigonia egregia Gorochov, sp. n. (рис. 28)

Г о л о т и п — ПИН, № 1989/2555, позитивный и негативный отпечатки неполного надкрылья самца; Бурятская АССР, левый берег р. Витим ниже устья р. Байса; нижний мел, неоком; сборы ПИН, 1961 г.

Длина отпечатка 33 м, предполагаемая длина надкрылья 35 мм; "С" в дистальной части чуть вогнута по отношению к стволу Sc; Sc с частыми ветвями; RA с 7 или более ветвями; RS с 5 или более ветвями; MP+CuA₁ с 6 ветвями; интеррадиальное поле начинается в проксимальной части надкрылья. На отпечатке сохранились следы окраски, представленные мелкими темными пятнами, разбросанными по светлому фону.

М а т е р и а л. Голотип.

Haglotettigoniidae — примитивнейшие из кузнечиковых. Они еще очень близки к *Aboilinae*. Если бы не явное родство с семейством Tettigoniidae, то, основываясь лишь на жилковании надкрылья и не зная особенностей строения тела, их можно было бы поместить в качестве отдельного подсемейства в *Prophalangopsidae*. Даже сгиб надкрылья, разделяющий его на спинное и боковое поля, проходит у них по задней ветви MP+CuA₁, как у *Aboilinae* (рис. 134).

Обособление кузнечиковых от *Hagloidea*, скорее всего, было связано с изменением характера расположения надкрылий при стридуляции. У *Hagloidea* при стридуляции надкрылья, вероятно, были расставлены в стороны, а сведения и разведения надкрылий проходили при относительно неподвижном положении их оснований, что должно было сопровождаться большой амплитудой движения вершин надкрылий, как это имеет место у сверчковых. Естественным следствием эволюции в направлении совершенствования такого типа стридуляции является распространение звукоизлучающих полей на все или почти все надкрылье, что встречается у сверчковых и у *Hagloidea*. Однако такой тип стридуляции, очевидно, невыгоден для криптических форм с достаточно длинными надкрыльями. В связи с этим у *Hagloidea* наблюдается и противоположная тенденция. Стридуляционный аппарат ослабляется, уменьшается и смещается ближе к основа-

нию надкрылья. Это вызывается, вероятно, уменьшением размаха движений надкрылий при стридуляции.

У кузнечиковых стридуляция происходит при почти неподвижных относительно друг друга и сближенных вершинах надкрылий за счет сведения и разведения их оснований. При таком типе стридуляции стридуляционный аппарат может располагаться в самом основании надкрылья и достигать мощного развития, но нуждается в совершенствовании звукоизлучающих свойств. В связи с этим возникает зеркало и, возможно, происходит образование особой полости в области переднего грудного дыхальца, выполняющей роль рупора и открывающейся особым отверстием (акустической стигмой) наружу. Присутствовала ли эта полость у *Haglotettigoniidae*, неясно, но начальные этапы образования зеркала и сближение его со стридуляционной жилкой могут быть указанием на то, что стридуляция у *Haglotettigoniidae* проходила уже подобно таковой современных кузнечиковых. Эти преобразования могли быть следствием усиления роли криптической внешности и криптического поведения у первых *Tettigoniodea*.

Надкрылье самки и заднее крыло *Haglotettigoniidae* должны были быть еще очень похожими на таковые *Aboilinae* (рис. 134, 135), если не считать строения МА.

СЕМЕЙСТВО TETTIGONIIDAE (TETTIGONIAE STOLL, 1788)

Надкрылья, если развиты, весьма разнообразного строения, у самца почти всегда со стридуляционным аппаратом, у самки без стридуляционного аппарата, за исключением *Bradypoginae*; стволы Sc и R сближены; дистальная часть второй ветви МА редуцирована полностью (не исключено, впрочем, что у некоторых форм она сохраняется; рис. 136); стридуляционный аппарат с CuA_2 и диагональной жилкой, от которых остаются лишь остатки, с первично развитым зеркалом и с редуцированными в различной степени струнами у большинства видов; область ветвей $MP+CuA_1$, если есть, то с неясным жилкованием; поперечное жилкование с сетью вторичного архедиктия, который может быть развит в большей или меньшей степени, но всегда присутствует (в области стридуляционного аппарата вторичный архедиктий сильнее развит на левом надкрылье, чем на правом, так как левое надкрылье в покое частично прикрывает правое; рис. 32, 33). Эти особенности легко отличают *Tettigoniidae* от предыдущего семейства.

Tettigoniidae, вероятно, — потомки *Haglotettigoniidae*. Обособление их, скорее всего, связано со специализацией к жизни на растительности, при которой происходит усиление криптизма, в данном случае, вероятно, подражания листьям. Появление вторичного архедиктия в надкрыльях (рис. 29) и пильвилл на лапках наряду с доминированием фитофилии даже среди современных кузнечиков хорошо подтверждают это. Для хорошо прыгающих прямокрылых характерна гипогнатическая или опистогнатическая голова (защита ротовых частей при прыжке). При ослаблении или утрате способности к прыжку голова может становиться любой формы, даже прогнатической. У хорошо прыгающих фитофильных прямокрылых голова почти всегда слегка конусовидная. Очевидно, такая голова и была свойственна первым *Tettigoniidae*. Характерное для кузнечиковых двухбугорчатое строение вершины рострума могло возникнуть в связи с усилением

роли усиков, что также обычно для фитофилов. Удлинение усиков сопровождается увеличением усиковых впадин, а это вызывает сужение рострума до тех пор, пока он не распадется на 2 бугорка — над и под усиковыми впадинами. Такой процесс мог иметь место в процессе формирования семейства. Совершенствовался и стридуляционный аппарат кузнечиков. На рис. 30, 31 показан возможный путь его развития.

В дальнейшем эволюция семейства пошла в самых разных направлениях, дав все современное многообразие кузнечиков, сравнимое с многообразием сверчковых семейства Gryllidae.

Что касается ископаемых третичных подсемейств *Rammeinae* и *Pseudotettigoniinae*, то я не могу ничего сказать об их систематическом положении кроме того, что они, возможно, принадлежат к семейству *Tettigoniidae*. Они могут представлять собой как самостоятельные подсемейства, так и оказаться синонимами каких-либо современных подсемейств. Остатки, по которым они описаны, содержат слишком мало информации.

Изученные мной подсемейства современных кузнечиков объединены в несколько групп, которым для удобства даются названия по старейшему названию подсемейства, входящего в группу, с окончанием, соответствующим семейству, но в кавычках. В предлагаемой классификации был использован принцип наименьших изменений ранга и объема тех таксонов, в отношении которых у большинства современных систематиков взгляды уже устоялись. На деле это выражалось в том, что если таксон можно было равновероятно считать трибой или подсемейством, предпочтение отдавалось более распространенной точке зрения.

ГРУППА 1 ("PHANEROPTERIDAE")

Эта группа включает 2 подсемейства, выделяющиеся среди других кузнечиков следующим: Голова гипогнатическая (имеются исключения). Стерниты груди без парных шипов или выраженных бугорков. Конечности довольно тонкие и длинные, лазательные. Яйцеклад широкий, но сильно сжатый с боков, изогнутый вверх и зазубренный по верхнему и нижнему краям (рис. 291) (иногда яйцеклад в различной степени редуцирован). Слепые отростки средней кишки без червеобразных отделов.

ПОДСЕМЕЙСТВО SCAMBOPHYLLINAE (SCAMBOPHYLLA BRUNNER-WATTENWYL, 1878)

Реликтовое подсемейство, включающее 1 род — *Scambophyllum* Br.-W., который резко отличается от *Phaneropterinae* наличием ряда примитивных признаков. Акустическая стигма небольшая и не прикрытая переднеспинкой (рис. 34). Область ветвей $MP+CuA_1$ надкрылья развита и расположена в боковом поле (рис. 136). Задние крылья полностью прикрываются надкрыльями, очень широкие (веерообразные), без уплотненных участков, без передней ветви $MP+CuA_1$ и без выраженной костализации (рис. 137, 138). Все членики лапок, кроме последнего, с явными продольными бороздками по бокам (рис. 238).

Голова гипогнатическая, с узким рострумом между усиками, состоящим из 2 бугорков — верхнего и нижнего (рис. 35). Переднеспинка довольно короткая, с округлой вырезкой заднего края боковых лопастей

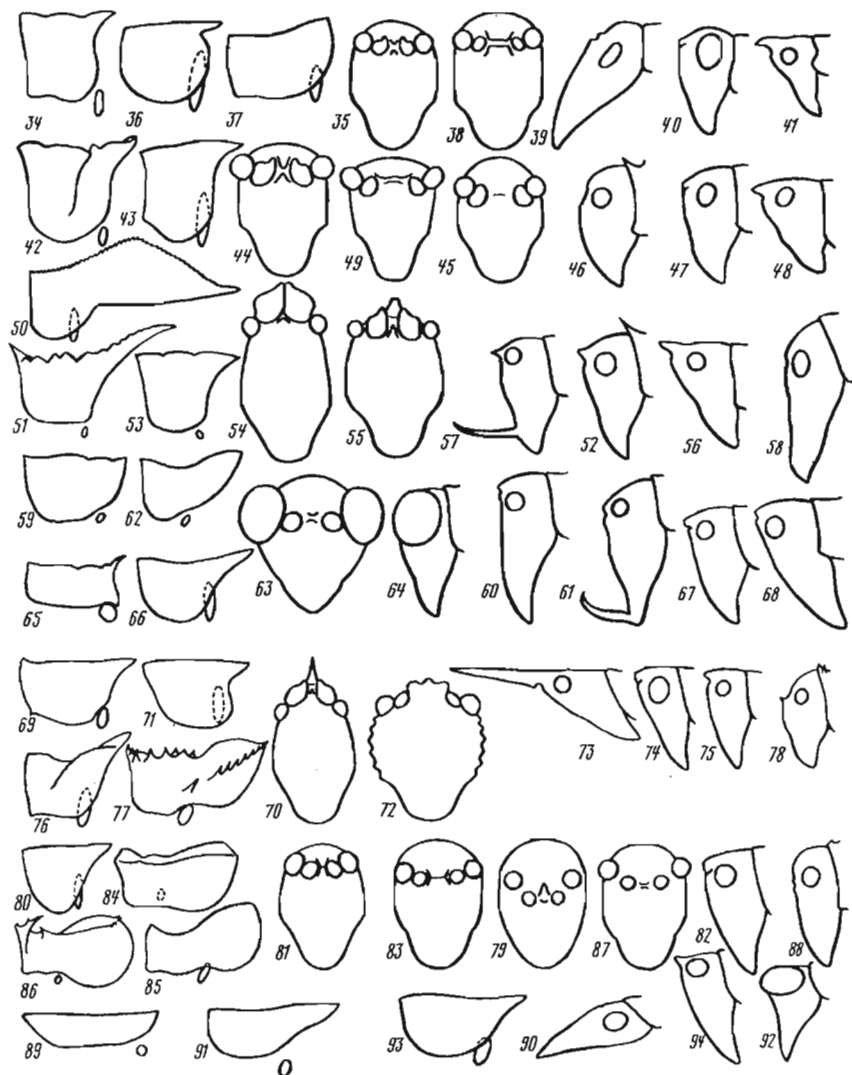


Рис. 34—94. Переднеспинка с акустической стигмой сбоку, голова спереди и сбоку (усиковые впадины не изображены), схематично

34, 35 — Scambophyllum (Scambophyllinae); 36—41 — Phaneropterinae: 36 — Phaneroptera, 37 — Isophya, 38 — Steirodon, 39 — Tylopsis, 40 — Theudoria, 41 — неопределенный род из Австралии; 42—48 — Mecopodinae: 42 — Albertisiella, 43 — Mecopoda, 44 — неопределенный род с о. Сулавеси, 45, 46 — Acridoxena, 47 — Anoedopoda, 48 — Sexava; 49—50 — Phyllophora (Phyllophorinae); 51—52 — Polyancistrus (Polyancistrinae); 53—56 — Scambophyllinae: 53 — Phylloimus, 54 — Tympanophyllum, 55—56 — Callimenellus; 57—58 — Pleminiinae (по Brunner—Wattenwyl, 1895): 57 — Dicranostomus, 58 — Gnathoclitia; 59—61 — Listroscelidinae: 59, 60 — Listroscelis, 61 — Carliella (по Karny, 1912); 62—64 — Mortoniellus (Tympanophorinae); 65—68 — Saginae: 65 — Clonia, 66, 67 — Terpandrus, 68 — Saga; 69—75 — Conocephalinae: 69, 70 — Odontolakis, 71 — Xestophrus, 72 — Lirometopus, 73 — Pseudorhynchus, 74 — Conocephalus, 75 — Hexacenterus; 76 — Glyphonotus (Glyphonotinae); 77—79 — Hetrodes (Hetrodinae); 80—83 — Tettigoniinae: 80—82 — Tettigonia, 83 — Onconotus; 84—88 — Bradyporinae: 84 — Pycnogaster, 85 — Ehippiger, 86—88 — Damalacantha; 89, 90 — Zaprochilus (Phasmodinae); 91—94 — Mecocnematinae: 91, 92 — Phlugts, 93, 94 — Phisis

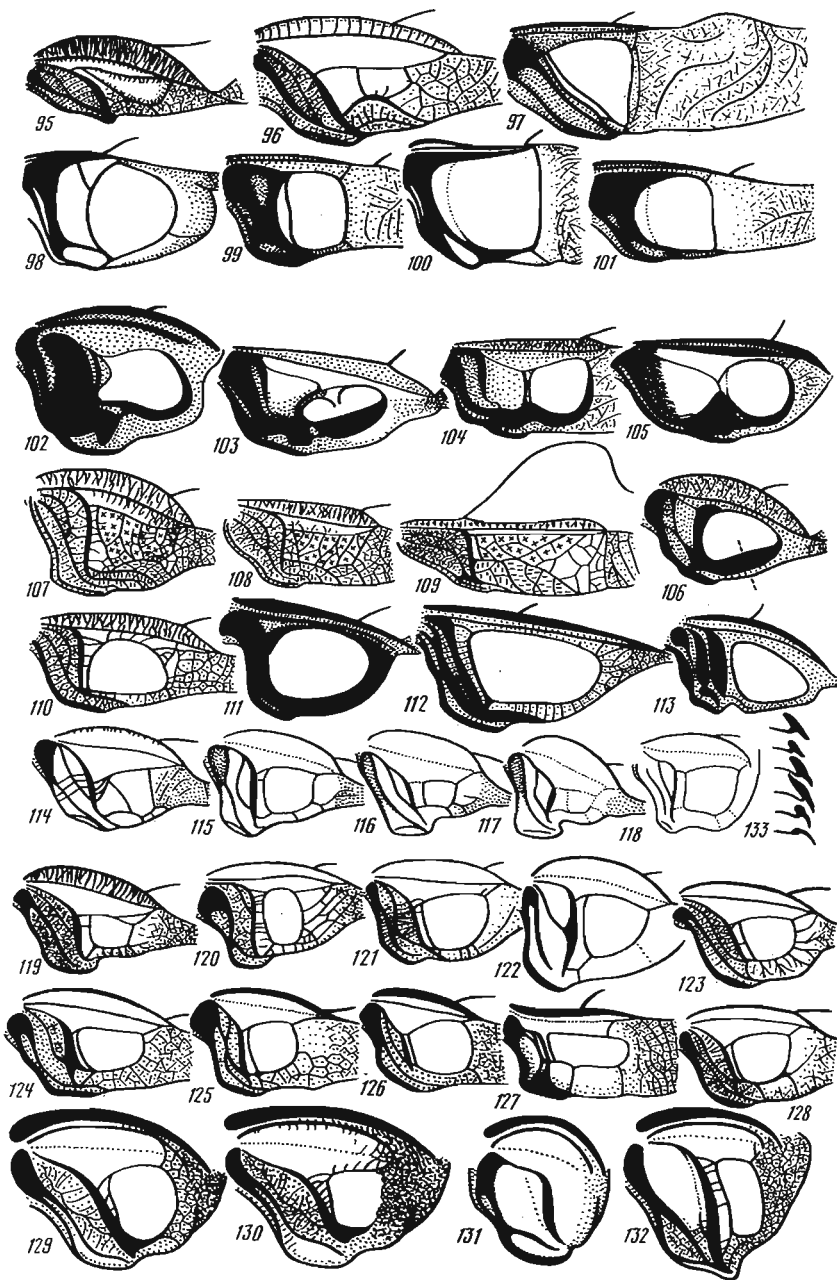


Рис. 95–133. Стридуляционный аппарат самца (95–129, 131–133) и самки (130), схематично

95 – *Scambophyllum* (*Scambophyllinae*); 96–101 – *Phaneropterinae*: 96 – *Holochloa*, 97 – *Zeuneria*, 98 – *Mirollia*, 99 – *Kuwayamaea*, 100 – *Hemielimaea*, 101 – *Ducetia*; 102–106 – *Mecopodinae*: 102 – *Leproscurtus*, 103 – *Mecopoda*, 104 – *Sexava*, 105 – *Acridoxena*, 106 – *Albertisiella*; 107–109 – *Pseudophyllinae* (крестиками обозначено зеркало, вертикальными черточками – область струн, горизонтальными черточками – поле

(рис. 34). Крылья представляют наиболее полный вариант примитивного жилкования среди современных кузнечиков. В надкрыльях (рис. 136) ветви RS остаются на том же месте, что и у Aboilinae (рис. 134), а область ветвей MP + CuA₁, как отмечалось, хорошо развита и лежит в боковом поле. В задних крыльях наблюдается такое же, как у Aboilinae (рис. 135, 137), расположение RS и MA в виде обособленных ветвей или у другого вида сближение RS и MA вплоть до слияния на небольшом участке (рис. 138). В первом случае костализация вообще незаметна, а во втором можно предположить наличие слабой костализации, возникающей тем же путем, что и у некоторых ископаемых Oedischoidea (Madygenia Shar). У всех остальных кузнечиков, в том числе и у Phaneropterinae, костализация заднего крыла идет путем последовательного объединения проксимальной части MA, утолщенной поперечной жилки и дистальной части RS в единую продольную жилку, причем проксимальный участок RS в той или иной степени уподобляется поперечной жилке (рис. 140).

Редукция передней ветви MP + CuA₁ в задних крыльях на первый взгляд вряд ли может быть существенным преобразованием, и это, вероятно, действительно так, если сравнивать Scambophyllinae с Aboilinae или с другими формами, у которых эта ветвь свободная. Но у большинства современных кузнечиков, сохранивших в заднем крыле эту ветвь (например, у Phaneropterinae), происходит слияние ее с MA или даже с MA и RS (рис. 140). В этом случае передняя часть крыла становится относительно жесткой лопастью (я предлагаю называть костальной лопастью), которая отгибается от остальной части крыла по передней ветви MP + CuA₁. У Scambophyllinae же по той части крыла, которая соответствует костальной лопасти, могут проходить продольные складки, что, вероятно, имело место и у Aboilinae. Эта особенность предполагает определенные различия в характере полета и складывания крыла, что является уже существенным преобразованием.

Стридуляционный аппарат довольно примитивный (рис. 95), но по сравнению с примитивнейшим среди кузнечиков стридуляционным аппаратом рода Steironon A. — Serv. (Phaneropterinae) (рис. 32, 33) в нем заметны следующие изменения: зеркало вплотную смыкается со струнами и с CuA₁, остаток CuA₂ становится незаметным. Эти преобразования произошли, вероятно, независимо от Phaneropterinae. Ноги с шипами лишь на задних голених. Тимпанальный орган открытый, как на рис. 217. Передние тазики с шипом. Задние бедра несколько утолщенные, более или менее прыгательные. Задние лапки со слабо развитой подошвенной ло-

между зеркалом, струнами и остатком CuA₂): 107 — Callimenellus, 108 — Typhoptera, 109 — Onomarchus; 110, 111 — Plemiinae; 110 — Championia, 111 — Platyphyllum; 112 — Wattenwylia (Simoderinae); 113 — Tanusia (Pterochrozinae); 114 — Zaprochilus (Phasmodinae); 115–117 — Meconematinae; 115 — Phisis, 116 — Euanisous, 117 — Xiphidiopsis; 118 — Microtettigonia (по фотографии из Rentz, 1979) (Microtettigoniinae); 119 — Monocerophora (Listrosclidinae); 120, 121 — Saginae; 120 — Clonia, 121 — Neobarrettia; 122 — Mortoniellus (Tympanophorinae); 123 — Glyphonotus (Glyphonotinae); 124–127 — Conocephalinae; 124 — Odontolakis, 125 — Salomona, 126 — Agraecia, 127 — Hexacentrus; 128 — Drymadusa (Tettigoniinae); 129, 130 — Deracantha (Bradyporinae); 131 — Hetrodes (Hetrodinae); 132 — Neduba (Nedubinae); 133 — поперечное сечение края стридуляционного аппарата (сверху вниз) Mecopodinae (Albertisiella, Acridoxena, Sexava, Mecopoda, Leproscurtus) и Saginae (Neobarrettia) по линии, изображенной пунктиром на рис. 106.

пастинкой (плантулой) (рис. 238). Десятый тергит брюшка и эпипрокт самца неспециализированные. Генитальная пластинка самца короткая, без грифельков. Гениталии самца хаглоидного типа (Горохов, 1984), мембранозные (рис. 256). Яйцеклад приспособлен к откладке яиц в растительную ткань не хуже, чем у продвинутых *Phaneropterinae* (рис. 291). Сходство в строении яйцеклада *Scamborphyllum* и продвинутых *Phaneropterinae* является, скорее всего, следствием параллельного развития на основе единой тенденции, которая могла появиться еще у общих предков двух подсемейств.

ПОДСЕМЕЙСТВО PHANEROPTERINAE (PHANEROPTERIDAE BURMEISTER, 1838)

Весьма продвинутое подсемейство, крупнейшее в семействе, всесветно распространенное. От предыдущего отличается следующим. Акустическая стигма крупной или средней величины, частично прикрыта передне-спинкой (рис. 36, 37). Область ветвей $MP + CuA_1$ надкрылий редуцирована до очень узкой ленты (имеются исключения) и расположена в спинном поле (рис. 139). Задние крылья заметно уже, чем у *Scamborphyllinae*, с уплотненным участком мембраны на вершине, заметно костализованные, с передней ветвью $MP + CuA_1$ (костальная лопасть развита) (рис. 140), не полностью прикрываются надкрыльями (кроме форм с различной степенью редукции задних крыльев). Лапки с 2 первыми члениками без выраженных продольных бороздок (рис. 239).

Голова у подавляющего большинства гипогнатическая (рис. 40), но бывает почти прогнатической (рис. 39) или опистогнатической (конусовидной) (рис. 41). Рострум между усиками обычно узкий, сходный по строению с таковым *Scamborphyllum*, но иногда верхний и нижний бугорки тесно прижаты друг к другу (рис. 40), либо рострум довольно широкий (рис. 38). Иногда верхний бугорок рострума превращается в мощный вырост. Переднеспинка обычно сходна с таковой *Scamborphyllum*, только вырезка заднего края боковых лопастей более узкая (рис. 36). У многих форм переднеспинка удлиняется, а по бокам диска появляются кили, которые иногда несут зубцы. Встречаются формы, у которых развит срединный киль диска переднеспинки или появляются 2 крупных выроста. У представителей трибы *Odonturini* переднеспинка обычно округлая сзади (рис. 37), у самцов нередко прикрывающая основания крыльев или с резко приподнятым вверх задним краем.

Крылья хорошо развиты почти у всех *Phaneropterinae*, кроме *Odonturini*, у самцов которых укороченные надкрылья превращены в орган стридуляции, а у самок — в той или иной степени редуцированы (задние крылья у обоих полов атрофированы). Характерной особенностью *Phaneropterinae* с развитыми крыльями является разная длина надкрылий и задних крыльев, причем выступающая сзади из-под надкрылий вершина задних крыльев уплотненная (рис. 139–142). Надкрылья, как уже отмечалось, с очень узкой областью ветвей $MP + CuA_1$, но у самца *Zeunepia Karsch* эта область расширена, вероятно, вторично (рис. 144). У большинства ветви RS в надкрылье покидают свои основания и переходят на RA , используя в качестве оснований утолщенные поперечные жилки (рис. 141).

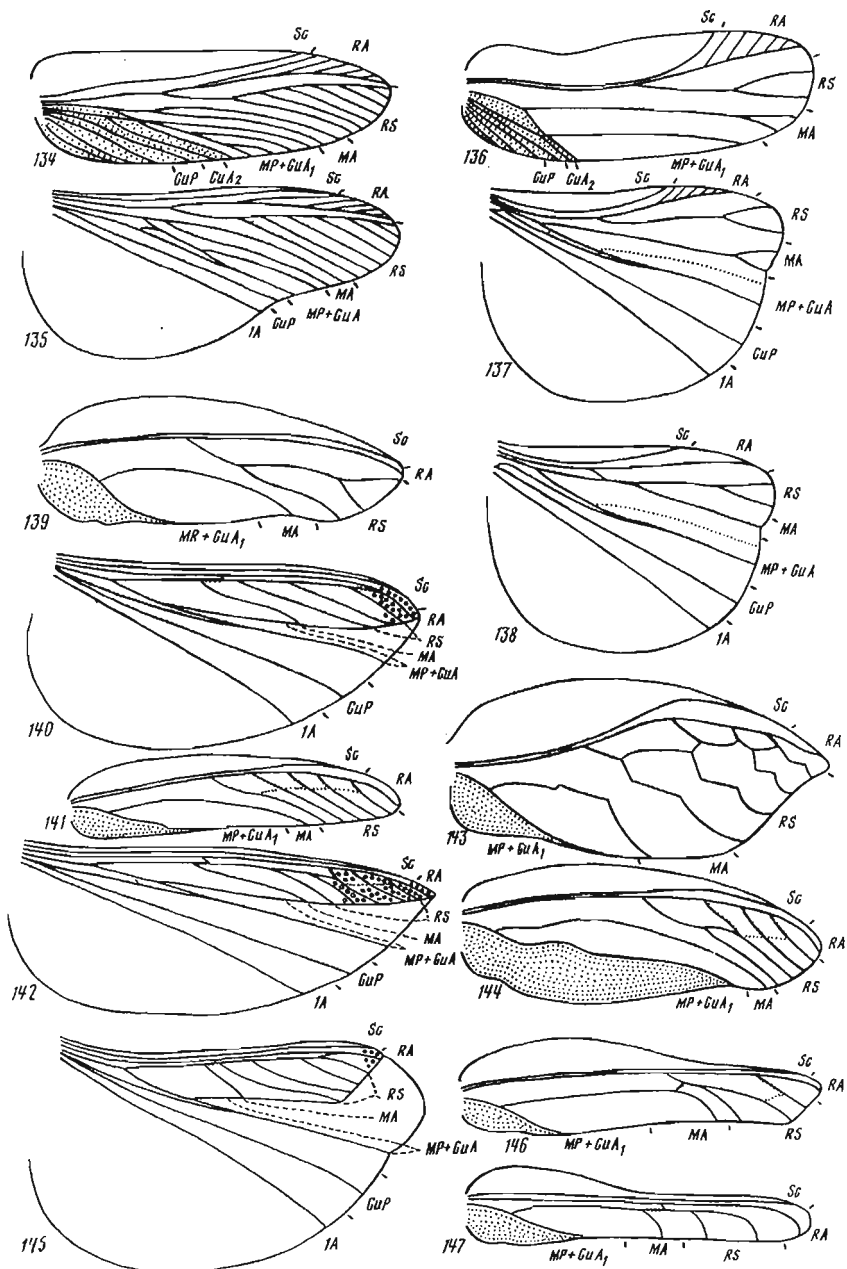


Рис. 134—147. Схема жилкования надкрылья и заднего крыла:

134, 135 — самка *Abollus* (*Abollinae*); 136—138 — самка *Scambophyllum* (*Scambophyllinae*); 139—147 — *Phaneropterinae*: 139, 140 — самец *Steirodon*, 141, 142 — самец *Ducetia*, 143 — самец *Ancylecha*, 144 — самец *Zeuneria*, 145 — самка *Hyperphrona*, 146 — самка *Diogena*, 147 — самец *Insara*. Обозначения: точками покрыто спинное поле надкрылья, кружками — уплотненная часть заднего крыла, линиями из точек обозначены места редуцированных частей продольных жилок и их ветвей, линиями с поперечными черточками — утолщенные поперечные жилки

Это явление, видимо, связано с улучшением аэродинамических свойств надкрылья. У некоторых форм RS имеет примитивное строение (рис. 139). Имеются и формы, показывающие различные этапы перехода ветвей RS на RA (рис. 143, 144). У других форм встречается уменьшение костального поля и преобразование MA и RS в единую продольную жилку (рис. 146, 147), что, вероятно, является в какой-то мере следствием более полного отражения характерного строения этих жилок в заднем крыле.

Заднее крыло всех *Phaneropterinae* хорошо костализовано, имеет костальную лопасть (тип костализации и строение лопасти *Phaneropterinae* рассматривались при описании заднего крыла *Scamborphyllinae*). В заднем крыле ветви RS отходят от RA только в том случае, если они располагаются в уплотненной вершинной части крыла и если в надкрылье ветви RS также отходят от RA. Здесь, вероятно, имеет место простое копирование уплотненной вершиной заднего крыла вершины надкрылья. Между вершиной костальной лопасти заднего крыла и задней ветвью MP + CuA расположена складывающаяся перепоночка, которая в отдельных случаях может становиться очень крупной (рис. 145) и указывать на возможность эволюции заднего крыла *Phaneropterinae* в направлении появления попе- речного складывания.

Стридуляционный аппарат правого надкрылья бывает очень примитивным (рис. 32), но обычно в нем происходят: слияние зеркала со струнами (рис. 96), расширение зеркала за счет сужения базальной части стридуляционного аппарата вплоть до исчезновения 1A (рис. 97) или до слияния базальной части в единый склерит (рис. 98–101). В последнем случае зеркало может быть еще больше расширено благодаря исчезновению проксимальной жилки, ограничивающей зеркало (рис. 100–101). В левом надкрылье стридуляционный аппарат может быть очень схож с таковым правого или скрыт беспорядочным жилкованием, в котором выделяются лишь 2 толстые жилки (стридуляционная и соответствующая дистальному краю зеркала). У некоторых форм вторая толстая жилка стридуляционного аппарата левого надкрылья соответствует проксимальному краю зеркала, а в правом надкрылье у них происходит отодвигание зеркала от стридуляционной жилки и вся область между этой жилкой и вершиной зеркала превращается в звукоизлучающую мембрану (рис. 98). Иногда стридуляционный аппарат может быть несколько редуцирован.

Ноги обычно с шипами на всех голених; нередко шипы появляются и на бедрах; иногда почти все шипы на ногах редуцируются; у некоторых форм шипы могут быть пластинчатыми. Голени иногда пластинчато расширяются. Задние бедра, как у *Scamborphyllum*, или тонкие (непрыгательные). Иногда ноги чрезвычайно длинные. Тимпанальный орган обычно открытый (рис. 217), но нередко более или менее щелевидный с одной или с обеих сторон (рис. 218, 219). Встречаются формы с торчащей несколько в сторону лопастью у внутреннего отверстия тимпанального органа (рис. 220). Передние тазики с шипами или без них. Первый членик задней лапки с подошвенной лопастиной, как у *Scamborphyllum* (рис. 239). Десятый тергит брюшка и эпипрокт у самца обычно неспециализированные, но нередко с крупным задним выступом десятого тергита, причем эпипрокт в этом случае может быть представлен весьма сложной струк-

турой. Встречаются и другие типы специализаций этих структур. Например, у *Kurdia Uv.* и *Psyrana Uv.* эпипрокт сильно чашевидно расширен и расположен в срединной выемке заднего края десятого тергита. Генитальная пластинка самца обычно более удлиненная, чем у *Scamborphyllum*, без или, реже, с грифельками; часто ее вершина сильно сужена и вытянута в виде дуги вверх, нередко глубоко или слабо раздвоена на вершине.

Гениталии самца у большинства хаглоидного типа, как у *Scamborphyllum*, иногда с характерным утолщенным язычком на дорсальной складке, входящим в соответствующую ему щель вентральной складки и служащим, вероятно, для запирания полости гениталий (замыкательный аппарат) (рис. 257). Встречаются гениталии самца теттигонийного типа (Горохов, 1984), несущие на верхней поверхности дорсальной складки разнообразные склериты (рис. 258–261). Яйцеклад обычно относительно короткий, более или менее зазубренный и основательно изогнутый кверху (рис. 292), но иногда бывает примитивного облика, т.е. длинным и почти прямым (рис. 293), хотя неизвестно, является ли такой яйцеклад действительно примитивным, или он становится таким вторично. Яйцеклад большинства *Phaneropterinae* хорошо приспособлен к откладке яиц в растительную ткань, но у некоторых форм он может быть в различной степени редуцирован, что предполагает возможность откладки яиц прямо на поверхность почвы или растений. Встречается и яйцекладка в почву.

Внутри *Phaneropterinae* обнаруживается явная неоднородность. Это касается трибы *Odonturini*, представители которой не имеют развитых задних крыльев и заметно обособлены от прочих *Phaneropterinae* формой переднеспинки. Недавно было обнаружено, что у *Odonturini* имеется хорошо выраженная трубчатая придаточная железа в половой системе самок, тогда как у рода *Phaneroptera* A.—Serv. эта железа отсутствует (Подгорная, 1979). Если отсутствие железы свойственно всем *Phaneropterinae*, кроме *Odonturini*, то последнюю трибу, возможно, целесообразно будет считать отдельным подсемейством. Так как эта железа встречается у ряда других подсемейств, наличие ее следует считать примитивной особенностью, что заставляет пересмотреть мнение Бей-Биенко (1954) о наибольшей продвинутой *Odonturini* (= *Barbitistini*). На относительную примитивность этой трибы указывает также наличие не столь крупной, как у других *Phaneropterinae*, акустической стигмы.

ГРУППА 2 ("MECOPODIDAE")

Группа объединяет 2 подсемейства, отличающиеся от других кузнечиков следующим сочетанием признаков. Голова более или менее гипогнатическая или, реже, опистогнатическая. Стернит переднегруди с парой шипов или заметных бугорков. Яйцеклад незазубренный, обычно узкий и не сильно сжатый с боков (рис. 294). Ветви RS в надкрылье отходят от RA; стридуляционный аппарат, если развит, с зеркалом, частично прикрытым склеротизованной складкой (рис. 102–106, 133) на правом надкрылье, и с уплотненной областью вокруг стридуляционной жилки на левом надкрылье. Задние крылья костализованы по типу *Phaneropterinae*. Средняя кишка с характерными червеобразными отделами слепых отростков.

ПОДСЕМЕЙСТВО MECOPODINAE
(MECOPODIDAE BRUNNER =WATTENWYL, 1878)

Весьма разнообразное по наружной морфологии, небогатое видами, но почти везде распространенное подсемейство (в Голарктике только 1 восточноазиатский вид), что наводит на мысль о древности его возникновения. От второго подсемейства группы "Mecopodidae" — Phyllophorinae оно отличается развитым стридуляционным аппаратом и довольно простой формой переднеспинки (без мощного заднего выступа, прикрывающего проксимальную часть крыльев).

Изученные мной представители подсемейства распадаются на 6 весьма обособленных групп. Придавать им ранг подсемейства кажется нецелесообразным, так как это привело бы к слишком большим изменениям уже сложившихся взглядов на систему кузнечиков, хотя их морфологическая обособленность сравнима с обособленностью таких устоявшихся подсемейств, как Saginae, Tympanophorinae, Listroscolidinae, Tettigoniinae, Bradyporinae. Поэтому предлагается рассматривать их как трибы.

Триба Mossulini включает, вероятно, группы Mossulae и Phrictae (Willemse, 1961). Голова гипогнатическая с более или менее узким рострумом между усиками (рис. 44). Переднеспинка обычной формы или чуть седловидная с характерными складками по бокам (рис. 42), нередко с килями, бугорками и выростами. Акустическая стигма небольшая, не прикрытая переднеспинкой (рис. 42). Стерниты среднегруди и заднегруди без выраженных шипов. Крылья развиты или в различной степени редуцированы. Надкрылья с более или менее развитой областью ветвей $MP+CuA_1$, расположенной в боковом поле (рис. 148, 202). Задние крылья полностью прикрываются надкрыльями, довольно широкие, с ветвями RS, отходящими от RA; вершина MA сливается с RS; передняя ветвь $MP+CuA_1$ частично развита или исчезает (рис. 149, 203). В стридуляционном аппарате правого надкрылья обнаружено слияние зеркала со стридуляционной жилкой, которая остается утолщенной (рис. 106). Конечности длинные (лазательные), с многочисленными мелкими шипиками; задние бедра утолщенные (прыгательные); лапки, как у Scamborphyllinae; тимпанальный орган более или менее щелевидный (рис. 227, 228); передние тазики с шипом. Десятый тергит брюшка и эпипрокт самца сходны с таковыми Scamborphyllinae. Генитальная пластинка самца не очень удлиненная, раздвоенная на вершине, с грифельками. Гениталии самца мембранозные, хаглоидного типа, нередко с замыкательным аппаратом, напоминающим таковой некоторых Phaneropterinae и встречающимся и в других трибах Mecopodinae (рис. 262). Яйцеклад узкий, бывает длинным или относительно коротким. Возможно, он приспособлен для откладки яиц в почву или щели растений.

Триба Sexavini отличается от Mossulini несколько конусовидной головой (рис. 48), простой переднеспинкой, надкрыльями с небольшой областью ветвей $MP+CuA_1$ в боковом поле у самок (рис. 152) и в спинном поле у самцов (рис. 153), задними крыльями с начальным этапом формирования костальной лопасти (рис. 154), стридуляционным аппаратом правого надкрылья с характерно изогнутой и не утолщенной 1A в базальной части и с удаленной от нее тонкой стридуляционной жилкой (рис. 104), полущелевидными и щелевидными тимпанальными органами

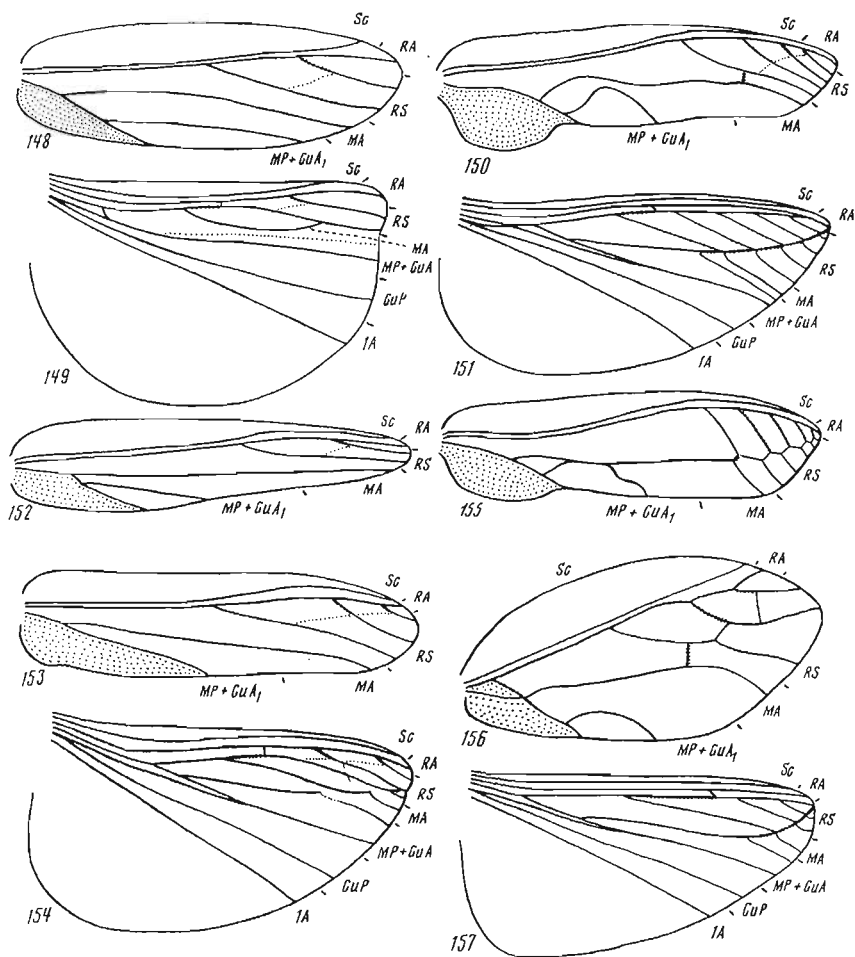


Рис. 148–157. Схема жилкования надкрылья и заднего крыла

148–155 – Mesorodinae: 148, 149 – самка неопределенного рода с о-ва Сулавеси, 150, 151 – самец Mesoroda, 152–154 – Sexava (152 – самка, 153, 154 – самец), 155 – самка Apoedoroda; 156, 157 – самец Hyperhomala (Phyllophorinae). Обозначения, как на рис. 134–147

(рис. 226) и длинной генитальной пластинкой самца с грифельками или без них.

Триба Acridoxenini, которая иногда рассматривается как отдельное подсемейство или даже семейство, наиболее близка к Sexavini по строению стридуляционного аппарата (рис. 105). Отличается гипогнатической головой со сглаженным и довольно широким рострумом между усиками (рис. 45, 46), шипастой переднеспинкой, частично прикрывающей акустическую стигму, укороченными крыльями своеобразного строения (рис. 158, 159), очевидно, имитирующими сухие листья, передними и средними ногами с пластинчатым расширением, непрыгательными задними ногами, открытыми тимпанальными органами, длинной генитальной пластинкой

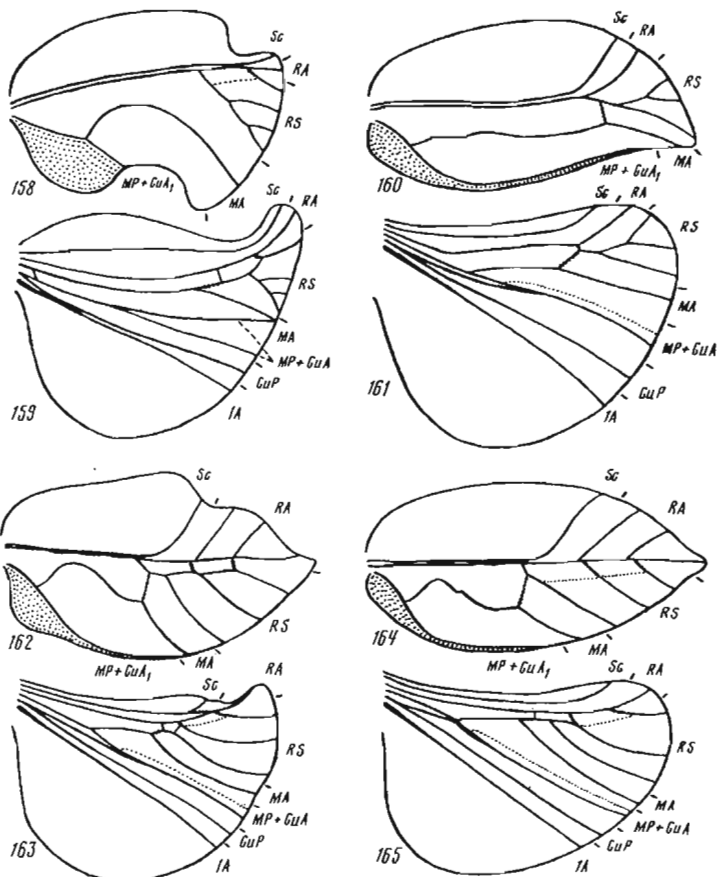


Рис. 158–165. Схема жилкования надкрылья и заднего крыла:

158, 159 – самец *Acridoxena* (Mecorodinae); 160–165 – *Pterochrozinae*: 160, 161 – самка *Cycloptera*, 162, 163 – самец *Tanusia*, 164, 165 – самка *Pterochroza*. Обозначения, как и на рис. 134–147

самца без грифельков и коротким и довольно широким яйцекладом (рис. 295).

Триба *Mecorodini*, вероятно, наиболее продвинутая в подсемействе. Голова гипогнатическая, с широким рострумом между усиками, причем бугорки рострума обычно смыкаются друг с другом (рис. 47). Акустическая стигма среднего размера или крупная, частично прикрыта передне-спинкой (рис. 43). Надкрылье с областью ветвей $MP+CuA_1$, расположенной в боковом поле; эта область малозаметная, характерной формы, иногда частично сливающаяся с MA (рис. 150, 155); у некоторых форм MA и ветви RS связаны между собой заметной зигзагообразной жилкой, что, очевидно, вызвано более полным отражением костализации заднего крыла. Задние крылья с ветвями RS , отходящими от общего основания (возможно, вторичное явление), и развитой костальной лопастью (рис. 151). Стридуляционный аппарат правого надкрылья близок к таковому *Sexavini* и

Acridoxenini, но хорошо отличается своеобразным строением зеркала и изгибом стридуляционной жилки, а также меньшей степенью слияния струн со складкой зеркала (рис. 103). Тимпанальный орган открытый. Ноги и вершина брюшка, как у Mossulini и Sexavini. Интересной особенностью Mecorodini является наличие присоски из стернитов среднегруди и заднегруди, вероятно, помогающей прикрепляться к гладким поверхностям.

Триба Leproscirtini Gorochov, trib.n.

Типовой род — *Leproscirtus* Karsch, 1891.

Отличается гипогнатической головой со слабо расширенным рострумом между усиками, простой с зернистой поверхностью переднеспинкой, прикрывающей небольшие акустические стигмы, сильно укороченными крыльями у самца и атрофированными — у самки, стридуляционным аппаратом правого надкрыля с тонкой стридуляционной жилкой, которая не сливается с зеркалом, и с очень сильно утолщенной 1А в базальной части (рис. 102), открытыми тимпанальными органами, ногами, как у Mossulini, Sexavini и Mecorodini, удлинённой генитальной пластинкой самца с раздвоенной вершиной и крохотными грифельками и довольно длинным и мощным яйцекладом.

К трибе относится лишь типовой род.

Leproscirtini относятся к той же ветви, что и *Mecorodini*, *Acridoxenini* и *Sexavini*, о чем свидетельствует тонкая стридуляционная жилка правого надкрыля, но обособились от этой ветви раньше, так как стридуляционная жилка еще не удалена от 1А.

Триба Ocicatini Gorochov, trib.n.

Типовой род — *Ocica* Walker, 1869.

Триба отличается слабо конусовидной головой с узким рострумом между усиками, простой, но зернистой, переднеспинкой, не прикрывающей небольшую акустическую стигму, склеротизованными надкрыльями с измененным жилкованием (рис. 216), широкими задними крыльями со своеобразной костальной лопастью, в которой вершина MA и ветви RS уподобляются поперечным жилкам, а M, MP и MP+CuA₁ почти полностью сливаются с CuA и CuA₂ (рис. 215), и ногами и вершиной брюшка, как в предыдущей трибе.

Связи *Ocicatini* с другими трибами подсемейства неясны. Главные отличия заключаются в строении крыльев.

ПОДСЕМЕЙСТВО PHYLLOPHORINAE (PHYLLOPHORAE BRUNNER-WATTENWYL, 1898)

Включает несколько родов, распространенных от Юго-Восточной Азии до островов близ Австралии. Характеризуется исчезновением стридуляционного аппарата и характерной переднеспинкой с мощным задним выступом (рис. 50), прикрывающим проксимальную часть надкрылий, а у личинок и все брюшко. Подсемейство морфологически довольно однообразно, что может свидетельствовать о его относительной молодости.

Голова гипогнатическая с широким рострумом между усиками (рис. 49).

Переднеспинка с резкими зазубренными киями по бокам диска. Акустическая стигма среднего размера, частично прикрыта переднеспинкой (рис. 50). Надкрылья широкие, плотные, сходные по строению с таковыми *Mesopodini*; прикрываемая в покое переднеспинкой часть надкрылий более тонкая, прозрачная, одинакового строения у самцов и самок (рис. 156). Задние крылья, как у *Mesopodini* (рис. 157). Конечности в целом короче, чем у *Mesopodinae*, но сходного строения; задние бедра непрыгательные; тимпанальные органы полушелевидные (рис. 225). Стерниты птероторакса и вершина брюшка, как у *Mesopodini*.

Phyllophorinae близки к *Mesopodini*. Может быть, было бы более целесообразным рассматривать *Phyllophorinae* лишь как трибу в *Mesopodinae*. Однако, стремясь внести в классификацию кузнечиковых как можно меньше изменений, я с той или иной натяжкой могу допустить, что такие черты специализации *Phyllophorinae*, как характерное строение переднеспинки, особенно ее важная защитная роль для личинок, в сочетании с полной атрофией стридуляционного аппарата, можно расценивать как свидетельство более высокого уровня дивергенции между *Phyllophorinae* и *Mesopodinae*, чем между трибами *Mesopodinae*.

ГРУППА 3 ("PSEUDOPHYLLIDAE")

Довольно богатая подсемействами группа (5 подсемейств). Раньше часто рассматривалась как одно подсемейство, разбитое на несколько триб. Между пятью из них различия достигают или даже превышают таковые между *Saginae*, *Tympanophorinae*, *Listroscolidinae*, *Tettigoniinae* и *Bradypodinae*. От других кузнечиков "*Pseudophyllidae*" отличаются следующими. Голова обычно опистогнатическая (конусовидная), со сближенными или соприкасающимися крупными антеннальными впадинами. Акустическая стигма маленькая и не прикрытая переднеспинкой. Заднее крыло с костализацией типа *Phanopterinae*. Яйцеклад в 4 подсемействах из 5 с острыми поперечными ребрышками на боковых поверхностях (рис. 296–298). Слепые отростки средней кишки с червеобразными отделами.

ПОДСЕМЕЙСТВО POLYANCISTRINAE (POLYANCISTRINI BRUNNER-WATTENWYL, 1895)

Реликтовое подсемейство, объединяющее несколько неотропических родов. В связи с тем что в моем распоряжении имеются лишь самки рода *Polyancistrus* A.-Serv., для диагноза применяются только те признаки, которые представляются достаточными для выделения подсемейства. Переднеспинка с крупным задним выступом, прикрывающим основания надкрылий (рис. 51). Яйцеклад слабо сжат с боков и довольно узкий, но несет на вершине по характерному поперечному ребрышку с обеих сторон (рис. 296).

Голова почти гипогнатическая (рис. 52), с очень узким рострумом между усиками (усиковые впадины сильно сближены, но не соприкасаются). Стерниты переднегруди и среднегруди с парами шипов. По бокам диска переднеспинки расположены зазубренные кили (рис. 51). В надкрылье и заднем крыле ветви RS отходят от RA. Область ветвей $MP+CuA_1$ надкрылья развита, лежит в боковом поле (рис. 180). MA заднего крыла,

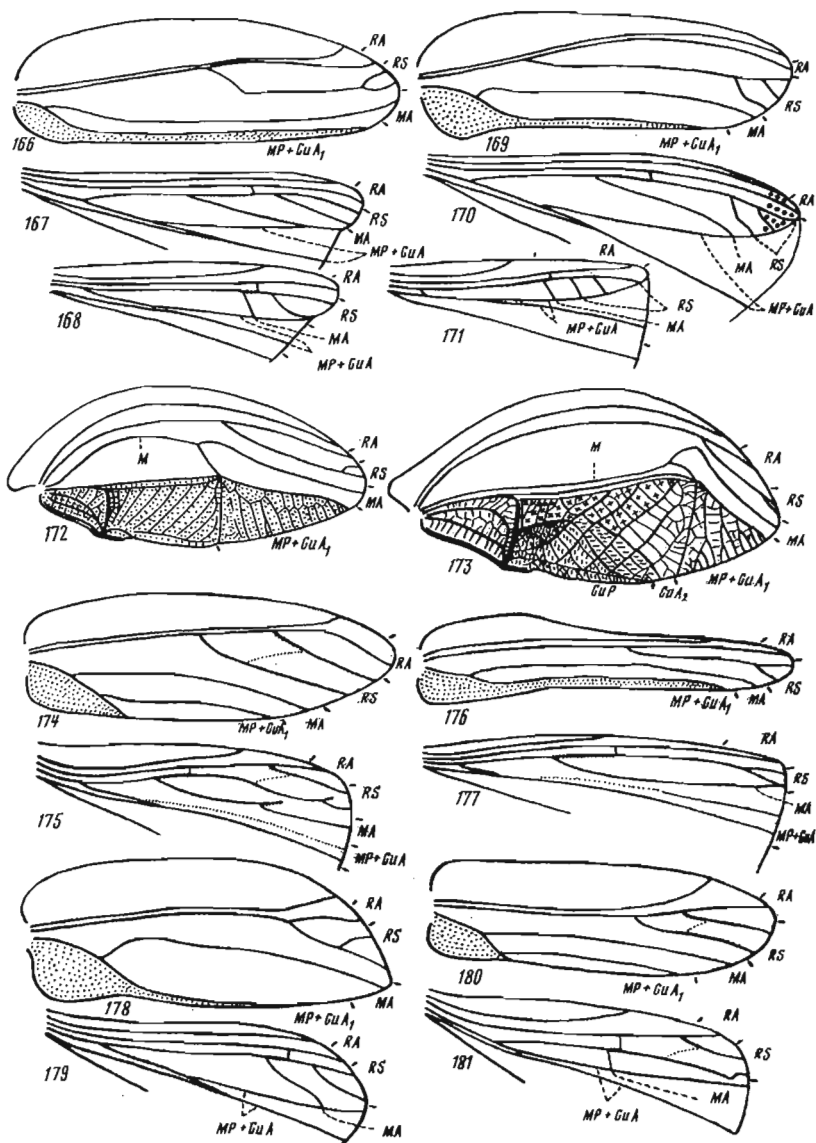


Рис. 166–181. Схема жилкования надкрылья и передней части заднего крыла

166–173 – Pseudophyllinae: 166–168 – самка *Phyllomimus*, 169, 170 – самец *Turhoptera*, 171 – самка *Mioacris*, 172, 173 – самец *Tumranophyllum*; 174–177 – Plemininae 174, 175 – самка *Platyphyllum*, 176, 177 – самец *Championica*; 178, 179 – самец *Wattenwylia* (*Simoderinae*); 180, 181 – самка *Polyancistrus* (*Polyancistrinae*). Обозначения, как на рис. 107–109 и 134–147

вероятно, уподобляется поперечной жилке и сливается с передней ветвью $MP+CuA_1$, но выраженной костальной лопасти не образуется (рис. 181); заднее крыло очень широкое (веерообразное).

Прикрываемая в покое переднеспинкой часть надкрылий, как и у *Phyllophaginae*, более тонкая, прозрачная; у самок в ней можно различить некоторую изогнутость жилок, отдаленно напоминающую стридуляционный аппарат, что могло бы быть следствием маскулинизации, но строение этой области у самца неизвестно. Ноги с шипами на бедрах и голених, длинные и довольно тонкие (лазательные); задние бедра утолщенные (прыгательные); тимпанальный орган шелевидный (рис. 221); передние тазики с шипом; лапки, как у *Scambophyllinae* и "*Mecopodidae*". Строение вершины брюшка самца неизвестно.

Строение надкрылий и яйцеклада указывают на примитивность подсемейства. В то же время имеются некоторые признаки, характерные для продвинутых форм, например шелевидность тимпанальных органов. Она, вероятно, появляется в подсемействе независимо от других "*Pseudophyllidae*".

ПОДСЕМЕЙСТВО PTEROCHROZINAE (PTEROCHROZAE BRUNNER-WATTENWYL, 1895)

Небольшое неотропическое подсемейство, большинство представителей которого являются в наибольшей степени специализированными раздражателями листьев. Главные отличия от прочих "*Pseudophyllidae*" заключаются в следующем. Переднеспинка без крупного заднего выступа, прикрывающего основания крыльев. Задние крылья с характерно выступающей вперед вершиной, с расширяющимся к вершине костальным полем, с редуцированной передней ветвью $MP+CuA_1$ и без костальной лопасти (рис. 161, 163, 165). Яйцеклад узкий, но сильно сжат с боков и загнут кверху; его вершина несет ряд коротких поперечных ребер на верхних створках и множество мелких зубчиков на обеих парах створок (рис. 297). Несомненно, яйцеклад приспособлен для откладки яиц в ткань растений.

Голова слабо конусовидная; усиковые впадины соприкасаются друг с другом наподобие того, что изображено на рис. 54. Переднеспинка простая, без резких килей по бокам диска. Стерниты переднегруди и среднегруди с парами шипов. В надкрылье область ветвей $MP+CuA_1$ очень узкая, лентовидная, расположена в спинном поле; у форм с более примитивным жилкованием RS с ветвями, отходящими от общего основания (рис. 160), у других — ветви RS перемещаются на RA (рис. 164) или встречается промежуточный вариант (рис. 162). Задние крылья широкие, веерообразные; строение RS в той или иной степени отражает таковое в надкрыльях (рис. 161, 163, 165). У *Tanusia* Stål форма надкрылий (с выемкой по переднему краю у вершины) и задних крыльев (с характерно оттянутой вершиной) очень напоминает таковую *Acridoxena* White (рис. 158, 159, 162, 163). Однако это сходство поверхностное, поскольку ствол Sc оканчивается у *Acridoxena* дистальнее выемки в надкрылье и на вершине оттянутой вперед части заднего крыла, а у *Tanusia* — проксимальнее середины выемки в надкрылье и не доходя оттянутой части заднего крыла. Сходство в форме крыльев было приобретено представителями этих родов параллельно. Задние крылья нередко несут глазчатые пятна, которые могут отражаться в виде менее ясных пятен на надкрыльях.

Стридуляционный аппарат правого надкрылья представлен крупным зеркалом, окруженным уплотненной мембраной, несущей в базальной части обособленную от зеркала толстую стридуляционную жилку и несколько менее толстые и сближенные между собой и со стридуляционной жилкой ветви А; струны практически не выражены, в связи с чем трудно выяснить — имело ли место слияние зеркала со струнами или нет (рис. 113). Однако поскольку у некоторых других "Pseudophyllidae" встречаются переходы от очень примитивного стридуляционного аппарата типа *Steirodon* до высокомодифицированного (рис. 107—113), следует полагать, что у *Pterochrozinae* стридуляционный аппарат также прошел стадию слияния зеркала со струнами, как это имело место и в предыдущих группах, и достиг продвинутого состояния самостоятельно. Стридуляционный аппарат левого надкрылья сходного строения, но зеркало значительно меньше.

Ноги с шипами на бедрах и задних голених, длинные и тонкие, лазательные; задние бедра тонкие, непрыгательные; средние голени могут нести пластинчатое расширение; тимпанальный орган шелевидный (рис. 222), как у *Polyancistrinae*, но, скорее всего, шелевидность возникла самостоятельно; передние тазики с шипом; лапки, как у *Polyancistrinae*. Десятый тергит брюшка и эпипрокт самца неспециализированные. Генитальная пластинка самца короткая, без грифельков. Гениталии самца хаглоидные, напоминающие таковые *Scambophyllum*.

По сравнению с *Polyancistrinae* *Pterochrozinae* имеют ряд продвинутых черт: соприкасающиеся усиковые впадины, расположение области ветвей $MP+CuA_1$ в спинном поле, специализированный яйцеклад. Однако отсутствие костальной лопасти и даже слияния MA с передней ветвью $MP+CuA_1$ в заднем крыле указывают на примитивность изученных представителей *Pterochrozinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО SIMODERINAE (SIMODERAE BRUNNER-WATTENWYL, 1895)

Маленькое подсемейство, известное с Мадагаскара. Австралийский род *Mastigapha* Karsch, обычно рассматривающийся в составе этого таксона, не был мной изучен, но особенности жилкования его надкрылий (Brunner-Wattenwyl, 1895: t. 10, fig. 121) заставляют сомневаться в принадлежности его к *Simoderinae*. Отличия *Simoderinae* от других "Pseudophyllidae" следующие. Переднеспинка без крупного заднего выступа. Тимпанальный орган открытый. Яйцеклад широкий, сильно сжатый с боков и слегка загнутый кверху, без поперечных ребер и зубчиков (гладкий); в верхней части основания яйцекада есть характерная пластинчатая вертикальная выпуклость, расположенная между более широкими частями основания яйцекада (рис. 299).

Голова похожа на таковую *Pterochrozinae*. Переднеспинка простая, обычно с мелкозазубренными киями по бокам диска. Стерниты переднегруды с парой шипов, а среднегруды — с парой шиповидных выступов. Надкрылья широкие, с ветвями RS , отходящими от общего основания; область ветвей $MP+CuA_1$ такая же, как у *Pterochrozinae*; MA хорошо выражена и поперечные жилки расположены правильными рядами (рис. 178), тогда как у *Mastigapha* MA , как впрочем и RS , различить труд-

но, а поперечные жилки представляют довольно беспорядочное жилкование. Задние крылья более узкие, чем у предыдущих подсемейств "Pseudophyllidae", не веерообразные, с развитой, хотя и примитивной, костальной лопастью (с передней ветвью $MP+CuA_1$ сливается лишь MA); RS , как в надкрылье (рис. 179).

Стридуляционный аппарат близок к таковому Pterochrozinae, только струны более развиты (рис. 112), хотя развивались эти аппараты в обоих подсемействах почти, несомненно, параллельно. Ноги у изученных экземпляров с шипиками на бедрах и голенях, длинные и тонкие, лазательные; задние бедра тонкие, непрыгательные; передние тазики с шипом; лапки, как у Pterochrozinae. Десятый тергит брюшка и эпипрокт самца неспециализированные. Генитальная пластинка самца короткая, с крохотными грифельками или без них. Гениталии самца хаглоидные, наподобие таковых Scambophyllum. Длина яйцеклада несколько варьирует. Форма яйцеклада и отсутствие режущих ребер и зубцов (рис. 299) указывают на то, что он, скорее всего, предназначен для откладки яиц в щели растений.

Интересно отметить, что Simoderinae имеют ряд общих черт с Pterochrozinae. Надкрылья Simoderinae очень похожи на таковые Cycloptera A.-Serv. (рис. 160, 178), а яйцеклад в обоих подсемействах столь же сильно сжат с боков.

ПОДСЕМЕЙСТВО PSEUDOPHYLLINAE (PSEUDOPHYLLIDAE BURMEISTER, 1838)

Более крупное, эфиопско-индомалайское подсемейство, заходящее на севере в Японию и доходящее на юге до Австралии. К этому подсемейству относятся следующие группы родов, рассматривающиеся Бейером (Beier, 1963) как трибы: Pseudophyllini, Phyllomimini, Cymatomerini и, возможно, Pantecphylini. В делении подсемейства на трибы еще много неясного. Например, Tumoraphyllum Krauss и Typhoptera Kirby, относимые предыдущими авторами к трибам Phyllomimini и Cymatomerini, на самом деле по строению заднего крыла и стридуляционного аппарата обнаруживают больше сходства с Pseudophyllus A.-Serv., чем с Phyllomimus Stål и Cymatomeria Schaum.

От других "Pseudophyllidae" отличаются следующими признаками. Переднеспинка без крупного заднего выступа. Тимпанальный орган иногда открытый, но обычно щелевидный, правда иного строения, чем у ранее рассмотренных подсемейств; его отверстия прикрыты выпуклыми лопастями своеобразной формы, с краем, округло вырезанным в средней части и угловидно выступающим сверху и снизу, причем эти угловидно выступающие участки более или менее прижаты к голени, но не срastаются с ней (рис. 223, 224). Стридуляционный аппарат с зеркалом, которое даже на правом надкрылье перечеркнуто более или менее выраженными дополнительными жилками (рис. 107–109). Яйцеклад похож на таковой Simoderinae, но отличается наличием поперечных ребрышек и обычно еще и зубчиков (рис. 298).

Голова обычно опистогнатическая (конусовидная) (рис. 56), реже слабо конусовидная или почти гипогнатическая; усиковые впадины обычно соприкасаются друг с другом (рис. 54), но иногда с очень узким ростром между ними (рис. 55). Переднеспинка обычно простая (рис. 53),

от очень широкой до весьма узкой (сжатой с боков), нередко с зернистой или грубо скульптурированной поверхностью, иногда с зазубренными краями. Стерниты переднегруди и среднегруди обычно без шипов, но иногда на стерните переднегруди могут присутствовать шиповидные бугорки. Крылья обычно развиты, реже укорочены. Надкрылья с ветвями RS, отходящими от общего основания, причем основание RS может смещаться в проксимальную часть надкрылья; область ветвей $MP+CuA_1$ расположена в спинном поле и имеет вид узкой или довольно широкой ленты, а иногда значительно расширена у самцов (рис. 166, 169); у отдельных форм MA отвечает от M в середине (рис. 172) или даже в дистальной части (рис. 173) надкрылья. Задние крылья сходны по форме и строению с таковыми Simoderinae (рис. 167), но нередко костальная лопасть выражена еще сильнее (все ветви RS сливаются с передней ветвью $MP+CuA_1$) (рис. 170); встречаются формы, у которых MA и даже некоторые ветви RS уподобляются поперечным жилкам (рис. 168, 171); вершина костальной лопасти может уплотняться (рис. 170), как у *Phaneropterinae* (в этом случае вершина задних крыльев не прикрывается надкрыльями).

Стридуляционный аппарат сходного строения в обоих надкрыльях и, как уже отмечалось, с зеркалом, перечеркнутым дополнительными жилками; в наиболее примитивном варианте зеркало не сливается со струнами (рис. 107), но обычно сливается (рис. 108) и даже может теряться в беспорядочном жилковании (рис. 109). На рис. 107–109 и 173 показан последовательный ряд изменений стридуляционного аппарата от примитивного до столь модифицированного, как у *Tumrapophyllum*. У другого вида этого рода уже вообще невозможно выявить элементы примитивного стридуляционного аппарата (рис. 172). Резкое увеличение размеров стридуляционного аппарата сопровождается расширением полей между MA и MP (рис. 109), между M и CuA (рис. 172) и между R и M (рис. 173), которые, очевидно, начинают выполнять функцию дополнительных звукоизлучающих структур. Особо следует отметить стридуляционный аппарат *T. arcifolium* (De Naan), который распространяется практически на все полностью развитое надкрылье, причем надкрылья самца утрачивают одну из основных особенностей отряда – сгиб надкрылья (боковое поле становится частью спинного) (рис. 173). Это можно расценивать как примитивный способ усиления стридуляционного аппарата, встречающийся преимущественно у ископаемых *Hagloidea* и современных *Grylloidea*. Он заключается в резком увеличении звукоизлучающих полей и распространении их почти на все надкрылье, тогда как для *Tettigonioidea* в целом характерна эволюция стридуляционного аппарата в противоположном направлении.

Ноги не очень длинные, обычно с шипами на бедрах и голених; нередко шипы пластинчатые; бедра и голени могут быть тонкими или пластинчато расширенными; задние ноги непрыгательные; лапки сходны с таковыми предыдущих "*Pseudophyllidae*", но часто значительно короче (рис. 240); передние тазики с шипом. Десятый тергит брюшка и эпипрокт самца неспециализированные, но девятый тергит иногда с резко приподнятым и несколько выступающим задним краем, почти прикрывающим десятый тергит. Генитальная пластинка самца более или менее удлинённая, в различной степени раздвоенная на вершине, с грифельками; часто вершина сильно

сужена и вытянута, причем грифельки в этом случае более крупные и сплюснутые, несколько расширяющиеся к вершине. Гениталии самца хаглоидные, иногда с замыкательным аппаратом (рис. 263), или теттиго-ниоидные, причем склерит может возникать на нижней поверхности дорсальной складки (рис. 264). Длина и вооружение яйцеклада несколько варьируют, но хотя бы одна пара небольших поперечных ребер по бокам яйцеклада присутствует.

Строение яйцеклада и задних крыльев указывают на то, что *Pseudophyllinae* и *Simoderinae* ближе друг к другу, чем к *Pterochrozinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО PLEMINIINAE (PLEMINIAE BRUNNER-WATTENWYL, 1895)

Крупнейшее среди "*Pseudophyllidae*" подсемейство. Подавляющее большинство *Pleminiinae* распространено в неотропической области; некоторые представители известны из Неарктики и Африки. Принадлежность африканских форм к подсемейству требует проверки, которую я не могу выполнить в связи с отсутствием материала. К подсемейству относятся следующие группы родов или трибы (sensu Beier, 1963): *Pleminiini*, *Aphractini*, *Platyphyllini*, *Cocconotini*, *Glaphyraspidini*, *Ischnomelini*, *Teleutiini*, *Eucocconotini*, *Leptotettigini*, *Pterophyllini*. Не все эти группы достаточно представлены в исследуемой мной коллекции, поэтому систематическое положение некоторых из них устанавливается провизорно. Например, голова с огромными мандибулами или с длинными выростами на них в целом не характерна для *Pleminiinae*, в связи с чем положение неизученных мной родов *Gnathoclitia* De Haan (рис. 58) и *Dicranostomus* Dohrn (рис. 57) неясно. Неясно и положение мадагаскарского рода *Aspidonotus* Brulle, который описан по личинке, внешне напоминающей таковую *Phyllophaginae*.

От других подсемейств "*Pseudophyllidae*" легко отличается своеобразным строением тимпанального органа, который представлен парой сближенных друг с другом шелевидных отверстий, расположенных на плоском или почти плоском расширении верхней стороны передних голеней, причем края этих отверстий гладкие (без выступов и складок) (рис. 229, 230). Кроме того, переднеспинка без крупного заднего выступа, зеркало стридуляционного аппарата без дополнительных жилок, а яйцеклад, как у *Pseudophyllinae* или *Simoderinae*.

Голова обычно опистогнатическая, реже гипогнатическая; рострум между усиковыми впадинами узкий, с двумя бугорками или относительно сглаженный; усиковые впадины не соприкасаются. Переднеспинка, как у *Pseudophyllinae*, но иногда несет длинные шипы на диске или сплошь усыпана мелкими шипиками. Стерниты переднегруди с парными шипами или бугорками, а среднегруди — иногда лишь с бугорками. Крылья развиты или укорочены. Надкрылья с ветвями RS, отходящими от общего основания (рис. 176) или от RA (рис. 174); область ветвей MP+CuA₁ может быть расположена в боковом (рис. 174) либо в спинном (рис. 176) полях. Задние крылья широкие; в них происходит образование костальной лопасти, но обычно этот процесс еще далеко не завершен — MA и задняя ветвь RS могут сливаться друг с другом (рис. 177) или испытывать тенденцию к этому (рис. 175), но слияния их с передней ветвью MP+CuA₁ не происходит, да и сама эта ветвь может в различной степени редуцироваться

(рис. 175, 177); строение RS заднего крыла, как правило, отражает такое надкрылий.

Стридуляционный аппарат с крупным зеркалом на правом и с более мелким на левом надкрыльях; его строение может быть более или менее примитивно (рис. 110), хотя неясно — происходит ли слияние зеркала со струнами или нет, но чаще большинство структур вокруг зеркала сливаются в склеротизованное кольцо (рис. 111), что является одной из вершин в эволюции стридуляционного аппарата. Ноги по строению сходны с таковыми *Pseudophyllinae*, но задние бедра обычно прыгательные, а у некоторых форм задние голени бывают сильно искривленными. Десятый тергит брюшка и эпипрокт самца могут быть неспециализированными либо, реже, испытывать различные преобразования. Например, эти структуры могут сливаться в единую анальную пластинку, задний край десятого тергита может округло выдаваться назад и прикрывать эпипрокт или нести пару шипов, причем в последнем случае эпипрокт также снабжен парой шипов либо преобразован в мощный дугообразный склерит. Генитальная пластинка самца несколько удлинненная, на вершине раздвоена, с грифельками; иногда грифельки очень крупные (длинные, изогнутые либо уплощенные) или смещенные с вершины на нижнюю поверхность генитальной пластинки.

Гениталии самца обычно хаглоидные; замыкательный аппарат у изученных представителей не обнаружен. Встречаются формы с теттигонидным типом гениталий самца, у которых на верхней поверхности дорсальной складки развиты склериты. У некоторых форм большая часть дорсальной складки превращена в склеротизованную лопасть (рис. 265), т.е. гениталии самца почти гриллоидного типа (Горохов, 1984). Яйцеклад, как уже отмечалось, сходен по строению с таковым *Pseudophyllinae* и *Simoderinae*, обычно вооружен, но встречаются и формы с совершенно гладким яйцекладом. Вариации по длине яйцеклада могут быть значительными.

Plemininae по строению яйцеклада, несомненно, близки *Pseudophyllinae* и *Simoderinae*, но имеют и некоторые примитивные особенности: отсутствие развитой костальной лопасти в заднем крыле, расположение у некоторых форм области ветвей $MP+CuA_1$ надкрылья в боковом поле.

ГРУППА 4 ("TETTIGONIIDAE")

Наиболее богатая подсемействами группа. Большинству подсемейств свойственно характерное строение шелевидного тимпанального органа, в котором развита выпуклая перемычка, отделяющая шель тимпанального органа от расположенного дистальнее шелевидного желобка голени (рис. 232–234). Сходные тимпанальные органы встречаются у "*Mesopodidae*", но перемычка у них несколько вогнутая (рис. 225–228). В некоторых подсемействах этой группы встречаются почти открытые тимпанальные органы (рис. 231) (*Hetrodinae*) или шелевидные, но без перемычки (рис. 235) (*Nedubinae* subfam.n.). Можно предположить, что в разных подсемействах шелевидность тимпанальных органов развивалась параллельно, на основе общей тенденции, но скорее всего имели место вторичные отклонения. Помимо тимпанальных органов, группа характеризуется отсутствием червеобразных отделов слепых отростков средней кишки и довольно разнообразным, но не режущим яйцекладом. Строение стридуля-

ционного аппарата "Tettigoniidae" довольно стабильно; зеркало, вероятно, смыкается со струнами, но сами струны теряются среди дополнительных жилок (рис. 119—132).

ПОДСЕМЕЙСТВО LISTROSCOLIDINAE
(LISTROSCOLIDINAE KARNY, 1912)

Небольшое подсемейство, характерное для Неотропической области. Кузнечики из других регионов земного шара, которых обычно помещают в это подсемейство, нуждаются в проверке их систематической принадлежности. Род *Phisis Stål* и близкие к нему роды не имеют никакого отношения к *Listroscolidinae* и должны быть помещены в *Mesonematinae*.

От других "Tettigoniidae" рассматриваемое подсемейство отличается следующим. Голова в отличие от других "Tettigoniidae" с очень сильно удлинёнными ротовыми частями, особенно мандибулами (рис. 60, 61). Акустическая стигма маленькая и не прикрытая переднеспинкой (рис. 59). Задние крылья довольно широкие, без явной костализации, т.е. проксимальная часть MA, дистальная часть RS и поперечная жилка между ними не выстраиваются в единую продольную жилку (рис. 183, 185). Передние и средние голени и бедра с 2 рядами направленных внутрь длинных шипов; особенно они развиты на передних голених (хватательные шипы). Задняя лапка со слабо развитой подошвенной лопастиной (рис. 241).

Голова гипогнатическая; рострум между усиками узкий, состоит из двух бугорков; мандибулы иногда бывают крючковатыми (рис. 60, 61). Переднеспинка удлинённая; на нижнезаднем крае ее боковых лопастей развита слабая выемка, в которую входит часть акустической стигмы (рис. 59). Стерниты груди с парами шипов или шиповидных бугорков. Крылья развиты или редуцированы. Надкрылья с относительно широкой областью ветвей $MP+CuA_1$ в спинном поле (рис. 182, 184). Передняя ветвь $MP+CuA_1$ в задних крыльях развита (рис. 183) или редуцирована (рис. 185). Ветви RS в надкрыльях и задних крыльях могут отходить от RA. Стридуляционный аппарат типичный для "Tettigoniidae" (рис. 119).

Ноги длинные, лазательные, с шипами на бедрах и голених; задние ноги прыгательные; передние тазики с шипом, а средние и задние — с 2 шиповидными выростами; тимпанальные органы щелевидные, как на рис. 234. Десятый тергит брюшка и эпипрокт самца неспециализированные, либо задний край десятого тергита выдается назад, прикрывая эпипрокт, и несет 2 пальцевидных выступа. Генитальная пластинка самца довольно короткая или несколько удлинённая; ее вершина в различной степени раздвоена, несет грифельки; иногда вершина генитальной пластинки сужена. Гениталии самца хаглоидные; встречается замыкательный аппарат (рис. 267). Яйцеклад обычно длинный и тонкий, незазубренный, слабо сжат с боков, напоминает таковой тех кузнечиков, которые откладывают яйца в почву (не исключена возможность яйцекладки в пазухи листьев) (рис. 300).

Listroscolidinae обладают наиболее примитивными среди "Tettigoniidae" признаками: неокостализованное заднее крыло, маленькая акустическая стигма. Вооружение передних и средних ног указывает на хищный характер питания *Listroscolidinae*.

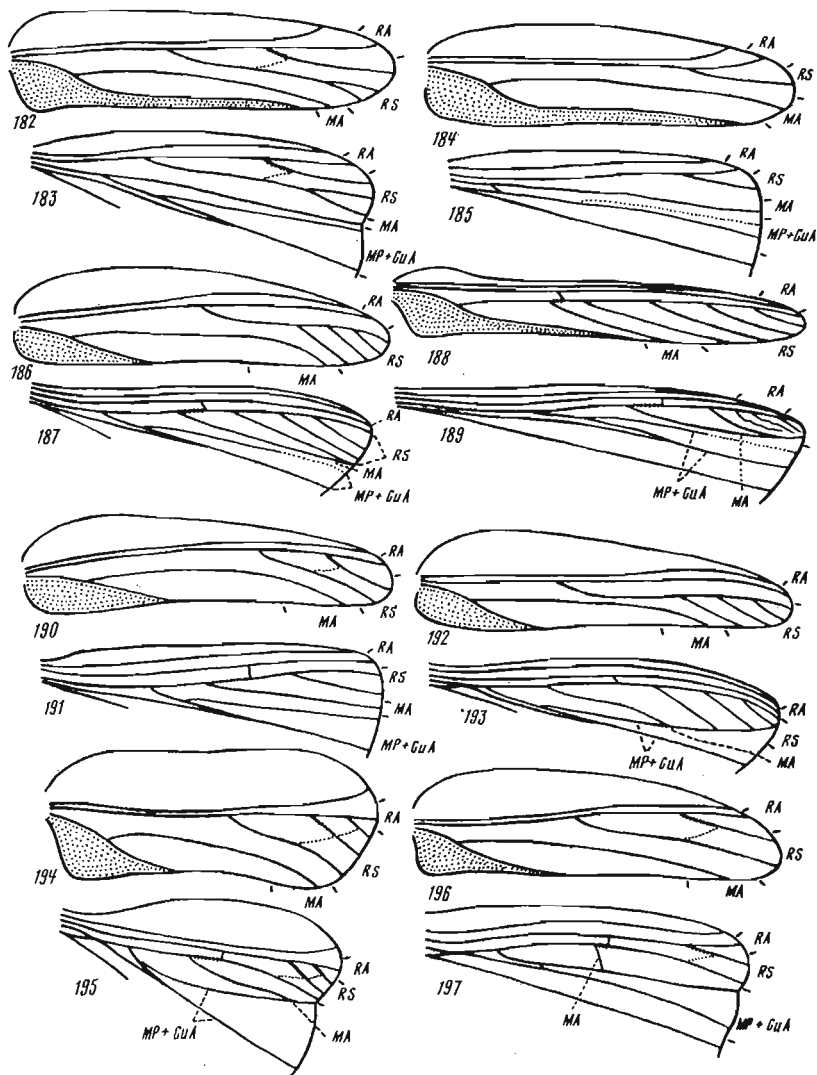


Рис. 182–197. Схема жилкования надкрылья и передней части заднего крыла

182–185 – *Listrosclidinae*: 182, 183 – самец *Monocerophora*, 184, 185 – самка *Listrosclis*; 186–189 – *Saginae*: 186, 187 – самка *Terpandrus*, 188, 189 – самец *Clonia*; 190–197 – *Conocephalinae*: 190, 191 – самка *Odontolakis*, 192, 193 – самка *Copiphora*, 194, 195 – самец *Eumegalodon*, 196, 197 – самец *Salomona*. Обозначения, как на рис. 134–147

ПОДСЕМЕЙСТВО ТУМРАНОФНОРИНАЕ CAUDELL, 1912

Маленькое подсемейство, распространенное от Юго-Восточной Азии до Австралии и Фиджи. Отличительные признаки *Tumranophorinae* следующие. Голова в отличие от других "*Tettigoniidae*" с очень крупными и широко расставленными глазами; вершина рострума расположена на одном уровне с передними краями глаз (рис. 63, 64). Акустическая стигма

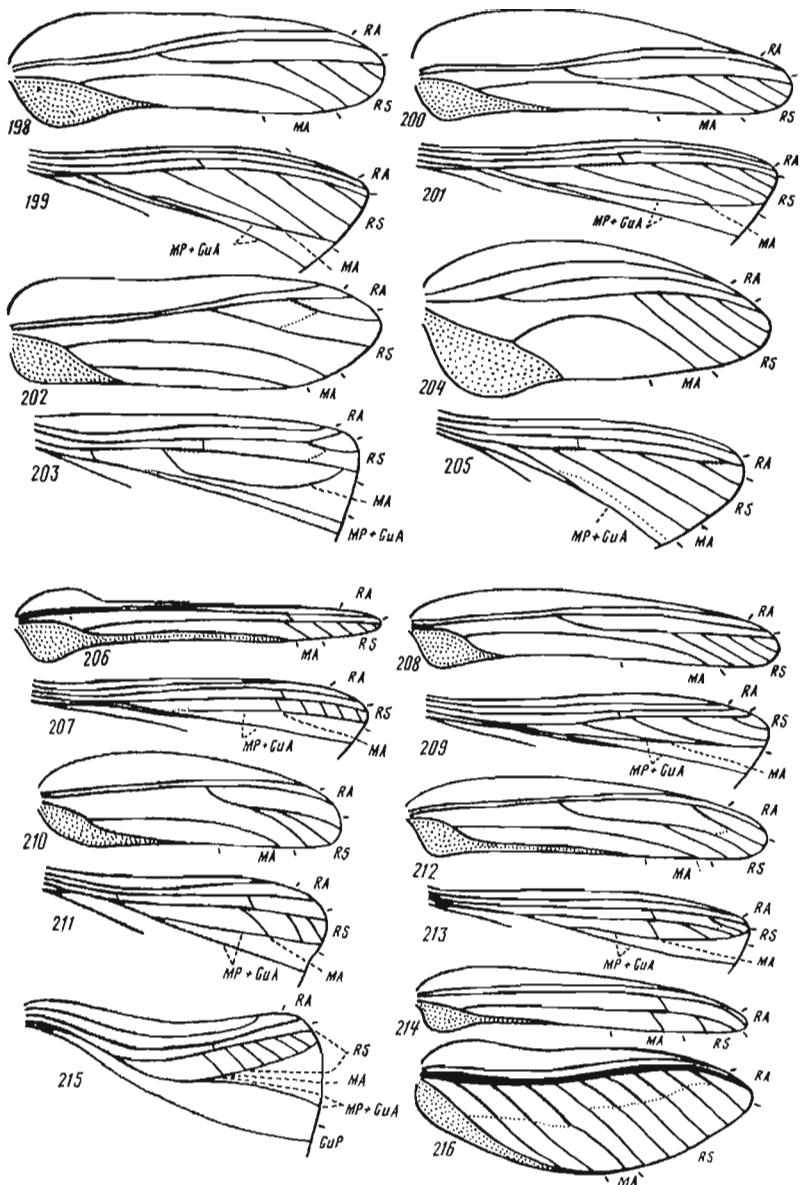


Рис. 198–216. Схема жилкования надкрылья и передней части заднего крыла

198, 199 – самец *Glyphonotus* (*Glyphonotinae*); 200, 201 – самец *Tettigonia* (*Tettigoniinae*); 202, 203 – самка *Albertisiella* (*Mecopodinae*); 204, 205 – самец *Tumpanophora* (по Ragge, 1955) (*Tumpanophorinae*); 206, 207 – самец *Zaprochilus* (*Phasmodinae*); 208–214 – *Meconematinae*: 208, 209 – самец *Phisis*, 210, 211 – самка *Meconema*, 212, 213 – самец *Xiphidiopsis*, 214 – самец *Phlugis*; 215, 216 – самка *Oscica* (*Mecopodinae*). Обозначения, как на рис. 134–147

маленькая и не прикрытая переднеспинкой (рис. 62). Задние крылья довольно узкие, костализованы, но костальная лопасть не развита (рис. 205). Передние и средние голени с 2 рядами хватательных шипов средней длины. Задняя лапка с заметной подошвенной лопастиной (рис. 242).

Голова очень крупная относительно размеров тела, гипогнатическая, спереди почти плоская; рострум между усиками относительно широкий, со слабыми бугорками (рис. 63, 64). Переднеспинка сходна с таковой *Listroscolidinae*, но ее задний край может быть оттянутым и прикрывать основания крыльев (рис. 62). Стерниты груди с парами шиповидных бугорков, но иногда эти бугорки развиты только на переднегруди. Крылья развиты, укорочены или редуцированы. Надкрылье, если полностью развито, с основанием RS, расположенным в проксимальной части надкрылья; ветви RS отходят от общего основания; область ветвей $MP+CuA_1$ очень узкая, исчезающая (рис. 204). Заднее крыло без передней ветви $MP+CuA_1$. Довольно узкая форма заднего крыла в сочетании с многоветвистой занимающей значительную часть крыла RS (рис. 205) указывает на определенные отличия полета *Tumpanophorinae* от полета других кузнечиков с неразвитой костальной лопастью.

Стридуляционный аппарат типичный для "Tettigoniidae", с крупными стридуляционными полями; CuA может редуцироваться (рис. 122). Ноги относительно короткие, с шипами на голених; задние бедра сильно утолщенные, прыгательные; передние тазики с шипом, а средние и задние простые; тимпанальный орган шелевидный, как на рис. 234. Десятый тергит брюшка и эпипрокт самца неспециализированные. Генитальная пластинка самца довольно короткая; вершина ее слегка раздвоена и несет грифельки. Гениталии самца хаглоидные или теттигониоидные (рис. 266). Яйцеклад напоминает таковой *Listroscolidinae*.

Tumpanophorinae, как и *Listroscolidinae*, — примитивное реликтовое подсемейство. Но его представители все же имеют костализованное заднее крыло (состояние более продвинутое, чем у *Listroscolidinae*).

ПОДСЕМЕЙСТВО SAGINAE STÅL, 1874

Небольшое подсемейство, распространенное в Африке, Евразии, Австралии и Северной Америке. В Северной Америке подсемейство представлено родом *Neobarrettia* Rehn., который раньше рассматривали в *Tettigoniinae* или *Listroscolidinae*. У *Neobarrettia* встречается даже характернейшая для *Saginae* поза угрозы с поднятыми вверх передними конечностями (Cohn, 1965). Что касается указания *Saginae* для Южной Америки, то, как справедливо замечает Кеван (Kevan, 1982), этот факт требует проверки.

Отличительные особенности *Saginae* следующие. Акустическая стигма небольшой, средней или крупной величины (рис. 65, 66). Задние крылья довольно узкие, костализованы, с развитой или почти развитой костальной лопастью (рис. 187, 189). Передние и средние бедра и голени с 2 рядами недлинных хватательных шипов (иногда встречаются шипы и на верхней поверхности голених). Задняя лапка с заметно развитой подошвенной лопастиной (рис. 243). Отсутствие вершинных шипов на верхней поверхности задних голених, используемое раньше в качестве основного критерия

для включения тех или иных родов в *Saginae* (Beier, 1972; Rentz, 1979), имеет частное значение. Редукция этих шипов широко распространена в самых разных подсемействах кузнечиков.

Голова от почти гипогнатической до опистогнатической (рис. 67, 68); рострум между усиковыми впадинами узкий, с 2 бугорками; иногда усиковые впадины соприкасаются друг с другом. Переднеспинка может быть довольно простой по форме, с несколько вытянутым назад диском (рис. 66); у ряда форм переднеспинка низкая и длинная, с выемкой на нижнезаднем крае боковых лопастей, в которую входит часть акустической стигмы, и иногда с приподнятым вверх задним краем диска (рис. 65). Акустическая стигма может быть округлой и не прикрытой переднеспинкой (рис. 65) или удлинненной и частично прикрытой боковой лопастью переднеспинки (рис. 66). Стерниты груди с парами шипов. Крылья развиты или редуцированы. Надкрылья с RS и областью ветвей $MP+CuA_1$, как у *Tutranophorinae* (рис. 186); иногда в них отражается костализация заднего крыла (рис. 188). Костальная лопасть заднего крыла почти полностью развита — вершины MA и задней ветви RS сливаются друг с другом, но передняя ветвь $MP+CuA_1$ еще не образует настоящего слияния с ними, хотя обрывается очень близко от MA (рис. 187, 189). У форм с укороченными задними крыльями эти характерные особенности жилкования могут отсутствовать.

Стридуляционный аппарат типичный для "Tettigoniidae"; некоторые вариации наблюдаются в величине и форме зеркала и в расположении жилок базальной части стридуляционного аппарата (рис. 120, 121). Ноги длинные, лазательные, с шипами на бедрах и голенях; задние ноги почти или совсем непрыгательные; передние тазики с шипом, а средние и задние — с 2 в различной степени выраженными шиповидными выростами или бугорками; тимпанальные органы шелевидные, как на рис. 234. Десятый тергит брюшка самца с парой угловидных выступов, почти прикрывающих эпипрокт, либо эти структуры могут сливаться друг с другом в анальную пластинку; встречаются формы с неспециализированными церками самца (явление в целом редкое для семейства). Генитальная пластинка самца, как в двух предыдущих подсемействах, но грифельки могут редуцироваться. Гениталии самца хаглоидные, нередко с замыкательным аппаратом (рис. 285). Яйцеклад, как у *Listroscolidinae*, но обычно мощнее и слегка зазубрен на вершине (рис. 301), варьирует по длине. Для *Saginae* известна только яйцекладка в почву.

ПОДСЕМЕЙСТВО CONOCERPHALINAE (CONOCERPHALIDAE W. KIRBY ET SPENCE, 1826)

Крупное всеветно распространенное подсемейство. Отличительные признаки следующие. Голова в отличие от других "Tettigoniidae" обычно с сильно выступающим верхним бугорком рострума (рис. 70, 73). Задние крылья более или менее узкие, костализованы, с развитой или неразвитой костальной лопастью (рис. 191) и обычно со слившимися на более или менее длинном участке MA и CuA в основании крыла (рис. 193, 195, 197). Задняя лапка со слабо развитой или почти незаметной подошвенной лопастиной (рис. 244, 245). Признаки, отличающие это подсемейство от ближайших, недостаточно надежны. Может быть более четкие отличия

можно найти в строении внутренних органов. Например, у самок *Conocephalinae* отсутствует трубчатая придаточная железа в половой системе, тогда как у *Tettigoniinae* и *Saginae* она развита (Подгорная, 1979).

Изученные представители подсемейства распадаются на 2 группы. Одна из них состоит из нескольких примитивных преимущественно мадагаскарских родов и заслуживает выделения в особую трибу.

Триба Euconchophorini Gorochov, trib.n.

Типовой род — *Euconchophora* Brongniart, 1897.

Голова конусовидная, с острым удлиненным верхним бугорком рострума; усиковые впадины сближенные, но не соприкасающиеся (рис. 70). Только стернит переднегруди с парой шипов. На передней половине плеврита среднегруди развит характерный угловидный выступ. Переднеспинка слегка удлиненная, с неглубокой выемкой на нижнезаднем крае боковых лопасти, в которую входит акустическая стигма небольшой или средней величины (эта стигма не прикрывается переднеспинкой) (рис. 69); иногда переднеспинка длинная, прикрывающая основания крыльев. Крылья развитые или в различной степени редуцированные. Надкрылья с очень узкой областью ветвей $MP+CuA_1$; RS с ветвями, отходящими от RA (рис. 190).

Задние крылья несколько шире, чем у других *Conocephalinae*, с неразвитой костальной лопастью (MA сближена, но не слита с передней ветвью $MP+CuA_1$) и без слияния MA и CuA в основании крыла (рис. 191). Стридуляционный аппарат типичный для "*Tettigoniidae*" (рис. 124) или в случаях с укороченными и спрятанными под переднеспинкой надкрыльями напоминающий таковой *Hetrodinae* (рис. 131). Ноги не очень длинные, с шипами на бедрах и голеньях; задние бедра почти непрыгательные; передние тазики с шипом, а средние и задние — с шипами, бугорками или без них; тимпанальные органы щелевидные, как на рис. 234. Десятый тергит брюшка самца с парой выступов на заднем крае, прикрывающих эпипрокт. Генитальная пластинка самца довольно короткая, в различной степени раздвоенная на вершине, с грифельками. Гениталии самца хаглоидные или теттигиониоидные, причем нередко усажены мелкими щетинковидными шипиками, которые могут группироваться в виде полей (рис. 286). Яйцеклад узкий, слабо сжатый с боков, незазубренный, более или менее прямой или изогнутый сверху. По внешнему виду яйцеклада неясно — откладывают ли *Euconchophorini* яйца в почву или в щели растений.

К трибе относятся, кроме типового рода, *Odontolakis* Redtenbacher, 1891, *Colossopus* Saussure, 1899, *Oncodopus* Brongniart, 1897, *Amblylakis* Redtenbacher, 1891 и, возможно, некоторые другие мадагаскарские роды.

Вторая группа характеризуется слиянием на более или менее длинном участке MA и CuA в основании заднего крыла (рис. 193, 195, 197). К этой группе относятся такие разные роды, как *Conocephalus* Thunb. *Copiphora* A.-Serv., *Agraecia* A.-Serv., *Coniungoptera* Rentz et Gurn. и *Hexacentrus* A.-Serv. По-видимому, эти роды синапоморфны по этому признаку. В эту группу входит подавляющее большинство *Conocephalinae*. Морфологическое разнообразие ее значительно выше, чем у *Euconchophorini*, но с делением ее на трибы еще не все ясно.

Голова от почти гипогнатической (рис. 75) до резко конусовидной (рис. 73); верхний бугорок рострума может быть не очень выступающим

или в виде разнообразной по форме структуры; нижний бугорок рострума может быть шиповидным или редуцироваться; иногда эти бугорки могут смыкаться друг с другом (рис. 74); рострум между усиками бывает очень узким или довольно широким; иногда лицевая часть головы несколько уплощенная и расширенная, с рядом бугорков по бокам (рис. 72). Стерниты груди, как у *Eusonchophorini*, реже с парами шипов также на среднегруди и заднегруди. Плевриты без заметных выступов. Передне-спинка от короткой до удлинненной, реже, с выступающим задним краем диска, иногда с шипами и выростами. Акустическая стигма небольшая, средней величины или крупная, иногда почти не прикрываемая передне-спинкой; нередко передне-спинка имеет особую более или менее отогнутую в сторону лопасть, которая частично прикрывает стигму; у многих форм передне-спинка без таких лопастей, но способна полностью прикрывать стигму (рис. 71). Надкрылья, как у *Eusonchophorini* (рис. 194, 196), но нередко с примитивной RS (рис. 192). Задние крылья несколько уже, чем у *Eusonchophorini*; костальная лопасть их слабо (рис. 195) или хорошо (рис. 193) развита; MA может уподобляться поперечной жилке (рис. 197); строение RS соответствует таковому надкрылья.

Стридуляционный аппарат в целом мало отличается от такового *Eusonchophorini*. Наблюдаются в основном вариации в строении базальной части, форме и величине зеркала (рис. 125–127). Иногда стридуляционный аппарат левого надкрылья скрыт вторичным архедиктием (кроме стридуляционной жилки). Ноги, как у *Eusonchophorini*, но задние бедра обычно прыгательные, передние и средние голени иногда с длинными хватательными шипами, а шипы на бедрах могут отсутствовать. Десятый тергит брюшка, эпипрокт, генитальная пластинка и гениталии самца сходны с таковыми *Eusonchophorini* (рис. 287–289). Яйцеклад бывает довольно сильно сжат с боков, узкий или пластинчато расширенный, прямой или изогнутый, от очень длинного до весьма короткого (рис. 302, 303). По-видимому, он приспособлен к яйцекладке в щели растений, например в пазухи листьев.

Coposcephalinae в целом близки к *Saginae*. У них встречается хищничество, хотя распространена и фитофагия. Развитие костальной лопасти задних крыльев в обоих подсемействах, видимо, шло отчасти параллельно, но у всех изученных мной *Saginae* она уже появилась или почти появилась, а у *Coposcephalinae* представлена вся цепь преобразований – от отсутствия лопасти до ее полного развития.

ПОДСЕМЕЙСТВО GLYPHONOTINAE TARBINSKY, 1932

Это подсемейство включает лишь 1 род – *Glyphonotus* Redt., распространенный в Средней Азии и Казахстане. Он отличается от других "Tettigoniidae" следующим сочетанием признаков. Голова гипогнатическая, с узким рострумом между усиками, на котором хорошо развит только верхний бугорок. Передне-спинка с боковыми мелкозазубренными килиями в задней части и приподнятым угловидным задним краем диска, частично прикрывает более или менее крупную акустическую стигму (рис. 76). Стерниты груди с парами шипов. Крылья развиты или укорочены. Надкрылья с очень узкой областью ветвей $MP+CuA_1$; RS с ветвями, отходящими от общего основания (рис. 198). Задние крылья узкие, костализованы, с раз-

витой костальной лопастью и с обособленными или у самца только соприкасающимися в одной точке MA и CuA в основании крыла (рис. 199). Стридуляционный аппарат, как на рис. 123. Ноги длинные и тонкие, лазательные, с шипами на бедрах и голенях; задние бедра тонкие, непрыгательные; передние тазики с шипом, а средние и задние — с 2 в различной степени развитыми шиповидными бугорками; тимпанальный орган шелевидный, как на рис. 234; задняя лапка с почти полностью редуцированной подошвенной лопастиной (рис. 246). Десятый тергит брюшка самца сливается с эпипроктом в анальную пластинку. Генитальная пластинка самца слабо удлинненная; вершина ее несколько раздвоена, с грифельками. Гениталии самца примитивного теттигониоидного типа, со слабо склеротизованными выростами на верхней поверхности дорсальной складки (рис. 268). Яйцеклад длинный, как у *Saginae*, но не зазубренный (рис. 304), приспособлен для откладки яиц в почву.

Glyphonotinae обнаруживают сходство и с *Saginae*, и с *Conosephalinae*, но отличаются от них редукцией подошвенной лопастиной задних лапок, а от первых, кроме того, растительностью. Очевидно, это подсемейство наиболее близко к *Conosephalinae*, у которых процесс редукции подошвенной лопастиной уже начался и встречается растительность. Кроме того, основные отличия современных *Conosephalinae* (крупная величина верхнего бугорка рострума и слияние участков MA и CuA в заднем крыле) у первых *Conosephalinae*, вероятно, отсутствовали. Но развитие костальной лопасти *Glyphonotinae*, даже если они произошли от примитивных *Conosephalinae*, должно было происходить независимо.

ПОДСЕМЕЙСТВО HETRODINAE (HETRODIDAE BRUNNER-WATTENWYL, 1878)

Небольшое подсемейство, распространенное в Африке и Юго-Западной Азии. В отличие от других "*Tettigoniidae*" обладают толстым телом, головой без выдающегося рострума, но с шиликом или бугорком между широко расставленными усиковыми впадинами, которые расположены заметно ниже глаз (рис. 78, 79). Кроме того, отличаются крупной шипастой переднеспинкой с оттянутым задним краем, полностью прикрывающим крылья (рис. 77), от которых остаются только сильно укороченные (у самцов) или почти редуцированные (у самок) надкрылья, стридуляционным аппаратом с редуцированными многими элементами строения, в том числе зеркалом (рис. 131), непрыгательными задними ногами с почти полностью редуцированной подошвенной лопастиной задних лапок (рис. 247) и не прикрытой переднеспинкой небольшой или средней величины акустической стигмой (рис. 77).

Подсемейство распадается на 2 четкие группы, которые следует рассматривать как трибы. Более примитивной является триба *Hetrodini*, к которой относится род *Hetrodes* F.-W., обладающий относительно открытыми тимпанальными органами (рис. 231), неспециализированными десятым тергитом и эпипроктом самца, короткой и широкой генитальной пластинкой самца с почти полностью редуцированными грифельками, теттигониоидными гениталиями самца с мелкими шетинковидными шипиками (рис. 290) и длинным яйцекладом, несколько напоминающим таковой *Saginae* и служащим для откладки яиц в почву.

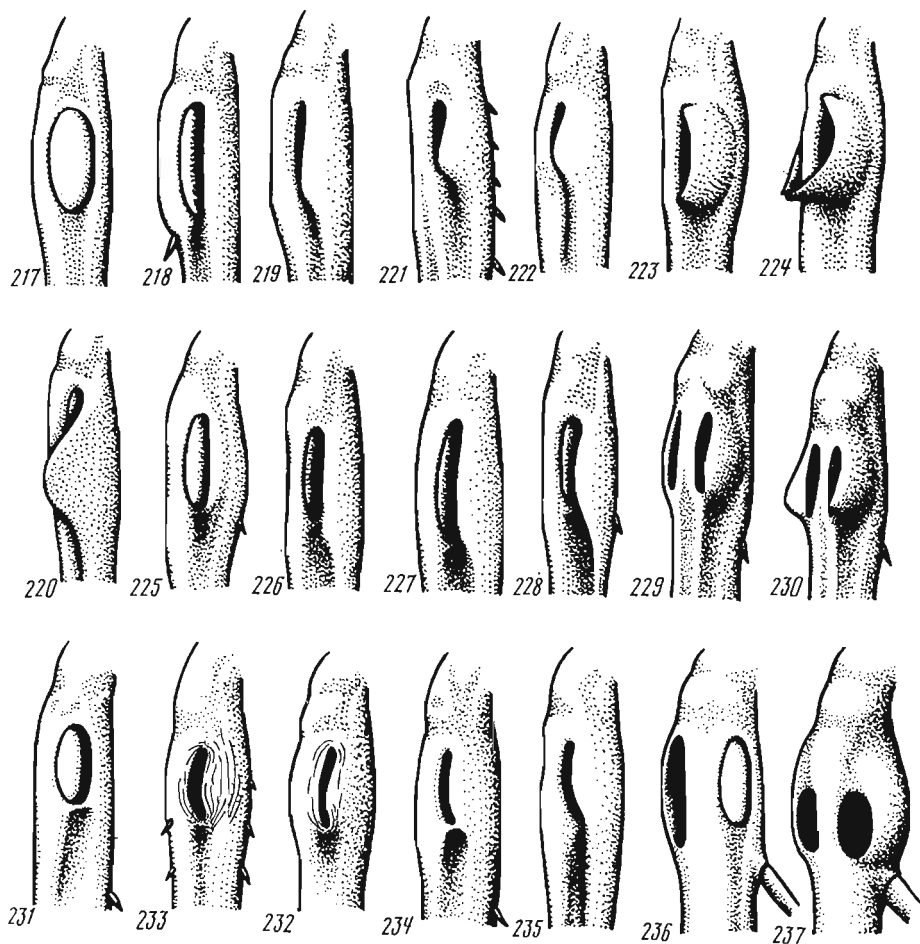


Рис. 217—237. Тимпанальный орган

217—220 — Phaneropterinae: 217 — *Odontura*, 218 — *Diogena*, 219 — *Tylopsis*, 220 — *Zeuneria*; 221 — *Polyancistrus* (*Polyancistrinae*); 222 — *Pterochroza* (*Pterochrozinae*); 223, 224 — *Pseudophyllinae*; 223 — *Mustius*, 224 — *Tympanophyllum*; 225 — *Phyllophora* (*Phyllophorinae*); 226—228 — *Mesopodinae*: 226 — *Sexava*, 227 — *Albertisiella*, 228 — неопределенный род с о. Сулавеси; 229, 230 — *Pleminiinae*: 229 — *Pleminia*, 230 — *Championica*; 231, 232 — *Hetrodinae*: 231 — *Hetrodes*, 232 — *Anepisceptus*; 233, 234 — *Bradyporinae*: 233 — *Deracantha*, 234 — *Ephippiger*; 235 — *Neduba* (*Nedubinae*); 236, 237 — *Meconematinae*: 236 — *Euanisous*, 237 — *Phisis*

Триба Eugastrini Gorochov, trib.n.

Типовой род — *Eugaster* Audinet-Serville, 1839.

От *Hetrodini* отличается полушелевидными или шелевидными тимпанальными органами (рис. 232), неспециализированными церками самца, генитальной пластинкой самца без следов грифельков, гениталиями самца хаглоидного типа и коротким, своеобразно устроенным яйцекладом, характер действия которого при откладке яиц в почву, вероятно, аналогичен таковому саранчовых (рис. 307).

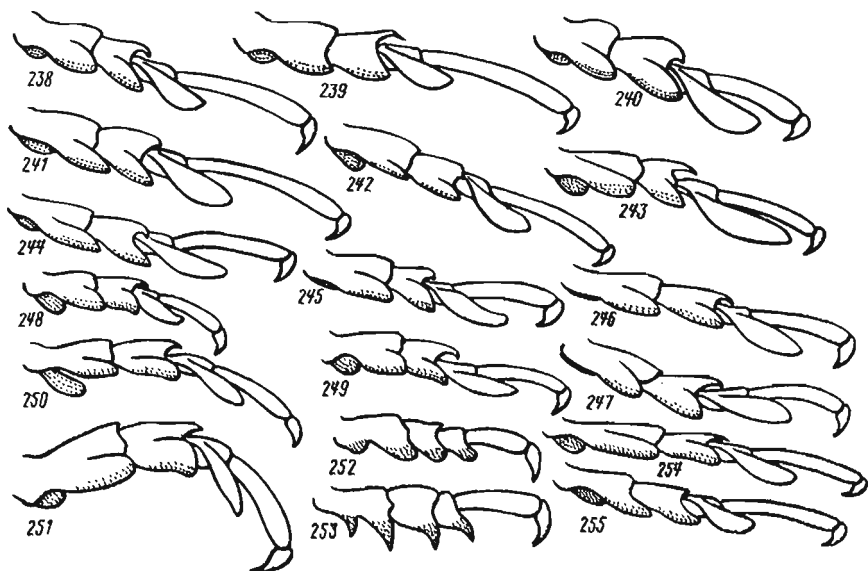


Рис. 238–255. Задняя лапка сбоку, схематично

238 – *Scambophyllum* (Scambophyllinae); 239 – *Holochlora* (Phaneropterinae); 240 – *Callimenellus* (Pseudophyllinae); 241 – *Listroscellis* (Listroscellidinae); 242 – *Mortoniellus* (Gympanophorinae); 243 – *Saga* (Saginae); 244, 245 – Conocephalinae: 244 – *Odontolakis*, 245 – *Oncodopus*; 246 – *Glyphonotus* (Glyphonotinae); 247 – *Hetrodes* (Hetrodinae); 248, 249 – Tettigoninae: 248 – *Onconotus*, 249 – *Tettigonia*; 250 – *Neduba* (Nedubinae); 251–253 – Bradyporinae: 251 – *Pycnogaster*, 252 – *Deracantha*, 253 – *Damalacantha*; 254 – *Zaprochilus* (Phasmodinae); 255 – *Phlugis* (Meconematinae)

К трибе, кроме типового рода, относятся *Acanthoplus* Stål, 1873, *Gymproctus* Karsch, 1887, *Anerisceptus* Fieber, 1853, и, вероятно, многие другие роды.

Близость Hetrodinae к Conocephalinae подтверждается наличием сходного стридуляционного аппарата у форм, скрывающих его под переднеспинкой (*Oncodorus* Brongn.), хотя это и следствие параллелизма. Но еще больше сближаются Hetrodinae с Glyphonotinae почти полностью редуцированной подошвенной лопастиной задних лапок (рис. 246, 247) и растительностью.

ПОДСЕМЕЙСТВО NEDUBINAE GOROSHOV, SUBFAM.N.

Типовой род – *Neduba* Walker, 1869.

Голова гипогнатическая или слегка конусовидная, со смыкающимися друг с другом бугорками рострума, которые, однако, могут быть и несколько обособленными; рострум между усиками широкий или довольно узкий. Стерниты груди с шипами только на переднегруди или без шипов. Переднеспинка короткая или удлинненная, нередко с сильно выступающим задним краем диска, прикрывающим крылья. Акустическая стигма у изученных родов средней или крупной величины, частично прикрытая переднеспинкой. Крылья развиты или в различной степени редуцированы. Надкрылья с ветвями RS, отходящими от общего основания; область

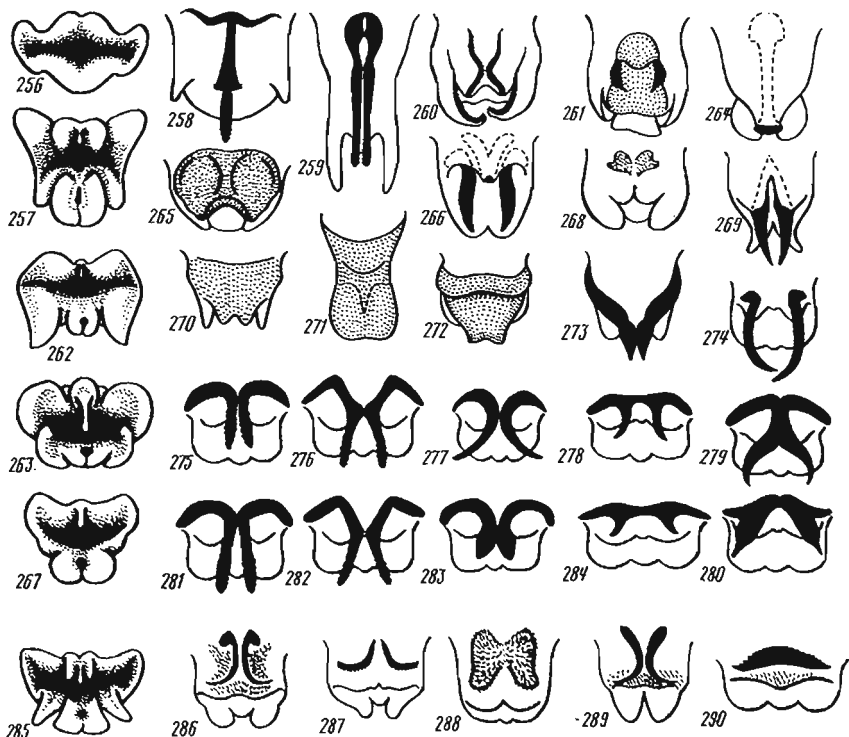


Рис. 256–290. Гениталии самца сзади (256, 257, 262, 263, 267, 285 – дорсальная и вентральная складки раздвинуты) и сверху (остальные; черным обозначены склериты, точками – слабо склеротизованные участки, пунктиром – контуры прикрытых сверху склеритов), схематично

256 – Scambophyllum (Scambophyllinae); 257–261 – Phaneropterinae: 257 – *Psyra*, 258 – *Letana*, 259 – *Hemellmaea*, 260 – *Mirollia*, 261 – *Scudderia*; 262 – *Acridoxena* (Mecopodinae); 263, 264 – Pseudophyllinae: 263 – *Pseudophyllus*, 264 – *Sathrophylla*; 265 – *Idiarthron* (Pleminiinae); 266 – *Mortoniellus* (Tympanophorinae); 267 – *Listrosceles* (Listrosceleidinae); 268 – *Glyphonotus* (Glyphonotinae); 269 – *Neduba* (Nedubinae); 270–274 – Meconematinae: 270 – *Phlugis*, 271 – *Euanisous*, 272–273 – *Xiphidiopsis*, 274 – *Meconema*; 275–280 – Tettigoninae: 275 – *Ceraeocercus*, 276 – *Onconotus*, 277 – *Bergiola*, 278 – *Cyrtophyllicus*, 279 – *Calopterusa*, 280 – *Amphiestris*; 281–284 – Bradyporinae: 281 – *Ephippiger*, 282 – *Deracantha*, 283 – *Pycnogaster*, 284 – *Bradyporus*; 285 – *Clonia* (Saginae); 286–289 – Conocephalinae: 286 – *Odontolakis*, 287 – *Conocephalus*, 288 – *Ruspolla*, 289 – *Macroxlphus*; 290 – *Hetrodes* (Hetrodinae)

ветвей $MP+CuA_1$ не очень узкая. Строение задних крыльев неизвестно. Стридуляционный аппарат типичный для "Tettigonidae", но нередко с редуцированной CuA и $1A$ в базальной части (рис. 132). Ноги недлинные, или длинные только задние ноги; вооружение ног в виде шипов на бедрах и голених, либо почти только на голених; задние ноги прыгательные; задние лапки с крупными или очень крупными подошвенными лопастинками (рис. 250); тимпанальные органы полушелевидные или шелевидные, но без характерной выпуклой перемычки, отделяющей щель тимпанального органа от расположенного дистальнее шелевидного желобка голени (рис. 235). Десятый тергит брюшка и эпипрокт самца неспециализирован-

ные или сросшиеся в анальную пластинку. Парапрокты самца обычно сильно удлинённые, нередко с крючками (это явление не обнаружено у других кузнечиков), а церки иногда неспециализированные. Генитальная пластинка самца удлинённая; иногда ее вершина узкая, длинная и загнута вверх; грифельки маленькие или отсутствуют. Гениталии самца хаглоидные или теттигониоидные (рис. 269), нередко с мелкими шетинковидными шипиками. Яйцеклад, как у *Glyphonotinae*, но с довольно крупными зубчиками (рис. 305).

К подсемейству, кроме типового рода, относятся *Aglaothorax* Caudell, 1907, *Platydecticus* Chopard, 1951, *Xyrdectes* Rentz et Gurney, 1985, *Falcdectes* Rentz et Gurney, 1985, и, возможно, *Calodectes* Rentz et Gurney, 1985. Все эти роды американские. Систематическое положение австралийских родов, относимых к *Tettigoniinae* и сближаемых с некоторыми из перечисленных родов (Rentz, Gurney, 1985), нуждается в выяснении.

Nedubinae близки к *Saginae* и *Conocephalinae*. С первыми их сближает строение задних лапок. Но еще сильнее они сближаются по строению гениталий самца со вторыми. Отличается же новое подсемейство от прочих "*Tettigoniidae*" своеобразным строением тимпанальных органов.

ПОДСЕМЕЙСТВО TETTIGONIINAE (TETTIGONIAE STOLL, 1788)

Крупное подсемейство, объединяющее преимущественно голарктических кузнечиков. Некоторые *Tettigoniinae* заходят в эфиопскую область. Что касается систематического положения австралийских представителей, то, как уже отмечалось, оно требует проверки. К подсемейству относятся группы, нередко рассматривающиеся как трибы или подсемейства *Tettigoniini*, *Decticini* и *Opconotini*.

От рассматривавшихся выше "*Tettigoniidae*" они отличаются следующим. Голова обычно со смыкающимися друг с другом бугорками рострума (рис. 82). Акустическая стигма средней величины или крупная, частично или незначительно прикрывается переднеспинкой (рис. 80). Надкрылья с ветвями RS, отходящими от общего основания (рис. 200). Задние крылья узкие, костализованы, с развитой костальной лопастью и с обособленными или у самца только соприкасающимися в одной точке MA и CuA в основании крыла (рис. 201). Задняя лапка с заметной или крупной подошвенной лопастью (рис. 248, 249). Гениталии самца всегда теттигониоидного типа, с парой изогнутых склеритов (титилляторов) на верхней поверхности дорсальной складки, которые могут в той или иной степени сливаться друг с другом, но без мелких шетинковидных шипиков (рис. 275–280).

Голова гипогнатическая или слегка конусовидная; усиковые впадины обычно широко расставлены, реже сближены (рис. 81, 83), но не соприкасающиеся; иногда остается лишь верхний бугорок рострума. Пара шипов имеется лишь на стерните переднегруди, но нередко и она не развита. Переднеспинка бывает короткой или удлинённой, иногда с выступающей задней частью; у некоторых форм переднеспинка скульптурированная, с киями по бокам диска, с шипиками по заднему краю и вдоль килей. Надкрылья, задние крылья и стридуляционный аппарат, как у *Glyphonotinae* (рис. 128), но строение последнего незначительно варьирует и, кроме того, встречаются

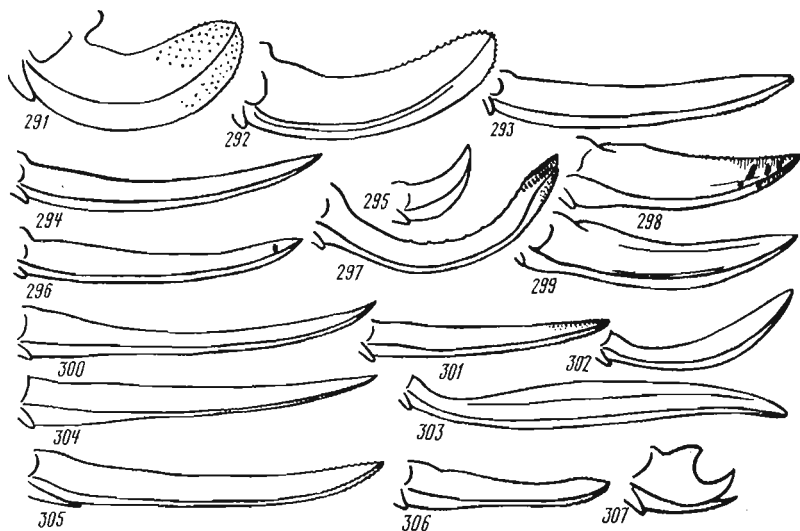


Рис. 291–307. Яйцеклад сбоку, схематично

291 – *Scamborphyllum* (*Scamborphyllinae*); 292, 293 – *Phaneropterinae*: 292 – *Isophya*, 293 – неопределенный род с Мадагаскара; 294, 295 – *Mecopodinae*: 294 – *Mecopoda*, 295 – *Acridoxena*; 296 – *Polyancistrus* (*Polyancistrinae*); 297 – *Pterochroza* (*Pterochrozinae*); 298 – *Phyllomimus* (*Pseudophyllinae*); 299 – *Lonchitophyllum* (*Simoderinae*); 300 – *Listroscelis* (*Listroscelidinae*); 301 – *Clonia* (*Saginae*); 302, 303 – *Conocephalinae*: 302 – *Agraecia*, 303 – *Eumegalodon*; 304 – *Glyphonotus* (*Glyphonotinae*); 305 – *Aglaothorax* (*Nedubinae*); 306 – *Bergiola* (*Tettigoniinae*); 307 – *Eugaster* (*Hetrodinae*)

формы с редуцированным стридуляционным аппаратом, короткокрылые и даже бескрылые. Передние и средние ноги недлинные; задние ноги обычно длинные и прыгательные, но встречаются формы с лазательными ногами, у которых задние ноги почти непрыгательные; иногда задние ноги относительно короткие; вооружение ног в целом, как у *Nedubinae*; тимпанальные органы шелевидные, как на рис. 234. Десятый тергит брюшка, эпипрокт и генитальная пластинка самца, как у *Conocephalinae*. Основные типы строения титилляторов изображены на рис. 275–280. Яйцеклад большинства, как у *Glyphonotinae*, но бывает короче, изогнутым, и даже слегка зазубренным на вершине (рис. 306), приспособлен для откладки яиц в почву или в узлы кушения злаков.

ПОДСЕМЕЙСТВО BRADYPORINAE (BRADYPORIDAE BURMEISTER, 1838)

Небольшое палеарктическое подсемейство, характерное для Средиземноморья и аридных регионов. В это подсемейство в качестве гриб включены *Bradyporini*, *Ephippigerini* и *Zichyini* (= *Deracanthini*). Род *Rucnogaster* Graells настолько близок к роду *Bradyporus* Charp., что его следует поместить в трибу *Bradyporini*.

От всех "*Tettigoniidae*" отличается развитым стридуляционным аппаратом у самцов и самок, а также характерной формой переднеспинки, которая сильно вытянута назад и полностью прикрывает укороченные

надкрылья, причем задние части боковых лопастей переднеспинки очень широкие (рис. 84–86).

Голова, почти как у *Hetrodinae*, но без шиповидного бугорка (рострум и его бугорки сглаженные) (рис. 87, 88). Переднеспинка бывает седловидная, с килями по бокам диска, с шипами и другой скульптурой. Акустическая стигма маленькая, небольшая или средней величины, не прикрытая, слегка прикрытая или полностью прикрытая переднеспинкой (рис. 84–86). Надкрылья укороченные. Задние крылья редуцированы. Стридуляционный аппарат с редуцированной *SuA* и зеркалом, смыкающимся со стридуляционной жилкой; зеркало самца развито лучше, чем у самки (рис. 129, 130). Самки *Bradyporinae* практически не стридулируют. Их стридуляционный аппарат, вероятно, приобретен вследствие маскулинизации. Ноги с шипами на голеньях и, реже, на бедрах, более или менее длинные, лазательные, иногда короткие и массивные; задние ноги непрыгательные; тимпанальные органы шелевидные (рис. 233, 234); задняя лапка с пульвиллами и бороздками по бокам первых двух члеников и с небольшой подошвенной лопастиной (рис. 251), но иногда пульвиллы и подошвенная лопастиная превращаются в округлые или шиповидные выросты, а бороздки исчезают (рис. 252, 253). Десятый тергит и эпипрокт самца обычно неспециализированные. Генитальная пластинка самца короткая и широкая, на вершине выемчатая, с грифельками или без них. Гениталии самца, как у *Tettigoniinae* (рис. 281–284). Сходство и параллелизмы в строении гениталий обусловлены близким родством этих двух подсемейств. Яйцеклад, как у *Glyphonotinae*, нередко изогнут вверх, реже короткий и зазубренный на вершине, приспособлен для яйцекладки в почву или в узлы кушения злаков.

Строение гениталий самца указывает на близкое родство *Bradyporinae* с *Tettigoniinae*. В свою очередь, эти два подсемейства обнаруживают близость с *Nedubinae*, на что указывают сходство в строении головы и близкий габитус *Nedubinae* и *Tettigoniinae*.

ГРУППА 5 ("MECONEMATIDAE")

Объединяет 2 подсемейства. "*Meconematidae*" небольшие или мелкие кузнечики с открытыми или своеобразно видоизмененными (рис. 236, 237) тимпанальными органами. Строение средней кишки и яйцеклада в целом напоминает "*Tettigoniidae*". Близко в этих группах и строение стридуляционного аппарата, но в нем характерны 2 детали: стридуляционная жилка сливается в основании и в дистальной части с *1A* и почти все поля стридуляционного аппарата являются звукоизлучающими мембранами.

ПОДСЕМЕЙСТВО PHASMODINAE CAUDELL, 1912

В это маленькое подсемейство были недавно вновь объединены два австралийских рода: *Phasmodes* Westw. и *Zaprochilus* Caud. (Key, 1974). Эта точка зрения была поддержана Ренцем (Rentz, 1979) и Кеваном (Kevan, 1982). Мне удалось изучить только 2 неполностью сохранившихся экземпляра рода *Zaprochilus*. Поэтому при описании подсемейства и уточнении его родственных связей приходилось практически пренебрегать родом *Phasmodes*.

Тело палочковидное. Голова прогнатическая, с узким рострумом между усиками и слабо выраженными бугорками на нем (рис. 90). Стерниты груди без шипов и бугорков. Переднеспинка длинная, полутрубчатая, с низкими боковыми лопастями. Акустическая стигма небольшая и не прикрытая переднеспинкой (рис. 89). Крылья развиты или отсутствуют. Надкрылья узкие, с небольшим костальным полем; RS с ветвями, отходящими от общего основания; область ветвей $MP+CuA_1$ развита, лентовидная, расположена в спинном поле; в надкрыльях наблюдается отражение костализации задних крыльев (рис. 206). Задние крылья костализованы, узкие, с развитой костальной лопастью, в которой вершина MA и ветви RS уподобляются поперечным жилкам; M, MP и основание ствола $MP+CuA_1$ не сливаются с CuA и основанием CuA_2 (рис. 207). Стридуляционный аппарат с выраженными струнами и развитой CuA (рис. 114). Ноги со слабо выраженными шипиками на голеньях или без них, длинные и тонкие, лазательные; задние ноги непрыгательные; тазики без шипов и бугорков; лапки с бороздками по бокам первых трех члеников; задние лапки с заметной подошвенной лопастиной (рис. 254); тимпанальные органы открытые или отсутствуют. Строение вершины брюшка самца неизвестно. Яйцеклад прямой, довольно длинный, узкий, слабо сжат с боков, без зубчиков, может быть приспособлен как для яйцекладки в почву, так и в щели растений.

ПОДСЕМЕЙСТВО MECONEMATINAE
(MECONEMIDAE BURMEISTER, 1838)

Среднее по видовому разнообразию подсемейство, распространенное в Евразии, Африке, Южной и Центральной Америке, а также на некоторых тихоокеанских островах. Известен только 1 вид из Северной Америки, да и тот является обычным палеарктическим видом, завезенным, вероятно, человеком (Vickery, Kevan, 1983).

От предыдущего подсемейства легко отличается гипогнатической или даже опистогнатической головой, наличием заметных шипов на голеньях, редукцией области ветвей $MP + CuA_1$ в надкрылье, стридуляционным аппаратом с теряющимися струнами и без CuA (рис. 115–117), лапками без бороздок по бокам первых двух члеников (рис. 255).

Mecconematinae распадаются на 2 группы. Одна из них более примитивна и объединяет хищные формы. Ее целесообразно рассматривать как особую трибу.

Триба Phisidini Gorochov, trib.n.

Типовой род — Phisis Stål, 1860.

Голова опистогнатическая или почти гипогнатическая, с узким рострумом между усиками (иногда усиковые впадины соприкасаются); верхний бугорок рострума обычно хорошо развит, нижний слабо выражен (рис. 94); глаза иногда очень крупные (рис. 92). Стерниты груди с парой шипиков на переднегруди или среднегруди. Переднеспинка короткая или удлинённая, иногда со слегка оттянутым задним краем диска. Акустическая стигма небольшая или средней величины, неприкрытая или лишь слегка прикрытая переднеспинкой (рис. 91, 93). Крылья развиты или в различной степени

редуцированы. Надкрылья с RS, ветви которой отходят от общего основания (рис. 208); реже в жилковании надкрылий отражается костализация заднего крыла (рис. 214). Задние крылья костализованы, узкие, с развитой костальной лопастью; M, MP и основание MP + CuA₁ не сливаются почти полностью с CuA и основанием CuA₂ (рис. 209). Стридуляционный аппарат с хорошо развитым крупным зеркалом (рис. 115). Ноги длинные и тонкие, лазательные; задние ноги прыгательные или непрыгательные; на передних голенях и бедрах развиты длинные и тонкие шипы (ловчая сеть); средние и задние голени, а иногда и бедра, также с шипами, но короткими; передние тазики с шипом; задние лапки с заметной или слабо развитой подошвенной лопастиной (рис. 255); тимпанальные органы открытые или представляют собой вздутие на голенях, открывающееся двумя округлыми сближенными щелями на верхнюю поверхность голени (рис. 237). Десятый тергит брюшка самца неспециализированный или с парой выступов на вершине, прикрывающих эпипрокт; иногда эпипрокт крупный, расширяющийся к вершине. Генитальная пластинка самца короткая и широкая либо узкая и длинная, в различной степени раздвоена на вершине, с грифельками или без них. Гениталии самца хаглоидного или почти гриллоидного типов (рис. 270). Яйцеклад похож на таковой Phasmodinae, но обычно в той или иной степени загнут вверх и сильно сжат с боков, приспособлен, очевидно, для откладки яиц в щели растений.

К трибе, кроме типового рода, относится *Phlugis Stål*, 1860 и, возможно, некоторые другие роды.

Вторая группа (*Meconematini*) более продвинутая. Представители ее, вероятно, ведут и хищный, и растительноядный образ жизни. Они синантропны по следующему признаку. В задних крыльях M, MP и основание MP + CuA₁ почти полностью сливаются с CuA и основанием CuA₂ (рис. 211, 213).

Голова, переднеспинка и акустическая стигма, как у *Phisidini*, только не обнаружено форм с очень крупными глазами, да переднеспинка иногда бывает сильно вытянута назад, прикрывая укороченные крылья. Стерниты груди простые. Крылья развиты или в различной степени редуцированы. Надкрылья, как у *Phisidini*, но иногда с ветвями RS, перемещающимися на RA (рис. 210, 212). Ноги без ловчей сети и шипов на бедрах, хотя у некоторых хищных форм есть более короткие хватательные шипы на передних и средних голенях; тимпанальные органы открытые или с одной стороны образуется вздутие, открывающееся крупной щелью (рис. 236). Строение вершины брюшка, эпипрокта и генитальной пластинки самца может быть очень разнообразно. Гениталии самца хаглоидные, теттигониидные (рис. 273, 274) и почти гриллоидные (рис. 272); обнаружен даже уникальный среди кузнечиков продвинутый гриллоидный тип гениталий с направляющим стержнем (рис. 271). Строение яйцекада разнообразнее, чем у *Phisidini*. Встречаются формы с зазубренным по верхнему и нижнему краям яйцекадом, с прямым яйцекадом. Яйцекладка у них, возможно, происходит в щели растений и в почву.

Следует обратить внимание, что задние крылья в обеих трибах могут быть существенно длиннее надкрылий и выдаваться сзади из-под них, причем вершина задних крыльев при этом почти не уплотняется.

TETTIGONIIDAE INCERTAE SEDIS

Недавно были описаны 2 подсемейства (Rentz, 1979), представителей которых я не имел возможности изучить, в связи с чем не могу определить их положение в системе семейства.

ПОДСЕМЕЙСТВО MICROTETTIGONIINAE RENTZ, 1979

Включает 1 австралийский род. При описании подсемейства были указаны признаки, которые не позволяют отличить его от тех Meconematinae, у которых имеются удлинённая переднеспинка, прикрывающая укороченные крылья самца, бескрылые самки, невооружённые стерниты груди, открытые тимпанальные органы и мембранозные гениталии самца. Исключением представляется лишь характерное строение стридуляционной жилки *Microtettigoniinae*, которая снабжена коническими зубчиками, а не ребрышками, как у изученных мной *Meconematinae*. Не исключено, что *Microtettigoniinae* близки к *Meconematinae*, что может подтверждаться также некоторым сходством в строении стридуляционного аппарата (рис. 118).

ПОДСЕМЕЙСТВО APTEROPEDETINAE RENTZ, 1979

К нему относится 1 южноамериканский род, характеризующийся отсутствием крыльев и стридуляционных и тимпанальных органов, невооружёнными стернитами груди, сжатыми с боков лапками без пульвилл и гениталиями самца с мелкими склеритами. Положение *Apteropedetinae* в системе кузнечиков совершенно неясно.

4.3. ФИЛОГЕНИЯ КУЗНЕЧИКОВЫХ

Обособление надсемейства *Tettigonioidae*, как уже отмечалось, было, вероятно, связано с усилением криптизма, сопровождавшегося перестройками в стридуляционном аппарате, а возникновение семейства *Tettigoniidae*, возможно, определялось специализацией к жизни на растительности, при которой происходит дальнейшее усиление криптизма и совершенствование стридуляционного аппарата. Дифференциация внутри *Tettigoniidae* могла начаться с разделения на преимущественно растительноядных и преимущественно хищных кузнечиков. Растительноядность характерна для групп "*Phaneropteridae*", "*Meconopodidae*" и "*Pseudophyllidae*", а хищничество встречается в группах "*Tettigoniidae*" и "*Meconematidae*". Попытки рассматривать эти 2 основных ствола кузнечиков как семейства (Gorochoy, 1984) наталкиваются на определенные трудности. Для разделения их можно предложить лишь то, что у первого ствола в стридуляционном аппарате проксимальная часть 1А теряет связь со своей дистальной частью и сливается со следующей ветвью А, а у второго 1А сливается со стридуляционной жилкой (рис. 95–133). Однако эти различия проявляются недостаточно четко и не позволяют придавать этим стволам столь высокий таксономический ранг.

Примитивные растительноядные формы первоначально, вероятно, распались на специализированных фитофагов ("*Meconopodidae*", "*Pseudophyllidae*"), у которых появились червеобразные отделы слепых отростков

средней кишки, напоминающие таковые саранчовых, и на неспециализированных фитофагов ("Phaneropteridae"), у которых строение средней кишки близко к таковому хищных форм. У растительноядных форм встречается более выраженное тяготение к облигатной фитофилии, чем у хищников, в связи с чем у них должна была появиться яйцекладка в щели или ткани растений. Во всех трех растительноядных группах она, вероятно, возникла независимо. У "Mecorodidae" развивается яйцекладка в щели растений, а у "Phaneropteridae" и "Pseudophyllidae" — в ткани растений, но режущий яйцеклад в двух последних группах образуется различным путем.

Хищные формы обычно в меньшей степени, чем растительноядные, тяготеют к сужению своей экологической ниши. У них менее распространена облигатная фитофилия, чаще сохраняется примитивный тип яйцекладки (в почву). Примитивные хищные кузнечики прежде всего, очевидно, разделились на охотников за относительно крупной добычей и охотников за добычей очень мелких размеров. В первом случае ("Tettigoniidae") они сохраняют довольно крупные размеры и яйцекладку в почву. У них также развиваются мощные хватательные шипы на конечностях и возникают приспособления для защиты тимпанальных органов от повреждений при схватывании добычи. Во втором случае ("Mecorodidae") размеры хищников уменьшаются и на конечностях развиваются длинные и тонкие шипы (начинается формирование ловчей сети). В связи с мелкими размерами добычи тимпанальные органы меньше подвержены повреждениям и остаются открытыми. Мелкие размеры тела, как правило, предполагают и более узкую экологическую нишу, поэтому они, даже сохраняя хищничество, могут становиться облигатными фитофилами и приобретать яйцекладку в щели растений.

"Phaneropteridae". Phaneropterinae, вероятно, произошли от общих со Scamborphyllinae предков, которые были во многом похожи на Scamborphyllinae. Дифференциация "Phaneropteridae" была, возможно, связана с двумя различными направлениями в эволюции задних крыльев, т.е. полета. Более совершенный тип полета мог позволить Phaneropterinae достичь большего прогресса в эволюции. Для обоих подсемейств характерно подражание листьям, особенно это выражено у Phaneropterinae. В этом же подсемействе иногда развивается подражание лишайниковым наростам на коре деревьев и мимикрия (личинки, вероятно, подражают муравьям, имаго — осам). Некоторые Phaneropterinae утрачивают яйцекладку в ткани растений и начинают откладывать яйца на поверхность растений или почвы и в почву.

"Mecorodidae". Phyllophorinae, как видно из описания, во многом сходны с трибой Mecorodini и, возможно, происходят от одной и той же ветви Mecorodinae. Они выделились из Mecorodinae, вероятно, в связи со специализацией к обитанию на деревьях и имитацией листьев. Среди Mecorodinae больше распространены менее специализированные фитофилы, иногда даже почти геофильные формы, но имеются и формы, которые явно тяготеют к подражанию листьям (Mecorodini, Oscatini).

"Pseudophyllidae". Главным направлением в эволюции этой группы была, вероятно, адаптация к облигатной фитофилии. Возможно, уже Polyancistrinae начали откладывать яйца в ткани растений, хотя их яйцеклад еще во многом похож на таковой тех форм, которые откладывают яйца в почву.

В задних крыльях Polyancistrinae еще не возникла развитая костальная лопасть. В другой ветви "Pseudophyllidae" яйцеклад становится плоским и хорошо вооруженным для прорезания растительных тканей. У одних представителей этой ветви — Pterochrozinae он даже приобретает характерный изгиб вверх, но в строении задних крыльев также еще не возникает развитой костальной лопасти.

У других представителей этой же ветви яйцеклад становится широким и его основание приобретает некоторые характерные особенности, указывающие на синапоморфность 3 оставшихся подсемейств. Характер яйцекладки у них, вероятно, существенно отличен от такового Pterochrozinae. В дальнейшем в задних крыльях развивается костальная лопасть, что характерно для Simoderinae и Pseudophyllinae. Pleminiinae же остаются в целом на довольно примитивном уровне развития костальной лопасти. Обособление Simoderinae и Pseudophyllinae друг от друга связано, вероятно, с частичной редукцией стридуляционного аппарата у примитивных Pseudophyllinae, после чего его развитие могло пойти по особому пути.

Среди "Pseudophyllidae" очень широко распространена имитация листьев и коры деревьев. Только некоторые формы переходят к частично геофильному образу жизни, сохраняя, возможно, яйцекладку в ткани или щели растений.

"Tettigoniidae". Наиболее примитивным подсемейством этой группы являются хищные Listroscelidinae, у которых задние крылья еще не костализованы. У остальных подсемейств этой группы задние крылья костализованы, но у Tumorophorinae, которые, очевидно, также хищничают, в них еще не развита костальная лопасть, тогда как у всех других форм с развитыми крыльями начинается возникновение костальной лопасти. Из последних только Saginae полностью остаются хищниками, а в прочих подсемействах появляется растительноядность.

Подсемейства Conocerphalinae, Hetrodinae и Nedubinae синапоморфны по строению гениталий самца, в которых появляются характерные щетинковидные шипики. Однако к первым двум подсемействам примыкают Glyphonotinae, и эти 3 подсемейства образуют особую ветвь, в которой происходит редукция характерной для Saginae отчетливой подошвенной лопасти задних лапок. Среди этих 3 подсемейств у Conocerphalinae встречаются наименее редуцированные подошвенные лопасти, а также хищничество. Однако среди Conocerphalinae немало растительноядных форм, перешедших к облигатной фитофилии с яйцекладкой в щели растений. Появляются формы более или менее подражающие коре и листьям растений. Glyphonotinae и Hetrodinae растительноядны и синапоморфны по почти полностью редуцированным подошвенным лопастикам. Первые утрачивают исходное состояние гениталий самца, но сохраняют более примитивный фитофильный образ жизни с яйцекладкой в почву, тогда как вторые приобретают явные черты геофилии и у некоторых из них наблюдается вторичное расширение тимпанального органа и характерное преобразование яйцеклада.

Другую ветвь представляют Nedubinae, Tettigoniinae и Bradyporinae. В первых двух подсемействах сохраняется и даже нередко увеличивается в размерах свойственная Saginae подошвенная лопастилка. Но у Tettigoniinae гениталии самца утрачивают примитивные особенности и в них раз-

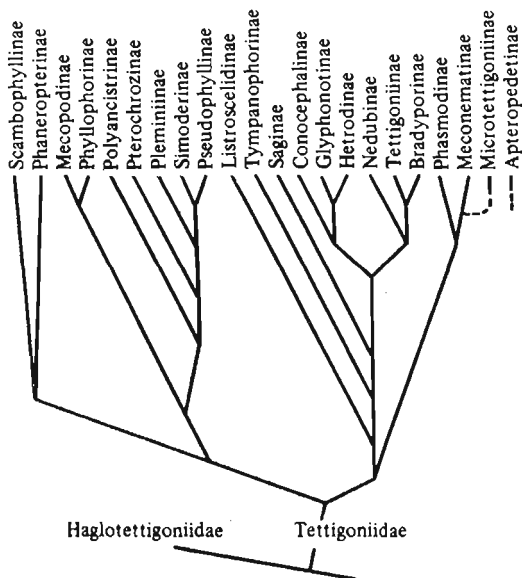


Рис. 308. Предполагаемая схема филогении кузнечиковых

виваются характерные титилляторы. Образ жизни *Nedubinae* и *Tettigoniinae*, видимо, очень близок — фитофильный или полугеофильный с яйцекладкой в почву. У *Braduroginae*, которые обнаруживают более тесные связи с *Tettigoniinae* по строению гениталий самца, наблюдается образ жизни первично, видимо, аналогичный таковому *Hetrodinae*, в связи с чем у *Braduroginae* происходит некоторая редукция подошвенной лопасти. В дальнейшем у них мог произойти частичный возврат к фитофилии. Питание у двух первых подсемейств, вероятно, преимущественно растительноядное, а у *Braduroginae* оно становится, очевидно, полностью растительноядным.

"*Meconematidae*". Оба подсемейства этой группы, скорее всего, происходят от общего хищного предка. Строение тела более примитивно у *Phasmodinae*, а образ жизни — у *Meconematinae*, среди которых немало хищников. Обособление их друг от друга было, вероятно, связано со специализацией первых к образу жизни, напоминающему таковой палочников. Для них предполагается растительноядность. В эволюции вторых также наблюдается переход от хищничества к фитофагии.

Суммируя вышесказанное, предлагается схема предполагаемой филогении кузнечиков (рис. 308).

5. ПРОБЛЕМА ГЛОБАЛЬНОГО КРИЗИСА НАЗЕМНЫХ БИОЦЕНОЗОВ В СЕРЕДИНЕ МЕЛОВОГО ПЕРИОДА

5.1. ВВЕДЕНИЕ

Проблема катастроф, кризисов и подобных явлений в истории Земли волновала ученых задолго до создания Жоржем Кювье знаменитой теории катастроф, с помощью которой он, предположив периодические вымирания и повторные творения живых организмов, сумел согласовать палеонтологические свидетельства смены населения планеты с неимоверно длительным, по тогдашним представлениям постоянством видов. Не потеряла своей актуальности эта тема и сейчас, напротив, можно даже говорить о новом расцвете катастрофизма (Татаринов, 1985). Однако в большинстве работ этого плана речь идет о выявлении эпох массового вымирания индивидуальных таксонов и о поисках причин (по возможности простых и чаще всего внешних) этих вымираний. Интересующий же нас биоценотический аспект кризисов, особенно наиболее мощных и популярных из них, обсуждается сравнительно редко. Краткий, но весьма содержательный обзор попыток такого анализа содержит работа В.А. Красиловой (1987), но и там нет почти ничего по поводу событий в середине мела, представляющихся нам наиболее актуальными. Проведенный ранее (Жерихин, 1978, 1979, 1980а) анализ этих событий показал, что это был именно кризис наземных и пресноводных биоценозов, оказавший решающее влияние на последующее развитие жизни на континентах, и что изучение этих процессов весьма назидательно для анализа современного состояния биосферы. Дальнейшая разработка поставленных Жерихиным вопросов и проверка сделанных им выводов и явились целью данного исследования.

Настоящее исследование выполнено сотрудниками Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР, подготовившими фактические данные для расчетов по изучаемым каждым из них группам насекомых (см. раздел "Материал") и участвовавших в обработке этих данных. Модификация методики расчетов по сравнению с предложенными В.В. Жерихиным (1978), и сами расчеты выполнены А.П. Расницыным; на нем же лежит и вся ответственность за интерпретацию результатов и сделанные выводы.

5.2. КОНЦЕПЦИЯ БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО КРИЗИСА В СЕРЕДИНЕ МЕЛОВОГО ПЕРИОДА

Концепция биоценотического кризиса (Жерихин, 1978, 1979, 1980а; Жерихин, Расницын, 1980) основана на том, что эволюционный процесс в норме существенно заторможен, причем основным тормозящим фактором признается недостаток свободных экологических ниш в заполненном биоценозе. Из-за этого возможными оказываются лишь медленные изме-

нения путем конкурентного вытеснения видов и дробления существующих ниш с сохранением основной структуры биоценоза. Соответствующая форма эволюции отвечает понятию когерентной эволюции, сформулированному В.А. Красиловым (1969). Лишь после разрушения структуры биоценоза, снимающего основные причины торможения эволюции и превращающего последнюю из когерентной в некогерентную, возможна быстрая эволюция членов биоценоза и перестройка его организации, что и интерпретируется как биоценотический кризис. Таким образом, предполагается, что в нормальных условиях когерентной эволюции органическое многообразие сохраняется или медленно растет (возникновение новых групп полностью компенсирует вымирание), тогда как в ходе кризиса темпы вымирания далеко превосходят темпы диверсификации, и лишь последующая некогерентная эволюция компенсирует потери, нанесенные предшествующим вымиранием.

В качестве ближайшего к нам по времени глобального кризиса континентальных биоценозов В.В. Жерихин называет изменения, имевшие место в середине мела и хорошо известные палеоботаникам, предложившим даже деление позднего этапа истории Земли на мезофит и кайнофит вместо мезозоя и кайнозоя. Граница между мезофитом и кайнофитом проходит приблизительно в середине мела — в начале альба, последнего века раннемеловой эпохи (Вахрамеев, 1973). В.В. Жерихин, проанализировав ряд групп позвоночных, включая рептилий, и некоторые более доступные для анализа группы беспозвоночных (насекомые, моллюски, двусторчатые и ракушково-вые раки), показал, что животные суши и пресных вод испытали более глубокую смену состава, в частности более интенсивное вымирание в середине мела, а не в его конце, у границы мезозоя и кайнозоя.

Руководствуясь впечатлением, что в отличие от животных вымирание наземных растений в середине мела постоянно компенсировалась их диверсификацией (с чем, видимо, согласуются данные Niklas, Tiffney, Knoll, 1983), В.В. Жерихин высказывает предположение, что кризис лишь для животных оказывается результатом внешнего воздействия, а для биоценозов в целом он был эндогенной сменой. Поскольку граница мезофита и кайнофита проводится по резкому росту разнообразия и обилия покрытосеменных растений, в качестве конкретной причины кризиса называется конкурентное вытеснение характерных для мезофита голосеменных растений покрытосеменными, к которым присоединяются также молодые группы хвойных. Учитывая жесткость сукцессионных систем в наземных биоценозах (Разумовский, 1981), реконструируется и непосредственный механизм разрушения мезофитных ценозов путем перехвата покрытосеменными тех местообитаний, которые прежде заселяли сообщества начальных (пионерных) стадий мезофитной сукцессии. Дополнительным аргументом в пользу этой гипотезы служат независимые свидетельства того, что ранние покрытосеменные были первопоселенцами нарушенных биотопов (Doyle, Nickey, 1976) и что их обилие возрастает вначале в приводных сообществах и лишь значительно позднее на плакоре. Совершенная энтомофилия покрытосеменных растений сделала их, по мнению В.В. Жерихина, особенно хорошо приспособленными к подобному образу жизни, что и позволило им быстро захватывать незанятые участки. Это блокировало возобновление мезофитных сообществ и обрекло их на вымирание.

Лишь неоднородность условий на поверхности континентов препятствовала быстрому повсеместному разрушению мезофитных ценозов и вела к длительному их сосуществованию с нарождающимися ценозами кайнофитного типа, чему Жерихин также приводит независимые свидетельства.

Поскольку смена животных в середине мела согласно излагаемой концепции была вызвана внешним для них фактором — изменением состава продуцентов, нижнего трофического уровня в биоценозе, эта смена должна была сопровождаться сильным нескомпенсированным вымиранием животных. Демонстрация В.В. Жерихиным этого нескомпенсированного вымирания и является наиболее важным доказательством того, что биоценотический кризис в его понимании действительно имел место на континентах в середине мелового периода.

В качестве основного доказательства реальности кризиса В.В. Жерихин использует результаты анализа обширных материалов по насекомым поздней юры, мела и первых веков палеогена (палеоцен и эоцен), собранных в Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР и суммированных в монографии Жерихина (1978). Конкретно нескомпенсированность вымирания демонстрируется резкой интенсификацией после середины мела процесса исчезновения из палеонтологической летописи семейств насекомых, не доживающих доньше, и отрицательными значениями специально разработанного для этой цели индекса когерентности, отражающего баланс вымирания и возникновения; такие значения отмечаются только в самом конце раннего мела.

Среди дополнительных свидетельств реальности и природы кризиса, помимо упоминавшихся выше, указывается также факт обогащения нестабильных сообществ кризисного периода животными — реликтами более или менее далекого прошлого, что отражает незаполненность этих ценозов, наличие ценогического вакуума, эксплуатируемого этими реликтами.

Поскольку сама концепция биоценотического кризиса возникла отчасти из замеченной аналогии между событиями в середине мела и современной ситуацией (Родендорф, Жерихин, 1974), В.В. Жерихин пытается также анализировать современную ситуацию с точки зрения ее соответствия своему представлению о биоценотическом кризисе. Он действительно обнаруживает некоторые общие тенденции, в том числе расширение на наших глазах роли некоторых древних реликтовых групп животных, аналогичное таковому в конце раннемеловой эпохи. Из всего этого делается вывод, что воздействие человека на природу реально приближает планету к новому биоценотическому кризису, причем опасность такого кризиса для человека состоит не в гибели окружающего нас зеленого мира, а в непредсказуемости некогерентной эволюции, которая должна последовать за нескомпенсированным вымиранием множества видов по вине человека. В результате этой эволюции могут возникать все новые и новые формы, которые непредсказуемостью своих свойств будут постоянно дестабилизировать наше хозяйство и отвлекать столь же непредсказуемую массу сил и средств на удержание этих вредных тенденций в допустимых границах.

Изложенная гипотеза биоценотического кризиса представляется важной и достаточно правдоподобной. Необходимость нового анализа связана с

актуальностью ее следствий и прогнозов, и в то же время недостаточной аргументированностью ряда положений, а также с возникшими у некоторых исследователей сомнениями в деталях стратиграфической последовательности палеонтологических материалов, на которые опирается обсуждаемая гипотеза (подробнее см. ниже).

В соответствии с изложенным целью настоящей работы было: 1) свести и обработать накопленные новые материалы по юрскому и раннемеловому отрезкам истории насекомых, для которых данные, собранные В.В. Жерихиным, были не вполне достаточны для их однозначной интерпретации (данные по последующим интервалам не пересматривались, поскольку прогресс в изучении их энтомофауны за прошедшие годы не был значительным); 2) расширить арсенал количественных показателей, чтобы более полно отразить особенности наблюдаемых процессов; 3) попытаться выяснить, могли ли полученные В.В. Жерихиным результаты быть следствием стратиграфической ошибки.

Конечно, было бы крайне желательно обработать теми же методами другие группы организмов, входившие в те же биоценозы, и прежде всего растения, однако подходящие для этой цели сводки первичных палеонтологических данных обнаружить не удалось, а самостоятельный сбор такого материала выходит за рамки наших возможностей.

5.3. МАТЕРИАЛ

Материалом этого исследования послужили данные по изменениям состава семейств насекомых в течение юрского, мелового и начала палеогенового периодов. Выбор материала отчасти обусловлен тем, что насекомые представляют основной объект наших исследований, отчего этот материал было легче свести, оценить его достоинства и недостатки и затем интерпретировать полученные результаты. Однако главное состоит в том, что насекомые с их колоссальным, хотя еще далеко не полностью известным разнообразием наиболее пригодны для количественного анализа изменений таксономического состава континентальных организмов в позднем мезозое—раннем кайнозое. Остальные животные суши и пресных водоемов, как правило, дают слишком мало таксонов подходящего ранга (в меру широко распространенных стратиграфически и географически) или такие данные оказались либо недоступны без проведения специальных исследований, либо сведены неподходящим для наших целей образом. Известные подсчеты Сепкоского (Sepkoski, 1982) и Алексеева (1984) проведены практически целиком на морских животных, в известной серии монографий (Развитие флор..., 1977; Развитие и смена..., 1978–1981) данные по континентальной биоте почти не характеризуют важные для нас процессы в середине мела, а материалы "Основ палеонтологии", уже суммированные В.В. Жерихиным (1979), не всегда положены на достаточно подробную стратиграфическую основу, чтобы дать возможность анализа событий более чем по двум последовательным отрезкам мелового периода. В результате не столько специализация авторского коллектива определила выбор материала, сколько, наоборот, специфика материала предопределила специализацию исследователей, готовых взяться за решение поставленной задачи.

Конкретным материалом для расчетов послужили данные по составу семейств насекомых в фаунистических комплексах возрастом от конца ранней юры до плиоцена. Исходные данные для второй половины позднего мела и всего кайнозоя заимствованы у В.В. Жерихина (1978, табл. 3), для ранней, средней и отчасти поздней юры — из другой его работы (Жерихин, 1985). Данные по концу юры, раннему и началу позднего мела подготовлены в ходе этого исследования сотрудниками Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР: В.Н. Вишняковой — по отряду Blattida (тараканы), В.В. Жерихиным — по отрядам Termitida (термиты), Mantida (богомолы), Gryllida (прямокрылые) и Phasmatida (палочники), Н.С. Калугиной — по двукрылым (Muscida) инфраотрядов Psychodomorpha, Tipulomorpha и Culicomorpha, В.Г. Ковалевым — по остальным двукрылым, А.Г. Пономаренко — по жукам (Scarabaeida) и сетчатокрылым (отряды Murgmeleontida, Corydalida и Raphidiida), Ю.А. Поповым — по полужесткокрылым (Cimicida) подотрядов Cimicina (клопы) и Peloridiina, Л.Н. Притыкиной — по отряду Libellulida (стрекозы), А.П. Расницыным — по перепончатокрылым (Vespida), Н.Д. Синиченковой — по поденкам (Ephemera) и веснянкам (Perlida), И.Д. Сукачевой — по отрядам скорпионниц (Panorpida) и ручейников (Phryganeida) и Д.Е. Щербаковым — по равнокрылым (отряд Cimicida, подотряды Cicadina и Arhidiina). Эти данные (по состоянию на октябрь 1985 г.) были сведены А.П. Расницыным и частично В.В. Жерихиным. Для комплексов Агапа и Кызыл-Джар, относящихся к началу позднего мела, использованы данные В.В. Жерихина (1978), откорректированные им же по состоянию на ту же дату.

Юрский и меловой отрезки анализируемого интервала охарактеризованы в основном конкретными локальными или узко региональными фаунистическими комплексами, в некоторых случаях дублированными суммарными комплексами для отдельных интервалов геохронологической шкалы (поздняя юра). Упор на локальные и узко региональные комплексы сделан отчасти из-за географически недостаточно равномерно изученности насекомых соответствующих возрастов, но в основном из-за серьезных разногласий по поводу стратиграфического положения ряда комплексов. Эти разногласия связаны с неблагоприятным положением в стратиграфии мезозойских континентальных отложений, особенно в Забайкалье и Монголии, откуда происходит большинство раннемеловых и часть юрских материалов этой работы.

Стратиграфические проблемы не только затрудняют интерпретацию результатов, но и существенно осложняют их получение, поскольку большинство использованных показателей (все, учитывающие долю семейств, в первый и в последний раз появляющихся в палеонтологической летописи в данном комплексе) сильно зависят от выбора стратиграфической последовательности. Чтобы учесть влияние этих расхождений, были выбраны две наиболее полярные стратиграфические схемы, принадлежащие В.В. Жерихину и С.М. Синице (Политехнический ин-т, г. Чита), и для каждой из них был сделан полный объем вычислений.

Соответствующие двум схемам последовательности комплексов даны на рис. 309–312 и в примечаниях к табл. 5; более подробные сведения о большинстве использованных в расчетах комплексах можно найти у Жерихина (1978, 1980а, 1985), в книге "Насекомые..." (1986).

5.4. МЕТОДЫ РАСЧЕТА

Для расчетов выбран единый таксономический уровень семейства, хорошо зарекомендовавший себя в других исследованиях как на насекомых (Жерихин, 1978, 1980б), так и на других группах организмов (Алексеев, 1984; Raup, Sepkoski, 1984). В случае насекомых этот уровень особенно удобен из-за того, что здесь семейства чаще многих других таксонов имеют более устойчивые, общепризнанные границы, палеонтологическая их история известна относительно неплохо, и в отличие от родов и видов они часто фиксируются на сравнительно больших территориях и временных интервалах, но не слишком больших, как отряды. При этом семейства насекомых во многих комплексах достаточно многочисленны, чтобы применение к ним математических методов было осмысленным.

Набор показателей, используемых для оценки изменений в составе комплексов, нами расширен и частично изменен по сравнению с предложенным В.В. Жерихиным (1978). В частности, модифицирован индекс когерентности $K = \frac{n^+ - n^-}{n^+ + n^-} \cdot 100$ (обозначения изменены: n^+ — число се-

мейств, в первый раз, n^- — в последний раз в их палеонтологической истории фиксирующихся в данном комплексе, т.е. соответственно ранее и позднее неизвестных). Дело в том, что первое появление таксона в палеонтологической летописи важно для нас как отражение события, имевшего место ранее этого появления и состоявшего если не в возникновении семейства, то в увеличении его численности [или (и) размера ареала] до уровня, обеспечивающего достаточную вероятность попадания в палеонтологическую летопись. Точно так же последняя находка таксона нужна нам как свидетельство того, что вскоре после этой находки наступит угасание группы, сокращение ее численности и ареала, определяющее ее исчезновение из палеонтологической летописи (точное время появления и вымирания группы нам почти никогда не известно, что хорошо демонстрируется сохранением доньяне многих давно исчезнувших из летописи групп — "практически вымерших" по терминологии Жерихина, 1978). Эти соображения показывают, что индекс когерентности сравнивает число семейств, испытавших подъем до анализируемого момента, с числом семейств, пришедших в упадок после этого момента. Возникающие здесь искажения не слишком велики, когда сравнивается фауна последовательных соприкасающихся отрезков геологического времени, так что появление и исчезновение семейств приходится фактически на разные моменты одного и того же отрезка. Поэтому использование столь несовершенного показателя все же позволило В.В. Жерихину получить правдоподобные результаты. В других случаях, особенно при анализе локальных фаун, искажения могут становиться уже недопустимо большими. Это заставляет отказаться от индекса когерентности в его первоначальном виде и предложить следующую его модификацию:

$$K_k = \frac{n_t^+ / N_t - n_{t-1}^- / N_{t-1}}{n_t^+ / N_t + n_{t-1}^- / N_{t-1}} \cdot 100, \quad (1)$$

где N_{t-1} и N_t — полное число семейств в сравниваемых, последователь-

ных во времени комплексах, n_t^+ и n_{t-1}^- — соответственно число семейств, в первый раз найденных в более молодом и в последний раз найденных в более древнем из этих же комплексов.

В результате, сопоставляя долю последних находок в первом из двух смежных комплексов с долей первых находок во втором, мы определяем направленность событий, происходивших в одном и том же интервале времени, разделяющем сравниваемые комплексы (на графиках этот показатель мы условно относим к середине интервала).

Модифицированный индекс когерентности теоретически более корректен, чем исходный, но практически более уязвим. Он отражает различия в составе комплексов, но эти различия обусловлены отличием не только самих исходных фаун, но и отличием степени их изученности и их тафономии. Поэтому в расчетах пришлось опираться на наиболее крупные и по возможности тафономически однородные комплексы (см. приложение к табл. 6).

Другая неблагоприятная черта индекса когерентности, присущая обоим его вариантам, состоит в том, что он отражает векторизованность изменений независимо от их масштаба. В результате, если при переходе от одного комплекса к другому все изменение состояло в появлении или исчезновении единственного семейства, индекс примет такое же крайнее значение (соответственно +100 или -100), как и в случае массового вымирания или столь же массового появления семейств. Чтобы учесть это обстоятельство, был рассчитан еще один показатель — индекс оборота фауны

$$I_t = \frac{n_t^+/N_t + n_{t-1}^-/N_{t-1}}{2 \cdot \Delta t} \cdot 100 \quad (2)$$

(Δt — интервал между t и $t-1$ в десятках миллионов лет, в остальном обозначения те же), интерпретируемый как оценка масштаба изменений на данном интервале в единицу времени независимо от их направленности. Учитывая значения обоих показателей, мы можем более полно судить о характере наблюдаемых процессов.

Еще один показатель — вариант Лайелевой кривой (Stanley, Addicott, Chinzei, 1980), именно доля вымерших семейств в комплексе:

$$I_e = \frac{n_e}{N} \cdot 100, \quad (3)$$

где n_e — число вымерших семейств в комплексе, включающем N семейств, взят из работы В.В. Жерихина (1978) без изменений. В частности, в n_e включены и так называемые практически вымершие семейства — семейства, сохранившиеся в современной фауне, но из палеонтологической летописи исчезнувшие до начала кайнозоя (или известные в кайнозой только в комплексе насекомых балтийского янтаря). Как уже упоминалось выше и как следует из самого факта существования "практически вымерших" групп, исчезновение из летописи нельзя приравнивать к вымиранию, а поскольку в палеонтологии мы имеем дело именно с исчезновением из летописи, приравнивать группы, сохранившиеся в современной фауне в качестве реликтов, к группам, дожившим доньяне без серьезных при-

знаков угасания и не исчезающим из кайнозойских комплексов, неразумно. Поскольку исчезновение из летописи происходило и после начала кайнозоя, разумнее всего было бы, конечно, считать практически вымершими все семейства, которые не представлены на более коротком последнем отрезке истории Земли, например в неогене или только в плиоцене. Однако этому препятствует недостаточная изученность неогеновых насекомых (огромный миоценовый материал изучался давно и требует ревизии, а по плиоцену данных просто очень мало). Что же касается отказа учитывать в данном контексте находки в балтийском янтаре, то это решение связано с изученностью насекомых балтийского янтара, далеко превышающей таковую других палеонтологических комплексов и на уровне семейства приближающейся к изученности современной фауны.

5.5. РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕМЕЙСТВ НАСЕКОМЫХ В ЮРСКОЕ И РАННЕМЕЛОВОЕ ВРЕМЯ

В соответствии со сказанным в разделе 5.3 ниже приводятся данные по распространению семейств насекомых в местонахождениях конца ранней, средней и поздней юры, раннего и самого начала позднего мела. Семейства перечислены по системе. Цифры соответствуют номерам местонахождений и их комплексов в табл. 5. В скобках дано полное распространение семейства с помощью общепринятых символов: P_{1,2} — ранняя и поздняя пермь, T_{1,2,3} — ранний, средний и поздний триас, J_{1,2,3} — ранняя, средняя и поздняя юра, K_{1,2} — ранний и поздний мел, P — палеоген (P* — находки только в позднеэоценовом балтийском янтаре), N — неоген, R — современная фауна.

Отряд EPHEMERIDA: Aenigmephemeridae — 6 (J₃); Hexagenitidae — 1,2,7–10,12 (J₁–K₁); Siphonuridae — 1,2,3,4,13 (J₁–P,R); Epeoromimidae — 1,2,13 (J₁–K₁); Behningiidae — 4 (J₃, R); Palingeniidae — 4 (J₃–K, R); Leptophlebiidae — 1,2? 3,4,5,13,16 (J₁–P,R).

Отряд PSOCIDA: Archipsyllidae — 6,10 (P₂, K₁); Trogiidae — 16 (K₂, R); Amphientomidae — 16 (K₂–P,R); Sphaeropsocidae — 16 (K₂, R).

Отряд CIMICIDA (= Hemiptera): Progonocimicidae — 1–7, 9–11, 14, 15 (P₂–K₂); Karabasiidae — 3, 6, ?9, 10–13, 15 (T₃–K₂); Nepidae — 6, 10 (J₃–N, R); Belostomatidae — 3, 6, 10, 11 (J₁–N, R); Shurabellidae — 1 (J₁–J₂); Corixidae — 1–10, 14 (J₁–N, R); Naucoridae — 1, 3, 6–8, 10–12, 14 (T₃–N, R); Scaphocoridae — 6 (J₃); Mesotrephidae — 17 (K₂); Notonectidae — 1, 6, 10, 11 (J₃–N, R); Archegocimicidae — 2–4, 10, 11, 13 (J₁–K₁); Enicocoridae — 5, 8, 11, 12 (J₃–K₁); Cimicomorpha fam. nov. — 6 (J₃); Tingidae — 10, 11, 17 (K₁–N, R); Miridae — 6, 9, 10, 15, 16 (J₃–N, R); Reduviidae — 10, 11 (K₁–N, R); Aradidae — 11, ?14, 15 (K₁–N, R); Kobdocoridae — 8 (K₁); Lygaeidae — 5–10, 12–14, 17, 19 (J₃–N, R); Pachymeridiidae — 8 (J₁–K₁); Coreidae — 4, 6, 8–10, 12–14 (J₃–N, R); Alydidae — 6, 9, 10, 14–15 (J₃–N, R); Coreoidea fam. nov. — 2, 3 (J₁–J₂); Cydnidae — 6–8, 10–12, 14, 15 (J₃–N, R); Mesopentacoridae — 6 (J₃); Pentatomidae — 10, 12, 14, 17 (K₁–N, R); Margarodidae s.l. — 10, 16 (K₁–P, R); Protosyllidiidae — 1–6, 11 (P₂–K₁); Liadopsyllidae — 6, 10, 11 (J₁–K₂); Malmopsyllidae (+ Neopsyllodidae) — 6 (J₃); Psyllomorpha fam. nov. — 6, 13 (J₃–K₁); Aleyrodoidea fam.

nov. — 6, 7 (J₃—K₁); Dymorphoptilidae — 6 (P₂—J₃); Ipsviciidae — 11 (T₃—K₁); Dunstaniidae — 1, 3, 5 (P₂—J₃); Palaeontinidae — 1—3, 5, 6, 10—13 (J₁—K₁); Hylcellidae — 1, 3, 5—7, 10, 11, 14, 15 (T₃—K₂); Cicadelloidea fam. nov. — 3, ?4, ?5, 6, 8, 10, 11 (J₂—K₁); Cicadellidae — 7, ?8, 9, 10—12, 14, 15 (K₁—N, R); Tettigarctidae — 1, 3, ?5, 6—8, 10—12, 17 (T₃?, J₁—K₂, R); Proceropidae — 2—8, 10—15, 17 (J₁—K₂); Aphrophoridae — 14, 15, 17 (K₁—N, R); Fulgoridiidae — 1, 5, 6, (J₁—J₃); Cixiidae — 6, 10, 11, ?15, ?17 (J₃—N, R); Achilidae — 10, 11, ?15, 17 (K₁—P*, R); Fulgoroidea fam. nov. 1 — 6, 9—12, 14, 15, 17 (J₃—K₂); Fulgoroidea fam. nov. 2 — ?6, 11 (?J₃—K₂).

Отряд THRIPIDA (= Thysanoptera): Karataothripidae — 6 (J₃); Heterothripidae — ?7, ?9, ?10, ?11, 17 (K₁—N, R); Lophioneuridae — 2—4, 6, 10, 11, 13 (P₁—K₂).

Отряд SCARABAEIDA (= Coleoptera): Cupedidae — 2, 3, 5—8, 10—14, 17 (T₃—N, R); Ademosynidae — 6, 10 (T₃—K₁); Catiniidae — 6, 10 (T₃—K₁); Schizophoridae — 5, 6, 8 (T₃—K₁); Gyrinidae — 1, 3, 6—11, 13, 17 (J₃—N, R); Parahygrobiidae — 4 (J₃); Dytiscidae — 10, 13, 17 (K₁—N, R); Liadytidae — 1, 13 (J₁—K₁); Coptoclavidae — 1—13 (J₁—K₁); Jurodidae — 2, ?7, 13 (J₁—K₁); Trachypacheidae — ?1, 2, ?3, ?4, 5—8, 10, 11, 13, 14 (T₃—N, R); Carabidae — 6—11, 17 (J₁—N, R); Heteroceridae — 8 (K₁—P*, R); Scirtidae — 10 (K₁—N, R); Eucinetidae — 6—8, 10 (J₁—P*, R); Byrrhidae — ?3, 6, 7, 10, 13, 14 (J₁—N, R); Elateridae — 6—11, 14, 17 (J₁—N, R); Cerophytidae — 10, 16 (K₁, R); Throscidae — ?7, 10, 16, ?17 (K₁—P, R); Buprestidae — 6, 8—12, 14, 15, 17 (J₂—N, R); Passalidae — 17 (K₂—P, R); Scarabaeidae — 6—12, 14, 15, 17 (J₂—N, R); Anobiidae — 10 (K₁—N, R); Silphidae — 2, 9, 10 (J₁—N, R); Staphylinidae — 2, 3, 6—14 (J₁—N, R); Scydmaenidae — 10 (K₁—N, R); Hydraenidae — 2, 6 (J₁—P*, R); Hydrophilidae — 1—3, 6, 8—11, 13, 14, 17 (J₁—N, R); ?Lophocateridae — 6, 8, 9, 13 (J₃—K₁, ?P*, ?R); Peltidae — 6, 17 (J₃—P, R); Melyridae — 17 (K₂—N, R); Trogossitidae — 6, 10 (J₃—N, R); Protocucujidae — 6 (J₃, R); Cucujidae — 17 (K₂—N, R); Coccinellidae — 10 (K₁—N, R); Colydiidae — 10, 16 (K₁—P, R); Scraptiidae — 6, 9, 10 (J₃—N, R); Mordellidae — 6 (J₃—N, R); Alleculidae — 6 (J₃—N, R); Chrysomelidae — 6, 10, 15 (J₃—N, R); Cerambycidae — 10 (K₁—N, R); Nemomychidae — 6, 8, 10, 11, 14 (J₃—K₁, R); Anthribidae — 14 (K₁—N, R); Attelabidae — 10, 11, 17 (K₁—P, R); Curculionidae — 10, 11, 17 (K₁—N, R).

Отряд RAPHIIDIA: Mesoraphidiidae — 5, 6 (J₁—K₁); Inocelliidae — 17 (K₂—P, R); Baissoraphidiidae — 6, 10, 11 (J₁—K₁); Alloraphidiidae — 6, 10, 11 (J₃—K₁).

Отряд CORYDALIDA: Corydalidae — 10, 15 (K₁—P, R).

Отряд MYRMELEONTIDA (= Neuroptera): Mesithonidae — 2, 3, 6, ?9, 10 (J₁—K₁); Prohemerobiidae — 1, 3, 5—7, 10, 11, ?13 (J₁—K₁); Osmylopsychopsidae — 5, 6, 8—11 (J₃—P); Kalligrammatidae — ?4, 5, 6, 10, 11 (J₃—K₂); Psychopsidae — 17 (K₂—P, R); Hemerobiidae — 15, 17 (K₂—N, R); Osmylidae — 1, 3, 6, 10, 11, ?14 (J₁—P, R); Mesochrysopidae — 4, 6, 10 (J₃—K₁); Nymphitidae — 6, 10, 17 (J₃—K₂); Ascalaphidae — 17 (K₂—P, R); Coniopterygidae — 6, 16 (J₃—P*, R).

Отряд PANORPIDA (= Mecoptera): Mesopanorpididae — 3, 13 (P₂—K₁); Panorpididae — 1—6, 10, 11, 13 (T₂—N, R); Bittacidae — 1, 3, 5—7, 10, 11, 13 (T₃—N, R); Boreidae — 5 (J₃, R); Nannochoristidae — 2 (P₂—K₁, R); Mesopsychidae — 3 (T₃—J₂); Mesopsychina fam. nov. 1 — 10 (K₁); Mesopsychina fam.

nov. 2 - 10 (K₁); Mesopsychina fam. nov. 3 - 13 (K₁); Liassophilidae - 1 (T₁-J₁); Pseudopolycentropodidae - 5, 6 (J₃); ?Panorpida fam. nov. - 6, 7 (J₃-K₁); Saurophthiriidae - 8, 10 (K₁).

Отряд PHRYGANEIDA (= Trichoptera): Necrotauliidae - 3, ?4, 6, 13 (T₃-K₁); Philopotamidae - 3, 11, 17 (T₃-N₁, R); Rhyacophilidae - 4 (J₃-P*, R); Polycentropodidae - 7 (K₁-P, R); Dysneuridae - 6 (J₃-K₁, R); Baissoferidae - 4, 10-12 (J₃-K₁); Vitimotauliidae - 5, 10-13 (J₃-K₁); Phryganeidae - 10-12 (K₁-N, R).

Отряд PAPILIONIDA (= Lepidoptera): Eolepidopterygidae - 4, 6, 13 (J₃-K₁); Micropterygidae - 10 (K₁-P, R); Undopterygidae - 13 (K₁); Nepticulidae - 17 (K₁-N, R).

Отряд MUSCIDA (= Diptera): Tanyderidae - 2, 6, 7 (?T₃-P*, R); Eoptychopteridae - 2-6, 10, 13 (?T₃-K₁); Psychodidae - 4, 16 (J₃-N, R); Trichoceridae - 2-4, ?5, 6, 8, 10, 13 (J₁-P*, R); Limoniidae - 1-8, 10-13, 15, 16 (J₁-N, R); Chaoboridae - 2-13, ?14, 15, 16 (J₁-N, R); Chironomidae - 2-10, 12, 13, ?14, 15, 16 (J₁-N, R); Ceratopogonidae - 16 (K₂-P*, R); Simuliidae - 6, 8, 10, 13 (K₁-P, R); Perissommatidae - 3, 8, 9, 11, 13 (J₂-K₁, R); Pachyneuridae - 6, 7 (J₃-K₁, R); Thaumalaeidae - 13 (K₁, R); Protorhyphidae - 3, ?5, 6, 13 (J₁-K₁); Procramptonomyiidae - 2, 4, 6 (J₁-J₃); Cramptonomyiidae - 10 (K₁, R); Anisopodidae - 3, 5, 6, 8, 13, 15 (J₁-N, R); Siberhyphidae - 3 (J₂); Eopleciidae - 6, 13 (J₁-K₁); Paraxomyiidae - 6 (J₁-J₃); Crosaphididae - 3, 6 (T₃-J₃); Tipulopleciidae - 6 (J₃); Bibionoidea fam. nov. - 15 (K₁); Protopleciidae - 2, 3, 6, 13 (J₁-K₁); Pleciofungivoridae - 2-7, 10, 11, 13 (J₁-K₁); Pleciomimidae - 2-6, 9-11, 13 (J₁-K₁, ?R); Bolitophilidae - 8, 10, 11 (K₁-P*, R); Arachnocampidae - 15 (K₂, R); Mesosciophilidae - 3, 5-8, ?9 (J₂-K₁); Mycetophilidae - 10-12, 15, 16 (K₁-N, R); Archizelmiridae - 6 (J₃); Keroplatidae - 10, 11, 15 (K₁-N, R); Sciaridae - 7, 11, ?13, 16 (K₁-N, R); Canthyloscelidae - 3, 6, 10 (J₂-K₁, R); Protoscatopsidae - 2, 6, 8 (J₂-K₁); Scatopsioidea fam. nov. - 16 (K₂); Scatopsidae - 16 (K₂-N, R); Cecidomyiidae - 10, 13, 16 (K₁-N, R); Pleciidae - 10, 11, 15 (K₁-N, R); Bohlodoyidae - 2, 6, 9 (J₁-K₁); Blephariceridae - 15 (K₂, R); Rhagionidae - 1-8, 10, 11, 13, 15, 16 (J₁-N, R); Eomyiidae - 5, 6 (J₃); Xylophagidae - 16 (K₂-P*, R); Asilomorpha fam. nov. - 16 (K₂); Archisargidae - 6 (J₃); Vermileonidae - 3, 6 (J₁-P*, R); Eremochaetidae - 6, 8, 9 (J₃-K₁); Asilidae - 10, 11 (K₁-N, R); Nemestrinidae - 6, 10, 11 (J₃-P, R); Acroceridae - 6 (J₃-P, R); Bombyliidae - 3, 8 (J₂-N, R); Protempididae - 6 (J₃); Empididae - 6, 7, 9, 10, 11, 13, 15, 16 (J₃-N, R); Hybotidae - 8, ?13, 15, 16 (K₁-P, R); Platypezidae - 9, 10, 15, 16 (K₁-P, R); Opetiidae - 9, 10 (K₁-P, R); Sciadoceridae - 16 (K₂-P, R); Ironomyiidae - 9-11, 15, 16 (K₁-K₂, R); Phoridae - 16 (K₂-N, R).

Отряд (VESPIDA (= Hymenoptera): Xyelidae - 1, 2, ?3, 4-6, 9-15 (T₃-N, R); Xyelotomidae - 5-7, 9, 11, 13 (J₂-K₁); Tenthredinidae - 10, 11, 15 (K₁-N, R); Xyelydidae - 4, 6, 12 (J₁-K₁); Praesiricidae - ?5, 6, 9-11 (J₃-K₁); Pamphiliidae - 4 (J₃-N, R); Gigasiricidae - 6, ?13 (J₁-J₃, ?K₁); Anaxyelidae - 5, 6, 9 - 11, 15 (J₃-K₂, R); Siricidae - 6, 10, 14 (J₁-N, R); Sepulcidae - 5, 6, 10-12, 14, 15 (J₁-K₂); Cephidae - 8, 10, 11, 15 (K₁-P, R); Pararchxyelidae - 6 (J₃); Paroryssidae - 6, 11 (J₃-K₁); Orussidae - 16 (K₂, R); Karatavitidae - 5, 6 (J₁-J₃); Ephialtitidae - 3, 6, 9, 11 (J₂-K₁); Preaulacidae - 5, 6 (J₃); Aulacidae - 7-12, 15, 16 (K₁-P, R); Cretevaniidae - 11, 16 (K₁-K₂); Trigonalidae - ?8-11, 15, 16 (K₁-N, R); Megalyridae - 2, 5, 6, 8-

11, 13 (J_1 -P*, R); Megaspilidae - 10, 11 (K_1 -P, R); Stigmaphronidae - 10, 11, 16 (K_1 - K_2); Praeichneumonidae - 7, 9 (K_1); Ichneumonidae - 10, 11, 14-16 (K_1 -N, R); Braconidae - 7, 10, 15, 16 (K_1 -N, R); Mesoserphidae - 4-6, 8-10 (J_1 - K_1); Roproniidae - 9-11, 15 (J_2 - K_2 R); Proctotrupidae - 7-11, 15 (K_1 -P, R); Pelecinidae - 7, 10, 11 (K_1 -P, R); Austroniidae - 7, 10, 15, 16 (K_1 - K_2 , R); Diapriidae - 15, 16 (K_2 - N_1 , R); Jurapriidae - 4 (J_3); Scelionidae - 16 (K_2 -N, R); Serphitidae - 10, 11, 16 (K_1 - K_2); Archaeocynipidae - 9, 10 (K_1); Cynipidae - 15 (K_1 -N, R); Mymarommatidae - 10, 11, 16 (K_1 -P, R); Tetracampidae - 16 (K_2 , R); Bethylonmyidae - 4, 6 (J_3); Chrysididae - 9-11, 15, 16 (K_1 -N, R); Bethylidae - 10, 11, ?15, 16 (K_1 -N, R); Drynidae - 10, 11, 15, 16 (K_1 -N, R); Pompilidae - 10, 11 (K_1 -N, R); Baisodidae - ?8, 10 (K_1); Sphecidae - 7-12, 15, 16 (K_1 -N, R); Falsiformicidae - 16 (K_2); Scoliidae - 11, 15 (K_1 -N, R); Masaridae - 10-12, 17 (K_1 - K_2 , R); Armaniidae - 14, 15, 17 (K_1 - K_2).

Отряд LIBELLULIDA (= Odonata): Protomyrmeleontidae - 6, 10 (T_3 - K_1); Aeshnidae - 6, 7, 10, 11, 15 (J_3 -N, R); Petaluridae - ?6, 12 (J_3 -P, R); Gomphidae - 6, 10 (J_3 -N, R); Sonidae - 8 (K_1); Aktassiidae - 6 (J_3 - K_1); Aeschnidiidae - 6, 7, 9-12, ?14 (J_3 - K_2); Hemeroscopidae - 10, 11 (K_1); Corduliidae - 8 (K_1 -N, R); Libellulidae - 17 (K_1 -N, R); Heterophlebiidae - 6 (J_1 - K_1); Campterothlebiidae - 1, 3 (J_1 - J_3); Isophlebiidae - 2, 4-6, 10, 13 (J_1 - K_1); Karatawiidae - 1, 3, 6 (J_1 - J_3); Tarsophlebiidae - 1, 6, 10, 11 (J_1 - K_1); Archithemistidae - 1, 6, (J_1 - J_3); Oreopteridae - 3, 6, 10 (J_1 - K_1); Stenophlebiidae - 6, 11 (J_3 - K_1); Coenagrionidae - 6, 17 (J_3 -N, R); Steleopteridae - 6 (J_3).

Отряд BLATTIDA: Mesoblattinidae - 1-3, 5, 6, 8, 10, 11, ?12, ?13, 14 (C_3 - K_2); Latiblattidae - 6 (J_3); Raphidiomimidae - 6 (J_3); Blattulidae - 1-6, 10, 11, 17 (J_1 - K_2); Blattidae - 10, 11, 15, 17 (K_1 -N, R); Blattellidae - 17 (K_2 , R).

Отряд MANTIDA: Chaeteessidae - 10, 17 (K_1 -P, R).

Отряд GRYLLOBLATTIDA: Geinitzidae - 1, 6 (T_3 - J_3); Blattogryllidae - 6 (T_3 - J_3).

Отряд PERLIDA (= Plecoptera): Mesoleuctridae - 1, 2 (T_3 - J_1); Perlarioseidae - 1-6, 10, 11 (T_3 - K_1); Siberioperlidae - 2, 4, 7, 8, 13 (T_3 - K_1); Platyperlidae - 1, 3 (J_1 - K_1); Baleyopterygidae - 1, 3, 4, 10 (J_1 - K_1); Taeniopterygidae - 8, 13 (K_1 -N, R); Nemouridae - 13 (K_1 -P, R); Leuctridae - 13 (K_1 -N, R); Chloroperlidae - 13 (K_1 , R).

Отряд TERMITIDAE (= Isoptera): Hodotermitidae - 10, 11, 15 (K_1 -N, R);

Отряд FORFICULIDA (= Dermaptera): Protodiplatyidae - 3, 6 (J_2 - J_3); Pygidicranidae - 6 (J_3 , R);

Отряд GRYLLIDA (= Orthoptera): Elcanidae - 1, 5-8, 10, 11, 13 (J_1 - K_1); Vitimiidae - 10 (T_3 - K_1); Haglidae - 1, 3-6, 9-13 (T_3 -P, R); Phasmomimidae - 1, 6, 10-12, 14, 15 (J_1 -P); Protogryllidae - 1, 3, 6 (J_1 - J_3); Baisogryllidae - 10, 11 (K_1); Gryllidae - 11, 17 (K_1 -N, R); Locustopseidae - 1, 3, 6, 17 (T_3 - K_2); Eumastacidae - 6, 10 (J_3 -N, R); Tetrigidae - 10 (K_1 -P, R); Tridactylidae - 10 (K_1 -?P, R).

Отряд PHASMATIDAE: Prochresmodidae - 10 (T_3 - K_1); Cretophasmatidae - 17 (K_2); Aerophasmatidae - 6 (J_3); Necrophasmatidae - 6 (J_3).

5.6. РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные результаты сведены в таблицы 5, 6 и показаны на рисунках 309–311. Кривые доли вымерших семейств (рис. 309) показывают отсутствие заметных изменений на изученном отрезке юры, в целом сильное падение этой доли (до 5%) к кайнозою и более медленное, но уже до нуля — к началу неогена. Это подтверждает, что меловой период является ключевым в формировании современной фауны насекомых на уровне семейств и что вымирание семейств в основном завершилось к началу кайнозоя. Нас, однако, интересуют более тонкие детали этого процесса, в частности повышение доли вымерших семейств в течение второй половины раннемеловой эпохи, выраженное на графиках для обоих вариантов стратиграфической последовательности, но особенно в варианте В.В. Жерихина. Дополнительный пересчет кривой после исключения семейств, эндемичных для мелового периода, дал по существу ту же картину для обоих вариантов, что не позволяет интерпретировать этот подъем кривой как результат возникновения многочисленных короткоживущих семейств. Вероятно, здесь действительно обнаружилось еще одно наряду с описанным Жерихиным "всплыванием" реликтов проявление роста роли древних групп в биоценозах кризисного периода. Правда, это свидетельство начала биоценотического кризиса датируется существенно более ранним временем (приблизительно серединой раннего мела), чем по крайней мере некоторые другие (богатый древними реликтами комплекс из Лабрадора, датируемый концом раннего или началом позднего мела) и, таким образом, указывает на значительную длительность кризисной ситуации.

Следующий показатель, модифицированный индекс когерентности (рис. 310), рисует существенно иную картину — в целом высоко положительный баланс в юре и первой половине раннего мела, отрицательный во второй половине раннего мела, снова положительный в позднем мелу, с подъемом до максимальных значений в течение палеогена. На эту общую картину, опять таки прослеживающуюся в обоих вариантах стратиграфической последовательности, накладываются менее глубокие и менее продолжительные провалы кривой, приходящиеся на окрестности юрско-меловой границы и на середину позднего мела, но в их реальности нет полной уверенности. Дело в том, что в обоих случаях низкие значения индекса когерентности возникают при расчете его для интервала, разделяющего богатый древний и относительно бедный молодой комплекс. Но семейства, находящиеся на границе исчезновения из летописи, равно как и впервые попадающие в летопись, обычно относительно редки и имеют шансы быть обнаруженными лишь в лучше изученных фаунах. Поэтому доля первых и последних находок в крупных комплексах будет в среднем выше, а это должно вести к завышению значений индекса когерентности, если в выражение (1) подставляется доля первых появлений в более крупном, а доля последних появлений в менее крупном комплексе (т.е. если анализируется переход от хуже изученной фауны к лучше изученной) и к их занижению в обратном случае (когда лучше изученный комплекс более древний). Действительно, если для расчета изменений в окрестностях юрско-меловой границы большой комплекс 6 заменить на сопоставимые с ним по возрасту и объему комплексы 4–5 (пунктир на рис. 310), то

Таблица 5. Показатели таксономического состава комплексов насекомых

Показатель / Комплекс	N	n _e	(n _z ⁺)	n ⁺	(n _s ⁺)	(n _z ⁻)	n ⁻	(n _s ⁻)
1	43,5	29/67		18/44			3/7	
2	44	30/68		18/41			1/2	
3	62,5	41/66		7,5/12			3/5	
4	42	28,5/68		12,5/30			7/17	
5	51,5	37,5/73		9,5/18			7/4	
6	154,5	107/69		64,5/42			37/24	
7	48,5	21,5/44	11/23		7,5/16	5/10		4,5/9
8	57,5	27/48	13,5/23		12/21	6/10		6/10
9	53	24/45	11,5/22		8/1,5	2,5/5		5/9
10	158,5	70/44	41,5/26		48,5/31	19/12		22/14
11	108,5	52,5/48	4,5/4		4,5/4	17,5/16		25/23
12	36,5	16,5/45	0/0		0/0	4/11		8/22
13	61,5	33/54	6/10		8/13	26/42		12/20
14	34,5	9,5/28		2/6			1/3	
15	58,5	15,5/26		6/10			8/14	
16	47,5	15,5/33		12/25			3/6	
17	44	12/27		10/23			9/21	
18	96	21/22		35/36			16/16	
19	34	3/9		5/15			3/9	
20	87	4/5		18/21			3/3	
21	105	2/2		47/44			2/2	
22	225	1/0,5		81/36			1/0,5	
23	159	0/0		37/23			0/0	
24	116	0/0		14/22			0/0	
25	84	0/0		8/9			0/0	

Примечания:

1. Комплексы: 1 – Mesoleuctra–Mesoneta, 2 – Mesoleuctroides–Dinosamamura, 3 – Memptus–Dzeregia, 4 – Stackelbergica–Siberioperla, 5 – Хоугийн–Хотгор, 6 – Каратау, 7 – Хутэл–Хара, 8 – гурванэрэнская свита, 9 – Турга, 10 – Байса, 11 – Follindusia ponomarenkoi–Ostacindusia porovi, 12 – Семен, 13 – Proameletus–Sinitsia, 14 – Хетана, 15 – Обещающий, 16. Н. Агана, 17 – Кзыл-Джар, 18 – Янтардах, 19 – Чемавинит, 20 – палеоцен (суммарно), 21 – балтийский янтарь, 22–25 – суммарные комплексы: 22 – олигоцен, 23 – аквитан (начало миоцена), 24 – прочий миоцен, 25 – плиоцен; подробнее об этих комплексах см. Жерихин (1978, 1980а, 1985), Насекомые... (1986), Пономаренко (1986), при этом следует учитывать, что комплекс № 11, названный здесь впервые, объединяет насекомых из монгольских местонахождений Бон-Цаган, Холбогу, Хурилт, Шар-Тологой, и что комплекс № 13 ранее именовался Proameletus–Dinosamamura.

2. Семейства, идентифицированные предположительно или условно, при суммировании оценивались как 0,5 семейства.

3. N – общее число семейств в комплексе, n_e – число и процент вымерших семейств (включая "практически вымершие" по В.В. Жерихину, 1978, т.е. семейства, исчезающие из палеонтологической летописи в кайнозое, не считая находок в балтийском янтаре), n⁺ – семейства, найденные в первый раз, n⁻ – в последний раз в их палеонтологической истории (не считая балтийского янтара), в том числе (только для комплексов 7–13) n_z⁺, n_z⁻ – первые и последние находки для стратиграфической последовательности комплексов по В.В. Жерихину (7, 8, 9 → 10 → 11, 12 → 13), n_s⁺, n_s⁻ – то же самое по С.М. Синице (13 → 8 → 7, 9, 10 → 11, 12).

4. Во всех случаях косая черта разделяет абсолютное число (слева) и процент (справа) семейств соответствующей категории; все проценты округлены до целых чисел.

Таблица 6. Динамика состава насекомых в интервалах между последовательными комплексами

интервал между комплексами показатель	версия В.В. Жерихина							версия С.М. Синецы						
	1,2	3	6	7-9	10	11	13	15	6	13	8	10	11	15
Δt (10^7 лет)	0,7	3	2,4	0,9	0,7	0,9	1,2		2,0	0,4	0,9	0,7	2,1	
I_k	45	79	-2	53	-50	-23	-62		-30	2	51	-56	-39	
I_t	12	8	10	19	11	14	22		9	50	22	13	8	

интервал показатель	интервал									
	15	17	18	19	20	21	22	23	24	25
Δt (10^7 лет)	0,3	0,4	0,9	2,0	1,6	1,1	0,5	1,3	0,9	
I_k	24	26	-3	40	87	89	96	100	100	
I_t	54	65	17	8	14	17	24	8	4	

Примечания. 1. Номера комплексов расшифрованы в примечании к табл. 5, показатели расшифрованы в тексте.
 2. Из одновозрастных комплексов (4-6) в расчет включен только последний как более крупный; не включены в расчет также комплексы 12 и 14, включающие менее 40 семейств, и комплекс 16 (Н. Агала) - первый богатый комплекс из ископаемых смол, в котором доля впервые появляющихся семейств завышена по тафономическим причинам; в случае нескольких одновозрастных комплексов близкого объема (1-2 и 7-9) для расчета использовались средние значения соответствующих величин.

провал на кривой в зависимости от принятой стратиграфии почти исчезнет или по крайней мере не уйдет глубоко в область отрицательных значений. Поэтому реальность этого провала вызывает сомнения и в дальнейшем мы его обсуждать не будем. То же самое, вероятно, справедливо и по отношению к провалу кривой на уровне середины позднего мела, но продемонстрировать это значительно труднее, поскольку чередование лучше

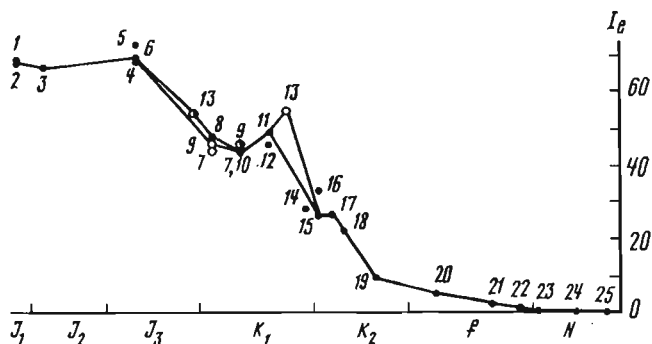


Рис. 309. Доля вымерших семейств насекомых (I_e) в последовательных мезокайнозойских комплексах. По оси абсцисс геологическое время (J_1, J_2, J_3 - ранняя, средняя и поздняя юра, K_1, K_2 - ранний и поздний мел, P - палеоген, N - неоген); цифры на кривой - номера комплексов (расшифрованы в табл. 5); белыми кружками обозначено положение комплексов по В.В. Жерихину, наполовину заштрихованными - по С.М. Синеце; остальные пояснения см. в тексте

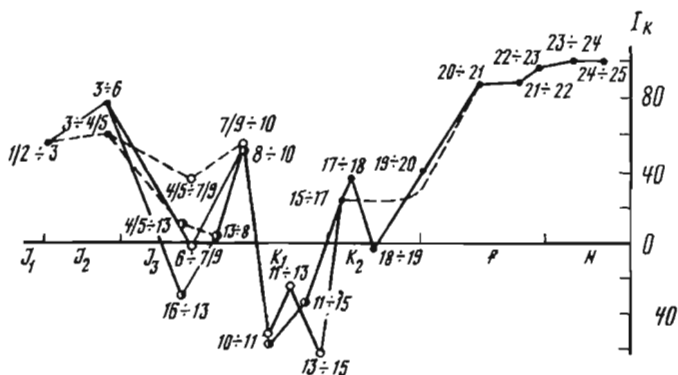


Рис. 310. Изменение модифицированного индекса когерентности (I_k) в позднем мезозое—кайнозое. Цифры на кривых обозначают интервалы между соответствующими комплексами, остальные обозначения как на рис. 309

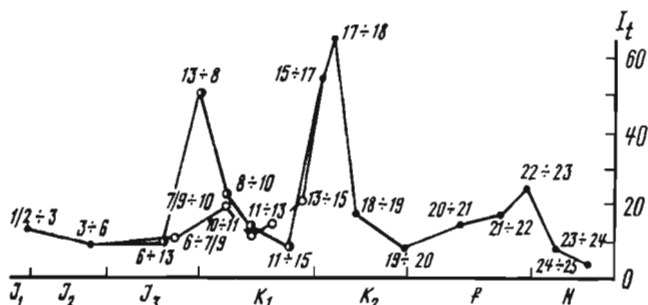


Рис. 311. Изменение индекса оборота фауны насекомых (I_t) в позднем мезозое—кайнозое. Обозначения как на рис. 310

и хуже изученных комплексов охватывает здесь больший интервал (комплексы 17—20), а дублирующих комплексов сравнимого объема здесь нет. Поэтому мы можем только предполагать, что действительный ход кривой на этом участке более плавный (рис. 310, пунктир). Что же касается периода негативного баланса во второй половине раннего мела, то в его реальности усомниться значительно труднее.

Форма кривой оборота фауны (рис. 311) существенно проще. На ней ясно выделяется мощный пик около середины мела и два более слабых в конце юры—начале мела и в окрестностях палеоген-неогеновой границы, причем первый из них отчетливо выражен лишь в рамках схемы С.М. Синицы, а в альтернативной едва намечен.

5.7. ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, все три кривые единодушно свидетельствуют, что юрский и кайнозойский этапы истории насекомых были относительно спокойными, а основные преобразования пришлось на меловой этап. Здесь можно выделить четыре последовательные фазы, характеризующиеся разной направленностью изученных процессов. К сожалению, состояние континентальной

стратиграфии мезозоя в районах исследования не позволяет точно датировать эти фазы, но важно, что даже значительные различия конкурирующих стратиграфических схем не влияют на выводы о характере и периодизации динамики таксономического состава энтомофаун.

Первая, подготовительная фаза, охватывающая приблизительно конец юры—начало раннего мела (интервал, ограниченный комплексами $4/6 \div 10$), характеризуется сравнительно интенсивным вымиранием (рис. 309), но при опережающих темпах появления новых семейств (рис. 310) и, возможно, некоторым повышением общей скорости изменений (рис. 311); в начале фазы (интервал $4/6 \div 8$) не исключен приблизительный баланс позитивных и негативных процессов (рис. 310, версия С.М. Синицы). Следующая, парадоксальная фаза приходится приблизительно на середину—вторую половину раннемеловой эпохи (интервал $10 \div 15$), когда вымирание замедляется (доля вымерших семейств не уменьшается, а даже растет; рис. 309), и в то же время общий баланс смен резко негативный (рис. 310), т.е. темпы возникновения семейств замедляются еще значительно сильнее, чем темпы вымирания. Затем следует драматическая фаза, захватывающая, видимо, конец раннего и начало позднего мела (интервал $15 \div 18$). Это время бурных смен (рис. 311), период интенсификации как вымирания, так и появления новых семейств, но с определенным, хотя и умеренным преобладанием второго процесса (рис. 310, пунктир). Наконец, наступает фаза успокоения, приходящаяся на конец позднего мела и первую половину палеогена (интервал $18 \div 21$). Здесь темпы изменений резко падают (рис. 311) за счет снижения как положительной, так и в особенности отрицательной их составляющей, что ведет к новому подъему соответствующей кривой (рис. 310); с середины фазы (начало палеогена; рис. 309, точка 20) вымирание семейств практически прекращается. Далее наблюдается только одно заметное событие — усиление динамики состава комплексов за счет возникновения новых семейств во второй половине палеогена (рис. 310, 311, интервал $21 \div 23$).

Полученная картина в общих чертах неплохо согласуется с гипотезой биоценотического кризиса (см. 5.2), поскольку этап особенно резких перестроек состава комплексов (интервал $15 \div 18$) действительно был относительно кратковременным (порядка 7 млн лет, табл. 5) и датируется приблизительно серединой мела. Кроме того, в динамике таксономического состава насекомых действительно был период определенно негативных смен (преобладания вымирания над возникновением новых групп), приходящийся, как и писал В.В. Жерихин, на конец раннего мела, и при этом единственный уверенно фиксируемый в течение всего позднего мезозоя и кайнозоя. Однако обнаруживаются и некоторые неожиданные моменты. Прежде всего негативный баланс смен приходится на парадоксальную фазу процесса, характеризующуюся спадом общей динамики, и обусловлен не усилением вымирания, а замедлением процесса возникновения новых семейств. Существенно также, что пыльца и в гораздо меньшем числе макроостатки предполагаемых виновников кризиса — покрытосеменных растений, довольно регулярно присутствуя в отложениях конца подготовительной фазы (уровень нашего комплекса 10; Братцева, Новодворская, 1975, 1979; Вахрамеев, Котова, 1977; Krassilov, 1982; А.А. Сиротенко, личное сообщение, 1984 г.), полностью исчезают на парадоксальной фазе (уровень

комплексов 11 и 13), чтобы вновь появиться, но уже в значительно большем обилии, в драматическую фазу анализируемого процесса. По-видимому, парадоксальная фаза – это еще не сам кризис, а лишь его преддверие, когда возникновение новых групп уже почти прекратилось, а вымирание по непонятной пока причине еще продолжается, освобождая экологическое пространство – первоначально для реликтов прежних биот, а затем, с наступлением драматической фазы процесса, – для бурного процесса смены, описанного Жерихиным. Что же касается предсказанного этим автором доминирования негативных процессов в ходе собственно кризиса, то отсутствие его явных следов на наших графиках может свидетельствовать не о его отсутствии, а о его кратковременности, о том, что первоначальный негативный баланс процесса сменяется нейтральным и далее положительным настолько быстро, что разрешающая способность наших методов оказывается недостаточной для обнаружения таких явлений.

6. ИЗМЕНЕНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ СЕМЕЙСТВ НАСЕКОМЫХ ПО ДАННЫМ МЕТОДА НАКОПЛЕННЫХ ПОЯВЛЕНИЙ

Выше (раздел 5) были рассмотрены количественные показатели изменения таксономического состава энтомофауны на уровне семейств на основе данных по конкретным местонахождениям или группам местонахождений. Особенности принятого там подхода определились представлением о значительной фрагментарности и неполноте имеющихся сведений о таксономическом составе древней мировой фауны насекомых. Примененные методы значительно отличаются от используемых палеонтологами при изучении полнее известных групп, таких, например, как представители массового бентоса в морских отложениях, когда рассматривается вся известная древняя фауна (Sepkoski, 1982; Алексеев, 1984). Однако поскольку анализ состава насекомых проводится в данной работе на уровне семейств, для которых вполне можно предположить приемлемую представительность в интересующем нас аспекте, то имеет смысл подойти к поставленной задаче и с позиций традиционных методик, рассмотрев количественные изменения глобального состава семейств. Достоинство такого подхода по сравнению с локальным состоит в том, что значительно расширяется состав таксонов в рассматриваемых геохронологических интервалах за счет их представителей, обнаруженных в более древних и более молодых отложениях, но не найденных непосредственно на данном интервале. Тем самым существенно повышается общая представительность используемых данных.

Обычно при количественном анализе используются такие показатели, как общее число таксонов, количество и процент появившихся и вымерших таксонов и некоторые другие близкие к ним. Они не вполне корректны, так как в общем случае, если моменты появления и вымирания образуют последовательность событий типа пуассоновского процесса, будут зависеть от общего числа таксонов в начале подразделения и его продолжительности. При переходе к относительным скоростям, являющимся вполне адекватными характеристиками, возникает проблема продолжительности интервалов, которая обычно невелика по сравнению с их абсолютным возрастом и определяется как разность возрастов границ, что влечет за собой ошибки, нередко сопоставимые с самой продолжительностью подразделений.

Для изучения диверсификации энтомофаун с ранней юры по плиоцен нами использована диаграмма, на которой по вертикальной оси отложено общее количество семейств насекомых в начале веков или эпох, т.е. переходящих в рассматриваемый век или эпоху снизу, а по горизонтальной — накопленное количество семейств, появившихся от начала ранней юры (рис. 312). Точки на графике соответствуют границам веков, а расстояние на горизонтали между смежными точками равно количеству семейств,

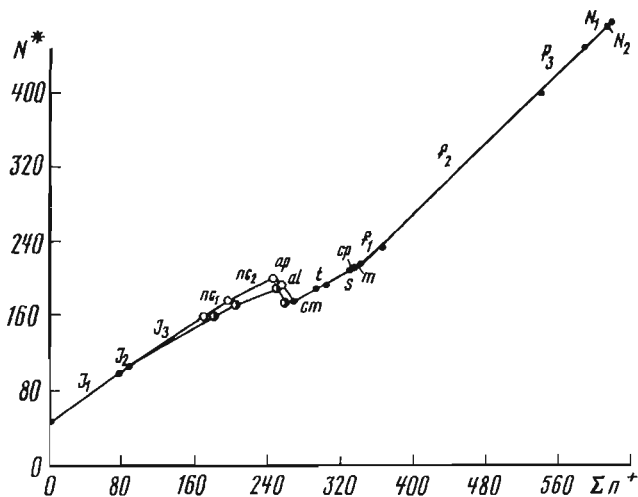


Рис. 312. Изменения числа семейств насекомых в юре-неогене. Обозначения: N^* — число семейств на границах веков, $\Sigma\pi^*$ — накопленное число появившихся семейств; обозначения веков см. с. 210. Остальные обозначения см. подпись к рис. 309

появившихся в течение века (эпохи). Так как накопленное количество семейств возрастает, график постоянно наращивается вправо, сохраняя временную последовательность точек.

График накопленных появлений является фазовой диаграммой, позволяющей легко отобразить наиболее существенные особенности рассматриваемого процесса. Как хорошо известно, фазовые диаграммы часто значительно проще других графиков, что облегчает восприятие и интерпретацию данных. Они могут применяться, если изучается общая направленность процессов, а их скорость по тем или иным причинам не рассматривается. В выбранных координатах наклон кривой определяется только соотношением появления и вымирания семейств в течение веков (эпох). В частности, чистое появление новых семейств (без вымирания) соответствует участкам кривой, идущим под углом 45° вправо вверх, равенство появлений и вымираний — горизонтальным участкам, а при чистом вымирании должны появиться отрезки, направленные вертикально вниз. Наклон кривой несет ту же информацию, что коэффициент когерентности (Жерихин, 1978) для геохронологических интервалов, но, кроме того, график учитывает и общее количество семейств.

Для составления графика использованы опубликованные данные по мезозойским и кайнозойским насекомым (на начало 1987 г.) с учетом некоторых неописанных форм, сведения о которых были предоставлены специалистами Лаборатории членистоногих ПИН. В отличие от предыдущего раздела в данном случае не учитывались определения, вызывающие сомнение, а также исчезновение из палеонтологической летописи при сохранении в современной фауне. В определении возраста тех или иных комплексов насекомых, к сожалению, редко существует полная уверенность, поэтому во многих случаях принятые датировки весьма условны и должны быть ого-

ворены. К ранней юре отнесены, помимо достоверных лейасовых, также многие энтомофауны, для которых допускается и датировка началом средней юры (сибирские фауны *Mesoleuctra*—*Mesoneta* и *Mesoleuctroides*—*Dinosamagura*, фауна согульской свиты Ферганы), а к средней юре — лишь фауны итатской свиты Чулымо-Енисейской впадины и монгольских местонахождений Бахар и Баян-Тэг. В число позднюрских включены фауна *Stackelbergisca*—*Siberioperla* Забайкалья и фауна местонахождения Хоутин-Хотгор в Монголии. К нижнему неокому отнесены фауны гурванэрэнской и цаганцабской свит Монголии, нижнего вельда Англии и Монтсеча в Испании, к верхнему — остальные неокомские фауны Монголии и Забайкалья (где уверенно выделить ранне-неокомский уровень не удастся), к апту — фауны местонахождений Семен в Забайкалье и Холботу и Бон-Цаган в Монголии и фауна ливанского янтара. В число альбских, помимо фауны еманринской свиты Приохотья, включены фауны Редмонда (Лабрадор), френцевской свиты (Приморье), Кунварры (Австралия) и свиты Сантана (Бразилия). Фауна кындальской свиты Приамурья отнесена к сеноману. Для фаун *Proameletus*—*Sinitsia* принята, как и в предыдущем разделе, двойная датировка — позднюрская и альбская — и соответственно выполнены два варианта расчетов. Для верхнемеловых и палеогеновых фаун возраст принят в соответствии с таблицей, ранее опубликованной В.В. Жерихиным (1980, с. 76—96), но с включением датского яруса в палеоцен. Аквитанские фауны Европы, фауна р. Гранатовой (Приморье) и фауны ископаемых смол Мексики и Доминиканской Республики включены в число миоценовых. Антропогеновые фауны не учитывались.

Чтобы облегчить корректировку полученных результатов в будущем за счет новых находок, ниже приводится список юрских, меловых и кайнозойских семейств насекомых с указанием диапазона их распространения. Обозначения в списке и на рис. 312 следующие: S_3 — поздний карбон, P_2 — поздняя пермь, T_3 — поздний триас, J_1 — ранняя юра, J_2 — средняя юра, J_3 — поздняя юра, nc_1 — ранний неоком, nc_2 — поздний неоком, ар — апт, ал — альб, см — сеноман, т — турон, к—s — коньяк и сантон, ср — кампан, м — маастрихт, P_1 — палеоцен, P_2 — эоцен, P_3 — олигоцен, N_1 — миоцен, N_2 — плиоцен, R — современность.

ОТРЯД LEPISMATIDA: Lepidotrichidae s—R, Lepismatidae P_1 —R.

ОТРЯД MACHILIDA: Machilidae P_2 —R.

ОТРЯД EPHEMERIDA: Ephemeridae P_2 —R, Palingeniidae J_3 —R, Behningiidae J_3 —R, Mesephemeridae P_2 — J_3 , Leptophlebiidae J_1 —R, Epeoromimidae J_1 —al (J_3)¹, Heptageniidae P_2 —R, Siphonuridae J_1 —R, Metretopodidae P_2 —R, Ametropodidae P_2 —R, Isonychiidae P_2 —R, Baetidae N_1 —R, Aenigmephemeridae J_3 , Hexagenitidae J_1 —al, Ephemerellidae P_2 —R, Neoephemeridae P_3 —R.

ОТРЯД PSOCIDA: Archipsyllidae P_2 — nc_2 , Trogiidae см—R, Psyllipsocidae s—R, Amphientomidae s—R, Electrentomidae P_2 , Liposcelidae P_2 —R, Pachytroctidae P_2 —R, Sphaeropsocidae см—R, Epipsocidae P_2 —R, Peripsocidae P_1 —R, Lepidopsocidae P_2 —R, Myopsocidae N_1 —R, Caeciliidae P_2 —R, Amphipsocidae P_2 —R, Lachesillidae s—R, Pseudocaeciliidae P_2 —R, Trichopsocidae P_2 —R, Philo-

¹ Здесь и далее при расхождении в оценке диапазона стратиграфического распространения за счет принятия разных стратиграфических схем; первой приводится оценка при принятии возраста по В.В. Жерихину, второй (в скобках) — по С.М. Сивиче.

tarsidae P₂-R, Ectopsocidae N₁-R, Archipsocidae P₂-R, Elipsocidae P₂-R, Psocidae P₂-R.

ОТРЯД THRIPIDA: Lophoneuridae P₁-s, Aeolothripidae s-R, Merothripidae P₂-R, Karataothripidae J₃, Palaeothripidae P₂, Heterothripidae nc₁-R, Thripidae s-R, Phlaeothripidae P₂-R.

ОТРЯД CIMICIDA: Aleyrodoidea fam. nov. J₃-nc₁, Bernaeidae sp, Aleyrodoidea P₂-R, Protosyllidiidae P₂-ap, Liadopsyllidae J₁-cm, Malmopsyllidae J₃, Psyllomorpha fam. nov. J₃-al (J₃), Aphalaridae P₂-R, Psyllidae P₃-R, Carsidaridae P₃-R, Elektraphididae s-P₃, Phylloxeridae P₂-R, Adelgidae N₂-R, Genaphididae J₃, Palaeoaphididae nc₂-cp, Oviparosiphidae nc₂-ap, Tajmyraphididae cm-s, Drepanosiphidae J₃-R, Canadaphididae s-cp, Shaposhnikovidae s, Mindaridae P₁-R, Thelaxidae s-R, Phloeomyzidae P₂-R, Anoeciidae P₂-R, Aphididae N₁-R, Greenideidae N₁-R, Lachnidae N₁-R, Pemphigidae s-R, Margarodidae (s. lato) nc₂-R, Ortheziidae P₂-R, Dysmorphoptilidae P₂-J₃, Ipsviciidae T₃-ap, Dunstaniidae P₂-J₃, Palaeontinidae J₁-al (ap), Hylcellidae T₃-cm, Cicadelloidea fam. nov. J₂-ap, Cicadellidae nc₁-R, Tettigarctidae J₁-R, Cicadidae P₁-R, Procercopidae J₁-t, Aphrophoridae al-R, Cercopidae cm-R, Fulgoridiidae J₁-J₃, Cixiidae J₃-R, Achilidae nc₂-R, Fulgoroidea fam. nov. J₃-t, Fulgoroidea fam. nov. 2 ap-s, Tettigometridae P₂-R, Ricaniidae P₁-R, Flatidae N₁-R, Delphacidae N₁-R, Issidae P₂-R, Dictyopharidae s-R, Fulgoridae P₃-R, Progonocimicidae P₂-cm, Karabasiidae T₃-cm, Enicocephalidae P₁-R, Dipsocoridae P₂-R, Archegocimicidae J₁-al (ap), Enicocoridae J₃-al, Saldidae P₂-R, Propreocoridae J₁, Hebridae N₁-R, Veliidae P₃-R, Gerridae cm-R, Hydrometridae P₂-R, Nepidae J₃-R, Belostomatidae J₁-R, Shurabellidae J₁-J₂, Corixidae J₁-R, Naucoridae T₃-R, Scaphocoridae J₃, Mesotrepidae t, Notonectidae J₃-R, Cuneocoridae J₁, Cimicomorpha fam. nov. J₃, Pterocimicidae J₁, Miridae J₃-R, Tingidae nc₂-R, Anthocoridae s-R, Nabidae P₂-R, Reduviidae nc₂-R, Protocoridae J₁, Coreoidea fam. nov. J₁-J₂, Coreidae J₃-R, Alydidae J₃-R, Rhopalidae P₃-R, Pyrrhocoridae P₃-R, Berytidae P₃-R, Lygaeidae J₃-R, Aradoidea fam. nov. s, Kobdocoridae nc₁, Aradidae ap-R, Pachymeridiidae J₁-nc₁, Mesopentacoridae J₃, Cydnidae J₃-R, Pentatomidae nc₂-R, Acanthosomatidae P₃-R, Scutelleridae P₂-R, Piesmatidae P₂-R.

ОТРЯД PALAEOMANTEIDA: Permosialidae P₂-J₁.

ОТРЯД SCARABAEIDA: Labradorocoleidae al, Tricoleidae T₃-al, Schizophoridae T₃-nc₁, Catiniidae T₃-al, Ademosynidae T₃-nc₂, Cupedidae T₃-R, Gyrinidae J₁-R, Haliplidae al-R, Parahygrobiidae J₃, Liadytidae J₁-al (nc₂), Coptoclavidae J₁-al, Hygrobiidae N₁-R, Noteridae P₁-R, Dytiscidae J₃-R, Jurodidae J₁-al (J₃), Rhysodidae N₁-R, Trachypacheidae T₃-R, Carabidae J₁-R, Hydraenidae J₁-R, Hydrophilidae J₁-R, Silphidae J₁-R, Staphylinidae J₁-R, Pselaphidae P₂-R, Ptiliidae s-R, Scydmaenidae nc₂-R, Leiodidae P₂-R, Scaphidiidae P₂-R, Eucinetidae J₁-R, Scirtidae nc₂-R, Clambidae P₂-R, Dascillidae P₂-R, Scarabaeidae J₂-R, Lucanidae P₂-R, Passalidae P₃-R, Trogidae P₃-R, Geotrupidae P₃-R, Byrrhidae J₁-R, Elmidae P₂-R, Psephenidae P₂-R, Heteroceridae nc₁-R, Dryopidae P₃-R, Buprestidae J₂-R, Artematopidae P₂-R, Praelateridae J₁, Elateridae J₁-R, Cerophytidae nc₂-R, Throscidae nc₂-R, Eucnemidae P₂-R, Lycidae P₂-R, Cantharidae P₂-R, Lampyridae P₂-R, Nosodendridae P₂-R, Dermestidae P₁-R, Bostrychidae P₂-R, Ptinidae P₂-R, Anobiidae nc₂-R, Acanthocnemidae cm-R, Melyridae t-R, Trogossitidae J₃-R, Peltidae J₃-R, Lophocateridae J₃-R, Cleridae P₂-R, Lymexylonidae P₂-R,

Nitidulidae P_2 -R, Rhizophagidae P_2 -R, Protocucujidae J_3 -R, Passandridae P_2 -R, Cucujidae P_2 -R, Silvanidae P_2 -R, Cryptophagidae s-R, Erotylidae P_2 -R, Phalacridae P_2 -R, Cisidae P_2 -R, Corylophidae P_2 -R, Endomychidae P_2 -R, Coccinellidae nc_2 -R, Propalticidae N_2 -R, Cerylonidae s-R, Lathridiidae s-R, Scaptiidae J_3 -R, Mordellidae J_3 -R, Colydiidae nc_2 -R, Mycetophagidae P_2 -R, Pyrochroidae P_2 -R, Oedeмерidae P_2 -R, Meloidae P_3 -R, Aderidae P_2 -R, Tenebrionidae P_2 -R, Rhipiphoridae P_1 -R, Anthicidae P_1 -R, Alleculidae J_3 -R, Melandryidae s-R, Chrysomelidae J_3 -R, Cerambycidae nc_2 -R, Bruchidae P_3 -R, Nemonychidae J_3 -R, Anthribidae al-R, Attelabidae nc_2 -R, Curculionidae nc_2 -R, Oxycorynidae P_2 -R, Dryophthoridae P_2 -R, Scolytidae P_1 -R, Platypodidae N_1 -R.

ОТРЯД STYLOPIDA: Mengeidae P_2 -R, Elenchidae N_1 -R.

ОТРЯД RAPHIDIIDA: Mesoraphidiidae J_1 - J_3 , Baissopteridae J_1 -ap, Allographidiidae J_3 -al, Inocelliidae P_2 -R, Raphidiidae P_2 -R.

ОТРЯД CORYDALIDA: Corydalidae nc_2 -R, Sialidae P_2 -R.

ОТРЯД JURINIDA: Polycyrtellidae T_3 - J_2 .

Отряд MYRMELEONTIDA: Mesithonidae J_1 - nc_2 , Prohemerobiidae J_1 -al (ap), Osmylopsychopsidae J_3 -cm, Kalligrammatidae J_3 - P_1 , Psychopsidae t-R, Hemerobiidae cm-R, Osmyliidae J_1 -R, Sisyridae s-R, Berothidae ap-R, Mantispidae J_3 -R, Neurorthidae P_2 -R, Mesochrysopidae J_3 - nc_2 , Nymphitidae J_3 -t, Ascalaphidae t-R, Nymphidae P_2 -R, Nemopteridae P_3 -R, Myrmeleontidae N_1 -R, Coniopterygidae J_3 -R.

Отряд PANORPIDA: Mesopanorpididae P_2 -al(J_3), Panorpidae T_2 -R, Bittacidae T_3 -R, Panorpididae P_2 -R, Choristidae al-R, Eomeropidae P_1 -R, Boreidae J_3 -R, Nannochoristidae P_2 -R, Liassophilidae T_1 - J_1 , Mesopsychidae T_3 - J_2 , Pseudopolycentropodidae J_1 - J_3 , Mesopsychina fam. nov. 1 nc_2 , Mesopsychina fam. nov. 2 nc_2 .

Отряд PULICIDA: Saurophthiridae nc_1 - nc_2 , Pulicida fam. nov. al, Ctenophthalmidae P_2 -R.

Отряд PHRYGANAEIDA: Prosepididontidae J_1 , Necrotauliidae T_3 -al (J_3), Philopotamidae T_3 -R, Polycentropodidae nc_1 (J_3)-R, Stenopsychidae P_2 -R, Hydroptilidae s-R, Psychomyiidae P_2 -R, Hydropsychidae P_2 -R, Rhyacophilidae J_3 -R, Glossosomatidae P_2 -R, Dysoneuridae J_3 -al (nc_1), Baissoferidae J_3 -ap, Vitimotauliidae J_3 -cm, Phryganaeidae nc_1 -R, Limnephilidae P_3 -R, Leptoceridae s-R, Calamoceratidae s-R, Odontoceratidae P_2 -R, Molannidae P_2 -R, Таумyrelectronidae s, Goeridae P_2 -R, Electralbertidae cp, Lepidostomatidae P_2 -R, Hydrobiosidae s-R, Brachycentridae P_2 -R, Helicopsychidae P_2 -R, Beraeidae P_2 -R, Sericostomatidae P_2 -R.

Отряд PAPILIONIDA: Eolepidopterygidae J_3 -al(J_3), Micropterygidae nc_2 -R, Undopterigidae al(J_3), Lophocoronidae s-R, Hepialidae P_1 -R, Nepticulidae t-R, Psychidae P_2 -R, Adelidae P_2 -R, Tineidae P_2 -R, Plutellidae P_2 -R, Copromorphidae P_3 -R, Xyloryctidae P_2 -R, Elachistidae P_2 -R, Oecophoridae P_2 -R, Gracillariidae P_2 -R, Bucculatricidae t-R, Lyonetiidae P_2 -R, Tortricidae P_2 -R, Cossidae P_3 -R, Zygaenidae N_1 -R, Pyralidae P_2 -R, Pterophoridae P_3 -R, Hesperidae P_3 -R, Papilionidae P_2 -R, Pieridae P_3 -R, Satyridae P_3 -R, Libytheidae P_3 -R, Nymphalidae P_3 -R, Lycaenidae P_2 -R, Geometridae P_2 -R, Noctuidae t-R, Syntomidae P_3 -R, Notodontidae N_2 -R, Sphingidae N_1 -R.

PAPILIONIDEA inc. ordinis: fam. nov. J_3 - nc_1 .

Отряд MUSCIDA: Tanyderidae T_3 -R, Eoptychopteridae J_3 -R, Psychodidae J_3 -R, Phlebotomidae ap-R, Trichoceridae J_1 -R, Limoniidae J_1 -R, Tipulidae

cm-R, Ptychopteridae P₂-R, Cyndrotomidae m-R, Rhaetomyidae J₁, Chaoboridae J₁-R, Chironomidae J₁-R, Ceratopogonidae cm-R, Simuliidae nc₁(J₃)-R, Culicidae P₂-R, Perissomatidae J₂-R, Pachyneuridae J₃-R, Thaumaleidae al(J₃)-R, Protorhyphidae J₁-al(J₃), Procramptonomyiidae J₁-J₃, Oligophryneidae J₁, Cramptonomyiidae nc₂-R, Anisopodidae J₁-R, Siberhyphidae J₂, Eopleciidae J₁-al(nc₂), Paraxymyiidae J₁-J₃, Crosaphididae T₃-J₃, Mycetobiidae P₂-R, Tipulopleciidae J₃, Bibionoidea fam. nov. cm, Protopleciidae J₁-al(ap), Pleciomimidae J₁-al(ap), Bolitophilidae nc₁-R, Arachnocampidae cm-R, Mesosciophilidae J₂-nc₂, Mycetophilidae J₃-R, Archizelmiridae J₃, Keroplatidae nc₂-R, Sciaridae nc₁-R, Lygistorrhinidae P₂-R, Ditomyiidae P₂-R, Manotidae P₃-R, Macroceridae P₁-R, Canthylloscelidae J₂-R, Protoscatopsidae J₁-nc₁, Scatopsoidea fam. nov. cm, Scatopsidae nc₂-R, Cecidomyiidae nc₂(J₃)-R, Pleciidae nc₂-R, Hesperinidae P₃-R, Bibionidae P₂-R, Boholdoyidae J₁-nc₂, Blephariceridae cm-R, Rhagionidae J₁-R, Eomyiidae J₃, Xylophagidae cm-R, Asilomorpha fam. nov. cm, Tabanidae P₂-R, Archisargidae J₃, Vermileonidae J₁-R, Eremochaetidae J₃-nc₂, Stratiomyiidae cp-R, Acroceridae J₃-R, Nemestrinidae J₃-R, Therevidae P₁-R, Mydidae P₃-R, Asilidae nc₂-R, Bombyliidae J₂-R, Protempididae J₃, Empidiidae J₃-R, Hybotidae nc₁(J₃)-R, Dolichopodidae s-R, Platypezidae nc₂-R, Opetiidae nc₂-R, Sciadoceridae cm-R, Ironomyiidae nc₂-R, Phoridae cm-R, Syrphidae cp-R, Pipunculidae P₂-R, Conopidae P₂-R, Richardiidae P₃-R, Otitidae P₂-R, Ulidiidae P₂-R, Tephritidae N₁-R, Psilidae P₂-R, Micropezidae P₂-R, Cypselosomatidae P₂-R, Diopsidae P₂-R, Opomyzidae P₃-R, Clusiidae P₂-R, Acarthophthalmidae P₂-R, Anthomyzidae P₂-R, Aulacigastriidae P₂-R, Chyromyiidae P₂-R, Helomyzidae P₂-R, Pseudopomyzidae P₂-R, Trixoscelidae P₃-R, Sciomyzidae P₂-R, Sepsidae P₂-R, Dryomyzidae P₃-R, Lauxaniidae P₂-R, Chamaemyiidae P₂-R, Periscelididae N₁-R, Lonchaeidae P₂-R, Pallopteridae P₂-R, Proneottiophilidae P₂, Piophilidae P₃-R, Sphaeroceridae P₃-R, Odiniidae P₂-R, Agromyzidae P₃-R, Milichiidae P₂-R, Carnidae P₂-R, Tethinidae N₁-R, Cryptochaetidae P₂-R, Drosophilidae P₂-R, Diastatidae P₂-R, Ephyridae P₂-R, Chloropidae P₂-R, Scatophagidae N₁-R, Anthomyiidae P₃-R, Muscidae P₂-R, Eophlebomyiidae P₂, Glossinidae P₃-R, Hippoboscidae N₁-R, Tachinidae N₁-R.

Отряд VESPIDA: Xyelidae T₃-R, Xyelotomidae J₂-al(ap), Electrotomidae P₂, Blasticotomidae P₃-R, Argidae P₃-R, Tenthredinidae nc₂-R, Xyelydidae J₁-J₃, Praesiricidae J₃-m, Pamphiliidae J₃-R, Cimbicidae P₂-R, Gigasiricidae J₁-J₃, Anaxyelidae J₃-R, Siricidae J₁-R, Cephidae nc₁-R, Sepulcidae J₁-cm, Pararchexyelidae J₃, Paroryssidae J₃-ap, Orussidae cm-R, Karatavitidae J₁-J₃, Ephialtitidae J₁-al(ap), Stephanidae P₂-R, Praeaulacidae J₃-nc₂, Aulacidae nc₁-R, Cretevanidae ap-s, Evaniidae P₂-R, Trigonalidae nc₂-R, Megalyridae J₁-R, Megaspilidae nc₂-R, Stigmaphronidae nc₂-s, Ceraphronidae P₂-R, Praeichneumonidae nc₁-nc₂, Ichneumonidae nc₂-R, Braconidae nc₁-R, Mesoserphidae J₁-nc₂, Roproniidae J₂-R, Heloridae J₃-R, Proctotrupidae nc₁-R, Pelecinidae nc₁-R, Austroniidae nc₁-R, Diapriidae cm-R, Jurapriidae J₃, Platygastriidae P₁-R, Serphitidae nc₂-cp, Archaecynipidae nc₂, Cynipidae cm-R, Iballidae s-R, Figitidae P₃-R, Mymaromatidae cm-R, Eulophidae t-R, Chalcididae P₃-R, Trichogrammatidae cp-R, Torymidae s-R, Agaonidae P₃-R, Eurytomidae P₂-R, Pteromalidae P₂-R, Encyrtidae P₂-R, Tetracampidae cm-R, Ormyridae cp-R, Cleonymidae P₂-R, Eupelmidae P₂-R, Perilampi-

dae P_2 -R, Bethyloynymidae J_3 , Embolemyidae P_2 -R, Chrysididae nc_2 -R, Bethyloidae nc_2 -R, Dryinidae nc_2 -R, Pompilidae nc_2 -R, Baissodidae nc_1 - nc_2 , Sphecidae nc_1 -R, Apidae P_1 -R, Falsiformicidae cm -s, Scoliidae ap -R, Mutillidae t -R, Tiphiidae P_3 -R, Masaridae nc_2 -R, Eumenidae P_1 -R, Vespidae P_2 -R, Armaniidae al -t, Sphecomyrmyidae cm -cp, Formicidae P_1 -R.

Отряд LIBELLULIDA: Protomyrmeleontidae T_3 - nc_2 , Liassogomphidae J_1 , Aeshnidae J_3 -R, Gomphidae J_3 -R, Sonidae nc_1 , Aktassiidae J_3 - nc_2 , Aeschniidae J_3 - cm , Hemeroscopidae nc_2 - ap , Corduliidae nc_1 -R, Libellulidae nc_1 -R, Heterophlebiidae J_1 - J_3 , Camptero-phlebiidae J_1 - J_3 , Isophlebiidae J_1 - al (J_3), Karatawiidae J_1 - J_3 , Tarsophlebiidae J_1 - ap , Archithemistidae J_1 - J_3 , Oreopteridae J_1 - nc_2 , Stenophlebiidae J_3 - ap , Steleopteridae J_3 , Pseudolestidae P_1 -R, Amphipterygidae P_2 -R, Calopterygidae P_2 -R, Polythoridae P_2 -R, Epallagidae P_2 -R, Zacallitidae P_2 , Perilestidae P_2 -R, Sieblosiidae P_3 - N_1 , Lestidae P_3 -R, Coenagrionidae J_3 -R, Megapodagrionidae P_2 -R, Platycnemididae P_2 -R, Chlorolestidae P_3 -R.

Отряд BLATTIDA: Mesoblattinidae C_3 - cm , Latiblattidae J_3 , Raphidiomimidae J_3 , Blattulidae J_1 -s, Polyphagidae cm -R, Blattidae nc_2 -R, Blattellidae t -R, Blaberidae N_1 -R.

Отряд MANTIDA: Chaeteessiidae nc_2 -R, Mantoididae s-R, Mantidae N_1 -R.

Отряд TERMITIDA: Hodotermitidae nc_1 -R, Mastotermitidae cm -R, Kalotermitidae P_1 -R, Rhinotermitidae P_2 -R, Termitidae N_1 -R.

Отряд PERLIDA: Mesoleuctridae T_3 - J_1 , Perlariopseidae T_3 - ap , Taeniopterygidae nc_1 -R, Nemouridae al (J_3)-R, Baleyopterygidae J_1 - nc_2 , Leuctridae al (J_3)-R, Platyperlidae T_3 - nc_2 , Chloroperlidae al (J_3)-R, Perlodidae P_2 -R, Perlidae P_2 -R, Siberioperlidae T_3 - al (nc_2), Eustheniidae P_2 -R, Gripopterygidae al -R.

Отряд GRYLLOBLATTIDA: Geinitziidae T_3 - J_3 , Blattogryllidae T_3 - nc_2 , Grylloblattida fam. nov. nc_2 , Chresmodidae J_3 - nc_1 .

Отряд EMBIIDA: Embiidae P_2 -R, Clothodidae P_3 -R, Burmitembiidae P_1 .

Отряд PROTELYTRIDA: Umenocoleidae nc_2 - ap .

Отряд FORFICULIDA: Protodiplatyidae J_2 - J_3 , Pygidicranidae J_3 -R, Laburidae P_2 -R, Forficulidae P_3 -R.

Отряд GRYLLIDA: Vitimiidae T_3 - nc_2 , Bintoniellidae T_3 - J_1 , Elcanidae J_1 - al (nc_2), Haglidae T_3 -R, Phasmomimidae J_1 - P_1 , Tettigoniidae P_1 -R, Gryllacrididae m-R, Protogryllidae T_3 - J_3 , Baissogryllidae nc_2 - ap , Gryllotalpidae P_3 -R, Gryllidae ap -R, Locustopseidae T_3 -t, Eumastacidae J_3 -R, Promastacidae P_1 , Tetrigidae nc_2 -R, Tridactylidae nc_2 -R, Pyrgomorphidae N_1 -R, Acrididae P_2 -R.

Отряд PHASMATIDA: Aerophasmatidae J_3 , Necrophasmatidae J_3 , Cretophasmatidae t, Prochresmodidae T_3 - nc_2 , Phasmatidae P_2 -R, Phyllidae P_2 -R.

CRYLLONES inc. ordinis: Lygobiidae nc_1 .

Результаты подсчетов суммированы в табл. 7.

Как видно на рис. 312, в течение юры и в неокоме наблюдается подавляющее преобладание новых семейств при практически одном и том же соотношении появлений и вымираний. В апте и альбе доминируют процессы вымирания, а начиная с сеномана вновь наблюдается возрастание таксономического разнообразия насекомых, причем к зоэну роль вымирания становится ничтожной. Апт-альбское вымирание снизило исходное количество семейств примерно на 10%. Общая картина наглядно подтвер-

Таблица 7. Изменения числа семейств насекомых в юре—неогене

		J ₁	J ₂	J ₃	K _{1 nc₁}	K _{1 nc₂}	K _{1 ap}	K _{1 al}	K _{2 cm}	K _{2 t}
В соответствии с датировками	n ⁺	76	11	83	26	49	8	13	26	11
В.В. Жерихина	n ⁻	12	5	39	9	24	15	31	12	7
	N*	46	110	116	160	177	202	195	177	191
	Σ n ⁺	0	76	87	170	196	245	253	266	292
В соответствии с датировками	n ⁺			92	23	48	8	8		
	n ⁻			49	10	29	22	8		
С.М. Синицы	N*			159	172	191	177	177	177	177
	Σ n ⁺			179	202	250	258	266		
		K _{2 в}	K _{2 ср}	K _{2 m}	Р ₁	Р ₂	Р ₃	N ₁	N ₂	Q
В соответствии с датировками	n ⁺	30	5	2	24	174	50	25	3	
В.В. Жерихина	n ⁻	10	4	1	4	6	1	1	-	
	N*	195	215	216	217	237	405	454	478	481
	Σ n ⁺	303	333	338	340	364	538	588	613	616

Примечания: n⁺ — число появившихся семейств, n⁻ — число вымерших семейств, N* — число семейств в начале века (эпохи), Σ n⁺ — накопленное число появившихся семейств. В коньякских отложениях появившихся и вымерших семейств не обнаружено.

ждает выводы предыдущей главы с тем только небольшим расхождением, что вымирание начинается у границы неокома и апта, а не в позднем неокоме; это может объясняться различиями использованного фактического материала. Преобладание вымираний фиксируется независимо от принятой стратиграфической схемы, хотя и несколько смещается во времени; при использовании схемы В.В. Жерихина снижение кривой в апте оказывается незначительным и большая часть вымирания приходится на альб, тогда как при использовании схемы С.М. Синицы вымирание смещается на аптский отрезок кривой, а альбский отрезок демонстрирует равновесие вымираний и появлений. Такое равновесие в течение длительного времени кажется маловероятным, особенно учитывая большую продолжительность альбского века, однако та же картина может наблюдаться, если смена вектора процесса произошла внутри альба, а не вблизи одной из границ. Если в альбе вначале доминировали процессы вымирания, а потом — процессы появления, то может оказаться, что при усреднении они примерно уравнивают друг друга. В любом случае особый характер событий в середине мела, не находящий аналогий во всем остальном рассмотренном временном диапазоне, совершенно очевиден.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А.С.* Количественный анализ вымирания на рубеже мезозоя и кайнозоя // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1984. Т. 59. № 2. С. 87–102.
- Братцева Г.М., Новодворская И.М.* Споры и пыльца из нижнемеловых отложений местонахождения Хурэн-Дух, МНР. М.: Наука, 1975. С. 205–209, 231. (Тр. ССМПЭ. Вып. 2).
- Братцева Г.М., Новодворская И.М.* Палинологическая характеристика нижнемеловых отложений Буйлясутун-худук и Анда-Худук, Баян-Хонгорский аймак, МНР. М.: Наука, 1979. С. 98–99 (Тр. ССМПЭ. Вып. 8).
- Бей-Биенко Г.Я.* Кузнечиковые. Подсем. Листовые кузнечики (Phaneropteridae) М.; Л.: Наука, 1954. 385 с. (Фауна СССР; № 59).
- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука, 1952. 698 с.
- Вахрамеев В.А.* Покрытосеменные и граница нижнего и верхнего мела // Палинология мезофита: Тр. III Межд. палинол. конф. М.: Наука, 1973. С. 131–135.
- Вахрамеев В.А., Котова И.З.* Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья // Палеонтол. журн. 1977. № 4. С. 101–109.
- Вялов О.С.* Классификация викопных хатинок ручайников // Докл. АН УССР. Сер. Б. 1973. № 7. С. 585–588.
- Горохов А.В.* О классификации современных сверчковых (Orthoptera, Grylloidea) с описанием новых таксонов // Зоол. журн. 1984. Т. 63. С. 1641–1651.
- Горохов А.В.* Сверчковые (Orthoptera, Grylloidea) мезозоя Азии // Палеонтол. журн. 1985. № 2. С. 59–68.
- Григалис А., Балтакис С., Котинас В.* Стратиграфия палеогеновых отложений Прибалтики // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1971. № 3. С. 107–116.
- Гродницкий Д.Л., Козлов М.В.* Функциональная морфология локомоторного аппарата и особенности полета первичных молей (Lepidoptera: Micropterigidae, Eriocaniidae) // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 11. С. 1661–1671.
- Данилевский А.С., Кузнецов В.И.* Листовертки Tortricidae, триба плодоярки Lespreyusini. Л.: Наука, 1968. 636 с. (Фауна СССР. Насекомые, чешуекрылые. Т. 5, вып. 1).
- Длусский Г.М.* Надсемейство Formicoidea // Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975. С. 114–122. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 147).
- Длусский Г.М.* Муравьи пустынь. М.: Наука, 1981. 230 с.
- Длусский Г.М.* Новое семейство позднемеловых перепончатокрылых – “промежуточное звено” между муравьями и сколиоидами // Палеонтол. журн. 1983. № 3. С. 65–78.
- Длусский Г.М.* Новые формикоиды из позднего мела // Там же. 1987. № 1. С. 131–135.
- Длусский Г.М.* Муравьи сахалинского янтая // Там же. 1988. № 1.
- Емельянов А.Ф., Фалькович М.И.* О книге “Историческое развитие класса насекомых” // Энтомол. обозрение. 1983. Т. 62. Вып. 1. С. 205–222.
- Еськов К.Ю.* Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филогенез. М.: Наука, 1984. С. 24–91.
- Жантеев Р.Д.* Биоакустика насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1981. 256 с.
- Жерихин В.В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (Трахеиные и хелицеро-вые). М.: Наука, 1978. 198 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 165).
- Жерихин В.В.* Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании // Экологическое прогнозирование. М.: Наука, 1979. С. 113–132.

- Жерихин В.В.* Насекомые в экосистемах суши // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980а. С. 189–227. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 175).
- Жерихин В.В.* Класс Insecta // Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя: Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука, 1980б. С. 40–97.
- Жерихин В.В.* Насекомые // Юрские континентальные биоценозы Южной Сибири и сопредельных территорий. М.: Наука, 1985. С. 100–131. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 213).
- Жерихин В.В., Расницын А.П.* Биоэкологическая регуляция эволюционных процессов // Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980. С. 77–81.
- Жерихин В.В., Сукачева И.Д.* О меловых насекомоносных "янтарах" (ретинитах) севера Сибири // Докл. на 24-м Ежегод. чтении памяти Н.А. Холодковского, 1971: Вопросы палеонтологии насекомых. Л.: Наука, 1973. С. 3–48.
- Загуляев А.К.* Настоящие моли (Tineidae). Подсемейство Tineinae. М.; Л.: Наука, 1960. 267 с. (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 4. Вып. 3).
- Загуляев А.К.* Положение семейства Tineidae в системе и его эволюция // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 3. С. 538–549.
- Загуляев А.К.* Настоящие моли (Tineidae). Подсемейство Scardiinae. Л.: Наука, 1973. 128 с. (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 4. Вып. 4).
- Загуляев А.К.* Настоящие моли (Tineidae). Подсемейство Murgtesozelinae. Л.: Наука, 1975. 429 с. (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 4. Вып. 5).
- Загуляев А.К.* Семейство Psychidae – мешочницы (психиды) // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 4. Чешуекрылые. Ч. 1. Л.: Наука, 1978. С. 112–138.
- Загуляев А.К.* Настоящие моли (Tineidae). Подсемейство Meessiinae. Л.: Наука, 1979. 408 с. (Фауна СССР. Насекомые чешуекрылые. Т. 4. Вып. 6).
- Иванов В.Д.* Сравнительный анализ кинематики крыльев ручейников (Trichoptera) // Энтомол. обозрение. 1985. Т. 64, вып. 2. С. 273–284.
- Калугина Н.С.* Насекомые в водных экосистемах прошлого // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980. С. 224–240. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 175);
- Кипятков В.Е.* Происхождение общественных насекомых, Сер. Биология. М.: Знание, 1985. № 4. 64 с.
- Кожанчиков И.В.* Новый представитель сем. Cossidae из миоценовых отложений Кавказа // Докл. АН СССР. 1957. Т. 113. № 3. С. 675–677.
- Козлов М.В.* Мускулатура птероторакса низших чешуекрылых (Lepidoptera: Micropterigidae–Tischeriidae) // Вестн. зоологии. 1986. № 1. С. 59–70.
- Козлов М.В.* Функциональная морфология крыльев и изменчивость жилкования низших чешуекрылых // Журн. общ. биологии. 1987а. Т. 48, № 2. С. 238–247.
- Козлов М.В.* Новые молевидные чешуекрылые из балтийского янтара // Палеонтол. журн. 1987б. № 4. С. 59–68.
- Козлов М.В.; Иванов В.Д., Гродницкий Д.Л.* Эволюция крылового аппарата и кинематика крыльев чешуекрылых // Усп. совр. биологии. 1986. Т. 101. Вып. 2. С. 291–305.
- Косминский П.А.* К вопросу о постоянстве морфологических признаков у *Abrahas grossulariata* L. // Рус. энтомол. обозрение. 1912. Т. 12, № 2. С. 313–328.
- Косминский П.А.* Значение для систематики чешуекрылых некоторых особенностей радиальной системы жилкования // Изв. Моск. энтомол. о-ва. 1915. Т. 1. С. 91–94.
- Красилов В.А.* Филогения и систематика // Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969. С. 12–30.
- Красилов В.А.* Меловой период: Эволюция земной коры и биосферы. М.: Наука, 1985. 204 с.
- Красилов В.А.* Периодичность развития органического мира // Палеонтол. журн. 1987. № 3. С. 9–15.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.* Филогенетические связи надсемейств Psychoidea, Tineoidea и Урономеутоидея (Lepidoptera) с учетом функциональной морфологии генитального аппарата самцов. Ч. 1. Функциональная морфология гениталий самцов // Энтомол. обозрение. 1976. Т. 55. Вып. 3. С. 533–548.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.* Филогенетические связи надсемейств Psychoidea, Tineoidea и Урономеутоидея

- dea (Lepidoptera) с учетом функциональной морфологии генитального аппарата самцов. Ч. 2. Филогенетические связи семейств и подсемейств // Там же. 1977. Т. 56. Вып. 1. С. 19–30.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.* Система и эволюция инфраотрядов чешуекрылых (Lepidoptera: Micropteroptomorpha–Papilionomorpha) с учетом функциональной морфологии гениталий // Там же. 1978. Т. 57. Вып. 4. С. 870–890.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.* Функциональная морфология гениталий самцов и филогенетические отношения некоторых примитивных надсемейств инфраотряда Papilionomorpha (Lepidoptera: Sesioidea, Cossioidea, Zugaenoidea) фауны азиатской части СССР // Тр. ЗИН АН СССР. 1981. Т. 92. С. 38–73.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.* Система и филогенетические связи семейств и надсемейств гелехиоидных чешуекрылых инфраотряда Papilionomorpha (Lepidoptera: Soryomorphaidea, Elachistoidea, Coleophoroidea, Gelechioidea) с учетом функциональной морфологии гениталий самцов // Там же. 1984. Т. 122. С. 3–68.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.* Сравнительная и функциональная морфология гениталий самцов шелкопрядообразных чешуекрылых (Lepidoptera, Papilionomorpha: Lasiocampoidea, Sphingoidea, Bombycoidea) и их систематическое положение // Там же. 1985. Т. 134. С. 3–48.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А.* Система высших таксонов чешуекрылых (Lepidoptera) с учетом данных по сравнительной морфологии гениталий // Тр. ВЗО. 1986. Т. 68. С. 42–46.
- Кузнецов Н.Я.* Чешуекрылые янтаря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1941. 135 с.
- Львовский А.Л.* Семейство Оесорфогиде – ширококрылые моли // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 4. Чешуекрылые. Ч. 2. Л.: Наука. 1982. С. 560–638.
- Малышев С.И.* Пути и условия возникновения инстинктов у муравьев в процессе эволюции (Hymenoptera, Formicidae) // Тр. ВЗО. Л. 1960. Т. 47. С. 5–52.
- Мамкаев Ю.В.* Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29, № 1. С. 48–56.
- Назаров В.И.* Реконструкция ландшафтов Белоруссии по палеоэнтомологическим данным (антропоген). М.: Наука. 1984. 96 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 205).
- Насекомые в раннемеловых биоценозах Западной Монголии. М.: Наука. 1986. 215 с. (Тр. ССМПЭ, вып. 28).
- Насонов Н.В.* Материалы по анатомии муравья (*Lasius flavus* Fabr) // Изв. Имп. о-ва любителей естествознания. 1889. Т. 33. Вып. 1. С. 1–42.
- Некрутенко Ю.П.* Новый третичный представитель семейства Nymphalidae (Lepidoptera: Rhopalocera) // Палеонтол. журн. 1965а. № 4. С. 97–99.
- Некрутенко Ю.П.* Булавоусые чешуекрылые Крыма: Определитель. Киев: Наук. думка. 1985. 152 с.
- Подгорная Л.И.* О некоторых анатомических особенностях кузничков (Orthoptera, Tettigoniidae) // Морфология и систематика насекомых. Л.: Наука, 1979. С. 3–17. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 83).
- Ююмаренко А.Г., Расницын А.П.* О филогенетической и филогенетической системах // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 1, с. 5–14.
- Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя: Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука. 1980. 176 с.
- Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука. 1981. 142 с.
- Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя: Позвоночные. М.: Наука. 1978. 136 с.
- Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука. 1981. 83 с.
- Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука. 1977. 130 с.
- Разумовский С.М.* Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 1981. 231 с.
- Расницын А.П.* Опыт определительной таблицы надсемейств и семейств перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) // Энтомол. обозрение. 1966. Т. 45, № 3. С. 599–611.
- Расницын А.П.* Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука. 1975. 132 с. (Тр. ПИН АН СССР; т. 147).
- Расницын А.П.* Происхождение и эво-

- люция перепончатокрылых // Тр. ПИН АН СССР. 1980. Т. 174. 192 с.
- Расницын А.П.* Первая находка бабочки юрского возраста // Докл. АН СССР. 1983а. Т. 269. № 2. С. 467–471.
- Расницын А.П.* Филогения и систематика // Теоретические проблемы современной биологии. Пушино, 1983б. С. 41–47.
- Расницын А.П.* Живое существо как адаптивный компромисс // Макроэволюция: Матер. I Всес. конф. по пробл. эволюции. М.: Наука. 1984. С. 233–234.
- Родендорф Б.Б.* О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии // Палеонтол. журн. 1977. № 2. С. 14–22.
- Родендорф Б.Б., Жерихин В.В.* Палеонтология и охрана природы // Природа. 1974. № 5. С. 82–91.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.: Изд-во АН СССР. 1939. 610 с.
- Северцов А.С.* Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ. 1981. 319 с.
- Сукачева И.Д.* Отряд Papilionida: Чешуекрылые, или бабочки // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука. 1980. С. 110–112. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 175).
- Сукачева И.Д.* Историческое развитие отряда ручейников. М.: Наука. 1982. 112 с. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 197).
- Татаршинов Л.П.* Палеонтология и теория эволюции // Вестн. АН СССР. 1983. № 12. С. 40–51.
- Татаршинов Л.П.* Палеонтология и эволюционное учение. Сер. Биология. М.: Знание. 1985. № 9. 64 с.
- Уголев А.М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: Элементы современного функционализма. Л.: Наука. 1985. 544 с.
- Харленд У.Б., Кокс А.В., Ллевелин П.Г.* и др. Шкала геологического времени. М.: Мир. 1985. 140 с.
- Черджемов Г.Х., Бибииков В.И.* Об абсолютном возрасте глауконитовых янтрных отложений Пальмниченского месторождения // Геол. сборн. Львовского университета. 1971. № 13. С. 187–189.
- Шаров А.Г.* Филогения ортоптероидных насекомых // Тр. ПИН АН СССР. Т. 118. 1968. 216 с.
- Шаталкин А.И.* Концепции монофилии в систематике // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47. С. 579–591.
- Шмальгаузен И.И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 1969. 493 с.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М.: Наука. 1982. 383 с.
- Ander K.* Vergleichend-Anatomische und Phylogenetische Studien über die Ensifera (Saltatoria) // Opusc. Entomol. Suppl. 2. Lund, 1939. 306 s.
- Ashlock P.D.* Monophyly and associated terms // Syst. Zool. 1971. Vol. 20. P. 63–69.
- Baccetti B., Gonnelli A.* Notulae orthopteroologicae, 20. Morfologia comparata del ventriglio negli ortotteri italiani // Redia. 1964. Vol. 49. P. 31–69.
- Bachofen-Echt A.* Der Bernstein und seine Einschlüsse. Wien: Springer-Verlag. 1949. 204 S.
- Baroni Urbani C.* Materiali per una revisione della sottofamiglia Leptanillinae Emery (Hymenoptera; Formicidae) // Entomol. Basiliensia. 1977. N 2. P. 427–488.
- Barthel M., Hetzer H.* Bernstein-Inklusen aus dem Miozän des Bitterfelder Raumes // Z. angew. Geol. 1982. Bd 28. Hf. 7. S. 314–336.
- Beier M.* Tettigoniidae: Subfam. Pseudophyllinae // Orthopterum Catalogus, pars 5 / Ed. W. Junk. Gravenhage. 1963. 246 p.
- Beier M.* Saltatoria (Grillen und Heuschrecken) // Handb. Zool. Bd. 4. 1972. 217 s.
- Birket-Smith S.J.R.* Morphology of the male genitalia of Lepidoptera. II. Monotrypsia, Zeugloptera, and discussion // Entomol. scand. 1974. Vol. 5, N 3/4. P. 161–183.
- Bloch D.* Beitrag zur Naturgeschichte des Copals // Beschäftigungen Berlin Ges. naturforsch. Freunde, 1776. Bd 2. S. 91–196.
- Boisduval M.* Sur une empreinte de Lepidoptere trouvee dans les marnes des environs d Aix, en Provence, et communiquee par M. de Saporta // Ann. Soc. Entom. France. 1840. T. 9. P. 371–374.
- Bolton B.* A revision of the ant genera Meranoplus F. Smith, Dicroaspis Emery and Calyptomymex Emery (Hymenoptera: Formicidae) in the Ethiopian zoogeographical region // Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Entomol.). 1981. Vol. 42, N 2. P. 43–81.
- Bolton B.* Diagnosis and relationship of the Myrmicine ant genus Yshakidris gen. nov. (Hymenoptera: Formicidae) // System. Entomol. 1984. Vol. 9. P. 373–382.

- Boudreaux H.B.* Arthropod phylogeny with special reference to insects. N.Y. etc.: Wiley. 1979. 320 p.
- Borre P.* (Preudhomme de Borre). Un papillon dans la houille // Bull. Sci. Dep. Nord. 1875. T. 7. P. 121-127.
- Branscheid F.* Ein weiterer Schmetterlingsflügel von Willershausen // Beihefte Bericht. Naturhist. Ges. Hannover. 1968. Hf. 6. S. 41-42.
- Brendt G.* Insekten im Bernstein, ein Beitrag zur Tiergeschichte der Vorwelt. Danzig, 1830. 38 s.
- Brooks H.K.* Healed wounds and galls on fossil leaves from the Wilcox Deposits (Eocene) of Western Tennessee // Psyche. 1955. Vol. 62, N 1. P. 1-9.
- Brown F.M.* Oligodonta florissantensis gen.n., sp. nov. (Lepidoptera: Pieridae) // Bull. Allyn Mus. 1976. N 37. P. 1-4.
- Brown W.L.* Revisionary studies in the ant tribe Dacetini // Amer. Midl. Natur. 1953. Vol. 50. P. 1-137.
- Brown W.L.* Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae // Ins. Sociaux. 1954. Vol. 1. P. 21-31.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. II. Tribe Ectatommini (Hymenoptera) // Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. 1958. Vol. 118. P. 173-362.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera) // Bull. Mus. Compar. Zool. Harv. 1960. Vol. 122, N 4. P. 145-230.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. IV. Tribe Typhlomymecini (Hymenoptera) // Psyche. 1965. Vol. 72. P. 65-78.
- Brown W.L.* An hypothesis concerning the evolution of the metapleural glands in ants // The Amer. Naturalist. 1968. Vol. 102. P. 188-191.
- Brown W.L.* A comparison of the Hylean and Congo-West African rain forest ant faunas // Tropical forest ecosystems in Africa: A comparative review // Ed. B.I. Meggers et al. Smiths. Inst. Press. 1973. P. 161-185.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. V. Ponerinae, tribes Platythyreini, Cerapachyini, Cylindromyrmecini, Acanthostichini and Aenictogitini // Search Agriculture (Ithaca). 1975. Vol. 15. P. 1-116.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachini. Section A. Introduction, subtribal characters. Genus Odontomachus // Studia entomol. Rio de Janeiro. 1976. Vol. 19, fasc. 1-4. P. 67-170.
- Brown W.L.* Contribution toward a reclassification of the Formicidae. VI. Ponerinae, tribe Ponerini, subtribe Odontomachini. Section B. Genus Anochetus and bibliography // Studia entomol. Rio de Janeiro. 1978. Vol. 20, fasc. 1-4. P. 549-638.
- Brown W.L., Gotwald W.H., Levieux J.* A new genus of Ponerine ants from West Africa (Hymenoptera: Formicidae) with ecological notes // Psyche. 1970. Vol. 77, N 3. P. 259-275.
- Brown W.L., Kempf W.W.* A world revision of the ant tribe Basicerotini (Hymenoptera: Formicidae) // Studia entomol. Rio de Janeiro. 1960. Vol. 3, fasc. 1-4. P. 161-250.
- Brown W.L., Nutting W.L.* Wing venation and phylogeny of the Formicidae (Hymenoptera) // Trans. Amer. Entomol. Soc. 1949. Vol. 75. P. 113-132.
- Brown W.L., Wilson E.O.* The evolution of the Dacetine ants // Quarter. Rev. of Biology. 1959. Vol. 34, N 4. P. 278-294.
- Brunner-Wattenwyl C.* Monographie der Pseudophylliden. Wien, 1895. 282 S.
- Bugnion E.* Les Pièces buccales, le Sac infrabuccal et le Pharynx des Fourmis // Folia myrmecologica et termitologica. Berlin, 1926-1927. T. 1, N 2/3, S. 33-44; N 4/5, S. 59-88; N 8/9, S. 105-134.
- Burnham L.* Survey of social insects in the fossil records // Psyche. 1978. Vol. 89, N 3. P. 85-133.
- Butler A.G.* Lepidoptera exotica, 1869-1874. London, 1874. 190 p.
- Butler A.G.* Notes on the impression of Paleontina oolitica in the Jermyn Street Museum // Geol. Mag. 1874. N. S. Vol. 1, N 10. P. 446-449.
- Butler A.G.* Description of a new genus of fossil moths belonging to the geometrid family Euschemidae // Proc. Zool. London. 1889. P. 292-297.
- Cappe-Baillon P.* Contribution anatomique et physiologique à l'étude de la reproduction chez les Locustiens et les Grillo-niens, 1-2 // La cellule. 1920-1922. Vol. 31-32. P. 1-193.
- Carpenter F.M.* A fossil ant from the Lower Eocene (Wilcox) of Tennessee // J.

- Wash. Acad. Sci. 1929. Vol. 19, N 14. P. 300-301.
- Carpenter F.M.* The fossil ants of North America // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard. 1930. Vol. 70, N 1. P. 1-66.
- Carpenter F.M.* Jurassic insects from Solenhofen in the Carnegie Museum and the Museum of Comparative Zoology // Ann. Carnegie Mus. 1932. Vol. 21. P. 97-129.
- Carter D.J., Dugdale J.S.* Notes on collecting and rearing Micropterix (Lepidoptera, Micropterigidae) larvae in England // Entomol. Gaz. 1982. Vol. 33, N 1. P. 43-47.
- Chambers V.T.* Burrowing larvae // Nature. 1882. Vol. 25, N 649. P. 529.
- Charpentier T.* Über einige fossile Insecten aus Radoboj in Croatien // Verhandl. K. Leopold.-Carol. Akad. Naturforscher. 1843. Bd 20, Abt. 1. S. 399-410.
- Clarke I.F.G.* Catalogue of the type specimens of Microlepidoptera in the British Museum (Natural History) described by Edward Meyrick. Vol. 1. London, 1955. 332 p.
- Cockerell T.D.A.* A fossil caterpillar // Can. Entomol. 1907a. Vol. 39. P. 187-188.
- Cockerell T.D.A.* A fossil butterfly of the genus Chlorippe // Can. Entomol. 1907b. Vol. 39. P. 361-363.
- Cockerell T.D.A.* Fossil insects from Florissant, Colorado // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 1908. Vol. 24. P. 59-69.
- Cockerell T.D.A.* British fossil insects // Proc. U.S. Nat. Mus. 1915. Vol. 49. P. 469-499.
- Cockerell T.D.A.* Some American fossil insects // Proc. U.S. Nat. Mus. 1916. Vol. 51, N 2146. P. 89-106.
- Cockerell T.D.A.* Two interesting insects in Burmese amber // Entomologist. 1919. Vol. 52, N 676. P. 193-195.
- Cockerell T.D.A.* Fossil Arthropods in the British Museum. VI. Oligocene insects from Gurnet Bay, Isle of Wight // Ann. Mag. Nat. Hist. 1921 Ser. 9. Vol. 7, N 42. P. 453-480.
- Cockerell T.D.A.* A fossil moth from Florissant, Colorado // Amer. Mus. Novitates. 1922. N 34. P. 1-2.
- Cockerell T.D.A.* Fossil insects from the Eocene of Texas // Amer. J. Sci. 1923. Ser. 5. P. 397-399.
- Cockerell T.D.A.* A new fossil moth from Florissant. // Psyche. 1926. Vol. 33, N 1. P. 16-17.
- Cockerell T.D.A.* A second moth from the Colorado eocene // Amer. Natur. 1933. Vol. 67. P. 479-480.
- Cockerell T.D.A., LeVeque N.* The antiquity of Insect structures // Amer. Natur. 1931. Vol. 65, N 699. P. 351-359.
- Cohn T.J.* The arid-land katydid of the North American genus Neobarrettia (Orthoptera: Tettigonidae): their systematics and a reconstruction of their history // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan. 1965. N 126. P. 1-179.
- Common I.F.B.* A new family of Dachyonypha (Lepidoptera) based on three new species from Southern Australia, with notes on the Agathiphagidae // J. Austral. Entomol. Soc. 1973. Vol. 12. P. 11-23.
- Crane P.R., Jarzembowski E.A.* Insect leaf mines from the Palaeocene of the southern England // J. Nat. Hist. 1980. Vol. 14, N 5. P. 629-636.
- Curtis J.* Observations upon a collection of fossil insects discovered near Aix in Provence, in the summer of 1828 // Edinburgh new Philos. J. 1829, July-oct. P. 293-297.
- Dalman J.W.* Om insekter inneslutne i Copal; jemte beskrifning på några deribland förekommande nya släkten och arter // Kongl. Vetenskaps-Acad. Handlingar, för år 1825. 1826. P. 375-410.
- Daudet M.H.* Description d'une chenille fossile trouvée dans le calcaire d'Aix (Provence) // Rev. Mag. Zool. 1876. Ser. 3. T. 4. P. 415-424.
- Davis D.R.* A revision of the North American moths of the superfamily Eriocranioidea with the proposal of a new family, Acanthopteroctetidae (Lepidoptera) // Smiths. Contrib. Zool. 1978. N 251. P. 1-131.
- Demoulin G.* A propos de deux Papilionidae Méditerranéennes fossiles. // Bull. Geol. Lepidopt. Belg. 1975. T. 4, N 6. P. 96-101.
- Doyle J.A., Hickey L.* Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early Angiosperm evolution // Origin and early evolution of angiosperms. N.Y.: Columbia Univ. Press. 1976. P. 139-206.
- Dugdale J.S.* Female genital configuration in the classification of Lepidoptera // N. Zeal. J. Zool. 1974. Vol. 1, N 2. P. 127-146.
- Durden Ch.J., Rose H.* Butterflies from the middle Eocene: the earliest occurrence of fossil Papilionoidea (Lepidopte-

- ra) // The Pearce-Sellards Ser. 1978. N 29. P. 1–25.
- Eisner T.* A comparative morphological study of the proventriculus of ants (Hymenoptera: Formicidae) // Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard. 1957. Vol. 116, N 8. P. 439–490.
- Eisner T., Brown W.L.* The evolution and social significance of the and proventriculus // Proc. X Intern. Congr. Entomol. 1958 (1956). Vol. 2. P. 503–508.
- Emery C.* Formicidae Dorylinae // P. Wytsman. Genera Insectorum. Fasc. 102. Brussels: V. Verteneuil & Desmet. 1911.
- Emery C.* Formicidae. Dolichoderinae. // P. Wytsman. Genera Insectorum. Fasc. 137. Brussels: V. Verteneuil & Desmet. 1912.
- Emery C.* La nervulation de l'aile antérieure des Formicides // Rev. Suisse Zool. 1913. Vol. 21, N 15. P. 577–587.
- Emery C.* La distribuzione geografica attuale delle formiche // Real. Acad. Lincei. 1920. Vol. 13, N 5. P. 3–98.
- Emery C.* Formicidae. Myrmicinae // Wytsman P. Genera Insectorum. Fasc. 174. Brussels: V. Verteneuil & Desmet. 1922. P. 1–397.
- Emery C.* Formicidae. Formicinae // Wytsman P. Genera Insectorum. Fasc. 183. Brussels: V. Verteneuil & Desmet. 1925.
- Ettershank G.* A genetic revision of the world Myrmicinae related to Solenopsis and Pheidologeton (Hymenoptera: Formicidae) // Australian J. Zool. 1966. Vol. 14. P. 73–171.
- Evans W.R.* Traces of a lepidopterous insect from the Middle Waicato Coal Measures // Trans. Proc. N. Zeal. Inst. 1931. Vol. 62. P. 99–101.
- Evers J.* Copal-Schmetterlinge // Entomol. Jahrb. 1907. Jg. 16. S. 129–132.
- Forbes W.T.H.* The oldest moth. // Amer. Natur. 1931. Vol. 65. P. 479–480.
- Forel A.* Aperçu la distribution géographique et la phylogénèse des fourmis // 1 Congr. Internat. d'Entomol. 1910. P. 81–100.
- Forel A.* The social world of the ants. Bradford, 1928.
- Freeman T.N.* A lepidopterous leaf-mine from the tertiary period // Can. Entomol. 1965. Vol. 97, N 10. P. 1069–1070.
- Frič A.* Fossile Arthropoden aus der Steinkohlen- und Kreideformation Böhmens // Beitr. Paleontol. Osterr.-Ung. 1882. Bd 2. P. 1–7.
- Friese G.* Zur Phylogenie der älteren Teilgruppen der Lepidopteren // Tagungsber. Deutsche Akad. Landwirtschaftswiss. 1969. N 80, Th. 2. S. 203–222.
- Fujiyama I.* A pleistocene fossil Papilio from Shiobara, Japan // Bull. Nat. Sci. Mus. 1968. Vol. 11, N 1. P. 85–96.
- Gall L.F., Tiffney B.H.* A fossil noctuid moth egg from the Late Cretaceous of Eastern North America // Science. 1983. Vol. 219, N 4584. P. 507–509.
- George V.P.* On some Arthropod microfossiles from India // Agra Univ. J. Res. (Sci.). 1952. Vol. 1. P. 83–108.
- Germar E.F.* Fauna Insectorum Europae, fasc. XIX. Insectorum protogaeae specimen sistens Insecta carbonum fossilium, Halae. 1837. 25 Tab.
- Germar E.F.* Beschreibung einiger neuen fossilen Insecten I. in dem lithographischen Schiefer Baierns, II. im Schieferthon des Steinkohlengebirges von Wettin // Münster Beitr. 1842. Hf. 5. S. 79–90.
- Gervais M.P.* Fossiles du Quercy // J. Zool. 1877. T. 6. P. 67–68.
- Gorochoy A.V.* On the higher classification of the recent Ensifera (Orthoptera) // Verh. SIEEC. 10. 1983. Budapest, 1984. P. 187–189.
- Gotwald W.H.* Comparative morphological studies of the ants with particular reference to the mouthparts (Hymenoptera: Formicidae) // Cornell univ. station. 1969. Memoir 408. P. 1–150.
- Gotwald W.H.* Phylogenetic affinities of the ant genus Cheliomyrmex (Hymenoptera: Formicidae) // J.N.Y. Entomol. Soc. 1971. Vol. 69. P. 161–173.
- Gotwald W.H.* Phylogenetic implications of Army Ants zoogeography (Hymenoptera: Formicidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1979. Vol. 72. P. 462–467.
- Grasse P.P.* Traité de Zoologie. Paris. 1949–1951. T. 10, 11. P. 975–1948.
- Grote R.* Nachrichten aus Verein für Schmetterlingsfreunde in Hildesheim // Ins-Börse. 1901. Bd 18. S. 108.
- Hagen H.A.* Ueber die Neuropteren aus dem lithographischen Schiefer in Bayern // Palaeontographica. 1862. T. 10, N 2. P. 96–145.
- Handlirsch A.* Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig. 1906–1908. 1430 S.
- Handlirsch A.* Systematische Übersicht // Schröder's Handbuch der Entomologie. Jena: G. Fischer. 1924. S. 712–825.
- Hanschlin E.* Insekten aus den Phosphoriten des Quercy // Schweiz. Paläont. Abh. 1944 (1947). Bd 64, N 4. S. 1–23.
- Harris A.C.* New Zealand pre-Pleistocene

- insect fossils // *N. Zeal. Entomol.* 1984. Vol. 8. P. 47-49.
- Hättenschwiler P.* Neue Merkmale als Bestimmungshilfe bei Psychiden und Beschreibung von drei neuen *Solenobia* Dup. Arten (Psychidae, Lepidoptera // *Mitt. Entomol. Ges. Basel.* 1977. Jg. 27, N 2. S. 33-60.
- Heath J.* The food plants of adult Micropterigids (Lep.) // *Entomol. Monthly Mag.* 1950. Vol. 95, N 1143. P. 188.
- Hecht M.K.* Phylogenetic inference and methodology as applied to the Vertebrate record // *Evol. Biology.* 1976. Vol. 9. P. 335-363.
- Heer O.* Die Insektenfauna der Tertiärgelände von Oeningen und von Radoboj in Croatien. Leipzig, 1849. 264 p.
- Heer O.* Über die fossilen Insekten von Aix in Provence // *Vierteljahrsschrift Naturforsch. Ges. Zürich.* 1856. Jg. 1. S. 1-40.
- Heer O.* Recherches sur le climat et la végétation du pays tertiaire. Geneve et Paris, 1861. 220 p.
- Heer O.* Die Urwelt der Schweiz. Zürich, 1865. 622 s.
- Hennig W.* Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutsches Zentralverlag. 1950. 370 s.
- Hennig W.* Phylogenetic Systematics. Chicago, London, Urbana. 1966. 263 p.
- Hennig W.* Phylogenetische systematik. Berlin, Hamburg, Parey. 1982. 246 p.
- Hering M.* Bestimmungstabellen der Blattminen von Europa. Bd 1-3. Gravenhage, 1957. 1185 S.
- Heyden C.* Fossile insecten aus der Rheinischen Braunkohle // *Palaeontographica.* 1859. Bd. 8, Lief 1. S. 1-15.
- Heyden C.* Gliederthiere aus der Braunkohle des Niederrhein's, der Wetterau und der Röhn // *Palaeontographica: Beiträge zur Naturgeschichte der Vorwelt.* 1862. Bd 10, Lief 2. S. 62-68.
- Hickey L.J., Hodges R.W.* Lepidopteran leaf mine from the Early Eocene Wind River formation of Northwestern Wyoming // *Science.* 1975. Vol. 189, N 4024. P. 718-720.
- Hiura I., Miyatake Y.* Mizunami amber and fossil Insects: General remarks on Arthropoda // *Bull. Mizunami Fossil Mus.* 1974. N 1. P. 385-392.
- Hong You-chong.* Curvicutitidae fam. nov. (Lepidoptera? Insecta) from Middle Triassic of Shaanxi // *Acta Palaeont. Sinica.* 1984. Vol. 2, N 6. P. 782-785.
- Hung A.C.F., Brown W.L.* Structure of the gaster apex as a subfamily character of the Formicinae (Hymenoptera: Formicidae) // *J. N.Y. Entomol. Soc.* 1966. Vol. 64, N 4. P. 198-200.
- Hurd P.D., Smith P.F., Durham J.W.* The fossiliferous amber of Chiapas, Mexico // *Ciencia.* 1962. Vol. 21, N 3. P. 107-118.
- ICBN. International Code of Botanical Nomenclature, adopted by the Twelfth International botanical congress, Leningrad, July 1975. // *Regnum vegetabile.* 1978. vol. 97. XIV+457 p. (Перевод: Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый Двенадцатым международным ботаническим конгрессом. Ленинград, июль 1975 г. Л.: Наука. 1980. 283 с.
- ICZN. International Code of Zoological Nomenclature // Third edition, adopted by the XX General assembly of the international union of biological sciences. London, 1985. XX+338 p.
- Ivinskis P., Pakalniškis S., Puplėsis R.* *Augalus minuojantys vabzdžiai.* Vilnius, Moksas, 1985. 240 p.
- Janet C.* Construction morphologique de la bouche de l'insecte. Paris, 1941. 35 p.
- Jarzewowski E.A.* Report of Easter field meeting: the Lower Tertiaries of the Isle of Wight // *Tertiary Res.* 1976. Vol. 1. P. 11-16.
- Jarzewowski E.A.* Fossil insects from the Bembridge Marls, Palaeogene of Isle of Wight, Southern England // *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ser. geol.* 1980. Vol. 33, N 4. P. 237-293.
- Karny H.* Fam. Locustidae. Subfam. Listroselinae // *Wytzman P. Genera Insectorum.* Fasc. 131. Brussels: V. Verteneuil & Desmet. 1912. 20 p.
- Kawall J.H.* Organische Einschlüsse im Bergkrystall // *Bull. Soc. imp. Natural. Moscou.* 1876. T. 51. P. 170-173.
- Kempf W.W.* Catálogo abreviado das formigas da região Neotropical (Hymenoptera: Formicidae) // *Studia Entomol.* 1972. Vol. 15, N 1-4. P. 3-344.
- Kempf W.W.* A new *Zacryptocerus* from Brazil with remarks on the generic classification of the tribe Cephalotini (Hymenoptera: Formicidae) // *Studia Entomol.* 1973. Vol. 16, fasc. 1-4. P. 449-461.
- Kempf W.W.* A revision of the neotropical ponerine ant genus *Thaumatomyrmex* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) // *Studia Entomol.* 1975. Vol. 18, fasc. 1-4. P. 95-126.
- Kernbach, K.* Über die bisher im Pliozän von

- Willershausen gefundenen Schmetterlings- und Raupenreste // Bericht Naturhist. Ges. Hannover. 1967. Bd 111. S. 103-108.
- Kevan D.K.McE.* Orthoptera. Insecta // Synopsis and Classification of Living Organisms. N.Y. et al.: McGraw Hill. 1982. Vol. 2. P. 352-379.
- Key K.N.L.* Orthoptera // The Insects of Australia, Supplement. Melbourne, 1974. P. 45-47.
- Kinzelbach R.K.* Eine Gangmine aus dem eozänen Ölschiefer von Messel (Insecta: ?Lepidoptera) // Paläont. Z. 1970. Bd 44, N 1/2. S. 93-96.
- Klebs R.* Ueber die Fauna des Bernsteins // Tagebl. der 62. Versammlung Deutsch. Naturforsch. Ärzte. Heidelberg, 1890. S. 268-271.
- Koponen M., Nuorteva M.* Über subfossile Waldinsekten aus dem Moor Piiionsuo in Südfinland // Acta Entomol. Fenn. 1973. Vol. 29. P. 3-84.
- Krassilov V.* Early Cretaceous flora of Mongolia // Palaeontographica. 1982, Abt.A. Bd 181, Lf. 1-3. S. 1-43.
- Kristensen N.P.* Morphological observations on the wing scales in some primitive Lepidoptera (Insecta) // J. Ultrastruct. Res. 1970. Vol. 30, N 3/4. P. 402-410.
- Kristensen N.P.* The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts // Z. zool. Syst. Evolutionsforsch. 1975. Bd 13. S. 1-44.
- Kristensen N.P.* Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta) // Steenstrupia. 1984. Vol. 10, N 5. P. 141-191.
- Kristensen N.P., Nielsen E.S.* A new subfamily of micropterigid moths from South America. A contribution to the morphology and phylogeny of the Micropterigidae, a genetic catalogue of the family (Lepidoptera, Zeugloptera) // Steenstrupia. 1979. Vol. 5, N 7. P. 69-147.
- Kügler Ch.* A comparative study of the Myrmicine sting apparatus (Hymenoptera: Formicidae) // Studia Entomol. 1978. Vol. 20, fasc. 1-4. P. 413-548.
- Kühne W.G., Kubig L., Schlüter T.* Eine Micropterigidae (Lepidoptera, Homoneura) aus mittelcretarischem Harz Westfrankreichs // Mitt. Deutschen Entomol. Ges. e.V. 1973. Jg. 32, Hf. 3/4. S. 61-65.
- Kuznezov N.* Phyletische Bedeutung Maxillar- und Labialtaster der Ameisen // Zool. Anz. 1954. Bd 153. S. 28-38.
- Kuznezov N.* Oligamatites martynovi, gen. et sp. nn., a fossil Amatid Lepidopteron from the Oligocene beds of Central Asia // Докл. АН СССР. 1928. Т. 20/21. С. 431-436.
- Lewis S.E.* Lepidopterous larval-mining of an oak (?) leaf from the Latah formation (Miocene) of Eastern Washington // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1969. Vol. 62, N 5. P. 1210-1211.
- Lewis S.E.* Lepidopterous feeding damage of live oak leaf (*Quercus convexa* Lesquereux) from the Ruby river basin (Oligocene) of southwestern Montana // J. Paleontol. 1976. Vol. 50, N 2. P. 345-346.
- Liebhöf A.M., Volney W.J.A., Schorn H.E.* An unidentified leaf mine in fossil *Mahonia reticulata* (Berberidaceae) // Can. Entomol. 1982. Vol. 114, N 5. P. 455-456.
- Lindberg H.* Suomen turvesuot. I // Suomen suovijelijelysyhdystyksen vuosikirja. 1900. P. 184-257.
- Lorenz R.E.* Morphologie und Biologie von *Micropteryx calthella* (L.) (Lep., Micropterygidae) // Deutsche Entomol. Z. 1961. N.F. Bd 8, Hf. 1/2. S. 1-23.
- Lutz H.* Beitrag zur Kenntnis der Unteroligozänen Insektenfauna von Ceresté (Sud-Frankreich) // Documenta naturae. 1984. N 21. S. 1-26.
- Maa T.* A synopsis of asiatic Siricoidea with notes on certain exotic and fossil forms (Hymenoptera: Symphyta) // Not. Entom. Chin. 1949. Vol. 13, fasc. 2. P. 11-189.
- MacKay M.R.* Microlepidopterous larvae in Baltic amber // Can. Entomol. 1969. Vol. 101, N 11. P. 1173-1180.
- MacKay M.R.* Lepidoptera in Cretaceous amber // Science. 1970. Vol. 167, N 3917. P. 379-380.
- Maschwitz V., Koob K., Schildenknecht H.* Ein Beitrag zur Funktion der Metathoracaldrüse der Ameisen // J. of Insect Physiol. 1970. Vol. 16. S. 387-404.
- Matsuda R.* Morphology and evolution of the insect thorax // Mem. Can. Entomol. Soc. 1970. Vol. 76. P. 1-354.
- Matthews J.V., Jr.* Tertiary Coleoptera fossils from the North American Arctic // Coleopterists Bull. 1977. Vol. 31, N 4. P. 297-308.
- Matthews J.V., Jr.* Tertiary land bridges and their climate: backdrop for development of the present Canadian insect fauna // Can. Entomol. 1980. Vol. 112, N 11. P. 1089-1103.

- Mayr G.L.* IV. Vorläufige Studien über die Radoboy-Formiciden, in der K.K. geologischen Reichsanstalt // *Jarb. der K.K. geologischen Reichsanstalt*. 1867. Bd 17, Hf. 1. S. 47–62.
- Menge A.* Lebenszeichen vorweltlicher, im Bernstein eingeschlossener Thiere. Programm, womit zu der öffentlichen Prüfung der Schuler die Petrischule. Danzig, 1856. 32 S.
- Meunier F.* Una nueva Cicada del Kimeridense en el Montsech Provincia de Lérida (Cataluña) // *Mem. Acad. Barcelona*. 1902. Vol. 4, N 18. P. 9–14.
- Minet J.* Contribution à l'analyse phylogénétique des néolépidoptères (Lepidoptera, Glossata) // *Nouv. Rev. Entomol.* 1984. T. 1, N 2. P. 139–149.
- Minot Ch.* S. Zur Kenntniss der Insektenhaut // *Arch. Mikroskop. Anat.* 1886. Bd 28. S. 37–48.
- Müller A.* Schuppenuntersuchungen an Cossiden (Ins. Lep.) // *Deutsche Entomol. Z.* 1965. N.F. Bd 12, Hf. 3. S. 181–272.
- Mutuura A.* Morphology of the female terminalia in Lepidoptera, and its taxonomic significance // *Can. Entomol.* 1972. Vol. 104, N 7. P. 1055–1071.
- Nekrutenko Y.P.* Tertiary Nymphalid butterflies and some phylogenetic aspects of systematic lepidopterology // *J. Res. Lep.* 1965. Vol. 4, N 3. P. 149–158.
- Nel A., Nel J.* A propos de chenilles et de chrysalides fossiles du stampien en France (Lepidoptera) // *Alexand. 1985*. Vol. 14, N 3. P. 126–130.
- Nielsen E.S.* Review of the higher classification of the Lepidoptera, with special reference to lower Heteroneura // *Tio to Ga*. 1982. Vol. 33, N 1/2. P. 98–101.
- Niklas K.J., Tyffney B.H., Knoll A.H.* Patterns in vascular land plant diversification // *Nature*. 1983. Vol. 303, N 5918. P. 614–616.
- Opler P.A.* Fossil lepidopterous leaf-mines demonstrate the age of some insect-plant relationships // *Science*. 1973. Vol. 179, N 4080. P. 1321–1323.
- Opler P.A.* Fossil leaf-mines of Bucculatrix (Lyonetiidae) on Zelkova (Ulmaceae) from Florissant, Colorado // *J. Lepidopt. Soc.* 1982. Vol. 36, N 2. P. 145–147.
- Oppenheim P.* Die Ahnen unserer Schmetterlinge in der Secundär- und Tertiärperiode // *Berliner Entomol. Z.* 1885. Bd 28, Hf. 2. S. 331–349.
- Oppenheim P.* Die Insectenwelt des lithographischen Schiefers in Bayern // *Paleontogr. Stuttgart*. 1888. Bd 34. S. 215–247.
- Osten T.* Vergleichend-funktionsmorphologische Untersuchungen der Kopfkapsel und der Mundwerkzeuge ausgewählter "Scolioidea" (Hymenoptera: Aculeata) // *Stuttgarter Beitr. Naturk., Ser. A*. 1982. N 354. S. 1–60.
- Oustalet M.E.* Recherches sur les Insectes fossiles des terrains tertiaires de la France // *Ann. Sci. Geol.* 1870. T. 2, N 3. P. 1–178.
- Phylogenetic analysis and paleontology. // Eds. J. Cracraft, N. Eldredge. N.Y.: Columbia Univ. Press. 1979. 210 p.
- Piton L.-E.* Paléontologie du gisement éocène de Menat (Puy-de-Dôme) (Flore et faune). Paris, 1940. 306 p.
- Pongrácz A.* Die fossilen Insecten von Ungarn // *Ann. Mus. Nat. Hung.* 1928. Vol. 25. P. 91–194.
- Powell I.A.* Evolution of larval food preferences in microlepidoptera // *Ann. Rev. Entomol.* 1980. Vol. 25. P. 133–159.
- Ragge D.R.* The wing-venation of the Orthoptera Saltatoria with notes on dictyopteran wing-venation. London, 1955. 159 p.
- Ragge D.R.* Classification of the Tettigonioida // *Mem. Lyman Entomol. Mus. Res. Lab.* 1977. N 4. P. 44–46.
- Raup D.M., Sepkoski J.J., Jr.* Periodicity of extinctions in the geologic past // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA Biol. Sci.* 1984. Vol. 81, N 3. P. 801–805.
- Razowski J.* Phylogeny and classification of Lepidoptera // *Acta Zool. Cracov.* 1974. T. 19, N 1. P. 1–18.
- Rebel H.* Fossile Lepidopteren aus den Miocänformation von Gabbro // *Sitzungsber. K. Acad. Wiss., math.-natur. Cl. Wien*, 1898. Bd 107. Abt. 1. S. 731–745.
- Rebel H.* Bernstein-Lepidopteren (Aus der Sammlung Bachofen-Echt) // *Palaeobiologica*. 1934. Bd 6, Lief. 1. S. 1–16.
- Rebel H.* Bernstein-Lepidopteren // *Deutsche Entomol. Z. Iris*. 1935 (1936). Bd 49, Hf. 4. S. 162–186.
- Rebel H.* Zur Systematik der Bernstein-Lepidopteren // *Z. Österr. Entomol. Ver.* 1937. Jr. 22, N 1. S. 1–13.
- Reid J.A.* The thorax of the wingless and shortwinged Hymenoptera // *Transactions Roy. Entomol. Soc. London*. 1941. Vol. 91. P. 367–446.

- Reiss H.* Ein Zygaenenfund aus der Tertiärzeit // *Entomol. Rundschau*. 1936. Jg. 53, N 39. S. 554–556.
- Rentz D.C.F.* Comments on the Classification of the Orthopteran Family Tettigoniidae, with a Key to Subfamilies and Description of Two New Subfamilies // *Aust. J. Zool.* 1979. Vol. 27. P. 991–1013.
- Rentz D.C.F., A.B. Gurney.* The shield-backed katydid of South America (Orthoptera: Tettigoniidae, Tettigoniinae) and a new tribe of Conocephalinae with genera in Chile and Australia // *Ent. scand.* 1985. Vol. 16. P. 69–119.
- Riek E.F.* Fossil insects from the Triassic beds at Mt. Crosby, Queensland // *Austral. J. Zool.* 1955. Vol. 3. P. 654–691.
- Riek E.F.* A new collection of Insects from the Upper Triassic of South America // *Ann. Natal Mus.* 1976. Vol. 22, N 3. P. 791–820.
- Robinson G.S.* A taxonomic revision of the genus Callipelus Butler (Lepidoptera: Hepialidae) // *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), ser. entomol.* 1977. Vol. 35, N 4. P. 101–121.
- Romero E.J., Hickey L.J.* A fossil leaf of Akaniaceae from Paleocene beds in Argentina // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1976. Vol. 103. P. 126–131.
- Rossi de Garsia E.* Insectos fosiles en la formation Ventano (Eoceno) provincia de Neuquen // *Revista Assoc. Geol. Argentina.* 1983. Vol. 38, N 1. P. 17–23.
- Schlee D.* Bernstein-Raritäten. Stuttgart, 1980. 88 S.
- Schlüter T.* Kritisches zum Nachweis von Schmetterlingsschuppen aus einem fossilen Harz der mittleren Kreide Nordwestfrankreich // *Entomol. Z.* 1974. Jg. 84, N 23. S. 253–256.
- Schlüter T.* Zur Systematik und Palökologie harzkonserverter Arthropoda einer Taphozönose aus dem Cenomanium von NW-Frankreich // *Berliner Geowissenschaft. Abhandl.* 1978. Reihe A. Bd. 9, 150 S.
- Schöberlin E.* Der Oeninger Stinkschiefer und seine Insektenreste // *Societas entomol.* 1888. Jg. 3, N 9. S. 68–69.
- Scudder S.H.* Description d'un nouveau papillon fossile (Satyrites *Reynesii*) trouvé à Aix en Provence // *Rev. Mag. Zool.* 1872. Ser. 2, T. 23. P. 66–72.
- Scudder S.H.* Fossil butterflies // *Mem. Amer. Association Adv. Sci. Salem.* 1875. Vol. 1. P. 1–99.
- Scudder S.H.* The fossil butterflies of Florissant // *Ann. Rep. U.S. Geol. Surv.* 1889. Vol 8, pt. 1. P. 433–474.
- Scudder S.H.* The tertiary Insects of North America // *Rep. U.S. Geol. Surv. Terr.* 1890. Vol. 13. P. 1–734.
- Scudder S.H.* Index to the known fossil insects of the World, including Myriapods and Arachnids // *Bull. U.S. Geol. Surv.* 1891. N 71. P. 1–744.
- Scudder S.H.* Some insects of special interest from Florissant, Colorado, and other points in the Tertiaries of Colorado and Utah // *Bull. U.S. Geol. Surv.* 1892. N 93. P. 1–25.
- Sepkoski J.J., Jr.* Compendium of fossil marine families // *Milwaukee Publ. Mus., Contr. Biol. Geol.* 1982, N 51. P. 1–125.
- Sepkoski J.J., Jr.* A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post-Paleozoic families and mass extinctions // *Paleobiology.* 1984. Vol. 10, N 2. P. 246–267.
- Serres M.* Géognosie des terrains tertiaires. Paris, 1829. 277 p.
- Simpson G.G.* Principles of animal taxonomy. N.Y.: Columbia Univ. Press. 1961. 247 p.
- Sittig W.* Blattminierende Insektenlarven // *Natur und Museum.* 1927. Ber. 57, Hf. 7. S. 348–350.
- Skalski A.W.* Uwagi o motylach z żywic kopalnych // *Pol. Pismo Entomol.* 1973a. T. 43, fasc. 3. P. 647–654.
- Skalski A.W.* Studies on the Lepidoptera from fossil resins. Part II. Epiborkhausenites obscurotrimaculatus gen. et sp. nov. (Oecophoridae) and a Timeid-moth in the Baltic amber // *Acta Palaeontol. Pol.* 1973b. Vol. 18, N 1. P. 153–160.
- Skalski A.W.* Studies on the Lepidoptera from fossil resins. Part VI. Tortricidrosis inclusa gen. et sp. nov. from the baltic amber. // *Deutsche Entomol. Z.* 1973c, N.F. Bd 20, Hf. 4/5. S. 339–344.
- Skalski A.W.* Zwei neue Gattungen und Arten der Familie Tineidae aus dem baltischen Bernstein. Studien an Lepidopteren aus fossilen Harzen. V. // *Beitr. Entomol.* 1974. Bd. 24, Hf. 1/4. S. 97–104.
- Skalski A.W.* Les Lépidoptères fossiles de l'ambre. Etat actuel de nos connaissances. Pt 1–3 // *Linnaea Belg.* 1976. a–c. T. 6. P. 154–169, 195–208, 221–233.
- Skalski A.W.* Studies on the Lepidoptera from fossil resins. Part I. General re-

- marks and descriptions of new genera and species of the families Tineidae and Oecophoridae from the Baltic amber // *Prace Mus. Ziemi*. 1977. Z. 26. P. 3–24.
- Skalski A.W.* Study of the Lepidoptera from fossil resins. Part VII. *Palaeodepressaria hannemanni* gen. et sp. nov. (Oecophoridae) from the Baltic Amber // *Prace Mus. Ziemi*. 1979a. Z. 32. P. 101–107.
- Skalski A.W.* Records of oldest Lepidoptera // *Nota Lepidopt.* 1979b. Vol. 2, N 1/2. P. 61–66.
- Skalski A.W.* A new Lower Cretaceous Lepidoptera (Homoneura) // *Bull. Pol. Acad. Sci. Biol. Sci.* 1984. Vol. 32, N 11/12. P. 389–392.
- Sotavalta O.* Studies on the variations of the wing venation of certain tiger moths (Lep., Arctiidae, subfam. Arctiinae) // *Ann. Acad. Sci. Fenn., Ser. A. IV. Biol.* 1964. Vol. 74. P. 1–42.
- Stanley S.M., Addicott W.O., Chinzei K.* Lyellian curves in paleontology: possibilities and limitations // *Geology*. 1980. Vol. 8. P. 422–426.
- Straus A.* Eine Gangmine im Eocän von Messel // *Aufschluss*. 1976. Jg. 27, Hf. 12. S. 445–446.
- Szalay F.S.* Ancestors, descendants, sister groups and testing of phylogenetic hypotheses // *Syst. Zool.* 1977. Vol. 26. P. 12–18.
- Taylor R.W.* A monographic revision of the rare tropicopolitan ant genus *Probolomyrmex* Mayr // *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*. 1965. Vol. 117. P. 345–365.
- Taylor R.W.* *Nothomyrmecia* macrops: a living—fossil ant rediscovered // *Science*. 1978. Vol. 201. P. 979–985.
- Theobald M.N.* Les insectes fossiles de Célas (Card) // *C.R. Acad. Sci.* 1934. Vol. 198, N 3. P. 280–282.
- Theobald M.N.* Note complémentaire sur les insectes fossiles oligocènes des gypses d'Aix-en-Provence // *Bull. Mensuel Soc. Sci. Nancy*, n.s. 1937. N 6. P. 157–178.
- Tillyard R.J.* Mesozoic insects of Queensland. N 8. Hemiptera Homoptera (Contd.). The genus *Mesogereon*; with a discussion of its relationships with the jurassic *Palaeontinidae* // *Proc. Linn. Soc. New South Wales*. 1921. Vol. 46, pt. 2. P. 270–284.
- Tillyard R.J.* The insects of Australis and New Zealand. Sydney: Angus & Robertson, Ltd. 1926. 360 p.
- Tindale N.B.* Triassic Insects of Queensland. I. Eoses, a probable Lepidopterous insect from the Triassic beds of Mt. Crosby, Queensland // *Proc. R. Soc. Queensland*. 1945. Vol. 56, N 5. P. 37–46.
- Tindale N.B.* Origin of the Lepidoptera with description of a new mid-triassic species and notes on the origin of the butterfly stem // *J. Lepidopt. Soc.* 1980. Vol. 34, N 3. P. 263–285.
- Traugott-Olsen E., Nielsen E.S.* The Elachistidae (Lepidoptera) of Fennoscandia and Denmark // *Fauna Entomol. Scand.* 1977. Vol. 6. 299 p.
- Viana M.J., Haedo Rossi J.A.* Primer hallazgo en el hemisferio sur de Formicidae extinguidos y catalogo mundial de los Formicidae fosiles // *Ameghiniana*. 1957. Vol. 1, N 1–2. P. 108–113.
- Vickery V.R., D.C.McE. Kevan.* A Monograph of the Orthopteroid Insects of Canada and Adjacent Regions, V. 1 // *Mem. Lyman Entomol. Mus. Res. Lab.* 1983. N 13. 679 p.
- Weber N.A.* Binary anterior ocelli in ants. // *Biol. Bull.* 1947. Vol. 93., N 2. P. 112–113.
- Weyenbergh H.* Notes sur quelques insectes du calcaire jurassique de la Baviere // *Arch. Mus. Teyler*. 1873. Vol. 3, fasc. 3. p. 234–240.
- Weyenbergh H.* *Varia zoologica et paleontologica* // *Period. Zool. Org. Soc. Ent. Argent.* 1874. Vol. 1. P. 72–111.
- Weyland H., Brendt W., Peters I.* Über einige bisher unbekannte Mikrofossilien aus der Braunkohle // *Senckenberg. Lethaea*. 1960. Bd 41, N 1/6. S. 489–511.
- Westwood J.O.* Contribution to Fossil entomology // *Quart. J. Geol. Soc.* 1854. Vol. 10. P. 378–396.
- Whalley P.* Lower Cretaceous Lepidoptera // *Nature*. 1977. Vol. 266, N 5602. P. 526.
- Whalley P.* New taxa of fossil and recent Micropterygidae, with a discussion of their evolution, and a comment of the evolution of Lepidoptera (Insecta) // *Ann. Transvaal Mus.* 1978. Vol. 31, N 8. P. 71–86.
- Whalley P.* The systematics and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England // *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Ser. geol.* 1985. Vol. 39, N 3. P. 107–165.
- Wheeler W.M.* The ants of the Baltic Amber // *Schriften Physic. Ökonom. Ges. Königsberg*. 1914. S. 1–142.
- Wheeler W.M.* Les societés d'insectes. Leur origine. Leur evolutio // *Encyclopedia scientifique*. Paris, 1926. 468 p.

- Wiley E.O. Phylogenetics. N.Y. etc.: John Wiley & Sons. 1981. 439 p.
- Wilkinson Ch., Newton P.J. The microlepidopteran genus *Ectoedemia* Busck (Nepticulidae) in North America // Tijdschr. Entomol. 1981. Bd 124, N 2/3. P. 27-110.
- Willemse C. Tettigonoidea of the Papuan Subregion (Orthoptera), 1. Mecopodidae // Pacif. Ins. 1961. Vol. 3. P. 93-116.
- Wilmann R. Zur systematischen Stellung mesozoischer und tertiärer Mecopteren einschliesslich *Eoses triassica* Tindale (angeblich Lepidoptera) (Insecta, Holometabola) // Paläont. Z. 1984. Bd 58, Hf. 3/4. S. 231-246.
- Wilson E.O. Observations on the behavior of the Cerapachyinae ants // Ins. Soc. 1958. Vol. 5, N 1. P. 129-140.
- Wilson E.O. The insect societies. Cambridge (Mass.): Belknap Press. 1971. 548 p.
- Wilson E.O. Ants from the Cretaceous and Eocene Amber of North America // Psyche. 1985. Vol. 92, N 2-3. P. 205-216.
- Wilson E.O. The earliest known ants. An analysis of the Cretaceous species and an inference concerning their social organization (Hymenoptera: Formicidae) // Paleobiology. 1987. Vol. 13, N 1. P. 44-53.
- Wilson E.O., Elsner T., Wheeler G.C., Wheeler J. *Aneuretus semoni* Emery, a major link in ant evolution // Bull. Mus. Compar. Zool. 1956. Vol. 115. P. 85.
- Wilson E.O., Carpenter F.M., Brown W.L. The first mesozoic ant with the description of new family // Psyche. 1967. Vol. 74. P. 1-19.
- Woodward H. On the occurrence of *Branchipus* (or *Chirocephalus*) in a fossil state, associated with *Eosphæroma* and with numerous Insect remains, in Eocene Freshwater (Bembridge) Limestone of Gurnet Bay, Isle of Wight // Quart. J. Geol. Soc. London. 1879. Vol. 35. P. 342-350.
- Zablocki J. *Pinus króli*, nowy gatunek sosny trzeciorzędowej. Z pokładów soli kamiennej w Wieliczce // Stud. Soc. Sci. Torun. Sect. D. (Botan.). 1960. Vol. 4, N 4. P. 43-48.
- Zeuner F.E. Die Insektenfauna des Böttinger Marmors // Fortschr. Geol. Paläontol. 1931. Bd 9, Hf. 28. S. 274-406.
- Zeuner F.E. The subfamilies of Tettigoniidae (Orthoptera) // Trans. R. Entomol. Soc. London. 1936. Vol. 5. P. 103-109.
- Zeuner F.E. Fossil Orthoptera Ensifera. London, 1939. 321 p.
- Zeuner F.E. Two new fossil butterflies of the family Pieridae // Ann. Mag. Nat. Hist. 1942, Ser. 11. Vol. 9. P. 409-416.
- Zeuner F.E. On recent and fossil *Pseudonacia* Butler (Lep., Amatidae) // Ann. Mag. Nat. Hist. 1943. Ser. 11. Vol. 10. P. 140-144.
- Zeuner F.E. Notes on the evolution of the *Rhopalocera* (Lep.) // Verhandl. XI Intern. Kongr. Entomol. Wien. 1960. Bd 1. S. 310-313.

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

- Фиг. 1. *Larva incertae sedis*, no. 1, экз. 3429/326, ПИН (X 12); Биамо.
Фиг. 2. *Larva incertae sedis*, no. 2, экз. 3429/328, ПИН (X 20); Биамо.
Фиг. 3. *Pupa incertae sedis*, экз. 3122/1, ПИН (X 5,5); г. Сандал, Актюбинская обл.
Фиг. 4. *Palaeosabatinca zherichini* gen. et sp. nov., голотип № 3064/515, ПИН (X 20); Байса.

Т а б л и ц а II

- Фиг. 1. *Stigmellites kzyldzharica* sp. nov., паратип № 2383/214, ПИН (X 2.2); Кзыл-Джар.
Фиг. 2. *Stigmellites serpentina* sp. nov., голотип № 2382/205 (часть), ПИН (X 7.5); Кзыл-Джар.
Фиг. 3. *Stigmellites samsonovi* sp. nov., голотип № 2383/209, ПИН (X 6.5); Кзыл-Джар.
Фиг. 4. *Stigmellites sharovi* sp. nov., голотип № 2383/208, ПИН (X 20); Кзыл-Джар.
Фиг. 5. *Stigmellites tyshchenko*i sp. nov., голотип № 2383/211, ПИН (X 3); Кзыл-Джар.
Фиг. 6. *Bucculatrix platani* sp. nov., голотип № 2383/213, ПИН (X 9); Кзыл-Джар.

Т а б л и ц а III

- Фиг. 1. *Noctuites caucasicus* sp. nov., голотип № 254/175, ПИН (X 5.5); Вишневая балка.
Фиг. 2. *Noctuites kaspievi* sp. nov., голотип № 254/2057, ПИН (X 3.6); Вишневая балка.
Фиг. 3. *Noctuites kusnezovi* sp. nov., голотип № 254/1912, ПИН (X 3.3); Вишневая балка.
Фиг. 4, 5. *Noctuites kozhantshikovi* sp. nov.: 4 – паратип № 254/197, ПИН (X 4); 5 – голотип № 254/166, ПИН (X 4); Вишневая балка.

Т а б л и ц а IV

- Фиг. 1. *Noctuites miocenicus* Kozh., голотип № 254/182, ПИН (X 3.2); Вишневая балка.
Фиг. 2, 3. *Noctuites maximus* sp. nov., голотип № 254/178, ПИН (X 2.5); Вишневая балка.
Фиг. 4. *Noctuites stavgropolicus* sp. nov., голотип № 254/185, ПИН (X 5.5); Вишневая балка.
Фиг. 5. *Noctuites* sp., экз. № 254/201, ПИН (X 3.5); Вишневая балка.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие (А.Г. Пономаренко)	3
1. Принципы и методы реконструкции филогенезов (А.П. Расницын, Г.М. Длусский)	5
2. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда <i>Papilionida</i> (М.В. Козлов)	16
2.1. Краткая история изучения ископаемых чешуекрылых.	17
2.2. Сохранность диагностических признаков у ископаемых чешуекрылых	19
2.3. Обзор находок преимагинальных фаз развития чешуекрылых.	22
2.4. Следы деятельности чешуекрылых.	23
2.5. Номенклатура ископаемых чешуекрылых	24
2.6. Таксоны отряда <i>Papilionida</i> , известные в ископаемом состоянии	25
2.7. Таксоны, ошибочно отнесенные к <i>Papilionida</i>	57
2.8. Исходный план строения чешуекрылых.	58
2.9. Филогения отряда чешуекрылых	62
3. Происхождение и ранние этапы эволюция муравьев (Г.М. Длусский, Е.Б. Федосеева)	70
3.1. Введение	70
3.2. Классификация	72
3.3. Сравнительная морфология	81
3.4. Палеонтология.	121
3.4.1. Формикоиды и сколиоиды мела	123
3.4.2. Муравьи палеоцена—среднего эоцена	130
3.5. Филогения	135
3.5.1. Происхождение формикоидов	135
3.5.2. Возникновение муравьев.	139
3.5.3. Происхождение подсемейств муравьев.	140
4. Классификация и филогения кузнечиковых (А.В. Горохов)	145
4.1. Происхождение кузнечиковых	146
4.2. Классификация кузнечиковых	148
4.3. Филогения кузнечиковых	187
5. Проблема глобального кризиса наземных биоценозов в середине мелового периода (А.П. Расницын)	191
5.1. Введение	191
5.2. Концепция биоценотического кризиса в середине мелового периода	191
5.3. Материал	194
5.4. Методы расчета	196
5.5. Распространение семейств насекомых в юрское и раннемеловое время	198
5.6. Результаты	202
5.7. Обсуждение.	205
6. Изменения разнообразия семейств насекомых по данным метода накопленных появлений. (В.Ю. Дмитриев, В.В. Жерихин)	208
Литература	216
Объяснения к таблицам	229

Научное издание

**МЕЛОВОЙ
БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ
КРИЗИС
И ЭВОЛЮЦИЯ
НАСЕКОМЫХ**

*Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР
и Московским обществом
испытателей природы*

Редактор
В.С. Ванин
Художественный редактор
В.В. Алексеев
Технический редактор
В.В. Лебедева
Корректор
Е.А. Мишина

Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 37455

Подписано к печати 22.12.87. Т — 25109
Формат 60×90 1/16. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная
Усл.печ.л. 14,5 + 0,3 вкл. Усл.кр.-отт. 14,9
Уч.-изд.л. 18,0. Тираж 850 экз.
Тип. зак. 2212. Цена 3р.60 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12

**В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ "НАУКА"
ГОТОВЯТСЯ К ПЕЧАТИ КНИГИ:**

Морфогенез и пути развития колониальности мшанок и кишечнополостных. 16 л.

На основе исторического подхода к изучению аспектов колониальности в сборнике освещены морфогенез, морфология, система, особенности колониальной организации и пути интеграции гелиолитоидей и мшанок, а также морфогенез, рост и жизненный цикл современных гидроидных и филактолемат.

Для палеонтологов и биологов.

Ш и ш к и н М.А. Эволюция древних амфибий. 15 л.

Монография посвящена одной из наименее изученных групп раннемезозойских амфибий, необычной в морфологическом плане и имеющей спорное происхождение. Работа представляет собой крупное исследование по плагиозаврам за последние полвека, впервые позволяющее уяснить их место в эволюции ранних батрахоморф.

Для палеонтологов и специалистов по эволюционной морфологии позвоночных.

*Заказы просим направлять по одному
из перечисленных адресов магазинов "Книга-почтой":*

252030 Киев, ул. Пирогова, 4; 197345 Ленинград, Петрозаводская, 7;
117192 Москва, Мичуринский пр-т, 12