АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 165

В. В. ЖЕРИХИН

РАЗВИТИЕ И СМЕНА МЕЛОВЫХ И КАЙНОЗОЙСКИХ ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ
(трахейные и хелицеровые)

ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1978

УДК 565.4.7
(116.3)
(118)

Жерихин В.В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые). М.: Наука, 1978. 200 с.

В монографии приведен обзор всех известных местонахождений меловых и раннепалеогеновых трахейных и хелицеровых со списком фаун и их экологическим, тафономическим и биогеографическим анализом. Выделены основные этапы эволюции фаун в мелу и кайнозое и установлены вероятные причины этой этапности.

Рассчитана на зоологов, ботаников, геологов и палеогеографов. Табл. 3, ил. 20, библ. 859 назв.

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Б.Б. РОДЕНДОРФ

Ж $\frac{20801-488}{055\ (02)-78}$ 390-78, кн. 2

© Издательство "Наука", 1978 г.

ВВЕДЕНИЕ

Геологическая история трахейных и хелицеровых, т.е. тех подтипов членистоногих, представители которых населяют главным образом сушу и континентальные водоемы, изучена значительно хуже геологической истории большинства морских беспозвоночных, но в настоящее время в этой области достигнут значительный прогресс. Совсем недавно одним из самых больших пробелов в истории этих групп был меловой период. Общее число описанных меловых видов насекомых не достигало и сотни, а многоножки и хелицеровые мела были почти совершенно неизвестны. Этот пробел оказывался тем более досадным, что уже древнейшие из известных палеогеновых фаун континентальных членистоногих по облику сходны с современными и не дают достаточного материала для решения вопроса о генезисе основных кайнозойских групп; позднеюрские же фауны, напротив, слишком далеки от современных. Было совершенно очевидно, что для понимания происхождения кайнозойских фаун необходимо исследование меловых "недостающих этапов" эволюции.

За последние 10–15 лет новые находки остатков меловых континентальных членистоногих сделаны во всех частях света, кроме Антарктиды. Эти обширные материалы дают возможность в общих чертах осветить историю трахейных и отчасти хелицеровых в мелу. Однако пока обработана лишь небольшая часть коллекций. Относительно многих находок имеются лишь краткие предварительные сообщения, а о значительной части материала не опубликовано никаких данных. Из-за значительного объема материала его обработка в ближайшие годы не представляется возможной. Поэтому, ввиду принципиального значения меловых фаун, нам кажется полезным хотя бы суммировать имеющиеся предварительные данные по меловым (и раннепалеогеновым) трахейным и хелицеровым и наметить основные этапы их эволюции в мелу и кайнозое. Особое внимание мы стремились обращать на экологическую интерпретацию эволюционных изменений.

При составлении обзора использованы как литературные данные, так и результаты предварительного определения пока не описанных коллекций Палеонтологического института АН СССР и отчасти других учреждений. Организацией определения коллекций ПИН автор обязан проф. Б.Б. Родендорфу и сотрудникам отдела членистоногих А.Г. Пономаренко и А.П. Расницыну. В определении участвовали: Е.Э. Беккер-Мигдисова, ПИН АН СССР (Homoptera), Н.Г. Беляева, МГУ (Isoptera), В.Н. Вишнякова, ПИН АН СССР (Blattodea и Psocoptera), Г.М. Длусский, МГУ (Hymenoptera: Formicidae), В.Г. Долин, Институт зоологии АН УССР (Coleoptera: Elateridae), Н.С. Калугина, ПИН АН СССР (Diptera: Chironomoidea и Culicoidea), И.М. Кержнер, ЗИН АН СССР (Heteroptera), В.Г. Ковалев, ПИН АН СССР (Diptera: Empididae), О.В. Ковалев, ВИЗР (Hymenoptera: Cynipoidea), М.А. Козлов, ЗИН АН СССР (Hymenoptera: Proctotrupoidea и Diaprioidea), Э.Л. Кононова, ЗИН АН СССР (Homoptera: Aphidomorpha). А.Г. Пономаренко, ПИН АН СССР (Coleoptera, Megaloptera, Neuroptera, Mecoptera), Ю.А. Попов, ПИН АН СССР (Heteroptera), Л.Н. Притыкина, ПИН АН СССР (Odonata), А.П. Расницын, ПИН АН СССР (Plecoptera и Hymenoptera), Х.Я. Ремм, Тартуский государственный университет (Diptera: Ceratopogonidae), Б.Б. Родендорф, ПИН АН СССР (Diptera), А.В. Сахарова, ПИН АН СССР (Diptera: Mycetophiloidea), Н.Д. Синиченкова, ПИН АН СССР

(Ephemeroptera), И.Д. Сукачева, ПИН АН СССР (Trichoptera, Mecoptera), А.Л. Тихомирова, ИЭМЭЖ АН СССР (Coleoptera: Staphylinidae), В.И. Тобиас, ЗИН АН СССР (Hymenoptera: Braconidae), В.А. Тряпицын, ЗИН АН СССР (Hymenoptera: Chalcidoidea), О.А. Чернова, МГУ (Ephemroptera), Г.Х. Шапошников, ЗИН АН СССР (Homoptera: Aphidomorpha), А.Г. Шаров, ПИН АН СССР (Thysanura, Orthoptera, Phasmatodea, Mantodea). Всем перечисленным лицам, без помощи которых составление такого рода обзора было бы невозможным, автор приносит свою сердечную благодарность. Материалы по Dermaptera, Thysanoptera, Lepidoptera, ряду групп Coleoptera-Polyphaga и частично по Plecoptera, Neuroptera и Diptera определены автором.

Автор пользуется случаем выразить свою искреннюю признательность лицам, предоставившим ему дополнительные сведения о ряде местонахождений и литературные ссылки: О.Б. Алиеву, Институт геологии АН Азербайджанской ССР; М.А. Ахметьеву, ГИН АН СССР; В.А. Вахрамееву, ГИН АН СССР; В.А. Красилову, Биолого-почвенный институт Дальневосточного научного центра АН СССР; А.П. Левиной, Всесоюзный институт минерального сырья; С.И. Неволиной, Приморское территориальное геологическое управление; М.А. Пергаменту, ГИН АН СССР; С.К. Самсонову, Всесоюзный институт зарубежной геологии; В.А. Самылиной, Ботанический институт АН СССР; С.М. Синице, Читинский политехнический институт; Л.Д. Сулержицкому, ГИН АН СССР; С.Л. Троицкому, Институт геологии и геофизики СО АН СССР; Е.К. Трусовой, Всесоюзный научно-исследовательский геологический институт; В.Н. Яковлеву, Институт биологии внутренних вод АН СССР; д-ру Дж.Э. Дойлю, США; д-ру В.П. Джорджу, Индия; д-ру П.Г. Кушелю, Новая Зеландия; д-ру С.Э. Льюису, США; д-ру Э.Ф. Рику, Австралия; д-ру А. Скальскому, Польша; д-ру У.Б. Сондерсу, США; д-ру П.Э.С. Уэлли, Великобритания; д-ру И. Фудзияме, Япония; д-ру Л.Дж. Хики, США; д-ру Н.Ф. Хьюзу, Великобритания; д-ру Д. Шлее, ФРГ; д-ру Т. Шлютеру, ФРГ; д-ру Р. цур Штрассену, ФРГ.

Автор признателен также С.С. Савкевичу (Всесоюзный нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт) за предоставление данных по минералогии различных насекомоносных ископаемых смол и С.М. Разумовскому (Главный ботанический сад АН СССР) за предоставление уточненной схемы фитогеографического районирования тропических районов.

Несколько слов надо сказать о используемой нами системе членистоногих. При анализе основных эволюционных этапов мы оперируем числовыми показателями, основанными на оценке числа семейств с различной эволюционной судьбой. Использование в одних случаях очень дробных, а в других – укрупненных трактовок объема семейств могло бы исказить картину. Поэтому при выборе классификации схем для различных отрядов основную роль играли соображения их эквивалентности. Иногда использовались системы, заведомо устаревшие в отношении взаимного положения семейств, но зато удовлетворительные в отношении их объема (например, для клещей). Поскольку приложение к ископаемым очень детальных классификаций часто затруднительно, предпочтение в целом отдавалось системам с большим объемом семейств. Подобрать вполне сравнимые классификации без их специального пересмотра было, конечно, невозможно, но все же мы надеемся, что искажений из-за неравноценности таксонов в основном удалось избежать.

Низшие трахейные ("многоножки") понимаются нами в объеме, принятом Э. Гандшином (Handschin, 1926) и А.Г. Шаровым (1966). Для основных отрядов насекомых система семейств заимствована нами (часто с некоторыми коррективами) у следующих авторов: для поденок – О.А. Черновой (1970), стрекоз – Ф.Фрезера (Fraser, 1957), таракановых – К. Маккитрик (McKittrick, 1964), богомоловых – Э. Джильо-Тоса (Giglio-Tos, 1919, 1927), термитов – А. Эмерсона (Emerson, 1965), уховерток – Г.Я. Бей-Биенко (1936), эмбий – Э. Росса (Ross, 1970), веснянок – И. Иллиса (Illies, 1962, 1965), прямокрылых и палочников – А.Г. Шарова (1968), сеноедов – Ч. Смитерса (Smithers, 1967), равнокрылых – Е.Э. Беккер-Мигдисовой (1962, 1973) и Г.Х. Шапошникова (1964), полужесткокрылых – П. Штыса

(Štys, 1964) и Ю.А. Попова (1971), трипсов – Г. Признера (Priesner, 1949), жесткокрылых – Р. Кроусона (Crowson, 1955, 1971) и А.Г. Пономаренко (1969, 1977), сетчатокрылых – Ч. Уитикомба (Withycombe, 1925), ручейников – Г. Малицкого (Malicky, 1973), чешуекрылых – И. Коммона (Common, 1970), двукрылых – Б.Б. Родендорфа (1964). В отношении полужесткокрылых нами использованы также рекомендации И.М. Кержнера, вымерших групп таракановых – рекомендации В.Н. Вишняковой, перепончатокрылых – А.П.Расницына. Деление хелицеровых на отряды традиционное; система семейств пауков заимствована из сводки А.В. Иванова (1965).

В заключение сделаем некоторые замечания о порядке изложения материала. Предлагаемая работа состоит из двух частей: обзора фаунистических комплексов по местонахождениям и анализа основных этапов эволюции трахейных и хелицеровых в мелу и кайнозое. Внутри первой части главы выделены по крупным геохронологическим подразделениям; внутри глав материал дается по регионам. Если на территории региона известно несколько местонахождений, то они приводятся в хронологическом, а при неясности стратиграфических отношений – в алфавитном порядке. Обозначение "н/о" указывает на неописанные таксоны, взятые в кавычки названия – на сомнительность или явную ошибочность определения. Вопросы возраста местонахождений и состава других найденных в них организмов обсуждаются кратко, со ссылками на основные источники, содержащие более подробные данные. Для крупнейших фаун предпринята попытка выделения основных экологических группировок. Во второй части выделены и охарактеризованы основные этапы эволюции фаун континентальных членистоногих в мелу и кайнозое и сделана попытка объяснения причин установленной этапности, а также даны некоторые биогеографические замечания.

В сводке использованы данные о коллекциях ПИН на 1 января 1975 г. Отдельные более поздние сведения оговорены в подстрочных примечаниях.

Часть I

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ТРАХЕЙНЫХ И ХЕЛИЦЕРОВЫХ МЕЛА И НИЖНЕГО ПАЛЕОГЕНА

Глава 1

НИЖНИЙ МЕЛ

ЕВРОПА

Вельдские фауны

Основные местонахождения нижнемеловых насекомых в Западной Европе относятся к так называемому "вельду". Под этим названием объединяются преимущественно континентальные отложения берриаса-баррема и отчасти, по-видимому, апта Приатлантической Европы. Объем вельда в разных районах несколько различен; нас будут интересовать только вельдские отложения Британских островов, поскольку в вельде континентальной части Европы насекомые пока не найдены (так называемый "вельд" Бельгии моложе вельда других районов и рассматривается ниже). Только во Франции, где вельдские отложения пользуются ограниченным распространением и плохо охарактеризованы палеонтологически, одно надкрылье ближе не определенного жука было найдено вместе с небогатой листовой флорой в Шапель-о-По (Chapelle-aux-Pots) в департаменте Уаза (Carpentier, 1933). Существует также указание П.Броди (Brodie, 1853, p. 52) на то, что "некоторые остатки насекомых были также собраны в меловых отложениях в Германии". По-видимому, и здесь речь идет о вельдских отложениях.

Вельдские отложения развиты на юге Великобритании, где они согласно залегают на пурбекских и перекрыты "нижними зелеными песчаниками" апта. Пурбекские отложения ранее относили целиком к верхней юре, но сейчас существует мнение о принадлежности их верхней части к берриасу (Беннисон, Райт, 1972) и даже об отнесении к мелу части не только верхнего, но и среднего пурбека (Norris, 1973). В пурбекских отложениях найдено довольно много остатков насекомых, но все они происходят из нижней части толщи. Английский вельд расчленяется на гастингские песчаники со слоями глин (по Беннисону и Райту - берриас-готерив) и перекрывающие их вельдские глины (по Беннисону и Райту - баррем-нижний апт). Общую характеристику разреза вельда и условий осадконакопления можно найти в уже упомянутой книге Дж. Беннисона и А. Райта (1972). К сожалению, для большинства находок насекомых точных стратиграфических данных не опубликовано.

По-видимому, остатки насекомых не очень редки в глинистых частях разреза вельда, но в основном фрагментарны и с трудом определимы. Кроме насекомых, в вельдских отложениях встречаются остатки остракод (Anderson, 1939), конхострак (Raymond, 1946), моллюсков (Casey, 1955), рептилий (Huxley, 1870; Hulke, 1881; Hooley, 1925; Galton, 1973 и др.), млекопитающих (Clemens, 1968) и листовой флоры (Seward, 1894, 1895; Watson, 1969 и др.). Как уже говорилось, хорошо изучены спорово-пыльцевые комплексы вельда (Hughes, 1955, 1958; Hughes, Moody-Stewart, 1967, 1969; Batten,

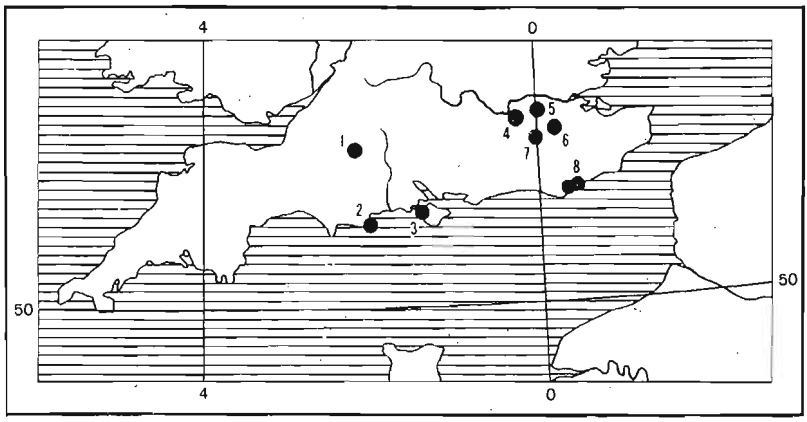


Рис. 1. Местонахождения вельдских насекомых на Британских островах
1 – Вэйл-оф-Уордур; 2 – Суонидж-Бэй; 3 – о-в Уайт; 4 – Южный Годстоун; 5 – Уотерингбери; 6 – Кворри-Хилл; 7 – Кроуборо; 8 – Бексхилл, Говерс-Клифф и Ист-Клифф

1973a,b и ряд других работ). Детальное расчленение и корреляция вельда различных районов в настоящее время основывается преимущественно на палинологических данных и отчасти на комплексах остракод. В захоронении присутствуют преимущественно остатки организмов, населявших обширную речную дельту, заболоченную и с рядом дельтовых озер. Насекомые представлены, по-видимому, в основном наземными формами.

В связи с трудностями стратиграфического сопоставления из-за отсутствия точных данных мы приводим перечень пунктов находок с указанием найденных в них насекомых[1]. Географическое положение этих пунктов показано на рис. 1.

Бексхилл (Bexhill) (графство Сассекс). Указаны остатки ближе не определенных жуков (Coleoptera) (Binfield, Binfield, 1854) из гастингских песчаников (слои бексхилл).

Вэйл-оф-Уордур (Vale of Wardur) (графство Уилтшир). Указан остаток прямокрылого (Orthoptera) плохой сохранности (Brodie, 1845); по мнению Ф. Цейнера (Zeuner, 1939), он принадлежит представителю Grylloidea или, возможно, Acridoidea. Другие остатки насекомых в Вэйл-оф-Уордур собраны в подстилающих вельд нижнепурбекских отложениях.

Говерс (Govers) близ Гастингса и Ист-Клифф (East Cliff) в том же районе (графство Сассекс). Материал происходит из вельдских глин с остатками растений и частично из сидеритовых конкреций в тех же глинах. Указаны многочисленные остатки ближе не определенных жесткокрылых, двукрылых (Diptera) и "сетчатокрылых" (Binfield, Binfield, 1854). Последнее указание особенно неопределенно, поскольку в середине XIX в. объем отряда сетчатокрылых (Neuroptera) понимался много шире, чем ныне; из-за отсутствия описаний и изображений невозможно решить, о какой именно группе идет речь.

Кворри-Хилл (Quarry Hill) близ Танбриджа (графство Кент). Материал происходит из глинистых слоев в средней части гастингских песчаников – так называемых уодхерстских глин. Описан один вид перепончатокрылого (Hymenoptera) – Archisphex crowsoni Evans, первоначально отнесенный к Sphecidae (Evans, 1969), но, по мнению А.П. Расницына (1975), близкий к Baissodidae. Здесь же, по-видимому, собраны и упоминаемые М. Аткинсом (Atkins, 1963) остатки жуков, сходных с Cupedidae.

---

[1] Краткий обзор данных о вельдских насекомых Англии, включая несколько новых местонахождений, недавно дал Э. Яжембовский (Jarzembowski, 1976); помимо перечисленных ниже групп, он сообщает о находках нескольких остатков Odonata, Blattodea и Diptera-Rhagionidae.

Кроуборо (Crowborough) (графство Сассекс). Описаны ходы жуков на обломке древесины хвойного (?), приписываемые представителю семейства Scolytidae (Blair, 1943); из-за отсутствия изображения ходов оценить правдоподобность этого определения без ревизии материала невозможно.

Суонейдж-Бэй (Swanage Bay) (графство Дорсет). Указаны 2 плохо сохранившихся остатка ближе не определенных жуков из гастингских песчаников (Westwood, 1854).

Остров Уайт (Isle of Wight). Указаны остатки ближе не определенных жуков из гастингских песчаников (Brodie, 1853).

Уотерингбери (Wateringbury) (графство Кент). Указаны остатки ближе не определенных жуков из вельдских глин (Mantell, 1846).

Южный Годстоун (South Godstone) (графство Суррей). Описано по единственному остатку из вельдских глин равнокрылое *Cixiws petrinus* Fennah (Fennah, 1961) из семейства Cixiidae.

Другие неокомские местонахождения в Европе

Географическое размещение местонахождений показано на рис. 2.

Пшеноша (Przenosza). В Пшеноше в Польских Карпатах обнаружены повреждения на микроспорофиллах ближе не определенного саговника (Reymanówna, 1960). Возраст находки считается барремским; систематическое положение насекомого, которому принадлежит повреждение, неясно.

Ротмистровская впадина (колл. ПИН № 2990). Керны скважин (скв. 10462, глубина 140 м; скв. 10463, глубина 182 м; скв. 10467, глубина 163,5 м из Ротмистровской впадины (Черкасская обл. УССР); сборы Ю.И. Селина, 1967 г. Материал происходит из светло-серых тонкослоистых аргиллитов, имеющих, по-видимому, озерный генезис. М.А. Воронова и С.Я. Егорова (1973) относят ротмистровские слои к верхнему баррему, основываясь на составе спорово-пыльцевых комплексов.

Найдены многочисленные остатки личинок (местами почти сплошь покрывают поверхности напластования) и отдельные крылья имаго поденки *Hexameropsis selini* Tshem. et Sinitsh. из семейства Hexagenitidae (Чернова, Синиченкова, 1974; Синиченкова, 1975). Развитие этого вида явно происходило в том же водоеме, что и накопление насекомоносных осадков.

В последнее время появились также указания на возможный ранненеокомский (берриас) возраст литографских сланцев Монтсеч (Montsech) в провинции Лерида (Испания), ранее считавшихся юрскими. Эта точка зрения основывается на находках остатков преимущественно мелового хвойного *Frenelopsis* и предполагаемых покрытосеменных (Berale, 1973a,b). Однако *Frenelopsis* известен и из юры, а принадлежность *Montsechia* и *Montsechites* к покрытосеменным сомнительна. Более распространено мнение о киммеридж-портландском возрасте местонахождения (Vidal, 1917). Недавние исследования остракод из верхней части литографских сланцев (Brenner et al., 1974) свидетельствуют в пользу мелового (берриас-валанжин) возраста отложений. Помимо флоры и остракод, в Монтсеч найдены остатки амфибий (Vidal, 1902) и птиц (Condal, 1955), а также насекомых. Насекомые изучены слабо; в последние годы в Монтсеч были сделаны новые сборы Р.Дж.Вуттоном, но эти коллекции не обработаны.

Указаны следующие группы насекомых:

поденки: личинки поденок (н/о) без более точного определения (Wootton, 1972).

стрекозы: личинки неясного систематического положения, описанные под названием *Palaeoaeschna vidali* Meun. (Meunier, 1914) и переднее крыло (н/о), предположительно приписываемое Р.Дж. Вуттоном (Wootton, 1972) представителю надсемейства Libelluloidea, что очень сомнительно[1].

таракановые: семейство Mesoblattinidae (*"Artitocoblatta" colominasi* Meun.; Meunier, 1914) и неописанный остаток (Teixeira, 1954).

---

[1]Судя по любезно присланной д-ром Вуттоном фотографии, речь идет о представителе Gomphidae.

равнокрылые: семейства Palaeontinidae (Palaeontina vidali Meun.; Meunier, 1902) и Cicadellidae (Acocephalites breddini Meun.; Meunier, 1904).

жесткокрылые: несколько точно не определенных остатков (Teixeira, 1954).

перепончатокрылые: семейство Ephialtitidae (*Ephialtites jurassicus* Meun.; Meunier, 1903).

Кроме того, указано несколько точно не определенных личинок насекомых (Teixeira, 1954); отнесение некоторых из них к Lepidoptera очень сомнительно.

Насколько можно судить, описанные из Монтсеч насекомые напоминают юрских, но это не может служить серьезным аргументом против берриаского возраста толщи, поскольку энтомофауна берриаса совершенно неизвестна.

Апт-альбские местонахождения

Географическое размещение местонахождений показано на рис. 2.

Бернисcар (Bernissart). Знаменитое местонахождение меловых позвоночных в Бельгии долгое время считалось неокомским (вельдским). Как указывает П. Аллен (Allen, 1955), "вельд" Бельгии не соответствует вельдским отложениям других районов. Он представлен маломощной толщей осадков апта и, возможно, нижнего альба, перекрытой фаунистически охарактеризованными морскими среднеальбскими отложениями. При этом состав растительных и животных остатков не слишком отличается от состава, характерного для собственно вельда.

В Бернисcаре нижнемеловые глины, заполняющие небольшую впадину в карбоновых отложениях, содержат многочисленные остатки растений и позвоночных. Общая характеристика местонахождения дана Э. Дюпоном (Dupont, 1878, 1892); более новая характеристика "вельдских" отложений Бельгии приведена в работах Р. Марльера (Marliere, 1933, 1945, 1946). Флору из Бернисcара описал А. Сьюорд (Seward, 1901), а позвоночные были описаны в основном в классических работах Л. Долло (Dollo, 1882, 1883a,b; 1885a,b; и ряд др. статей); имеется также специальная работа по рыбам (Traquair, 1911).

Насекомые в Бернисcаре чрезвычайно немногочисленны; известны только две находки (Lemeére, Severin, 1897). Один из остатков представляет собой неполное переднее крыло равнокрылого (Homoptera), описанное под названием *Hylaeoneura lignei* Lam. et Sev. Систематическое положение этого вида внутри Homoptera не вполне ясно (Cooper, 1941); Дж. Эванс (J. Evans, 1956) относит его к семейству Mesogereonidae.

Ульяновская область. На правобережье Волги между Ульяновском и Сенгилеем остатки насекомых найдены в следующих пунктах: окрестности Сенгилея, точное место сбора не указано; сборы К.А. Кабанова, 1943 г. (Залесский, 1953); Соловьев овраг на западной окраине Ульяновска; сборы К.А. Кабанова (Залесский, 1953); 2 км в югу от с. Криуши (Сенгилеевский р-н) (колл. ПИН № 3538); сборы Г.К. Кабанова, 1970 г. Все остатки происходят из конкреций железистого мергеля в серых глинах прибрежно-морского генезиса, содержащих остатки головоногих (*Deshayesites deshayesi* Leym., *Aconeceras trautscholdi* Sintz.), рыб, ихтиозавров (Кабанов, 1959) и обломки древесины. Возраст глин по фауне определяется как раннеаптский (Сазонова, 1958).

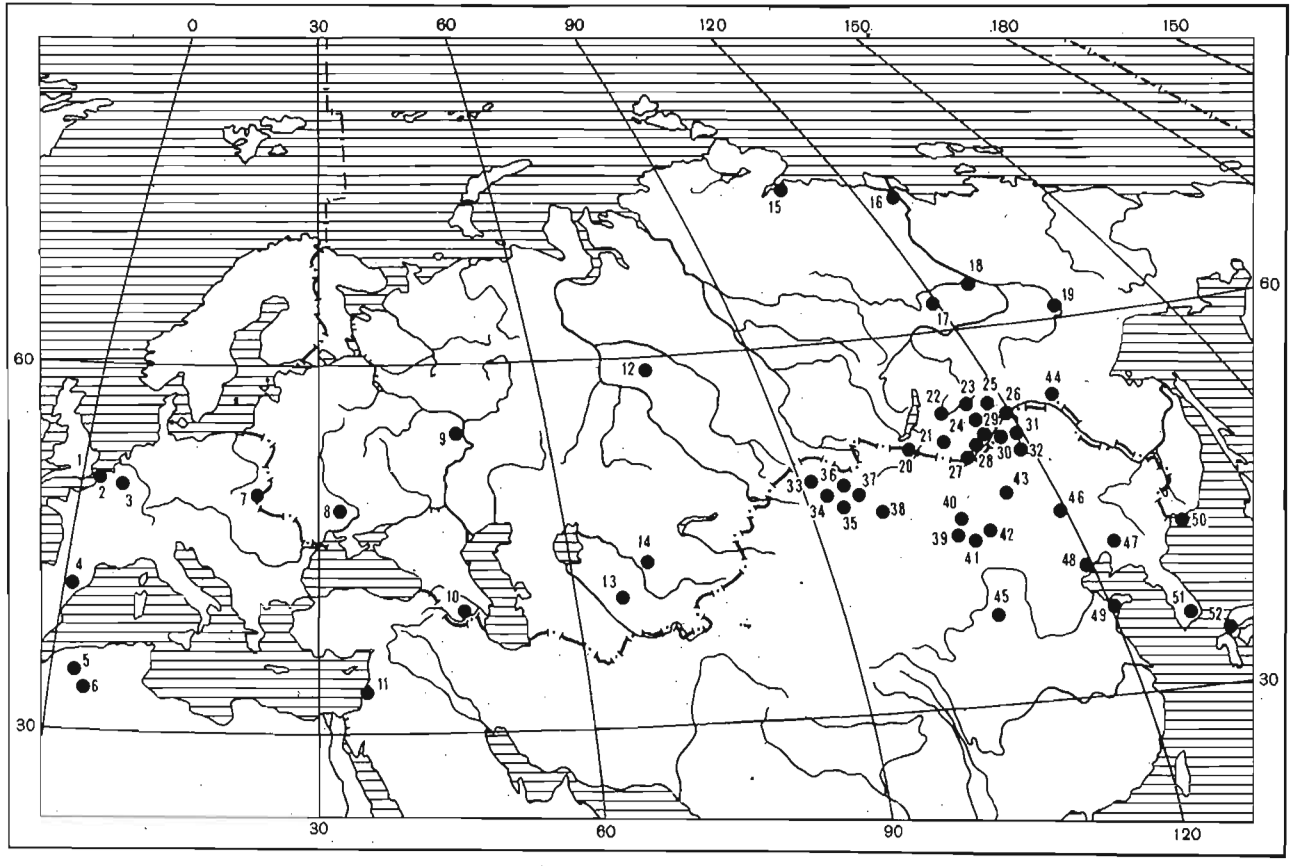
Насекомые представлены следующими группами:

стрекозы (Odonata): семейство Aeschnidiidae (*Aeschnidiella kabanovi* G.Zal. из Сенгилея и Соловьева оврага; Залесский, 1953).

прямокрылые (Orthoptera): семейство Haglidae (переднее крыло представителя подсемейства Haglinae из с. Криуши; н/о).

Кроме того, имеются указания на находку в Лоттингэме (Lottingham) в проливе Па-де-Кале в гольтских (альбских) морских отложениях с фауной головоногих обломков древесины хвойных с повреждениями насекомых (Brongniart, 1876), предположительно приписываемыми короедам (Scolytidae).

В целом находки раннемеловых насекомых в Европе пока столь малочисленны и фрагментарны, что не имеют самостоятельного значения. Экологический


0
30
60
90
120
150
180
150
60
30
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52

анализ европейских фаун из-за их скудости невозможен, несмотря на довольно подробные палеоэкологические данные для некоторых захоронений (прежде всего для вельда). Наиболее интересно присутствие *Hexameropsis* и *Archisphex*, указывающих на определенное сходство европейской энтомофауны неокома с североафриканской и отчасти с сибирской. Интересна также фауна Монтсеч, если она действительно принадлежит к мелу: в этом случае она оказывается единственной пока энтомофауной берриасского возраста.

АФРИКА

В Африке нижнемеловые насекомые найдены пока только в восточных отрогах Атласа на севере Алжира (департамент Сайда) (рис. 2). По сообщению С.Е. Самсонова, собравшего материал, разрез насекомоносных отложений этого района таков: в его основании залегает пачка известняков и глин с двустворчатыми моллюсками, выше – песчанистая пачка с остатками растений, над ней – известняки и глины с двустворками, перекрытые песчанистыми отложениями свиты Будинар (Budinar). С.К. Самсонов (личное сообщение) относит к мелу всю эту толщу начиная с нижней карбонатной пачки. Остатки насекомых собраны в двух пунктах в отложениях, несколько различных по стратиграфическому положению. Листовая флора, собранная С.К. Самсоновым в тех же отложениях, еще не обработана. Сводки общих данных по стратиграфии мела Алжира недавно были даны французскими исследователями (Busson, 1972; Réyre, 1973); большинство французских стратиграфов склонно относить к мелу только свиту Будинар, а нижнележащие отложения рассматривать как верхнеюрские.

Брезина (колл. ПИН № 3394). 20 км севернее пос. Брезина (Brezina); сборы С.К. Самсонова, 1971 г. Материал происходит из серых аргиллитов, залегающих в верхней части промежуточной песчанистой пачки и содержащих также остатки растений. С.К. Самсонов (личное сообщение) предположительно относит эти отложения к готериву. Присутствуют следующие группы насекомых:

поденки: семейство Hexagenitidae (остаток личинки *Hexameropsis africanus* Sinitsh.; Синиченкова, 1975); кроме того, еще один неопределимый из-за плохой сохранности остаток.

стрекозы: остаток личинки из надсемейства Heterophlebioidea (н/о).

таракановые: семейство Poroblattinidae (2 остатка Blattula sp. nov., н/о), а также 17 неполных остатков крыльев, принадлежащих явно различным видам неясного систематического положения.

Рис. 2. Местонахождения раннемеловых насекомых в Евразии и Северной Африке (кроме фауны *Ephemeropsis – Coptoclava*, примыкающих к ней фаун и фауны *Proameletus – Samarura*)

1 – вельдские местонахождения на Британских островах (см. рис. 1); 2 – Лоттингэм; 3 – Бернисcар; 4 – Монтсеч; 5 – Тулуала; 6 – Брезина; 7 – Пшеноша; 8 – Ротмистровская впадина; 9 – Ульяновск, Криуши и Сенгилей; 10 – Верхний Агджакенд; 11 – Джезин; 12 – Новый Васюган; 13 – Итемир; 14 – Тасгоросай; 15 – Сынцаско; 16 – Тит-Ары; 17 – Кемпендяй; 18 – Оюнь-Хая; 19 – Алдан; 20 – Хаян; 21 – Тарбагатай; 22 – Бутуй; 23 – Слюнда; 24 – Ново-Ильинское и Утан; 25 – Куруль и Ущмун; 26 – Полосатик; 27 – Алтан; 28 – Ононская впадина; 29 – Татаурово; 30 – Жамбиринская впадина; 31 – Газимур; 32 – Турочи и Церен; 33 – Мянгат; 34 – Бомбатау; 35 – Гурван-Эрэн; 36 – Хух-Морьт; 37 – Бон-Цаган-2; 38 – Холботу; 39 – Дунду-Гоби; 40 – Хонгор-Ово; 41 – Тушилга-Ула и Цаган-Цаб; 42 – Баин-Шире; 43 – Улан-Бадрах-Ула; 44 – Талдан; 45 – Любаньшань; 46 – Чжифень; 47 – Тайцзыхэ; 48 – Найдэишаньгоу; 49 – Бацзу, Бейбоцзы и другие находки в округе Лайян; 50 – Палец; 51 – Чинчжу; 52 – Кивадо

равнокрылые: семейство Tettigarctidae (заднее крыло; н/о).

жесткокрылые: семейство Coptoclavidae (1 остаток *Necronectes cyrenaicus* Ponom.; Пономаренко, 1976), а также остаток точнее не определенного жука из надсемейства Artematopoidea (н/о) и 7 изолированных надкрылий, принадлежащих явно различным видам.

Кроме того, 6 фрагментарных остатков, не определимых даже до отряда.

Обращает на себя внимание обилие таракановых (59% от общего числа определимых остатков); второе место по числу остатков (27%) занимают жуки. Обилие тараканов отмечено в неокоме Южного Казахстана (см. стр. 15). Экологические группировки среди наземных насекомых наметить невозможно. Интересен комплекс водных насекомых, во многом напоминающий юрский и, вероятно, населявший бассейн, где происходило накопление осадков: в его состав входят *Hexameropsis*, Heterophlebioidea и *Necronectes*.

Тулуала (колл. ПИН № 3395). 2,5–3 км южнее пос. Тулуала (Toulouala) сборы С.К. Самсонова, 1971 г. Материал происходит из песчанистых глин, залегающих в основании свиты Буцинар, и собран почти на контакте с подстилающей ее верхней карбонатной пачкой. Возраст этих отложений С.К. Самсонов (личное сообщение) предварительно считает барремским. Насекомые встречаются, по-видимому, реже, чем в Брезине, и представлены фрагментарными остатками довольно плохой сохранности. Найдены представители следующих отрядов:

стрекозы: семейство Aeschinidiidae (неполное крыло; н/о).

равнокрылые: плохо сохранившееся крыло ближе неопределенной мелкой цикадки.

жесткокрылые: 5 изолированных надкрылий мелких жуков (не менее 3–4 видов).

Кроме того, с крайнего юго-востока Марокко (провинция Тарфая) описан фрагмент ствола хвойного из аптских отложений с участками патологической ткани, возможной причиной формирования которой является повреждение каким-то насекомым (Attims, 1969).

АЗИЯ

На территории Азии раннемеловые насекомые впервые были обнаружены еще в середине прошлого века (Middendorf, 1848; Eichwald, 1864, 1865), но первоначально их сочли юрскими. В настоящее время в Азии известно наибольшее число местонахождений (более 100) и остатков (многие тысячи) раннемеловых насекомых, а наземные хелицеровые этого времени пока найдены только в этой части света. Здесь представлен широкий диапазон возрастов (от раннего неокома до позднего альба) на огромной географически неоднородной территории – от Ближнего Востока до Японии и от Закавказья и южной части п-ова Корея до Таймыра (рис. 2 и 3). Именно азиатские фауны служат основой наших сведений о трахейных и хелицеровых раннего мела.

Ближний Восток

Джеззин. Обнажения в округе Джеззин (Jezzin) в Ливане, приблизительно в 30 км восточнее города Сайда (Saida) (рис. 2). Материал происходит из ископаемых смол, относящихся к группе ретинитов, которые неточно называют "ливанским янтарем". Как любезно сообщил мне в письме д-р Д. Шлее, смолы собраны "примерно в двух дюжинах точек, в большинстве из которых найдены в небольшом количестве (граммы), а в нескольких – в большом количестве (килограммы)". Смолы залегают в так называемых "базальных песчаниках" ("grès de base") имеющих, по-видимому, дельтовый генезис. Базальные песчаники с несогласием залегают на фаунистически охарактеризованных верхнеюрских морских отложениях и перекрыты отложениями баррема – нижнего апта, также содержащими морскую фауну (Schlee, Dietrich, 1970; Tixier, 1972). Воз-

раст смолоносной толщи определяется как "готеривский или более древний" (Schlee, Dietrich, 1970)[1]. Основная часть смол (и включений) происходит из верхней части толщи ("grés de base IV"). По мнению Д. Шлее, имеющийся материал недостаточен для того, чтобы судить о возможных различиях фаун из разных стратиграфических горизонтов.

Минералогическая характеристика ливанских смол дана Р. Ротлендером и Г. Мишером (Rottländer, Mischer, 1970). В самой толще "grès de base" органические остатки очень немногочисленны; указаны остатки папоротника *Weichselia* (Koert, 1925). В смолах обнаружены представители следующих групп членистоногих:

Ногохвостки: указаны Т. Шлютером (Schlüter, 1975); н/о.

Насекомые:

щетинохвостки: указаны Т. Шлютером (Schlüter, 1975); н/о;

термиты: указаны Д. Шлее (Schlee, 1970); н/о;

палочники: указаны Т. Шлютером (Schlüter, 1975); н/о;

прямокрылые: указаны Д. Шлее (Schlee, Dietrich, 1970); н/о;

сеноеды: указаны Д. Шлее (Schlee, Dietrich, 1970); н/о;

равнокрылые: указаны остатки ближе не определенных Auchenorrhyncha (Schlee, Dietrich, 1970), н/о; 2 вида Aleyrodomorpha – Heidea cretacica Schlee и *Bernaea neocomica* Schlee (Schlee, 1970), явно относящихся к особому семейству, которому Шлее, однако, не дал названия;

полужесткокрылые: указаны Д. Шлее (Schlee, Dietrich, 1970); н/о;

трипсы (Strassen, 1973): семейства Scudderothripidae (*Exitelothrips mesozoicus* Strassen, *Scudderothrips succinus* Strassen), Jezzinothripidae (*Jezzinothrips cretacicus* Strassen), Neocomothripidae (*Neocomothrips henningianus* Strassen), Rhetinothripidae (*Progonothrips horridus* Strassen, *Rhetinothips elegans* Strassen), Scaphothripidae (*Scaphothrips antennatus* Strassen); кроме того, 2 точно не определенные личинки;

жесткокрылые: указаны Шлее (Schlee, Dietrich, 1970);

двукрылые: семейства Chironomidae (указаны представители подсемейства Podonominae; Schlee, Dietrich, 1970, Schlee, 1975; описан один вид – *Libanochlites neocomicus* Brundin; Brundin, 1976), Ceratopogonidae (Schlee, Dietrich, 1970; н/о), Phlebotomidae (*Phlebotomites longifilis* Hennig, *Ph. brevifilis* Hennig; Hennig, 1972), Empididae (*Trichinites cretaceus* Hennig, *Microphorites extinctus* Hennig; Hennig, 1970, 1971). Кроме того, указаны Cecidomyioidea (Schlee, Dietrich, 1970), Mycetophiloidea (Hennig, 1973), недостаточно сохранившийся остаток "Cyclorrhapha" (Hennig, 1971), что соответствует группе из нескольких инфраотрядов в используемой нами системе;

чешуекрылые: (Whalley, 1976; по личному сообщению А. Скальского, известно более 10 экз., относящихся к различным видам; н/о);

перепончатокрылые: указаны "Terebrantes" и "Aculeata" (Schlee, Dietrich, 1970), т.е. обе традиционно принимаемые группировки внутри подотряда Apocrita. В. Геннинг (Hennig, 1969a, S. 366) указывал на присутствие муравьев (Formicidae), но это указание не было повторено Д. Шлее (Schlee, Dietrich, 1970) и скорее всего ошибочно.

Хелицеровые: указаны клещи ("Milben") без более точного определения (Schlee, Dietrich, 1970); н/о.

Общий облик ливанской фауны пока не вполне ясен, поскольку статистические данные о ее составе не опубликованы. Д. Шлее любезно сообщил мне в письме, что "основная масса насекомых в наших ливанских коллекциях янтаря принадлежит к Diptera и Hymenoptera, а среди Diptera наиболее часты Ceratopogonidae и Cecidomyiidae (в принятой здесь системе двукрылых – Cecidomyioi-

---

[1] В последнее время появились данные о более молодом (аптском или, возможно, даже альбском) возрасте ливанских смол, (Whalley, 1976). В связи с находками бабочек и других продвинутых групп насекомых посленеокомский возраст этих смол кажется более вероятным.

dea. – В. Ж.)". Таким образом, фауна ливанских смол по общему составу скорее напоминает позднемеловые смолы Сибири, чем аптские смолы Закавказья, где Hymenoptera удивительно немногочисленны. Несколько необычен состав двукрылых, среди которых в других смолах обычно доминируют Chironomidae.

Закавказье

Верхний Агджакенд (колл. ПИН № 3517). Балка Цимхадзор у с. Верхний (Юхары) Агджакенд (Шаумяновский р-н Азербайджанской ССР) Материал происходит из ископаемых смол, неправильно называемых в литературе "копалами" или "копалитами". Смолы залегают в нижнеаптских глинах и песчаниках лагунного и дельтового генезиса, часто обозначающихся в литературе как "копалоносная свита". Характеристика разреза смолоносной толщи дана в работах Ю.К. Горецкого (1937), В.П. Ренгартена (1959), О.Б. Алиева (1967). Смолоносная толща развита здесь на небольшой площади, залегает на фаунистически охарактеризованных отложениях титона и перекрыта также содержащими морскую фауну конгломератами и песчаниками среднего альба. Сами смолоносные отложения содержат остатки моллюсков нижнеаптского облика (Халилов, 1959; Алиев, 1967) и типично мезофитную листовую флору (Вахрамеев, 1964). Из них выделен также богатый спорово-пыльцевой комплекс нижнемелового облика (Болховитина, 1953)[1].

Поскольку опубликованных данных об особенностях смол Верхнего Агджакенда почти нет, целесообразно привести здесь их краткую характеристику. По данным С.С. Савкевича (личное сообщение), эти смолы принадлежат к группе ретинитов. Они имеют коричневатую, красноватую, желтоватую или беловатую окраску, часто меняющуюся в пределах одного куска; подавляющее большинство образцов полупрозрачно, содержит много мелких газовых включений, что сильно затрудняет поиски и изучение инклюзов. Характерна толстая (до нескольких миллиметров), обычно беловатая окисленная корка. Часто встречаются (даже среди желваков неправильной формы) слоистые разности натечного происхождения. Больше всего смолы отмечается в верхней, глинистой части разреза. Отчетливой связи смол с углистыми прослоями не отмечается; впрочем большая часть углистых прослоев содержит листовые угли, а не древесину. Содержание смол в породе невелико, составляя в среднем 0,3–0,4 кг/м^3. Смолы распределены в толще не вполне равномерно, встречаются скопления в виде небольших карманов.

Необычайно высоко содержание инклюзов: свыше 100 остатков беспозвоночных было обнаружено при просмотре приблизительно 170 г полупрозрачных и прозрачных смол. Правда, многие остатки имеют вид небольших фрагментов (отдельных ног, антенн и т.д.) и потому неопределимы. Точное определение затруднено также недостаточной прозрачностью смол. В материалах из Верхнего Агджакенда представлены следующие группы членистоногих.

Насекомые:

таракановые: неполный остаток личинки (н/о);

равнокрылые: неполный остаток нимфы Auchenorthyncha и 6 самцов Coccomorpha (н/о);

полужесткокрылые: неполный поврежденный остаток (н/о);

сеноеды: точно не определенный экземпляр (н/о);

трипсы: семейство Scudderthripidae (1 остаток; н/о), 1 остаток ближе не определенного представителя Heterothripoidea;

жесткокрылые: семейства ? Dascillidae (1 остаток; н/о), ? Colydiidae (1 остаток; н/о) и Lathridiidae (1 остаток; н/о); кроме того, 2 различных предста-

---

[1] О.Б. Алиев (1977) в последее время пересмотрел возраст смолоносной толщи Верхнего Агджакенда и считает ее нижнесеноманской.

вителя группы Heteromera из надсемейства Cucujoidea и 2 неполных неопределимых остатка;

двукрылые: семейства Chironomidae (7 остатков, принадлежащих различным видам; н/о), Ceratopogonidae (4 остатка; н/о), Lestremiidae (1 остаток; н/о), Rhagionempididae (3 остатка; н/о), Rhagionidae (2 остатка; н/о), ? Empididae (1 остаток; н/о), а также 2 остатка представителей особого, только отсюда известного семейства из Anisopodoidea, 2 неполных остатка Tipuloidea и 14 фрагментарных, точно неопределимых остатков;

перепончатокрылые (Hymenoptera): семейства Scelionidae (4 остатка; н/о), Megalyridae (1 остаток *Cretodinapsis caucasica* A.Rasn.; Расницын, 1977) и 1 неполный остаток.

Кроме того, еще 38 остатков насекомых неясного систематического положения (мелкие фрагменты), по-видимому, в основном двукрылых.

Хелицеровые:

пауки: 3 остатка точно не определенных представителей подотряда Araneomorpha (н/о);

клещи: остаток тромбидииморфного клеща (н/о).

Поскольку фауна Верхнего Агджакенда еще почти не изучена, дать ее экологическую характеристику затруднительно. По-видимому, смолы транспортированы водой с возвышенных участков (Муровдагское поднятие) и в основном происходят с деревьев, росших вдоль рек. Наиболее обильны, как и в других смолах, двукрылые (60% от общего числа определимых остатков насекомых); многочисленны Homoptera и Coleoptera (почти по 13%) и удивительно редки Hymenoptera, обычно (в том числе и в нижнемеловых смолах из Ливана) уступающие по обилию только двукрылым. Интересно также, что Homoptera многочисленны в первую очередь за счет червецов, а не тлей, как обычно.

Средняя Азия и Казахстан

Географическое размещение местонахождений показано на рис. 2.

Тасгоросай (колл. ПИН № 3297). Урочище Тасгоросай в хребте Каржантау в Южном Казахстане (Чимкентская обл.); сборы Э.А. Орловской, 1971 г. Материал происходит из черных тонкослоистых аргиллитов с листовой флорой, которая, по предварительным данным Э.А. Орловской, свидетельствует о принадлежности этих отложений к самым верхам мальма – низам неокома. Остатки насекомых довольно многочисленны, но представляют собой главным образом плохо сохранившиеся обугленные фрагменты крыльев. Представлены следующие группы насекомых:

таракановые: 16 плохо сохранившихся остатков (н/о);

прямокрылые: семейство Haglidae (2 остатка; н/о);

сетчатокрылые: семейство Kalligrammatidae (2 остатка; н/о).

Обращает на себя внимание очень большое число таракановых (80% от общего числа остатков). В этом отношении фауна Тасгоросая до некоторой степени напоминает фауну Брезины в Алжире. В более северных и восточных районах (в пределах Сибирской биогеографической области) таракановые встречаются значительно реже.

Итемир (колл. ПИН № 2855). Обнажения в 3 км к северо-западу от колхоза Итемир в Итемир-Джаракудукской впадине, Центральные Кызылкумы к югу от хребта Бакантау (УзбССР); сборы С.К. Самсонова, 1968 г. Материал происходит из красноцветных песчанистых алевролитов кровли оразалинской пачки (верхний альб). В тех же отложениях встречаются и остатки растений и пресноводных моллюсков, а ниже по разрезу в той же пачке – также отдельные щитки черепах и позвонки рыб. Характеристика разреза и списки фауны и листовой флоры из меловых отложений Итемир-Джаракудукской впадины даны Г.Г. Мартинсоном (1969).

Найден остаток стрекозы из семейства Aeshnidae (н/о).

Западная Сибирь

Новый Васюган (колл. ПИН № 2285). Игольская разведочная площадь в междуречье Игола и Черталы (бассейн Васюгана), приблизительно в 100 км южнее пос. Новый Васюган, керн скважины 1-Р, интервал глубин 2708-2714 м; сборы Ю.В. Тесленко, 1963 г. Материал происходит из серых аргиллитов верхнего горизонта марьяновской свиты, имеющих морской генезис. Марьяновские отложения охарактеризованы фауной головоногих, фораминифер и рыб (Ростовцев и др., 1957) валанжинского облика; они содержат также характерный ранненеокомский спорово-пыльцевой комплекс (Маркова, 1971), но литологически неотличимы от нижележащих юрских отложений.

Найден остаток полужесткокрылого (Heteroptera) из семейства Lygaeidae (н/о); эти клопы очень обильны также в неокомских отложениях Забайкалья, МНР и КНР.

Таймыр

Сындаско (колл. ПИН № 3287). Обнажение горы Угольной на правом берегу Хатангской губы выше пос. Сындаско; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1971 г. Материал происходит из аргиллитов и алевролитов огневской свиты между пластами угля. Общая характеристика огневской свиты дана В.Н. Саксом (Сакс и др., 1959); возраст свиты по палинологическим данным определяется в пределах апта - альба (Сакс и др., 1959; Кара-Мурза, 1960).

В Сындаско вместе с остатками насекомых собрана богатая листовая флора мезофитного облика, в настоящее время изучаемая В.А. Вахрамеевым.

Остатки насекомых собраны в нижней части разреза горы Угольной в тонкослоистых темно-серых песчанистых алевролитах и неясно слоистых черных аргиллитах; в коричневато-серых аргиллитах, переполненных растительными остатками, они не обнаружены. Насекомые встречаются довольно часто, но представлены главным образом фрагментарными и сильно обугленными остатками плохой сохранности. Обнаружены следующие группы насекомых:

жесткокрылые (Coleoptera): 18 остатков, в том числе 16 изолированных надкрылий и 2 неполных остатка тел (н/о), неопределимых из-за недостаточной сохранности; одно надкрылье с многочисленными бороздками принадлежит, по-видимому, какому-то представителю Adephaga; почти все остатки происходят из песчанистых аргиллитов и, вероятно, подвергались переносу; только одно небольшое надкрылье найдено в черных аргиллитах;

ручейники (Trichoptera): домики личинок из подотряда Integripalpia, описанные под названиями *Folindusia syndasko* Vial. et Suk. (20 экз.) и *F. borealis* Vial. et Suk. (5 экз.) (Вялов, Сукачева, 1976). Собраны в черных аргиллитах под угольными пластами, почти не содержащих растительных остатков.

Кроме того, имеется плохо сохранившийся остаток насекомого неясного систематического положения из черных аргиллитов.

Ленский бассейн

Ряд местонахождений раннемеловых насекомых известен в Якутии, в Ленском бассейне, в основном в пределах Вилюйской впадины (рис. 2). В основу расчленения широко распространенных в Ленском бассейне континентальных отложений нижнего мела положены палеоботанические данные. По флоре этих отложений существует обширная литература, основанная на результатах исследования как макроостатков, так и палиноморф (Василевская, 1956, 1959; Вахрамеев, 1958; Павлов, 1958; Болховитина, 1959; Василевская, Павлов, 1963; Самылина, 1963; Франкина, 1967; Киричкова, 1971 и др.). В нижнемеловых отложениях встречены также остатки пресноводных моллюсков и филлопод (Мар-

тинсон, 1961; Кирина, Колесников, 1967); в последнее время в неокоме Кемпендяйской впадины найдены остатки динозавра (Рождественский, 1973). По-видимому, можно надеяться на открытие на территории Ленского бассейна и богатых энтомофаун; однако специальные исследования здесь не производились и имеющиеся сборы насекомых невелики.

Неоком южной части Ленского бассейна

Алдан (колл. ПИН № 1007, 1054). Обнажения на левом берегу Алдана, между устьями рек Тыра и Хандыга; сборы В.А. Вахрамеева и З.М. Старостиной, 1954 г. Материал происходит из отложений батылыхской свиты (неоком), содержащих также остатки растений (Вахрамеев, 1958; Самылина, 1963а) и моллюсков (Мартинсон, 1961); общая характеристика этих отложений дана также Е.П. Миронюком (1971).

Найдены остатки прямокрылых (Orthoptera) из семейства Haglidae (н/о); два из них принадлежат представителям подсемейства Haglinae, а один – Prophalangopseinae, несколько напоминающему юрских *Archaboilus*.

Кемпендяй (колл. ПИН № 923). Правый берег реки Кемпендяй (бассейн верховьев Вилюя), в 2,5 км ниже горы Улахан Маган-Хая; сборы Н.М. Чумакова, 1953 г. Материал происходит из темно-серых аргиллитов верхней части разреза (характеристику разреза см. Мартинсон, 1961). Общий очерк стратиграфии меловых отложений бассейна Кемпендяя дан В.П. Корчагиным (1972).

Представлены следующие группы насекомых:

скорпионницы: семейство Orthophlebiidae (1 остаток *Mesopanorpa* sp. nov., н/о). Г.Г. Мартинсон (1961, стр. 113) приводит этот вид под названием *M. namdyrica* O. Mart. (nom. nudum);

ручейники: домики ручейников указаны из Кемпендяя Г.Г. Мартинсоном (1961, стр. 113), но в коллекциях ПИН их нет. По Г.Г. Мартинсону, они найдены в нижней части разреза в переотложенной гальке коричневых глин с Ferganoconcha, которую он считает среднеюрской. До сих пор ни одной достоверной находки домиков ручейников в отложениях древнее неокома неизвестно (Вялов, Сукачева, 1976); неясно, что представлял собой материал из Кемпендяя, был ли он найден в тех же образцах, что и Ferganoconcha; по-видимому, стратиграфическую значимость этих моллюсков Г.Г. Мартинсон переоценивал; в Забайкалье они, по данным В.М. Скобло (1964, стр. 244, 247), встречаются и в отложениях неокома;

двукрылые: семейство Limoniidae (неполный остаток; н/о). Г.Г. Мартинсоном указан просто как представитель Tipuloidea;

перепончатокрылые: семейство Anaxyelidae (1 остаток *Kempendaja jacutensis* A.Rasn.; Расницын, 1968). Г.Г. Мартинсоном этот остаток приведен как принадлежащий представителю Tenthredinidae.

Оюнь-Хая (колл. ПИН № 627). Обрывы Оюнь-Хая на правом берегу Вилюя, в его устье; сборы В.А. Вахрамеева, 1950 г. (рис. 2, 18). Материал происходит из аргиллитов неокома, содержащих также остатки растений. Листовая флора описана В.А. Вахрамеевым (1958), который оценивал ее возраст как неокомский и относил отложения Оюнь-Хаи к усть-тырскому горизонту батылыхской свиты. Палинология этих отложений изучалась В.В. Павловым (1967), который пришел к выводу о более позднем, аптском их возрасте.

Найден один неполный остаток (брюшко) ближе не определенного таракана (Blattodea).

Апт

Тит-Ары (колл. ПИН № 1746). Левый берег Лены напротив острова Тит-Ары, сборы С.И. Грошина, 1959 г. Материал происходит из алевролитов огонер-юряхской свиты, в которых найдены также остатки растений. Возраст огонер-юряхской свиты определяется как аптский (возможно, захватывает и низы альба). Данные по составу листовой флоры и спорово-пыльцевым комплексам огонер-юряхской свиты приводят Н.Д. Василевская и В.В. Павлов (1963). По

составу огонер-юряхская флора очень близка к флоре эксеняхской свиты южной части Ленского бассейна, залегающей на отложениях батылыхской свиты.

Найдено неполное, но хорошо сохранившееся крыло прямокрылого из семейства Haglidae (подсемейство Prophalangopseinae; н/о).

Помимо перечисленных выше, в ПИН АН СССР хранится еще один остаток (колл. ПИН № 1090) с этикеткой "р. Лена, Сибирь, коллекция А.И. Кетовой-Турут [ановой]". Более точных данных о месте и стратиграфическом положении находки нет. Остаток представляет собой надкрылье крупного жука неясного систематического положения в мелкозернистом песчанике.

Забайкалье, Монголия и Дальний Восток

На этих территориях известно более 100 местонахождений нижнемеловых насекомых (рис. 2–5); в некоторых из них найдены также хелицеровые. Общее число собранных остатков приближается в настоящее время к 10 тысячам. Именно эти фауны позволяют получить наиболее полные сведения о насекомых неокома и отчасти апта – альба.

Ряд фаун группируется в два обширных комплекса: комплекс с *Ephemeropsis* и *Coptoclava* и комплекс с *Proameletus* и *Samarura* sp. nov., из которых первый относится к неокому, а второй – к апту или альбу. Некоторые недостаточно изученные местонахождения, по-видимому, примыкают к этим комплексам, но нами рассмотрены отдельно. Наконец, в ряде случаев мы имеем дело с явно отличающимися от указанных комплексов (по экологическим или возрастным признакам) группировками.

Неоком: фауны *Ephemeropsis–Coptoclava*

Лучше всего изучен комплекс, характеризующийся присутствием поденки *Ephemeropsis trisetalis* Eichw. и водного жука *Coptoclava longipoda* Ping, известный из ряда местонахождений в Забайкалье, Монголии и на севере Китая (рис. 3). В литературе характерная раннемеловая фауна Забайкалья, включающая наряду с насекомыми богатый комплекс пресноводных моллюсков и филлопод, а также рыб рода *Lycoptera*, часто обозначается как "тургинская". Мы не используем этого названия по двум причинам.

Во-первых, при выделении комплекса мы исходили исключительно из присутствия *Ephemeropsis* и (или) *Coptoclava* и не включали сюда фауны, лишенные этих форм, хотя бы в таких фаунах и присутствовали другие типично тургинские элементы. Во-вторых, название "тургинский" ассоциируется с определенным стратиграфическим понятием – тургинской свитой, что представляется нежелательным как из-за неясности пределов стратиграфического распространения *Ephemeropsis* и *Coptoclava*, так и из-за чрезвычайной запутанности стратиграфии верхнего мезозоя Забайкалья.

Остатки представителей фауны *Ephemeropsis–Coptoclava* обнаруживаются в осадках озерного генезиса (частью в туфогенных толщах), заполняющих ряд разобщенных впадин различного размера в пределах обширной территории, различных по мощности и литологически неоднородных. Это очень затрудняет стратиграфические сопоставления. В настоящее время по стратиграфии верхнего мезозоя Забайкалья существует обширная литература, причем стратиграфические схемы и предполагаемые корреляции очень различаются. Одни авторы (например, Г.Г. Мартинсон, 1961) считают возможным устанавливать одну и ту же свиту почти на всей территории Забайкалья, другие (например, Ч.М. Колесников, 1964) склонны создавать отдельные стратиграфические схемы для каждой крупной впадины или группы впадин; предложено также много схем, имеющих промежуточный характер между этими крайностями. Корреляция многочисленных местных свит зачастую дискуссионна. Несколько менее сложна стратиграфия нижнего мела Монголии; что касается Китая, то стратиграфические схемы для этой территории недостаточно разработаны.

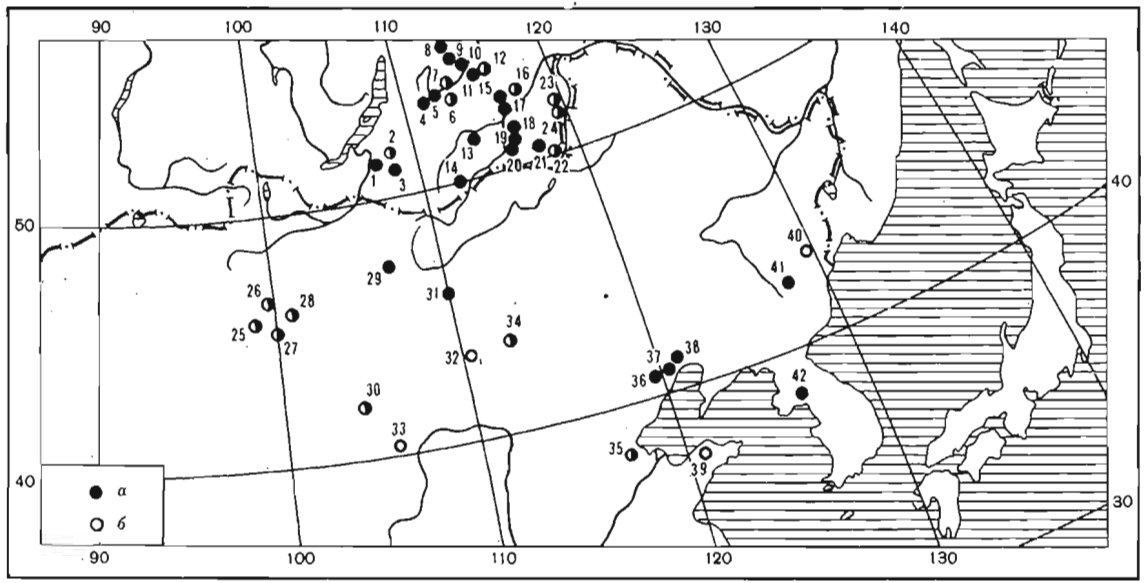


Рис. 3. Местонахождения фаун *Ephemeropsis-Coptoclava*:

а – *Ephemeropsis trisetalis* Euchw.; б – *Coptoclava longipoda* Ping. 1 – Хилок; 2 – Кижинга; 3 – Барун-Шывыртуй; 4 – Турхул; 5 – Джергалан; 6 – Мальта; 7 – Байса; 8 – Толойская впадина; 9 – Малый Амалат; 10 – Ингур; 11 – Усть-Конда; 12 – Юмурчен; 13 – падь Семен; 14 – Мангут; 15 – Укурей; 16 – Белый Урюм; 17 – Нерчинск; 18 – Бырка (Турга); 19 – Харанор; 20 – Торейская впадина; 21 – Кондуй; 22 – Тунгусский Торум; 23 – Уров (Павловка, Половая и Хива); 24 – Калганский район (Тарбагашка, Чалдонка и Гидаринский Зерентуй); 25 – Бон-Цаган; 26 – Бумбэгэр; 27 – Баян-Ундэр; 28 – Анда-Худук; 29 – Налайхэ; 30 – Манлай; 31 – Хухэд-Тэг; 32 – Цаган-Субурга; 33 – Цаохуа; 34 – Таошань; 35 – Шицагоу; 36 – Чжаоянь; 37 – Линьюань; 38 – Бейбяо; 39 – Туанвон; 40 – Далацзу; 41 – Фусун; 42 – Кымчхон

Основой для стратиграфических сопоставлений в Забайкалье служат в основном моллюски, остракоды и филлоподы; листовая флора и спорово-пыльцевые комплексы пока изучены менее детально и используются еще недостаточно. Впрочем, хорошо сохранившиеся макроостатки растений встречаются здесь в верхнемезозойских отложениях реже, чем можно было бы ожидать.

Первоначально для расчленения этих отложений были использованы преимущественно данные по составу пресноводных моллюсков с привлечением других групп животных, а также некоторых палеоботанических сведений (Мартинсон, 1961; Колесников, 1964). Как показали дальнейшие исследования, схема, разработанная по моллюскам, оказалась не во всем правильной. Так, Мартинсон и Колесников, по-видимому, преувеличили стратиграфические значения таких групп, как *Ferganoconcha* и *Arguniella*, считая первую характерной для средней, а вторую - для верхней юры. В действительности, оба эти рода переходят в неоком (Скобло, 1964). В значительной степени неправильная оценка возраста некоторых меловых толщ Забайкалья была связана, вероятно, и с тем, что аналогичные отложения в Китае обычно считались юрскими, на что обращал внимание В.А. Вахрамеев (1964).

По филлоподам наиболее детальную и обоснованную схему дал А.Н. Олейников (1970). Однако самой стратиграфически важной группой животных в нижнемеловых отложениях Забайкалья, по-видимому, оказываются остракоды. Были предложены две стратиграфические схемы, основанные на составе остракод, - для Бурятской АССР В.М. Скобло (1964, 1967) и для Читинской области - С.М. Синицей (1969а,б). Данные по остракодам, по-видимому, согласуются с данными по насекомым, а также с результатами, полученными при ревизии филлопод Е.К. Трусовой (не опубликованы). Палинологические данные суммированы И.З. Котовой (1964, 1970).

В связи с разногласиями в трактовке возраста многих верхнемезозойских толщ в литературе, в том числе в палеоэнтомологической (Мартынова, 1961; Чернова, 1961 и др.), неоднократно высказывалось мнение о позднеюрском возрасте фаун *Ephemeropsis* - *Coptoclava*. Иногда находки *Ephemeropsis* даже использовались как аргумент в пользу отнесения тех или иных отложений к верхней юре (Колесников, 1964). Но в настоящее время раннемеловой возраст фаун *Ephemeropsis* - *Coptoclava* практически несомненен. О нем свидетельствуют данные по остракодам (Скобло, 1964), рыбам (Яковлев, 1967), насекомым (Расницын, 1969), флоре (Котова, 1964, 1970), в том числе находка в Байсе остатков покрытосеменных (Вахрамеев, 1973; Вахрамеев, Котова, 1977). Даже филлоподы, использованные Н.И. Новожиловым (1961) для обоснования юрского возраста тургинских отложений, частично сопоставлялись им самим с формами из гастингских песчаников Европы, т.е. из нижнего мела, на что уже обращал внимание В.Н. Яковлев (1967). В настоящее время принадлежность отложений с *Ephemeropsis* и *Coptoclava* к неокому можно считать доказанной. Но точнее указать их возраст трудно, поскольку континентальные толщи неокома вообще с трудом поддаются дальнейшему расчленению. В.М. Скобло (1964) сопоставляет отложения с фауной *Ephemeropsus* - *Coptoclava* Витимского нагорья с муртойской и убукунской свитами Гусиноозерской депрессии и предположительно относит их к валанжину-готериву. Близкие возрастные оценки (также предположительные) даны и по палинологическим данным (Котова, 1964; Седова, Сиротенко, 1967). Для местонахождения Байса палеоботаниками предполагается барремский или даже аптский возраст (Вахрамеев, Котова, 1977), что довольно сомнительно.

Нет никакой уверенности в том, что все фауны *Ephemeropsis* - *Coptoclava* синхронны. Вполне возможно, что они существовали довольно длительное время. В пользу этого предположения говорят данные по остракодам и по домикам ручейников. По данным С.М. Синицы (1969а), в Читинской области в отложениях с остатками *Ephemeropsis* встречаются остракоды трех последовательных комплексов: нижнетургинского (дауринового), верхнетургинского (уссурициприсового) и нижнекутинского (шипридового).

Среди насекомых несколько группировок внутри фаун *Ephemeropsis – Coptoclava* удается пока выделить только по домикам ручейников. Группировки образуют следующие местонахождения (табл. 1): 1) Байса, Заза и Мальта (преобладают конструктивно примитивные *Terrindusia reisi*, *T. minuta*, *T. miscella*, встречаются *Secrindusia*, отсутствуют *Pelindusia*); 2) Анда-Худук и, возможно, Манлай (преобладают *T. reisi*, но в значительном числе имеются более продвинутые *T. splendida* и редкие *T. globigera*; *Pelindusia* и *Ostracindusia* отсутствуют) и 3) Турга и Усть-Конда (присутствуют *Ostracindusia* и *Pelindusia*). Поскольку в этом ряду растет конструктивное совершенство домиков (т.е. усложняется поведение личинок), его очень соблазнительно считать хронологическим. Однако, по нашему мнению, это пока преждевременно; только накопление новых данных по составу домиков и сравнение их с данными по другим организмам могут позволить оценить действительное значение домиков ручейников для детального расчленения неокома Забайкалья и Монголии.

Помимо того, что фауны *Ephemeropsis – Coptoclava* могут быть не вполне синхронны[1], не исключено, что в неокоме район их распространения не был биогеографически единым. Как видно из рис. 3, находки *Coptoclava* тяготеют к южным его частям, а *Ephemeropsis* – к северным; на самом юге, в Шипгоу, вместе с *Coptoclava* найден другой вид поденок. Возможно, в южных частях района реже встречаются также ручейники; во всяком случае, они пока не указывались из китайских местонахождений. По фитогеографической схеме В.А. Вахрамеева (Вахрамеев и др., 1970) местонахождения в Забайкалье попадают в пределы Амурской провинции Сибирской фитогеографической области, а монгольские и китайские – в пределы Восточно-Азиатской провинции Индо-Европейской области. И.Н. Сребродольская (1973) также считает, что раннемеловая флора Забайкалья тяготеет к Сибирской области. С другой стороны, И.З. Котова (1964, 1970), основываясь на палинологических данных, сближает забайкальские флоры с индоевропейскими, так что этот вопрос окончательно не решен. Возможно, что *Coptoclava* – восточноазиатская форма, проникшая и на юг Амурской провинции, а *Ephemeropsis*, напротив, с севера заходит в Восточно-Азиатскую провинцию, так что их ареалы лишь частично перекрывались. В связи с этим интересно, что в разрезе местонахождения Байса в средних слоях отмечено численное преобладание *Coptoclava* над *Ephemeropsis*. Согласно А.П. Расницыну (1969), в этих слоях вообще много термофильных насекомых, что позволяет предполагать потепление во время их образования.

Все же мы предпочитаем условно рассматривать фауны *Ephemeropsis – Coptoclava* в качестве единого комплекса, относительно синхронного и отвечающего определенной экологической обстановке. В пользу относительного единства этого комплекса говорит и то, что в различных местонахождениях Забайкалья, Монголии и Китая среди наземных насекомых представлены не только общие роды, но иногда и общие виды (среди Dermaptera, Homoptera, Coleoptera, Hymenoptera).

Мы не приводим развернутых списков фаун отдельных местонахождений. Виды, известные более чем из одного пункта, в общем списке отмечены звездочкой (*). Местонахождения фауны *Ephemeropsis – Coptoclava* известны в следующих пунктах (двумя звездочками отмечены места, где, помимо руководящих форм, найдены и другие насекомые).

ЗАБАЙКАЛЬЕ (схема депрессионных зон взята из работы Ч.М. Колесникова, 1964).

Кижингинская депрессия: **скв. 4 у с. Кижинги, интервал глубин 174–193 м; колл. ПИН № 3044; сборы В.М. Скобло, 1968 г.

Хилокская депрессионная зона: два местонахождения у озера Барун-Шывыртуй (Залесский, 1953), точные места находок не указаны; колл.

---

[1] Новые обширные сборы насекомых из Бон-Цагана показывают, что это местонахождение значительно моложе других, содержащих остатки *Coptoclava*, и относится к позднему неокому или даже апту.

Таблица 1

Распределение формальных видов домиков ручейников в местонахождениях фауны *Ephemeropsis* – *Coptoclava*

Вид домиков	Байса		Мальта		Заза		Анда-Худук		Маилай		Турга		Усть-Конда	
	Число экз.	%	Число экз.	%	Число экз.	%	Число экз.	%	Число экз.	%	Число экз.	%	Число экз.	%
Terrindusia minuta Vial. et Suk.	5	4	–	–	5	31	2	1	–	–	–	–	–	–
T. angusta Vial. et Suk.	–	–	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–
T. miscella Vial. et Suk.	56	42	2	29	4	25	1	1	–	–	–	–	–	–
T. tarbagataica Vial. et Suk.	–	–	–	–	–	–	3	2	–	–	–	–	–	–
T. reisi (Cock.)	61	46	5	71	7	44	78	56	–	–	–	–	–	–
T. globigera Vial. et Suk.	–	–	–	–	–	–	4	3	1	50	–	–	–	–
T. splendida Vial. et Suk.	–	–	–	–	–	–	50	35	–	–	–	–	–	–
Terrindusia sp. nov.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	50	–	–	–	–
Secrindusia admiranda Vial. et Suk.	4	3	–	–	–	–	1	1	–	–	–	–	–	–
Ostracindusia sibirica Vial. et Suk.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	100	1	50
O. baissica Vial. et Suk.	7	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Pelindusia ? conspecta Vial. et Suk.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	50
Folindusia sp.	1	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Всего	134	100	7	100	16	100	140	100	2	100	1	100	2	100

ПИН № 3195, сборы П.А. Софроницкого, 1943 и 1944 гг.; скважина на левом берегу р.Хилок против устья р.Тугнуй, интервал глубин не указан (Налетов, 1961).

Зона впадин Витимского нагорья: ряд находок в верхнем течении р.Витим (** обнажение у зимовья Джергалан ниже пос. Усть-Заза, колл. ПИН № 3045, сборы В.М. Скобло, 1965 г.); ** обнажение в 3 км ниже зимовья Байса; колл. ПИН № 1008, 1668, 1989, 3064, сборы К.С. Андрианова, 1939 г., Г.Г. Мартинсона, 1952 г., экспедиций ПИН 1959, 1961 и 1969 гг.; ** обнажение в 2,5 км ниже устья р.Конда; колл. ПИН № 2237, сборы В.Н. Яковлева, 1963 г.; обнажение в 4,5 км ниже устья р.Ингур; колл. ПИН № 2861, сборы С.М. Синицы, 1966 г.), на притоках Витима в том же районе (** обнажения в урочище Турхул на р.Заза; колл. ПИН № 292, сборы К.С. Андрианова, 1939 г., ** обнажения в низовьях р.Юмурчен; колл. ПИН № 1605, 2816, сборы Ч.М. Колесникова, 1958 г., и Ю.П. Писцова, 1966 г.), в бассейне р. Джидотой (** обнажения в низовьях р.Мальта; колл. ПИН № 1008, 1664, сборы Г.Г. Мартинсона, 1952 г., и экспедиции ПИН, 1959 г.), на р. Малый Амалат (скв. 207, глубина 95 м; колл. ПИН № 3085, сборы В.М. Скобло, 1967 г.) и в Толойской впадине (колл. ПИН № 3477, сборы В.М. Скобло, 1973 г.).

Ононо-Туринская депрессионная зона: скв. 2 у с.Мангут в Ононской впадине, глубина 69 и 91 м (колл. ПИН № 2590, сборы С.М.Синицы, 1965 г.);** обнажение в пади Семен на р. Аленгуй в Елизаветинской впадине (колл. ПИН № 2385, сборы С.С. Красинца, 1960 г.).

Тургино-Харанорская депрессионная зона: обнажения на р.Турга близ устья р.Бырка (Eichwald, 1864; Reis, 1910; колл. ПИН № 445, 1742, 1851, 2473, сборы А.Ф. Миддендорфа, 18 г., С.А. Музылева, 1930 г., А.Н. Олейникова, 1959 г., С.С. Красинца, 1960 г.); Харанорское угольное месторождение (скв. 944, глубина 170-174 м; колл. ПИН № 1859, сборы А.Н. Олейникова, 1960 г., скв. 988, глубина 115-130 м; колл. ПИН № 1848, 2006, сборы А.Н. Олейникова, 1959 г., С.С. Красинца, 1960 г., и Ч.М.Колесникова, 1961 г.; скв. 994, глубина 168-172 м; колл. ПИН № 2006, сборы Ч.М. Колесникова, 1961 г., Торейская впадина (скв. 12 у с.Холой, глубина 211-212 м; колл. ПИН № 2589, сборы С.М. Синицы, 1965 г.).

Аргунская депрессионная зона: ряд обнажений в Калганском районе (падь Тарбагашка, падь Чалдонка, падь Гидаринский Зерентуй; колл. ПИН № 3438, сборы Л.Якобсон, 1969 г.); бассейн р.Уров (обнажения у с.Павловка; колл. ПИН № 1150, 1605, 1846, сборы Г.И. Князева, 1955 г., Ч.М. Колесникова, 1958 г., С.С. Красинца, 1960 г.; обнажения в верховьях пади Половой; колл. ПИН № 1845, сборы С.С. Красинца, 1960 г.; обнажения в пади Хива; колл. ПИН № 1850, сборы С.С. Красинца, 1960 г.; урочище Тунгусский Торум на левобережье р. Аргунь в 10 км к северу от с. Дурой, скв. 133, глубина 62 и 112 м, сборы С.С. Синицы, 1969 г., обнажение в пади Карабон; колл. ПИН № 1847, сборы С.С. Красинца, 1960 и 1964 гг.; скв. 1 у с.Кондуй, интервал глубин не указан; колл. ПИН № 2709, сборы Л.С. Буфф, 1966 г.).

Шилкинская депрессионная зона: Нерчинск; колл. ПИН № 1689, сборы Ч.М. Колесникова, 1959 г.

Букачачинско-Нюкжинская депрессионная зона: бассейн р.Белый Урюм, р.Хорек Первый; колл. ПИН № 1605, 2588, сборы Ч.М. Колесникова, 1958 г. и И.И. Муратовой, 1965 г.

Отложения с фауной *Ephemeropsis-Coptoclava* в Забайкалье относились различными авторами к следующим местным свитам: аргунской, байсинской, балейской, доронинской, зазинской, кутинской, маякской, мирсановской, нарасунской, нерчинской, тугнуйской, тургинской (тургино-витимской), усть-карской (верхняя подсвита), утанской, холболжинской, шилкинской (Расницын, 1969). Мы не можем здесь рассматривать дискуссионные вопросы стратиграфии мела Забайкалья и решать, насколько обоснованно отнесение тех или иных слоев с *Ephemeropsis* к той или иной свите. Отметим, что отложения маякской, ба-

лейской и утанской свит в действительности не содержат остатков *Ephemeropsis* и характеризуются иными комплексами насекомых. *Ephemeropsis* приводился также из местонахождений Арбагар (Мартинсон, 1961), Романовка (Яковлев, 1968) и из Талдана в Приамурье (Савченко и Якушина, 1967); эти указания нуждаются в проверке. Поскольку мы не располагаем материалом по *Ephemeropsis* из указанных местонахождений, мы рассматриваем их отдельно.

Стратиграфии меловых отложений Забайкалья посвящена обширная литература (Иванов, 1949; Нагибина, 1951; Мартинсон, 1955а, 1961; Мартинсон, Шувалов, 1976; Налетов, 1961; Писцов, 1961, 1966а,б; Колесников, 1964; Очиров, 1964; Скобло, 1964, 1967; Красинец, 1966; Тазихин, Колесников, 1967; Блох и др., 1967; Олейников, 1969, 1970; Синица, 1969а,б; Котова, 1970; Лямина, 1970 и др.). Предлагались различные реконструкции типов озер, которые населяла "тургинская" фауна (Новожилов, 1954; Мартинсон, 1955б, 1961, 1972; Писцов, 1968; Яковлев, 1968). Как уже говорилось, меловые толщи Забайкалья содержат, помимо остатков насекомых, многочисленные остатки других животных, а также растений. Сведения о составе спорово-пыльцевых спектров приводятся М.А. Седовой(1964), М.А. Седовой и А.А. Сиротенко (1967), И.З. Котовой (1970), о составе листовой флоры, изученной пока недостаточно, – В.Д. Принадой (1962) и В.А. Вахрамеевым (1964, 1973). Имеются многочисленные данные по составу пресноводных моллюсков (Раммельмейер, 1935; Мартинсон, 1961; Колесников, 1964 и др.), листоногих ракообразных (Новожилов, 1961; Красинец, 1968; Олейников, 1970, 1975 и др.), остракод (Эггер, 1910; Скобло, 1964,1970; Синица, 1969 а,б), рыб (Müller, 1848; Яковлев, 1965,1968); в рыхлых нижнемеловых отложениях Гусиноозерской депрессии известны остатки динозавров (Дмитриев и Рождественский, 1968).

МОНГОЛИЯ.

L6

Сведения о местонахождениях насекомых на территории Монголии даны А.Г. Пономаренко и Ю.А. Поповым (1976 г.), поэтому здесь мы ограничиваемся их кратким перечнем; только для недавно открытых местонахождений, не вошедших в эту работу, дается более подробная характеристика.

** Анда-Худук (Ondai-Sair американских авторов); Увэр-Хангайский аймак; колл. ПИН № 221, 467, 3145.

Баян-Ундэр; Увэр-Хангайский аймак; колл. ПИН № 536.

** Бон-Цаган-1; Баян-Хонгорский аймак, обнажения в 8 км к югу от оз. Бон-Цаган-нур; сборы Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, 1974 г.; колл. ПИН № 3559. Насекомые найдены в отложениях андахудукской свиты нижнего мела[1].

** Бумбэгэр; Баян-Хонгорский аймак, окрестности сомона Бумбэгэр; насекомые найдены в "бумажных" сланцах нижнего мела сотрудниками Геологической службы ГДР и хранятся в Университете им. А.Гумбольдта в Берлине. Из этого же местонахождения описана флора (Jänichen, Kahlert, 1972). Сведениями о материалах из этого местонахождения мы обязаны А.Г. Пономаренко, которого с ними ознакомил д-р Г.Яниxен (Dr. H. Jänichen).

"Гобийский аймак" (без более точного указания); колл. ПИН № 1067.

Манлай; Южно-Гобийский аймак, обнажения в 5 км к северу от сомона Манлай; сборы Всесоюзного аэрогеологического треста, 1974 г.; колл. ПИН № 3568.

Налайхинская котловина; Центральный аймак; колл. ПИН № 1071.

Хухэд-Тэг; Восточно-Гобийский аймак; колл. ПИН № 3439.

Цаган-Субурга; Восточно-Гобийский аймак; колл. ПИН № 2964.

Отложения с фауной *Ephemeropsis–Coptoclava* в Монголии относят к андахудукской, дзунбаинской и цаганцабской свитам нижнего мела (как и в Забайкалье, здесь существовало представление о позднеюрском возрасте части

---

[1] См. примечания на стр. 21,44.

этих толщ); в гурванэрэнской свите нижнего мела Западной Монголии найдены другие комплексы насекомых. В северных местонахождениях присутствует *Ephemeropsis*, но в общем для Монголии более характерна *Coptoclava*, встречающаяся здесь значительно чаще, чем в Забайкалье, и пока не обнаруженная только в Налайхинской котловине и Хухэд-Тэге, т.е. в северо-восточных местонахождениях. На юге и юго-западе *Coptoclava* численно преобладает над *Ephemeropsis* (например, в Бон-Цагане, Бумбэгэре и Манлае), а в Цаган-Субурге *Ephemeropsis* вообще не найден.

Общие сведения о стратиграфии нижнемеловых отложений Монголии содержатся в ряде работ (Barley, Morris, 1927; Маринов, 1957; Мартинсон, 1961, 1964, 1966, 1973; Шувалов, 1970; Шувалов и др., 1975; Мартинсон, Шувалов, 1973; Хосбаяр, 1973; Нагибина и Бадамгарав, 1974 и др.; мы приводим здесь работы по стратиграфии нижнего мела вообще, а не только отложений с фауной *Ephemeropsis-Coptoclava*). Палеогеографическая обстановка рассматривалась Ф.Моррисом (Morris, 1936), Г.Г. Мартинсоном (1955б,1972), И.Е. Туришевым (1956), В.М. Синицыным (1961) и др. Остатки раннемеловых растений изучались также многими авторами (Cockerell, 1924a, b; Нейбург, 1932; Балла, 1972; Jänichen, Kahlert, 1972). Многочисленная литература существует по остракодам (Галеева, 1955; Любимова, 1956; Неуструева, 1974), филлоподам (Новожилов, 1954), пресноводным моллюскам (Мартинсон, 1957, 1961, 1964, и др.), рыбам (Hussakof, 1932; Свиченская, 1954), рептилиям (Osborn, 1923, 1924; Рождественский, 1952; Каландадзе, Курзанов, 1974; Суханов, Нармандах, 1974); в последнее время в нижнем мелу найдены также остатки млекопитающих (Каландадзе, Курзанов,1974).

КИТАЙ.

Сведения о местонахождениях фаун *Ephemeropsis-Coptoclava* в Китае взяты из литературы, а частично сообщены Б.Б. Родендорфом, просмотревшим коллекции насекомых Геолого-палеонтологического института АН КНР в Нанкине в 1959 г. Дополнительные сведения о некоторых местонахождениях любезно сообщил д-р И.Фудзияма (Dr. I. Fujiyama). К сожалению, для многих местонахождений нам не удалось установить точное географическое положение, а также получить удовлетворительные стратиграфические привязки находок. Для местонахождений, фигурирующих в иностранной литературе, приведена латинизированная транскрипция названий[1].

Бэйбяо (Pei-piao), провинция Жэхэ. Собранные здесь насекомые, описанные Бин Чжи (Ping, 1928), в основном происходят из юрских отложений. Лишь в точке, приводимой Бин Чжи как "Loc.No.2105" (сборы П.Тейяра де Шардена), найден *Ephemeropsis trisetalis* Eichw.

Далацзу (Ta-la-tzu), провинция Ляодун. Отсюда известен остаток личинки *Coptoclava longipoda* Ping, изображенный М.Уено (Uéno, 1935) и ошибочно определенный им как "*Ephemeropsis* sp."; как сообщил в письме д-р И.Фудзияма, по фауне пресноводных моллюсков отложения свиты Далацзу, где найдена *Coptoclava*, сопоставляются с группой Нактонг Корейского полуострова (нижний мел) и залегают стратиграфически выше отложений, соответствующих группе Жэхэ с *Lycoptera* и *Ephemeropsis*.

**Линьюань (Lingyuan), провинция Жэхэ. Вместе с *Ephemeropsis* здесь найден ряд других насекомых, предварительные сведения о составе которых нам любезно сообщил И.Фудзияма. В его работе (Fujiyama, 1973) это местонахождение приведено как верхнеюрское.

Таошань, провинция Внутренняя Монголия (по данным Б.Б. Родендорфа); точное географическое положение нам установить не удалось. Преобладают остатки *Ehemeropsis* (22 экз.), найдена лишь одна личинка *Coptoclava*.

---

[1] Новые описания нижнемеловых насекомых из нескольких местонахождений опубликованы Линь Ци-бинь (Lin, 1976); мы не смогли использовать эту работу, поскольку она напечатана на китайском языке лишь с очень кратким английским резюме.

** Туанвон (Tuang-Won), провинция Шаньдун (Ping, 1928 и данные Б.Б. Родендорфа). В этом же районе Шаньдуна (округ Лайян) известен ряд других местонахождений насекомых, приуроченных к отложениям той же нижнемеловой свиты Лайян; однако, поскольку сведений о находках в них *Ephemeropsis* и *Coptoclava* нет, мы приводим их отдельно.

Фусун, провинция Гирин (по данным Б.Б. Родендорфа); найден один экземпляр *Ephemeropsis*.

Цаохуа, провинция Ганьсу (по данным Б.Б. Родендорфа); точное географическое положение установить не удалось; найден один экземпляр Coptoclava.

Чжаоян (Chao-yang), провинция Жэхэ (Uéno, 1935).

** Шицагоу, провинция Хэбэй (по данным Б.Б. Родендорфа); это местонахождение особенно интересно, поскольку вместе с *Coptoclava* здесь обнаружен не *Ephemeropsis*, а имаго и несколько личинок другой, точно не определенной поденки. Кроме перечисленных местонахождений, *Ephemeropsis trisetalis* указан также из отложений свиты Таминшань (подсвита Сяодунгоу) в долине р.Тайцзэхы, провинция Ляонин (Ли Сы-гуан, 1952). Однако в обширном материале с р.Тайхзэхы Б.Б. Родендорф не обнаружил *Ephemeropsis*, поэтому это местонахождение рассматривается нами отдельно. *Ephemeropsis* в Китае обнаруживается только на северо-востоке, где местами многочислен, а к югу, по-видимому, совершенно исчезает; не указывались из мела Китая также домики ручейников. К сожалению, не установлено, насколько различен в южных и северных местонахождениях состав наземных насекомых.

Общие сведения о стратиграфии нижнемеловых отложений Китая суммированы Ли Сы-гуаном (1952), Т.Кобаяси (1959) и в коллективной сводке "Региональная стратиграфия Китая" (1960). Следует иметь в виду, что китайские и японские авторы часто рассматривали (в частности, в "Региональной стратиграфии...") многие толщи неокома как верхнеюрские (Вахрамеев, 1964). Сведения о раннемеловой флоре Северного Китая суммированы В.А. Вахрамеевым (1964). Обширная литература существует по фаунистическим остаткам (Grabau, 1923 a, b; Wiman, 1929; Chi, 1931; Takai, 1943; Kobayashi, 1954; Ян Чжун-чжэн, 1957; Hou, 1958, Young, 1958, 1959; Liu et al., 1963 и др.).

К сожалению, для многих находок мы не располагаем точными данными о стратиграфическом положении. Наиболее интересна находка *Coptoclava* в отложениях свиты Далацзу, более молодой, чем другие отложения с фауной *Ephemeropsis – Coptoclava*; она свидетельствует о довольно длительном существовании этого вида.

КОРЕЙСКИЙ ПОЛУОСТРОВ.

Кымчхон (Kymchon), провинция Хванхэ-Пукдо (КНДР). Указана находка *Ephemeropsis trisetalis* Eichw. в слоях Ханпо (Hanpo) месте с листовой флорой (Semaka, 1970). Среди растений определены *Cladophlebis serrulata* Samyl. и *Podozamites angustifolius* (Eichw.) Schim.; те же два вида присутствуют, например, в ранненеокомском солонийском комплексе Буреинского бассейна (Вахрамеев, Долуденко, 1951).

В составе фаун *Ephemeropsis–Coptoclava* известны следующие насекомые:

поденки: семейство Hexagenitidae, представленное видами **Ephemeropsis trisetalis* Eichw. (присутствует в комплексе *Ephemeropsis–Coptoclava* почти повсеместно, кроме юга Монголии и ряда китайских местонахождений; известны как личинки, так и имаго, но последние найдены лишь в некоторых местонахождениях) и *E. martynovae* Tshern. (1 остаток имаго из Байсы). Многочисленные другие виды *Ephemeropsis*, описанные из Забайкалья и Монголии, синонимичны с *E. trisetalis* (Чернова, 1961; Мешкова, 1961:, Синиченкова, 1975). По неопубликованным данным Б.Б. Родендорфа, в Шицагоу найдено несколько остатков личинок и имаго, ближе не определенной, но явно отличной от *Ephemeropsis* поденки;

стрекозы (Притыкина, 1977): семейства Tarsophlebiidae (1 остаток имаго с *Turanophlebia sibirica* Prityk. из Байсы; 2 неполных остатка имаго из Байсы, н/о), Karatawiidae (1 остаток имаго *Nacholonda crassicosta* Prityk. из Байсы), ? Liassophlebiidae (1 остаток имаго из Байсы, н/о), Aeschnidiidae (1 ос-

таток имаго *Leptaeschnidium latum* Prityk. из Байсы, н/о), Aeschnidae(по одному остатку имаго *Gomphaeschna inferna* Prityk. и *Baissaeshna prisca* Prityk. из Байсы, 1 остаток имаго *Gobiaeshna occulta* Prityk. из Анда-Худука) и *Hemeroscopidae* (**Hemeroscopus baissicum* Prityk.). Только *Hemeroscopus* развивался в тех же водоемах, что и *Ephemeropsis*, другие перечисленные стрекозы явно имели иную экологию. *Hemeroscopus* известен по очень многочисленным личинкам различных возрастов и ряду имаго из Байсы, по личинкам из Усть-Зазы и Бон-Цаган-1 и по имаго из Анда-Худука, а также из Хобура (см. стр. 45). Т.Кокерелл (Cockerell, 1924) описал из Анда-Худука по плохо сохранившимся фрагментам крыльев "*Cymatophlebia*" *mongolica* Cock., которую А.Г. Пономоренко и Ю.А. Попов (1976) предположительно отождествляют с *Hemeroscopus baissicus*, но Л.Н. Притыкина считает эти виды различными. Действительное систематическое положение "*C.*" *mongolica* Cock. неясно из-за очень плохой сохранности типов, но к юрскому роду *Cymatophlebia* Deichm. она не относится.

таракановые: семейства Mesoblattinidae (свыше 20 остатков из Байсы, по одному остатку из Анда-Худука и Юмурчена; несколько видов, причем в Анда-Худуке и Байсе, по-видимому, присутствует один и тот же вид ; н/о), Poroblattinidae (около 30 остатков из Байсы, по одному остатку из Усть-Конды и Бон-Цагана-1; в Байсе представлены несколькими видами Blattula, в других местонахождениях, по-видимому, те же виды*, что и в Байсе; н/о), Polyphagidae (несколько остатков одного или нескольких видов из Байсы, н/о), Blattellidae (около 150 остатков "*Mesoblattina*" *vitimica* Vishn. из Байсы; Вишнякова, 1964; кроме того, еще несколько видов из Байсы, известных по немногим экземплярам; н/о). И.Фудзияма (личное сообщение) обнаружил 2 вида таракановых в Линъюане (н/о); неизвестно, идентичны ли они с какими-либо из указанных выше неописанных форм. Кроме того, ряд недостаточно сохранившихся точно не определенных остатков из Байсы и Анда-Худука, причем в Байсе, помимо фрагментов имаго, в массе встречаются и личинки таракановых;

богомоловые: семейство Chaeteessidae (1 остаток из Байсы; н/о);

уховертки: около 10 остатков из Байсы и 1 остаток того же вида* (н/о) из Анда-Худука. Напоминает современных Pygidicranidae и Labiduridae (в широком смысле); при более дробном понимании семейств заслуживает выделения в особую группу. Вероятно, прибрежный вид, так как другие уховертки редко попадают в захоронения;

веснянки: семейство Leuctridae (2 остатка имаго из Байсы, н/о). Несомненно, отсутствовали в водоемах, населенных Ephemeropsis. По сообщению И.Фудзияма, имаго веснянки найдено также в Линъюане; он предположительно относит этот вид к роду *Mesonemura* Br., Redtb. et Ganglb. (? Taeniopterygidae);

прямокрылые (Шаров, 1968): семейства Elcanidae (несколько экземпляров *Baisselcana sibirica* Shar. из Байсы), Vitimiidae (1 остаток *Vitimia evoluta* Shar. из Байсы), Haglidae (*Prophalangopsis vitimicus* Shar. и *Parahagla sibirica* Shar. из Байсы, *Parahagla* sp. nov., н/о, из Анда-Худука и еще несколько видов, н/о, из Байсы; по числу остатков составляют в Байсе около 2/3 от общего количества прямокрылых), Phasmomimidae (*Phasmomimoides baissense* Shar. и, возможно, еще несколько видов, н/о, из Байсы и 1 остаток *Phasmomimoides* sp. nov., н/о, из Анда-Худука; по числу остатков занимают второе место среди прямокрылых в Байсе, но сильно уступают Haglidae, составляя 1/4 от общего числа Orthoptera), Gryllidae (1 остаток *Baissogryllus sibiricus* Shar. и 1 недостаточно сохранившийся остаток из Байсы), Tridactylidae (по одному экземпляру *Monodactyloides dolichopterus* Shar. и *M. curtipennis* Shar. из Байсы) и Tetrigidae (по одному остатку *Archaeotetrix locustopseiformis* Shar. и *Protetrix reductus* Shar. из Байсы). Кроме того, по неопубликованным данным Б.Б. Родендорфа, 1 точно не определенный остаток представителя подотряда Ensifera найден в Шицагоу; И.Фудзияма (личное сообщение) обнаружил один вид (н/о) в Линъюане. Не определенный фрагментарный остаток Ensifera из пади Семен.

палочники: семейства Chresmodidae (1 остаток "*Chresmoda*" *orientalis* Esaki, заслуживающей, по-видимому, выделения в особый род, из Линъюаня; Esa-

ki, 1949), Cretophasmatidae (1 остаток из Байсы; н/о). И.Фудзияма (личное сообщение) обнаружил в Линьюане еще один вид Phasmatodea (н/о);

равнокрылые: семейства Palaeontinidae (*один вид в Байсе и Анда-Худуке; н/о, обычны, в Байсе по числу составляют около 17% всех Auchenorrhyncha; 1 экз. найден также в Шицагоу; его конспецифичность с сибирско-монгольским видом не установлена), Tettigarctiidae (1 вид из Байсы, известный по нескольким экземплярам), Cicadellidae (несколько остатков из Байсы; н/о), Eurymelidae (1остаток из Байсы; н/о), ? Membracidae (1 остаток из Байсы; н/о), Eoscarterellidae (1 вид, известный по нескольким экземплярам из Байсы; н/о), Procercopidae (ряд остатков из Байсы, где они составляют около 10% от общего числа цикад, и 1 остаток из пади Семен; возможно, несколько видов, н/о), Cercopidae (обычны, в Байсе составляют 18% от общего числа остатков цикад и представлены несколькими видами, как архаичными, близкими к юрскому Tingiopsis, так и более современного облика), Fulgoridiidae (1 остаток из Байсы; н/о), Lophopidae (1 остаток из Байсы; н/о), ? Fulgoridae (своеобразный н/о вид с сильно редуцированным жилкованием, известный по единственному остатку из Байсы), Dictyopharidae (1 остаток из Байсы; н/о), Cixiidae (довольно обычны; в Байсе по числу остатков составляют 14% всех Auchenorrhyncha, причем почти половина остатков принадлежит одному и тому же виду подсемейства Mesocixiinae, остальные же - нескольким видам из кайнозойских групп; 1 остаток в Анда-Худуке, конспецифичность которого с байсинскими не установлена; н/о), ? Ricaniidae (неполный и несколько сомнительный остаток из Байсы; н/о), ? Flatidae (1 вид, представленный несколькими остатками в Байсе; н/о), ? Delphacidae (1 несколько сомнительный остаток из Байсы; н/о), Acanaloniidae (несколько экземпляров одного вида из Байсы; н/о), Issidae (2 остатка из Байсы; н/о), Tropiduchidae (1 остаток из Байсы; н/о), Peloridiidae (2 остатка одного вида из Байсы; н/о).

Кроме того, одно новое, еще не описанное семейство из надсемейства Fulgoroidea (1 остаток из Байсы; н/о) и 2 неописанных семейства тлей: одно из них (4 остатка из Байсы; н/о), очень обособленное, с характерным плезиоморфным жилкованием крыльев, несколько напоминающим таковое пермских Kaltanaphididae; второе (несколько остатков из Байсы и Бон-Цаган-1, принадлежащих нескольким видам различных родов, н/о), с более апоморфными чертами строения крыла, известное также из верхней юры Казахстана по нескольким видам (н/о). Помимо перечисленных, недостаточно сохранившийся остаток представителя надсемейства Cicadelloidea и несколько неполных остатков тлей из Байсы, несколько точно не определенных остатков представителей инфраотряда Fulgoromorpha из Байсы и Юмурчена, несколько плохо сохранившихся остатков представителей инфраотряда Auchenorrhyncha из Байсы и Бан-Цагана-1;

полужесткокрылые (Попов, 1964, 1966, 1971): семейства Belostomatidae (2 остатка одного вида из Байсы; н/о; по-видимому, лишь случайно встречались в водоемах с фауной *Ephemeropsis* - *Coptoclava*), Corixidae (2 вида - *Diapherinus ornatipennis* Y. Pop. из Байсы и **Baissocorixa jaczewskii* Y. Pop. из Байсы и Анда-Худука - обычны; несомненно, населяли те же водоемы, что и *Ephemeropsis*), Naucoridae (один редкий вид - *Angaronecta longirostris* Y.Pop. - из Байсы), Notonectidae (один массовый вид из Байсы - *Clypostemma xyphiale* Y. Pop., представленный в этом местонахождении имаго и личинками и, несомненно, населявший байсинское озеро), Saldidae (несколько остатков одного вида из Байсы и Анда-Худука; н/о; вероятно, обитали по берегам озер, населенных *Ephemeropsis;* тот же вид найден в Хобуре, см. стр. 45), Miridae (ряд остатков из Байсы, принадлежащих нескольким видам; н/о), Lygaeidae [свыше 100 экз. из Байсы, а также ряд остатков из Джергалана, Анда-Худука, Туанвона и Шицагоу; самое обычное семейство наземных клопов и одна из самых массовых групп наземных насекомых вообще в комплексах *Ephemeropsis*-*Coptoclava;* представлены, по-видимому, одним-двумя массовыми и несколькими более редкими видами. Описан один вид из Туан-вона - *Mesolygaeus laiyangensis* Ping., но описание составлено неудовлетворительно, и на его основе нельзя решить, присутствует ли этот же вид в других местонахождениях (см.

Ping, 1928). В Анда-Худуке, по-видимому, встречается тот же массовый вид, что и в Байсе], Coreidae (ряд остатков нескольких видов из Байсы; н/о; встречаются много реже Lygaeidae, но, по-видимому, столь же разнообразны) и Pentatomidae (несколько неполных остатков из Байсы; н/о).

Кроме того, ряд остатков точно не определенных клопов из Байсы и Анда-Худука и 1 вид не вполне ясного систематического положения из Байсы – *Oryctopterus dubius* A. Rasn., первоначально описанный как представитель отряда Hymenoptera (Расницын, 1975); он относится, по-видимому, к Hebridae или к близкому, но особому семейству;

сеноеды: семейство Archipsyllidae (по одному остатку *Archipsyllodes speciosus* Vishn. и *Archipsyllopsis baissica* Vishn. из Байсы; Вишнякова, 1976), а также недостаточно сохранившийся экземпляр точно не определенного сеноеда, сходного с позднемеловыми и кайнозойскими представителями отряда;

трипсы: 1 остаток представителя особого (н/о) семейства из надсемейства Heterothripoidea, наиболее близкого, по-видимому, к Neocomothripidae;

жесткокрылые: семейства Cupedidae (Пономаренко, 1966, 1969а) (7 описанных видов из Байсы: *Notocupes caudatus* Ponom., *N. vitimensis* Ponom., *N. excellens* Ponom., *Tetraphalerus verrucosus* Ponom., *Omma sibiricum* Ponom., *Anaglyphites captitatus* Ponom. и *Priacmopsis adumbrata* Ponom., а также *Notocupes* sp. nov., н/о, и несколько точно не определенных остатков из того же местонахождения; один своеобразный монотипический род из Анда-Худука, резко отличающийся от других представителей семейства гладкими надкрыльями и известный по двум остаткам; н/о), ? Catiniidae (немногочисленные остатки из Байсы и Мальты, недостаточно сохранившиеся; могут принадлежать также Schizophoridae; н/о), Ademosynidae (1 вид из Байсы – *Sphaerosyne globosa* Ponom., известный по единственному остатку; Пономаренко, 1969), Trachypacheidae (*Karadromeus mongolicus* Ponom. из Анда-Худука, представленный по меньшей мере двумя экземплярами; *Eodromeus dissectus* Ponom. и *E. major* Ponom. из Байсы; первый из этих видов известен также по двумя остаткам; Пономаренко, 1977), Carabidae (*Cretorabus capitatus* Ponom., *C. latus* Ponom., *Conjunctia prodroma* Ponom., *Carabites vitimensis* Ponom. из Байсы; Пономаренко, 1976), Coptoclavidae (*Coptoclava longipoda* Ping – широко распространенный вид, известный по имаго и личинкам; ареал – см. рис. 3; Пономаренко, 1961, 1975), Gyrinidae (*Baissogyrus savilovi* Ponom. и *Avotortor primitivus* Ponom. из Байсы; Пономаренко, 1974), Hydrophilidae (по 1–2 остаткам имаго *Mesydra elongata* Ponom., *Mesohelophorus sibiricus* Ponom., *Paraspercheus vitimensis* Ponom. и нескольких н/о видов из Байсы; Пономаренко, 1977; также личинка из Кижинги, н/о), Staphylinidae (несколько остатков Oxytelinae и Euaesthetinae из Байсы и остаток из Усть-Конды; н/о), ? Silphidae (недостаточно сохранившийся остаток из Байсы; н/о), Scarabaeidae (*Geotrupoides sulcatus* Nikritin, *G. leptoscelis* Nikritin, *G. vitimensis* Nikritin, **Proteroscarabaeus baissensis* Nikritin, **P. yeni* Grabau, *Holcorabeus vittatus* Nikritin, *H. picturatus* Nikritin из Байсы, причем *G. sulcatus*, *H. vittatus* и оба вида *Proteroscarabaeus* представлены несколькими остатками каждый; *Proteroscarabaeus* найден также в пади Семен; Никритин; 1977; кроме того, несколько недостаточно сохранившихся остатков других видов из Байсы; н/о), Throscidae (4 остатка одного вида из Байсы; н/о), Elateridae (ряд остатков Protagrypninae, Agrypninae, Diminae, Oestodinae и Cardiophorinae из Байсы, причем тот же вид *Oestodinae найден в Мальте; наиболее обычны и разнообразны Agrypninae, относящиеся к трибам Cryptocardiini и Hemirhipini; н/о), Cerophytidae (1 остаток из Байсы; н/о), Buprestidae (несколько остатков из Байсы, принадлежащих, возможно, одному виду; н/о), ? Byrrhidae (недостаточно сохранившийся остаток из Байсы; н/о), ? Trogositidae (2 неполных остатка одного вида из Байсы; н/о), Nitidulidae (1 остаток *Meligethiella soroniiformis* L. Medv. из Байсы; Медведев, 1969), Scraptiidae (1 остаток *Scraptiomima brachycera* L. Medv. из Байсы; Медведев, 1969), Chrysomelidae (по меньшей мере 2 вида Protoscelinae из Байсы; н/о), Eobelidae (2 остатка двух видов из Байсы; н/о), ? Atte-

labidae (1 остаток *Baissorhynchus tarsalis* Zherichin из Байсы; Жерихин, 1977), Curculionidae (по одному остатку *Cretonanophyes longirostris* Zherichin и *Slonik sibiricus* Zherichin из Байсы; Жерихин, 1977). Кроме того, отмечены недостаточно сохранившиеся остатки представителей Adephaga из Байсы и Анда-Худука и 1 вид неясного систематического положения из Байсы – *Cretataenia pallida* Ponom. (водные личинки, найденные в значительном количестве, но только в одном слое байсинского обнажения; возможно, принадлежат каким-то Trachypacheidae из подсемейства Eodromeinae; Пономаренко, 1977); также ближе не определенные Artematopoidea (несколько остатков) и Cucujoidea (большое число остатков разнообразных представителей обеих так называемых "серий" этого надсемейства – Clavicornia и Heteromera из Байсы) и ряд остатков ближе не определенных жуков, в основном Polyphaga, из Байсы, Мальты, Зазы, Анда-Худука, Бон-Цагана, Бумбэгэра, Линъюаня, Цаохуа;

вислокрылки: семейство Corydalidae (*Cretochaulus lacustris* Ponom., представленный рядом остатков личинок и несколькими крыльями имаго из Байсы; Пономеренко, 1976б); кроме того, по сообщению И.Фудзияма, 1 вид Megaloptera найден в Люнъюане (н/о); неясно, отличается ли он от байсинского *Cretochaulus*;

верблюдки: семейства Baissopteridae (часто встречаются в Байсе, где представлены *Baissoptera martinsoni* O.Mart., *B. kolosnitsynae* O. Mart. и, по-видимому, еще одним-двумя неописанными видами) и Mesoraphididae (? *Proraphidia vitimica* O. Mart. из Байсы и, по-видимому, неописанные виды из того же местонахождения) (Мартынова, 1961). Кроме того, в Байсе найдены недостаточно сохранившиеся остатки верблюдок, точно не определенные;

сетчатокрылые: семейства Kalligrammatidae (2 неполных остатка крыльев из Байсы и Анда-Худука; н/о; решить вопрос о их конспецифичности трудно из-за недостаточной сохранности материала), Brongniartellidae (ряд остатков из Байсы, принадлежащих по крайней мере 2-3 видам; н/о; близки к позднеюрской *Epactinophlebia* Mart.; самые многочисленные сетчатокрылые байсинской фауны, составляющие по числу остатков около 43% от общего количества Neuroptera), Mesochrysopidae (ряд остатков и, по-видимому, несколько видов из Байсы; н/о; по частоте встречаемости уступают только Brongniartellidae, составляя около 14% от общего числа остатков Neuroptera), Psychopsidae (*Angaropsychops turgensis* O.Mart. из Турги; Мартынова, 1949; также несколько остатков из Байсы, принадлежащих, по-видимому, другому виду; н/о; встречаются довольно редко и в Байсе по числу остатков составляют лишь 7% всех сетчатокрылых), ? Hemerobiidae (недостаточно сохранившийся и сомнительный остаток из Байсы; н/о), Nymphitidae (несколько остатков из Байсы, принадлежащих по меньшей мере двум видам; н/о) и неописанное вымершее семейство из надсемейства Myrmeleontoidea (ряд остатков из Байсы, принадлежащих одному виду; н/о; столь же обычны, как и Mesochrysopidae, и по числу остатков составляют 15% от общего числа Neuroptera, уступая лишь Brongniartellidae). Кроме того, встречен ряд неопределимых из-за недостаточной сохранности остатков из Байсы;

скорпионицы: семейства Orthophlebiidae (2 остатка из Байсы, принадлежащих, скорее всего, одному виду; н/о), ? Panorpidae (несколько остатков из Байсы, систематическая принадлежность которых не вполне ясна, поскольку примитивные Panorpidae с трудом отличимы от Orthophlebiidae; н/о), Neorthophlebiidae (несколько остатков одного-двух видов из Байсы; н/о), Bittacidae (5 остатков из Байсы; н/о) и неописанное семейство из подотряда Paratrichoptera (1 остаток из Байсы). Имеется еще несколько недостаточно сохранившихся остатков из Байсы; 1 остаток, по сообщению И.Фудзиямы, найден в Линъюане.

ручейники (Cockerell, 1924; Сукачева, 1968; Вялов, Сукачева, 1976): семейства Vitimotauliidae (*Vitimotaulis legibilis* Suk., *Multimodus longirameus* Suk., *M. martynovae* Suk., *M. pedunculatus* Suk., *M. picturatus* Suk., *M. maculatus* Suk., *M. insperatus* Suk., *M. incompletus* Suk., *M. obscurus* Suk. из Байсы и несколько точно не определенных остатков *Multimodus* из Байсы и Анда-Ху-

дука), Baissoferidae (*Baissoferus latus* Suk. и *B. nigrapex* Suk. из Байсы) и Phryganaeidae (*Baissophryganoides monstrosus* Suk. и 2 остатка *Baissophryganoides* sp. из Анда-Худука). Все эти виды описаны по имаго. Кроме того, ряд недостаточно сохранившихся и точно неопределимых остатков имаго из Анда-Худука, Байсы, Зазы и Турги, в том числе один описанный вид совершенно неясного систематического положения – *Trichopterella torta* Cock. из Анда-Худука. Очень обычны также домики личинок подотряда Intergripalpia, описанные в качестве представителей нескольких формальных родов. Состав формальных видов и их распределение по местонахождениям комплекса *Ephemeropsis* – *Coptoclava* приведены в табл. 1. Многие из видов (в таблице отмечены двумя звездочками) встречены и в местонахождениях, где ни *Ephemeropsis*, ни *Coptoclava* не найдены. Из табл. 1 видно, что местонахождения сильно отличаются по составу домиков; состав доминирующих видов различен, а в Усть-Конде найден нигде более не встречающийся в фаунах *Ephemeropsis* – *Coptoclava* формальный род *Pelindusia* Vial;

двукрылые: семейства Eolimnobiidae (2 остатка из Байсы и 1, принадлежащий другому, но близкому виду из Джергалана; н/о), Limoniidae (несколько остатков имаго из Байсы, принадлежащих к четырем-пяти различным видам, и несколько куколок из Байсы и Мальты; н/о), Trichoceridae (1 остаток из Байсы; н/о), Chironomidae (1 остаток из Байсы; н/о), Chironomapteridae (очень распространенная группа двукрылых, представленная множеством остатков в Байсе, Джергалане, Слюнде, Карабоне, Половой, Кижингинской депрессии, Анда-Худуке, Манлае, Цаган-Субурге и Туанвоне; имеется два описанных вида: *Chironomaptera melanura* Ping из Туанвона и *Chironomopsis gobiensis* Cock. из Анда-Худука; Cockerell, 1924; Ping, 1928; материал из других местонахождений не обработан. В наиболее обширных по объему коллекциях из Байсы и Анда-Худука представлено по нескольку видов. Часто встречаются не только имаго, но и куколки, а в Байсе в некоторых слоях также кладки яиц; личинки, по-видимому, не сохранились из-за очень нежных покровов. Несомненно, развивались в тех же водоемах, что и *Ephemeropsis* и *Coptoclava*, но, вероятно, были более требовательны экологически, поскольку в разных местонахождениях представлены часто различные виды. Так, по-видимому, один общий вид* присутствует в Анда-Худуке и Цаган-Субурге, но от самого обычного байсинского вида он отличается, Pleciofungivoridae (4 остатка двух видов из Байсы; н/о), ? Fungivoritidae (ряд остатков нескольких видов из Байсы; н/о; самая многочисленная группа не связанных с водой двукрылых в байсинской фауне; многие виды из Байсы образуют переход к Mycetophilidae и, возможно, могут быть отнесены к этому семейству), Pleciomimidae (1 остаток из Байсы; н/о), ? Penthretriidae (2 остатка одного вида из Байсы; н/о), Scatopsidae (1 остаток из Байсы; н/о), Rhagionidae (несколько остатков по меньшей мере двух видов из Байсы; н/о), Empididae (1 остаток из Байсы; н/о), Platypezidae (5 остатков представителей 2-3 различных видов из Байсы; н/о).

Кроме перечисленных имеется 3 остатка мелких Chironomoidea из Байсы, несколько сходных с не описанным представителем этой группы из Янтардаха и, возможно, относящихся к тому же семейству (н/о); ряд недостаточно сохранившихся остатков Tipulomorpha из Байсы и Анда-Худука (по-видимому, большая часть их относится к Chironomapteridae, но один остаток из Байсы, скорее всего, принадлежит какому-то представителю надсемейства Dixoidea); около 10 недостаточно сохранившихся остатков Mycetophiloidea и 1 неполный остаток Bibionoidea из Байсы; несколько остатков Mycetophiloidea не вполне ясного систематического положения, напоминающих по жилкованию современных Macroceratidae (2 различных вида в Байсе; н/о); несколько недостаточно сохранившихся остатков точно не определенных крупных Asilomorpha из Байсы; плохо сохранившиеся неопределимые Tipulomorpha или Bibionomorpha из Байсы и Карабона;

блохи: хорошо сохранившийся остаток *Saurophthirus longipes* Ponom. (Пономеренко, 1976а). Несомненно, относится к особому вымершему семейству,

которое, однако, не было установлено А.Г. Пономаренко при описании вида;

перепончатокрылые (Расницын, 1965, 1966, 1968, 1969, 1975, 1977): семейства Xyelidae (*Eoxyela sibirica* A.Rasn., *Spathoxyela fossilis* A. Rasn., *Xyela mesozoica* A. Rasn., *Angaridyela vitimica* A. Rasn., *A. minor* A. Rasn., *A. pallipes* A. Rasn., *Baissoxyela tarsalis* A. Rasn., *Gigantoxyela quadrifurcata* A. Rasn., *Chaetoxyela hirsura* A. Rasn., *Ceroxyela dolichocera* A. Rasn., *Xyelites trigeminus* A. Rasn., *Uroxyela sicicauda* A. Rasn., *Anthoxyela baissensis* A. Rasn. из Байсы; в том же местонахождении: Xyelini gen. nov. cf. *Spathoxyela*, *Spathoxyela* sp. nov., Liadoxyelini gen. nov., Gigantoxyelini gen. nov., Xyeleciini gen. nov.; н/о; там же несколько недостаточно сохранившихся остатков; некоторые виды известны по нескольким экземплярам; самое многочисленное и разнообразное семейство перепончатокрылых в фауне Байсы, ? Xyelotomidae (личинка из Байсы, описанная под названием *Vitimilarva paradoxa* A. Rasn. и, возможно, принадлежащая к этому семейству), Cephidae (*Mesocephus sibiricus* A.Rasn., известный по единственному остатку из Байсы; вероятно, был связан с покрытосеменными), Anaxyelidae (*Dolichostigma tenuipes* A. Rasn. из Байсы), Siricidae (*Praesirex hirtus* A.Rasn. из Байсы), Megalyridae (*Cretocleistogaster vitimica* A. Rasn.; 2 остатка из Байсы), Baissidae (*Baissa anomala* A.Rasn. из Байсы), Proctotrupidae (6 остатков из Байсы; н/о), Pelecinidae (*Iscopinus baissicus* Kozlov из Байсы; Козлов, 1974), Mesoserphidae (1 остаток из Байсы, н/о), Serphitidae (1 остаток из Байсы; н/о), Ichneumonidae (*Tanychora petiolata* Townes из Зазы и Анда-Худука и *T. sessilis* Townes из Байсы; Townes, 1973), Ichneumonomimidae (*Ichneumonomima paradoxa* A.Rasn. из Байсы), ? Pompilidae (*Pompilopterus ciliatus* A. Rasn. из Байсы), Angarosphecidae (*Angarosphex myrmicopterus* A.Rasn. из Байсы), Baissodidae (*Baissodes robustus* A.Rasn., *B. magnus* A. Rans., *Oryctoraissodes armatus* A. Rasn., *Trichobaissodes antennatus* A. Rasn., из Байсы и, возможно, *Vitimosphex incompletus* A.Rasn. из того же местонахождения, систематическое положение которого не вполне ясно; каждый из этих видов известен по единственному экземпляру). Кроме того, из Байсы описаны *Cretosphex incertus* A.Rasn. из надсемейства Sphecoidea и *Baissobius parvus* A. Rasn., систематическое положение которого внутри Apocrita неясно. Имеются также недостаточно сохранившиеся остатки точно не определенных Prototrupoides и других Apocrita из Байсы. Наиболее многочисленны среди байсинских Apocrita Proctotrupoidea (в первую очередь Proctotrupidae) и Baissodidae. Один неописанный вид перепончатокрылых найден также в Линъюане.

Помимо насекомых, в фаунах *Ephemeropsis* – *Coptoclava* найдены и хелицеровые: 2 остатка пауков из подотряда Araneomorphae из Байсы (возможно, один вид) и плохо сохранившийся остаток паука из Кижингинской депрессии.

Чрезвычайно богатые по составу фауны *Ephemeropsis* – *Coptoclava* включают большое число экологически разнородных элементов. Наиболее полно представлен, по-видимому, субкомплекс, населявший сами озера, где происходило накопление насекомоносных осадков. К нему относятся *Ephemeropsis trisetalis*, *Hemeroscopus baissicus*, *Diapherinus ornatipennis*, *Baissocorixa jaczewskii*, *Clypostemma xyphiale*, *Coptoclava longipoda*, *Cretataenia pallida*, *Cretochaulus lacustris*, *Vitimotauliidae* и многочисленные Terrindusia, Limoniidae, различные виды Chironomapteridae.

Приведенные виды входили в состав различных биоценозов внутри озера. Обращает на себя внимание обилие нектонных форм (*Hemeroscopus*, *Coptoclava*, клопы, возможно, *Chironomapteridae*). Бентос представлен в первую очередь личинками ручейников, а также Megaloptera. Не вполне ясна экология *Ephemeropsis*: судя по морфологии личинки, это, скорее всего, обитатель зарослей, но остатков водных макрофитов в местонахождениях *Ephemeropsis* нет. Скорее всего, в озерах, населенных *Ephemeropsis*, существовала только микрофлора и заросли харовых водорослей; может быть, *Ephemeropsis* обитали именно в этих последних. Любопытно, что, несмотря на обилие личинок старших возрастов, молодые личинки *Ephemeropsis* до сих пор неизвестны, а

молодые личинки *Coptoclava* найдены только в кернах скважин из Кижингинской депрессии, где очень обильны (Пономаренко, 1975); там же найдена личинка водолюба (Hydrophilidae). Несомненно, личинки Hydrophilidae, молодые личинки *Ephemeropsis* и *Coptoclava*, а возможно, и некоторые другие насекомые обитали в тех же озерах, но на каких-то их участках, где вероятность захоронения мала. Все это говорит о значительной неравномерности распределения водных насекомых комплекса *Ephemeropsis* – *Coptoclava* даже в пределах одного озера и о сложности экосистемы этих озер.

Далее, как уже отмечалось, различные водные насекомые неравномерно распределяются по территории находок фауны *Ephemeropsis* – *Coptoclava*: *Ephemeropsis*, и, по-видимому, *Terrindusia* преобладают на севере, а *Coptoclava* – на юге. Внутри одного разреза также отмечаются изменения состава насекомых (Сукачева, 1968). Проведенные в 1969 г. новые тщательные послойные сборы в Байсе позволили уточнить распределение насекомых по разрезу. К этому вопросу мы еще вернемся при рассмотрении наземных насекомых. Послойные сборы, хотя и менее детальные, проводились и в Анда-Худуке, где также удалось установить определенные изменения состава фауны.

Многие водные насекомые развивались, по-видимому, вне бассейнов осадконакопления и представлены поэтому немногочисленными остатками случайно попавших в озера имаго. Таковы прежде всего Anisozygoptera и веснянки, населявшие, вероятно, небольшие ручьи и речки. К числу случайных элементов могут относиться также Belostomatidae, *Angaronecta*, Gyrinidae, часть Hydrophilidae, схизофороидные Archostemata.

Особую группу образуют литоральные формы, обитатели приводной полосы берега озер; сюда относятся Saldidae, *Oryctopterus* и, вероятно, уховертки "Mesoblattina" и Trachypacheidae.

Наземные насекомые, естественно, еще более разнообразны в экологическом отношении. Среди них выделяется богатый субкомплекс обитателей разлагающегося органического вещества (растительных остатков, гниющей древесины и отчасти, возможно, трупов животных), включавший потребителей самого этого вещества, мицетофагов и хищников. Для многих из них сколько-нибудь обоснованно уточнить условия существования трудно. Наиболее интересной особенностью этого субкомплекса кажется небольшое число обитателей сильно разложенной древесины – как ксиломицетофагов (Cupedidae, Elateridae – Protagrypninae и Agrypninae), так и хищников (Elateridae – Cardiophorinae) и почти полное отсутствие форм, которых можно было бы считать паразитами ксилофагов. Сходная картина, по-видимому, наблюдается и в юре Сибирской области, тогда как в юре Средней Азии и Казахстана обитатели древесины встречаются значительно чаще; можно предположить, что это географическое различие в неокоме сохранилось. По-видимому, хвойно-гинкгово-чекановскиевые леса Сибирской области характеризовались сильно обедненным комплексом ксилофагов и соответственно их паразитов и хищников. Это справедливо для обитателей не только гниющей, но и мало разложенной твердой древесины; они представлены в фаунах *Ephemeropsis* – *Coptoclava* в основном Throscidae и немногочисленными Buprestidae, Cerophytidae, Siricoidea. По крайней мере последние в юрских фаунах Индо-Европейской области многочисленны и разнообразны. К сожалению, насекомые неокома этой области пока очень мало известны; тем не менее Siricoidea среди них имеются (см. стр. 59).

Другая особенность – значительное число и разнообразие насекомых (прежде всего двукрылых), связанных преимущественно с грибами (Mycetophiloidea, Platypezidae). Среди фитофагов немногочисленны группы, которые можно предположительно связывать с беннеттитовыми и саговниками, такие как Chrysomelidae – Protoscelinae, Eobelidae, Kalligrammatidae, обильно представленные в юре Индо-Европейской области. Вероятно, и эта особенность объясняется биогеографическими факторами. Очень интересно, что в составе фаун Ephemeropsis – Coptoclava впервые выделяется небольшой по объему субкомплекс, предположительно связанный с покрытосеменными (*Cretanapophyes*, Macroxyelini, *Mesocephus*). Наиболее же многочисленны среди фитофагов, по-видимому, оби-

татели хвойных. Очень характерная для Сибирской области и в юре, и в неокоме группа сосущих фитофагов – Palaeontinidae; к сожалению, трудно решить, с какими именно растениями они были связаны. В Индо-Европейской области эти цикады довольно редки.

Южномонгольские и китайские местонахождения фаун *Ephemeropsis – Coptoclava*, находящиеся уже в пределах Индо-Европейской области, пока плохо изучены. Можно ожидать, что состав их фауны будет более сходен с юрскими фаунами Европы, Средней Азии и Казахстана. Некоторое представление о возможном характере изменения состава фаун к югу дает послойное изучение насекомых местонахождения Байса. Верхние и нижние слои в этом местонахождении (слои 1–11 и 31–38 по схеме разреза в работе Г.Г. Мартинсона, 1961) сильно отличаются по составу фауны от средних и, по-видимому, накапливались в более холодных условиях. Потепление в средних слоях Байсы устанавливается по значительному увеличению роли *Coptoclava* по сравнению с *Ephemeropsis* и *Hemeroscopus*, значительному увеличению количества Neuroptera, преобладанию Blattulidae и Mesoblattinidae среди тараканов при резком падении числа остатков "*Mesoblattina*" *vitimica* Vishn., резкому снижению числа Xyelidae среди перепончатокрылых. Некоторые факты указывают на то, что сходное изменение состава фауны действительно отмечается и при движении к югу. Помимо распределения находок *Coptoclava*, об этом свидетельствует, например, полное отсутствие "*Mesoblattina*" *vitimica* Vishn. во всех местонахождениях, кроме Байсы, т.е. одного из самых северных пунктов находок фаун *Ephemeropsis – Coptoclava*, где этот таракан очень обычен в верхней и нижней частях разреза.

Наибольшее число остатков наземных насекомых собрано в Байсе, поэтому оценку числа представителей различных отрядов мы произвели прежде всего для этого местонахождения. Наиболее многочисленны таракановые (около 22% от общего числа находок), причем подавляющее большинство материала по ним собрано в верхней и нижней частях разреза. В средних слоях Байсы, где "*Mesoblattina*" *vitimica* Vishn. почти исчезает, тараканы утрачивают свое доминирующее положение. Таким образом, численное преобладание таракановых среди наземных насекомых в Байсе, связанное с обилием одного, известного только отсюда и, по-видимому, сравнительно холодолюбивого вида, является локальной особенностью и не отмечено ни в каком другом местонахождении фаун *Ephemeropsis – Coptoclava*. В этих местонахождениях, а также в средних слоях Байсы на первое место по обилию среди наземных насекомых выходят жуки. В среднем же в фауне Байсы жуки занимают по численности второе место (около 18% всех находок наземных насекомых). Далее идут одинаково многочисленные Orthoptera, Homoptera, Heteroptera и Diptera (по 10–12%). Еще реже встречаются Hymenoptera и Neuroptera (по 4–5%), а на долю всех остальных отрядов, вместе взятых (Mantodea, Dermaptera, Phasmatodea, Psocoptera, Thysanoptera, Raphidioptera, Mecoptera), приходится всего около 10% находок. О доминирующих семействах внутри различных отрядов уже говорилось. Труднее оценить соотношение разнообразия различных отрядов, но наибольшим оно явно оказывается среди жуков. Значительно также разнообразие равнокрылых, прямокрылых, двукрылых, сетчатокрылых, тогда как число видов численно обильных клопов, и особенно тараканов, не слишком велико; и в том, и в другом случае подавляющее большинство особей принадлежит к одному или немногим видам.

Фауны, примыкающие к комплексу *Ephemeropsis–Coptoclava*

В эту группы мы включаем фауны тех местонахождений (рис. 4), где ни *Ephemeropsis trisetalis* Eichw., ни *Coptoclava longipoda* Ping не найдены, но обнаружены другие виды насекомых, общие с комплексом *Ephemeropsis – Coptoclava* или близкие к присутствующим в этом комплексе. Как и при самом установлении комплекса *Ephemeropsis – Coptoclava*, мы исходим только из состава насекомых, поскольку данные по другим группам животных весьма про-

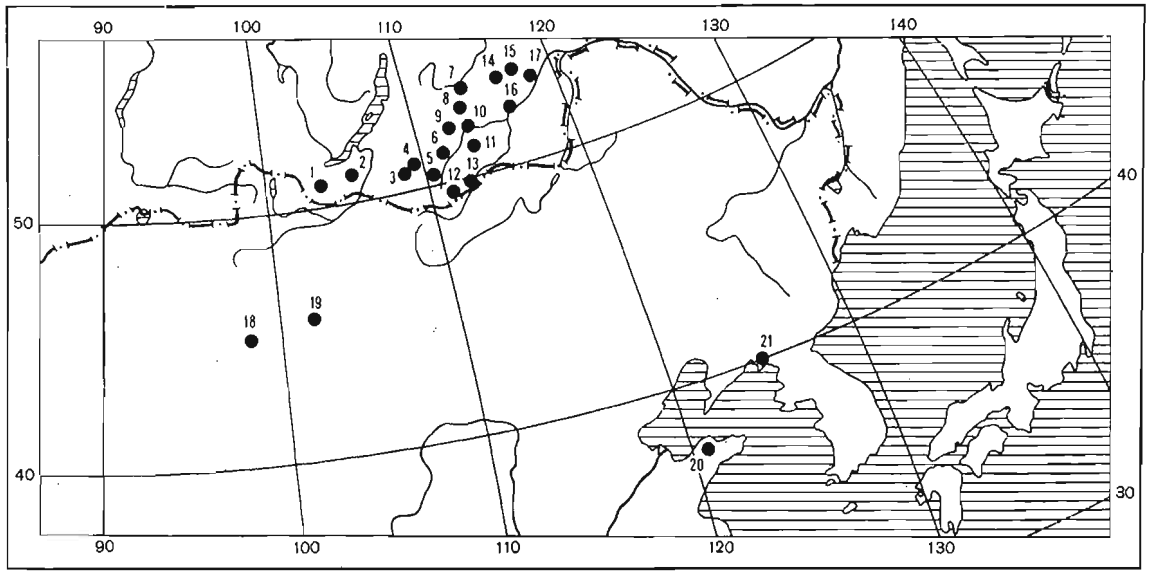


Рис. 4. Местонахождения, примыкающие к фауне *Ephemeropsis–Coptaclava:*
1 – Баянгол; 2 – Гусиное озеро (Ташир и Улан-Ганга); 3 – Тарбагатай; 4 – Манай-Ажил; 5 – Чикойская впадина; 6 – Танга; 7 – Романовка; 8 – Дагоча; 9 – Беклемишево; 10 – Черновское месторождение; 11 – Аленгуй; 12 – Чиндагатай; 13 – Ононская впадина; 14 – Такша; 15 – Букачача; 16 – Арбагар; 17 – Усть-Кара; 18 – Бон-Цаган-2; 19 – Хобур; 20 – Лайян (Мау-Ву и Шисябейшы); 21 – Синыйчжу

Таблица 2

Распределение формальных видов домиков ручейников в местонахождениях, примыкающих к комплексу фаун *Ephemeropsis – Coptoclava*

Виды домиков	Беклемишево, скв. 186		Дагоча		Тарбагатай, обнажения на р. Хилок		Усть-Кара		Романовка		Манай-Ажил		Ташир		Хобур	
	число экз.	%	Число экз.	%	Число экз.	%	Число экз.	%	Число экз.	%	Число экз.	%	число экз.	%	Число экз.	%
Конструктивно примитивные *Terrindusia*																
** *Terrindusia minuta* Vial. et Suk.	18	90	22	88	–	–	–	–	1	2	–	–	–	–	–	–
** *T. angusta* Vial. et Suk.	–	–	–	–	–	–	–	–	1	2	–	–	–	–	–	–
** *T. miscella* Vial. et Suk.	–	–	–	–	–	–	–	–	3	5	–	–	1	14	7	64
** *T. tarbagataica* Vial. et Suk.	1	5	–	–	6	35	–	–	1	2	–	–	–	–	–	–
** *T. reisi* (Cock.)	–	–	2	8	1	6	–	–	8	12	–	–	–	–	2	18
Всего	19	95	24	96	7	41	–	–	14	23	–	–	1	14	9	82
Конструктивно совершенные *Terrindusia*																
** *T. splendida* Vial. et Suk.	–	–	–	–	8	47	14	100	10	15	–	–	1	14	1	9
T. marginata Vial. et Suk.	–	–	1	14	2	12	–	–	1	2	–	–	–	–	–	–
Всего	–	–	1	4	10	59	–	–	11	17	–	–	1	14	1	9
** *Pelindusia conspecta* Vial. et Suk.	–	–	–	–	–	–	–	–	40	60	6	100	2	29	–	–
Folindusia conica Vial. et Suk.	1	5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
F. dissipata Vial. et Suk.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	43	–	–
Folindusia sp. nov.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1	9
Итого	20	100	25	100	17	100	14	100	65	100	6	100	7	100	11	100

Примечание. Двумя звездочками отмечены виды, известные в составе комплекса Ephemeropsis – Coptoclava.

тиворечивы, и автор, не являясь специалистом по ним, не берет на себя смелость судить о надежности и значении этих данных и ограничивается указаниями на соответствующие работы.

Большинство местонахождений, о которых идет речь, охарактеризованы случайными и очень небольшими по объему сборами насекомых и возможно, что в ряде случаев отсутствие *Ephemeropsis* и *Coptoclava* объясняется лишь неполнотой материала. Однако некоторые местонахождения обследовались специально, и к ним это объяснение неприложимо. Можно предполагать, что в некоторых случаях отсутствие *Ephemeropsis* и *Coptoclava* связано с экологическими условиями, с иным характером водоема или участка водоема, где происходило накопление насекомоносных осадков. В разрезе Байсы, например, также имеются слои с редкими личинками *Hemeroscopus* и наземными насекомыми, но без *Ephemeropsis* и *Coptoclava*. Наконец, не исключено, что в некоторых случаях фаунистические различия связаны с возрастными. Так, в Монголии отложения Бон-Цаган-2 с *Pompilopterus* и *Oryctopterus*, но без *Ephemeropsis* и *Coptoclava* залегают стратиграфически выше отложений Бон-Цаган-1, где эти насекомые присутствуют.

Особенно вероятны возрастные отличия для некоторых комплексов, содержащих преимущественно или исключительно домики ручейников. Некоторые формальные виды домиков, общие с комплексом *Ephemeropsis* – *Coptoclava*, найдены в таких местонахождениях, остальная фауна которых резко отличается от этого комплекса (поэтому эти местонахождения нами рассматриваются отдельно, а не в данном разделе). Более того, отдельные находки домиков, внешне неотличимых от найденных в Байсе и Анда-Худуке, сделаны в верхнемеловых и даже кайнозойских отложениях (Вялов, Сукачева, 1976). Домики ручейников, по-видимому, могут иметь большое стратиграфическое значение, но лишь при условии использования достаточно обширного материала, пригодного для статистического анализа. Во многих же из перечисленных ниже местонахождений собраны лишь единичные домики, на которых никаких, даже предварительных заключений о возрасте основывать не следует. Существенно лишь то, что в заведомо домеловых отложениях домики ручейников не обнаружены, поэтому почти несомненно, что все указанные местонахождения имеют меловой возраст.

Как уже говорилось при характеристике комплекса *Ephemeropsis* – *Coptoclava*, внутри него удается наметить несколько группировок домиков ручейников, которые могут различаться по возрасту. Подобные же группировки намечаются и среди примыкающих к этому комплексу фаун, как видно из табл. 2. Разумеется, их можно выделить только в тех случаях, когда материал по домикам достаточно обширен; единичные находки в таблице не учтены. Оказывается, что по количественному составу домиков к таким местонахождениям с *Ephemeropsis*, как Мальта и Байса, примыкают Дагоча и, по-видимому, Беклемишево, а к Анда-Худуку и Зазе – Тарбагатай и Шилка. Романовка и Манай-Ажил могут предположительно сближаться только с Усть-Кондой, где также найдена *Pelindusia*. Наконец, особую группу образует Ташир, который, по-видимому, действительно несколько моложе остальных местонахождений. В остальных случаях временные различия довольно вероятны, но пока не доказаны.

ЗАБАЙКАЛЬЕ

Сведения о литературе по стратиграфии и палеонтологии нижнего мела Забайкалья см. при характеристике фаун *Ephemeropsis* – *Coptoclava*.

Аленгуй (колл. ПИН № 2008). Левобережье р. Аленгуй в Аленгуйской впадине (Ононо-Туринская депрессионная зона), сборы Ч.М. Колесникова, 1962 г. Материал происходит из толщи алевролитов, аргиллитов и песчаников с остатками филлопод и рыб, предположительно сопоставляемой Ч.М. Колесниковым с так называемой нарасунской свитой Ононской впадины. Более подробная характеристика местонахождения дана в статье Ч.М. Колесникова (1964), где указано и на наличие остатков насекомых.

Найдено 2 домика ручейников, принадлежащие к формальным видам *Terrindusia splendida* Vial. et Suk. и *T. reisi* (Cock.) (Вялов, Сукачева, 1976), конструктивно довольно совершенные.

Арбагар (колл. ПИН № 1012). Скважина 413 у пос. Арбагар в средней части Арбагарской впадины (Шилкинская депрессионная зона), глубина 84,5–87,5 м, сборы Г.Г. Мартинсона, 1953 г. Материал происходит из верхней части толщи, заключенной между верхнеюрскими (?) эффузивами и угленосными меловыми отложениями и выделяемой в так называемую мирсановскую свиту. Эта толща охарактеризована также двустворчатыми моллюсками и плохо сохранившимися остатками растений. Г.Г. Мартинсон относит ее к нижнему мелу, включая в состав верхней части улан-гангинской свиты, а Ч.М. Колесников (1964) датирует мирсановскую свиту концом мальма – началом неокома.

Найден домик ручейника формального вида *Terrindusia marginata* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976), конструктивно довольно совершенный.

Г.Г. Мартинсон (1961, стр. 83) указывает на находку в керне той же скважины ниже по разрезу (глубина 154,55 – 200,75 м) остатков "*Ephemeropsis* sp." вместе с характерным комплексом моллюсков, остракодами *Lycopterocypris* и рыбой *Lycoptera fragilis* Huss., часто сопровождающими насекомых комплекса *Ephemeropsis* – *Coptoclava*. Поскольку мы не располагаем материалом по *Ephemeropsis* из Арбагара, это местонахождение здесь не включено в комплекс *Ephemeropsis* – *Coptoclava*, хотя, возможно, действительно к нему принадлежит.

Если остатки *Terrindusia* и ? *Ephemeropsis* происходят из мирсановской толщи, то точно не определенные фрагменты крыльев насекомых, указанные из Арбагара Б.А. Ивановым (1949), найдены значительно выше по разрезу, в верхней части перекрывающей мирсановскую угленосной толщи. В этих же отложениях найдена листовая флора (Принада, 1950) и пресноводные моллюски (Мартинсон, 1961; Колесников, 1964). Все указанные авторы относят угленосные отложения Арбагара к нижнему мелу. Г.Г. Мартинсон включает их в тургино-витимскую свиту, т.е. считает синхронными с основными местонахождениями *Ephemeropsis*, а Ч.М. Колесников выделяет особую арбагарскую свиту. В связи с этим следует еще раз подчеркнуть, что типичный "тургинский" фаунистический комплекс обнаружен много ниже, в нижней части подугольной толщи.

Баянгол (колл. ПИН № 1009). Левобережье р. Мыла (басс. р. Джида), восточнее пос. Баянгол (Баингол), северо-восточный участок Баянгольского буроугольного месторождения (Джидинская группа впадин); сборы Г.Г. Мартинсона, 1953 г. Материал собран в отвалах шахт, так что точное определение стратиграфического горизонта затруднительно. Г.Г. Мартинсон (1961) считал его происходящим из подстилающей угленосную аргиллито-песчаниковой толщи с фауной моллюсков (*Ferganoconcha*), которую он относил к букачачинской свите средней юры, но допускал и возможность присутствия в разрезе верхнеюрских и нижнемеловых отложений. Ч.М. Колесников (1964) включал горизонты с *Ferganoconcha* в баянгольскую свиту средней юры и указал, что Б.Г. Базаров (1955) сопоставлял их с гусиноозерской свитой (серией), которую он считал верхнеюрской. По мнению В.М. Скобло (1964), *Ferganoconcha* присутствуют и в нижнемеловых отложениях Забайкалья; в частности, гусиноозерскую серию он относит (исходя из состава остракод) к мелу. Таким образом, возраст баянгольских подугольных отложений спорен.

Найдены 2 домика ручейников, принадлежащих к конструктивно примитивному формальному виду *Terrindusia miscella* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976). Их присутствие говорит в пользу раннемелового возраста отложений, в которых они найдены.

Беклемишево (колл. ПИН № 2007). Несколько пунктов в Беклемишевской впадине (Хилокская депрессионная зона): скв. 155 у озера Шакшинского, глубина 77 м; скв. 186 в Иргеньской мульде, глубина 40 м; скв. 215 в Иргеньской мульде, глубина 30 м, скв. 225 в Иргеньской мульде, глубина 86 м; сборы Ч.М. Колесникова, 1957 и 1967 гг. Материал про-

исходит из континентальной толщи, предположительно сопоставляемой Г.Г. Мартинсоном (1961) с верхней частью улангангинской свиты Забайкалья и цаганцабской свитой Монголии и относимой им к нижнему мелу. К низам нижнего мела эту толщу, выделенную им под названием иргеньской свиты, относит и Ч.М. Колесников (1964), обнаруживший в ней остатки моллюсков. Возможно, что остатки насекомых происходят из разных горизонтов внутри толщи.

Материал по скважинам распределяется следующим образом:

скв. 155, глубина 77 м (верхняя часть угленосной толщи); 2 домика ручейников формального вида *Terrindusia miscella* Vial.et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976), конструктивно примитивного;

скв. 186, глубина 40 м; 20 домиков ручейников, в основном конструктивно примитивные *Terrindusia minuta* Vial. et Suk., но также по 1 экз. более совершенных *T. tarbagataica* Vial. et Suk. и *Folindusia conica* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976). По обилию примитивной *T. minuta* комплекс домиков до некоторой степени напоминает Зазу; *Folindusia* в основном характерны для отложений не древнее второй половины нижнего мела, но изредка встречаются и в более древних толщах; один остаток *Folindusia* sp. найден, в частности, в Байсе. Своеобразное сочетание примитивных *Terrindusia* с *Folindusia* отмечено также в местонахождении Хобур (см. стр. 45);

скв. 215, глубина 30 м; домик ручейника формального вида *Terrindusia minuta* Vial. et Suk., конструктивно примитивного;

скв. 225, глубина 86 м; неполный остаток таракана из семейства Mesoblattinidae (н/о). Это местонахождение мы условно приводим среди примыкающих к комплексу *Ephemeropsis* – *Coptoclava*, так как, хотя сходство таракана из Беклемишева с видами из этого комплекса не показано, он найден в той же толще, что и перечисленные выше домики.

Букачача (колл. ПИН № 1011). Правобережье р. Агита (бассейн р. Куэнга), южное поле Букачачинского буроугольного месторождения (Букачачинско-Нюкжинская депрессионная зона); сборы Г.Г. Мартинсона, 1953 г. Материал происходит из отвалов шахты № 2, что затрудняет его стратиграфическую привязку. По мнению Г.Г. Мартинсона (1961), он происходит из отложений букачачинской свиты, которые этот автор относит к доггеру. Букачачинская свита охарактеризована фауной филлопод и моллюсков и спорово-пыльцевым комплексом. А.Н. Олейников (1969) обратил внимание на сходство филлопод букачачинской свиты с тургинскими, т.е. нижнемеловыми, и считает вопрос о возрасте этой свиты спорным. В отвалах шахт была собрана также листовая флора позднеюрского или раннемелового облика, в связи с чем Г.Г. Мартинсон допускал смешение материала из различных горизонтов. В пределах Букачачанского месторождения выше букачачинской залегает так называемая "верхняя угленосная свита" (купеческая, по Ч.М. Колесникову, 1964), которую и Г.Г. Мартинсон, и Ч.М. Колесников относят к нижнему мелу.

Найден домик ручейника *Terrindusia minuta* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976), конструктивно примитивный.

Дагоча (колл. ПИН № 1008). Левый берег р. Дагоча (бассейн р. Джидотой) приблизительно в 4 км выше ее устья (зона впадин Витимского нагорья), сборы Г.Г. Мартинсона, 1952 г., и экспедиции ПИН АН СССР, 1959 г. Материал собран в битуминозных "бумажных" сланцах, содержащих также остатки рыб *Lycoptera fragilis* Huss. и переслаивающихся с аргиллитами с остатками остракод. Распределение находок в разрезе указано в работе Г.Г. Мартинсона (1961), сопоставляющего пачку битуминозных сланцев с тургино-витимскими (зазинскими) отложениями Байсы, Зазы и Романовки.

Найдено 22 домика ручейников, в основном конструктивно примитивные *Terrindusia minuta* Vial. et Suk., единично также более конструктивно совершенные *T. reisi* (Cock.) и *T. marginata* Vial. et Suk. (Вялов и Сукачева, 1976).

Манай-Ажил (колл. ПИН № 1010). Колхоз Манай-Ажил в верховьях р. Кижинга (Кижингинская депрессия), сборы Г.Г. Мартинсона, 1953 г. Мате-

риал происходит из вскрытых шурфом битуминозных "бумажных" сланцев, переслаивающихся с песчаниками и содержащих также остатки гастропод. Г.Г. Мартинсон (1961) сопоставляет эти отложения с тургино-витимской (зазинской) свитой Витимского нагорья. Ч.М. Колесников (1964) отнес их к среднему и верхнему неокому (т.е. поместил выше тургинских) и предложил для них название "кижингинская свита".

Найдены домики ручейников *Pelindusia conspecta* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976), которые вместе с *Ephemeropsis* обнаружены только в Усть-Конде. Не исключено, что насекомоносные отложения Манай-Ажила действительно моложе, например, байсинских; кроме Манай-Ажила, *Pelindusia conspecta* обычна в Романовке, причем тоже в "бумажных" сланцах (см. стр. 41).

Ч.М. Колесников (1964) указывает на находку в районе с. Манай-Ажил домиков ручейников также и в верхней (угленосной) подсвите кижингинской свиты. Упомянутый им материал найден А.В. Михелисом в кернах скважин и специально не изучался; данными о типе найденных домиков мы не располагаем.

Ононская впадина (колл. ПИН № 2590). Скважина 3 на левобережье Онона к северу от с. Мангут (междуречье Тарбальджей и Загдачей), глубина 29 м; сборы С.М. Синицы, 1965 г. По сообщению С.М. Синицы, материал происходит из отложений мангутской свиты (неоком); стратиграфически ниже, в тургинских отложениях, в скв. 2 в том же районе найдены остатки *Ephemeropsis trisetalis*. В керне скв. 3 ниже по разрезу найдены также остракоды и редкие филлиподы и моллюски. Остракоды, по заключению С.М. Синицы, принадлежат к зеяиново-лимноципридовому (мангутскому) комплексу.

Найден домик ручейника *Terrindusia minuta* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976), конструктивно примитивный.

Романовка (колл. ПИН № 1024, 1717, 2361 и 3002). Правый берег р. Витим, ниже с. Романовка (группа впадин Витимского нагорья) сборы Г.Г. Мартинсона, 1954 г., В.Н. Яковлева, 1963 г., и экспедиций ПИН АН СССР, 1959 и 1969 гг. Материал происходит из линзы тонкослоистых алевролитов с остатками растений и рыб рода *Lycoptera*, залегающей в песчаниках в основании разреза, и из залегающей выше пачки битуминозных "бумажных" сланцев с многочисленными гастроподами и *Lycoptera* и более редкими филлоподами и остракодами. Г.Г. Мартинсон (1961) отнес эти отложения к тургино-витимской свите нижнего мела (неоком). Ч.М. Колесников (1964) разделил их на нижнюю (романовскую) и верхнюю (байсинскую) свиты, отнеся первую к верхнему мальму-нижнему неокому, а вторую (в том числе пачку "бумажных" сланцев) – к неокому. В.М. Скобло (1964) также сопоставлял романовские отложения с байсинскими ("байсинские слои"), считая их неокомскими.

Примечательно, однако, что фауна насекомых Романовки заметно отличается от байсинской. Прежде всего в ней полностью отсутствуют *Ephemeropsis*, *Coptoclava*, *Hemeroscopus*, *Baissocorixa*, т.е. большинство наиболее характерных для Байсы водных насекомых. Однако, поскольку весь этот материал происходит из одной линзы алевролитов, небольшой по объему, он характеризует население небольшого локального участка водоема, экологическая обстановка в котором могла быть специфичной. На иную, чем в Байсе, обстановку захоронения указывает также малое число насекомых (при обычно хорошей сохранности остатков) и присутствие рыб *Lycoptera*, которые в Байсе найдены только в "бумажных" сланцах и в других фациях отсутствуют.

Труднее экологически истолковать различия в фауне "бумажных" сланцев. Они очень сходны с "бумажными" сланцами Байсы, Дагочи, Манай-Ажила, и также содержат остатки только одной группы насекомых – домики ручейников. Однако состав этих домиков сильно отличает Романовку от Байсы (табл. 1 и 2). Особенно примечательно большое количество *Pelindusia* в Романовке при полном их отсутствии в Байсе, хотя около половины всего материала по домикам из этого последнего местонахождения собрано в той же фации. Учитывая, что домики из Романовки конструктивно совершеннее байсинских, можно допус-

тить, что насекомоносные слои Романовки несколько моложе; но это предположение нуждается в тщательной проверке.

Найдены следущие группы насекомых:

стрекозы: семейство Tarsophlebiidae (почти полный остаток имаго *Turanophlebia* sp. nov.; н/о). Найдена также личинка, неопределимая из-за плохой сохранности, но не идентичная с *Hemeroscopus baissicus* Prityk;

таракановые: неопределимый остаток;

прямокрылые: семейство Haglidae (неполный остаток крыла; н/о);

равнокрылые: неполный остаток представителя инфраотряда Aphidomorpha;

полужесткокрылые: семейство Notonectidae (1 остаток *Clypostemma* sp., близкой или идентичной с *C. xyphiale* Y.Pop. из Байсы; н/о);

жесткокрылые: семейство Elateridae (остаток представителя подсемейства Agrypninae; н/о; тот же или очень близкий род найден в Байсе). Кроме того, остаток точно не определенного жука из надсемейства Cucujoidea, относящегося к так называемой "группе Clavicornia" (н/о);

верблюдки: семейство Baissopteridae (остаток *Baissoptera* sp. nov., по-видимому, отличающейся от всех байсинских видов этого рода; н/о);

сетчатокрылые: семейство Nymphitidae (1 остаток; тот же или очень близкий вид найден в Байсе);

ручейники: ряд домиков личинок подотряда Integripalpia из битуминозных "бумажных" сланцев; состав домиков (см. табл. 2) сильно отличается от их состава в Байсе и в других местонахождениях фауны *Ephemeropsis* – *Coptoclava* (даже в тех же фациях). О возможных причинах этих различий см. выше;

двукрылые: семейство Chironomapteridae (6 остатков имаго одного вида; н/о; не установлено, идентичен ли этот вид с какими-либо из присутствующих в комплексе *Ephemeropsis* – *Coptoclava*);

перепончатокрылые: семейство Ichneumonidae (1 остаток *Tanychorella parvula* A. Rasn.; Расницын, 1975; близкий род в фаунах *Ephemeropsis* – *Coptoclava*).

Такша (колл. ПИН № 2587). Обнажения в пади Елкинда у с. Такша на левобережье Ундурги в Ундургинской депрессии (Букачачинско-Нюкжинская депрессионная зона); сборы И.И. Муратовой, 1965 г. и В.М. Бут, 1965 г. Материал происходит из плотных темно-серых туфоалевролитов. По сообщению И.И. Муратовой, эти отложения предположительно относятся к неокому. В них обнаружены также филлоподы *Nestoria* и рыбы *Lycoptera middendorfi* Müll. Насекомые встречаются часто и представлены хорошо сохранившимися остатками, часто целыми телами. В число фаун, примыкающих в комплексу *Ephemeropsis* – *Coptoclava*, фауна Такши помещена нами из-за присутствия родов *Cretocleistogaster* A. Rasn. и *Holcorabaeus* Nikritin. Найдены остатки следующих насекомых:

полужесткокрылые: семейство ? Lygaeidae (4 остатка, н/о; по-видимому, не идентичны с представителями этого семейства из Байсы и других местонахождений с *Ephemeropsis* – *Coptoclava*);

жесткокрылые: семейство Gyrinidae (1 остаток *Mesogyrus striatus* Ponom.; Пономаренко, 1973) и Scarabaeidae (1 остаток *Holcorabaeus* sp., н/о); кроме того, 5 остатков точнее не определенных жуков из подотряда Polyphaga (н/о);

сетчатокрылые: остаток точно не определенного представителя надсемейства Hemerobioidea (н/о);

двукрылые: семейства Limoniidae (1 остаток; н/о) и Chironomapteridae (3 остатка; н/о), а также остаток неясной систематической принадлежности);

перепончатокрылые: семейство Megalyridae (1 остаток *Cretocleistogaster undurgensis* A. Rasn.; Расницын, 1975).

Танга (колл. ПИН № 1024). Танганское буроугольное месторождение у с. Танга, юго-западная часть Ингодинской впадины; сборы Г.Г. Мартинсона, 1954 г. Материал происходит из кернов скважин из угленосной толщи. Г.Г. Мартинсон (1961) предположительно относил эту толщу к верхней юре, сопоставляя ее с нижней частью улангангинской свиты, но допускал и наличие в ее

составе нижнемеловых отложений. Ч.М. Колесников (1964) включил ее в состав черновской свиты и предположительно счел нижнемеловой.

Найдены домики ручейников формальных видов *Terrindusia minuta* Vial. et Suk. и *T. tarbagataica* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976). По скважинам материал распределяется следующим образом:

скв. 1, глубина 8,30–10,30 м: *T. tarbagataica*, 1 остаток;

скв. 11, глубина 19,0–21,30 м: *T. minuta*, 2 остатка;

скв. 13, глубина 48–51 м: *T. minuta*, 1 остаток.

Тарбагатай (колл. ПИН № 1008, 1024, 2373). Несколько пунктов сборов в пределах Тарбагатайского буроугольного месторождения в Тарбагатайской впадине (Хилокская депрессионная зона), которые мы рассмотрим отдельно (см. также стр. 53).

а) Обнажения по берегу р. Хилок в 4–5 км ниже с. Тарбагатай; сборы Г.Г. Мартинсона, 1954 г. и С.С. Красинца, 1963 г. Материал собран в пачке переслаивающихся аргиллитов и алевролитов с остатками рыб *Licoptera* и гастропод. Г.Г. Мартинсон (1961) включает эту толщу в состав верхней части улангангинской (безугольной) свиты и относит ее к неокому. Ч.М. Колесников (1964) выделил безугольные отложения Тарбагатайской впадины в тарбагатайскую свиту верхнего мальма – нижнего неокома.

Найден ряд домиков ручейников, состав которых виден из табл.2. Преобладают конструктивно совершенные виды *Terrindusia*, в первую очередь *T. splendida* Vial. et Suk. (Вялов и Сукачева, 1976). Кроме того, найдено надкрылье крупного жука; возможно, принадлежит какому-то представителю подотряда Adephaga.

б) Шахтное поле № 6 Тигнинского участка (южная часть Тигнинской мульды), скважина М-57, глубина 228–257 м, сборы Г.Г. Мартинсона, 1954 г. Материал происходит из той же безугольной толщи, что и в обнажении на Хилке.

Найден домик ручейника (конструктивно совершенный) формального вида *Terrindusia splendida* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976).

в) Скв. М-137 на том же шахтном поле, глубина 86,4–94,0 м. Материал происходит из перекрывающей безугольные отложения верхней угленосной толщи (тигнинский горизонт тургино-витимской свиты неокома, по Г.Г. Мартинсону, зугмарская свита неокома, по Ч.М. Колесникову), т.е. стратиграфически выше других остатков. Эта толща охарактеризована также бедным спорово-пыльцевым комплексом, редкими макроостатками растений, богатой фауной остракод и двустворчатых моллюсков и немногочисленными гастроподами.

Найден домик ручейника того же вида *T. splendida* Vial. et Suk., что и в керне скважины М-57.

Ташир (колл. ПИН № 1024, 1673). Овраг Ташир на центральном участке восточного берега Гусинского озера в Гусиноозерской депрессии (Гусино-Удинская депрессионная зона); сборы Г.Г. Мартинсона, 1954 г. и экспедиции ПИН АН СССР, 1959 г. Материал происходит из алевролитов, содержащихся в пачке переслаивающихся песчаников, алевролитов и аргиллитов, которые Г.Г. Мартинсон (1961) и Ч.М. Колесников (1964) относят к улангангинской свите мальма – нижнего неокома, а В.М. Скобло (1964), считающий всю гусиноозерскую серию нижнемеловой, – к баинзурхенской свите (предположительно готерив – баррем), т.е. помещает ее выше предположительных аналогов тургинских (зазинских) отложений Витимского нагорья. Небольшой материал по насекомым из Ташира до некоторой степени говорит в пользу точки зрения В.М. Скобло.

Найдены домики ручейников (Вялов, Сукачева, 1976), видовой состав которых виден из табл. 2. Помимо формальных видов, общих с комплексом *Ephemeropsis* – *Coptoclava*, здесь присутствует также *Pelindusia conspecta* Vial. et Suk., совершенно отсутствующая почти во всех (кроме Усть-Конды) местонахождениях этого комплекса. Еще более существенной особенностью фауны Ташира является то, что в ней довольно обычны домики формального рода *Folin-*

dusia (*F. dissipata* Vial. et Suk.), чрезвычайно редкие в подавляющем большинстве неокомских местонахождений и характерные главным образом для более молодых фаун; в неокоме только в нескольких местонахождениях предположительно барремского возраста *Folindusia* отмечаются в большом количестве.

Улан-Ганга (колл. ПИН № 1024). Овраг Улан-Ганга на восточном берегу Гусиного озера (Гусиноозерская депрессия); сборы Г.Г. Мартинсона, 1954 г. Материал происходит из алевролитов с остатками растений и моллюсков, которые Г.Г. Мартинсон (1961) отнес к хаяно-таширскому горизонту (нижний неоком) улангангинской свиты. В.М. Скобло (1964), пересмотревший стратиграфию мезозоя Гусиноозерской депрессии, относит эти отложения к муртойской свите и по составу остракод предположительно считает их валанжинскими; по его мнению, муртойская свита залегает в основании разреза мезозойских отложений.

Найдены 2 домика ручейников, относящиеся к формальным видам *Terrindusia minuta* Vial. et Suk. (конструктивно примитивен) и *Folindusia insperata* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976). Последний вид нигде более не обнаружен, а формальный род *Folindusia* вообще не характерен для нижнего неокома и обычно представлен в отложениях не древнее баррема; в составе фауны *Ephemeropsis* – *Coptoclava* домики из растительных остатков почти не встречаются.

Усть-Кара (колл. ПИН № 2100). Обнажения на левом берегу р. Шилка в 150 м выше устья р. Кара, Усть-Карская впадина (Шилкинская депрессионная зона); сборы А.Н. Олейникова, 1962 г. По сообщению А.Н. Олейникова, материал происходит от отложений усть-карской свиты, где встречены также остатки филлопод. Усть-карская свита рассматривается А.Н. Олейниковым (1969) как верхнеюрская. Того же мнения придерживаются и другие авторы, например А.Ф. Лушников (1958) и Ч.М. Колесников (1964). Однако то обстоятельство, что в Усть-Каре найдены домики ручейников, заставляет предположить, что эти отложения хотя бы частично относятся к мелу.

Найдено 14 домиков личинок ручейников, предположительно отнесенных к формальному виду *Terrindusia splendida* Vial. et Suk., хотя и несколько отличающихся от экземпляров из других местонахождений (Вялов, Сукачева, 1976). Домики конструктивно совершенны (характеризуются тщательным подбором материала), что делает их донеокомский возраст еще менее вероятным.

Черновское месторождение (колл. ПИН № 1024). Черновское месторождение в бассейне р. Ингода, Ингодинская впадина (Ингодинская депрессионная зона); сборы Г.Г. Мартинсона, 1954 г. Материал собран из отложений угленосной толщи в отвалах шахты "Малютка" на северном участке месторождения и в керне скв. 418. В различных пунктах месторождения в той же толще обнаружена листовая флора, а в подстилающих ее безугольных отложениях – немногочисленные остатки остракод и моллюсков. Весь этот комплекс отложений Ч.М. Колесников (1964) объединяет под названием черновской свиты и относит к верхнему мальму – нижнему неокому. Такое же мнение о возрасте черновских отложений ранее предположительно высказывал Г.Г. Мартинсон (1961).

Материал распределяется следующим образом:

отвалы шахты "Малютка": 3 домика ручейников формального вида *Terrindusia minuta* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976), конструктивно примитивные;

скв. 418, глубина 74–78 м; домик ручейника формального вида *T. miscella* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976), конструктивно примитивного.

Чикойская впадина (колл. ПИН № 3191). Керны скважин из Чикойской впадины (Чикойская депрессионная зона); сборы С.С. Красинца, 1963 г. Материал происходит из содержащих многочисленные остатки моллюсков, филлопод, остракод, рыб и листовую флору угленосных отложений, относимых Ю.М. Писцовым к тигнинской свите. Ранее Ч.М. Колесников (1964), следуя стратиграфической схеме А.В. Внукова, включал эти отложения в чикойскую свиту и рассматривал ее возраст как средне-верхнеюрский. По данным

И.Н.Сребродольской (1973), даже нижние горизонты чикойских угленосных отложений относятся к нижнему мелу. Более того, исходя из состава листовой флоры И.Н. Сребродольская рассматривает их как аптские или нижнеальбские.

Материал по насекомым распределяется по кернам скважин следующим образом:

скв. 34, глубина 172-173 м (Зашуланское угольное месторождение):

таракановые: семейство ? Polyphagidae (остаток переднего крыла; н/о);

жесткокрылые: неопределимый фрагмент надкрылья;

ручейники: домик личинки формального вида *Terrindusia minuta* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976), конструктивно примитивный;

скв. 102, глубина 138,2 м:

жесткокрылые: семейство Trachypacheidae (1 остаток *Eodromeus sternalis* Ponom.; Пономаренко, 1977; другие виды того же рода известны из комплекса *Ephemeropsis – Coptoclava*, а также из верхней юры).

Чиндагатай (№ 3190). Окрестности с. Чиндагатай в пределах Алтанского буроугольного месторождения, Алтано-Кыринская впадина (Букукуно-Бырцинская депрессионная зона); сборы Ю.П. Писцова, 1962 г. Материал происходит из керна скв. 35 с глубины 148,6 м. По сообщению Ю.П. Писцова, отложения, в которых он найден, относятся к нижнему мелу.

Обнаружен конструктивно примитивный домик личинки ручейника формального вида *Terrindusia minuta* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976).

МОНГОЛИЯ

Сведения о литературе по стратиграфии и палеонтологии нижнего мела Монголии даны выше, при характеристике фаун *Ephemeropsis – Coptoclava*.

Помимо перечисленных далее фаун, некоторые общие с комплексом *Ephemeropsis – Coptoclava* роды насекомых и *Terrindusia reisi* (Cock.) найдены в местонахождении Холботу; однако в целом фауна этого местонахождения столь отличается от фаун *Ephemeropsis – Coptoclava*, что мы сочли целесообразным рассмотреть ее отдельно. Возможно, включенная нами в этот раздел фауна Бон-Цагана-2 также примыкает в действительности к фауне Холботу.

Бон-Цаган-2 (колл. ПИН № 3559). Обнажение в 5 км южнее озера Бон-Цаган-нур и в 4 км восточнее местонахождения Бон-Цаган-1 с фауной *Ephemeropsis – Coptoclava* в Ихэснурской котловине (Баян-Хонгорский аймак); сборы Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, 1974 г.; В.Н. Яковлев, собравший материал (Неуструева и др., 1977), помещает насекомоносные отложения Бон-Цагана-2 стратиграфически выше осадков андахудукской свиты с остатками *Ephemeropsis* и *Coptoclava*, обнажающихся в Бон-Цаган-1[1].

Найдены представители следующих групп насекомых:

таракановые: остаток точнее не определенного представителя Polyphagoidea (н/о);

полужесткокрылые: остаток *Oryctopterus* sp. nov. (Gerroidea) (н/о); тот же род известен из Байсы;

жесткокрылые: семейство Cupedidae (3 надкрылья трех различных видов *Notocupes* Ponom., не идентичных с известными из фаун *Ephemeropsis – Coptoclava*; н/о; также гладкое надкрылье, принадлежащее, по-видимому, представителю того же неописанного рода, который найден в Анда-Худуке); кроме того, надкрылье жука, относящегося, возможно, к Artematopoidea;

ручейники: 12 домиков личинок, относящихся к формальному виду *Ostracindusia popovi* Vial et Suk., описанному из Холботу. Другие виды домиков, в частности обычные в Холботу *Folindusia*, не найдены;

---

[1] Новые сборы, проведенные в Бон-Цагане, показали, что фауна разных частей разреза едва ли существенно разновозрастна; наиболее вероятно, что вся она относится к баррему или апту. *Ephemeropsis*, первоначально определенный по плохо сохранившимся остаткам, в Бон-Цагане не встречается, но Coptoclava довольно обычна.

перепончатокрылые: семейство ? Pompilidae (1 остаток *Pompilopterus ciliatus* A.Rasn.; тот же вид известен из Байсы).

Наиболее своеобразными особенностями фауны Бон-Цагана-2 является обилие Cupedidae и одновидовой комплекс домиков ручейников, представленных только *Ostracindusia*. Скорее всего, фауна Бон-Цагана-2 не синхронна фаунам *Ephemeropsis-Coptoclava*; тем не менее в небольшом материале присутствуют три рода насекомых (*Oryctopterus*, *Notocupes* и *Pompilopterus*), известные в составе этих фаун, причем Pompilopterus представлен тем же видом.

Хобур (колл. ПИН № 3480). Урочище Хобур восточнее колодца Хобурын-худук, в 18 км к юго-востоку от сомона Гучин-Ус в Гучинской впадине (Увэр-Хангайский аймак), сборы Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, 1972 г. Материал происходит из тонкозернистых песчаников и аргиллитов, содержащих также остатки растений и филлопод; в других горизонтах той же толщи найдены многочисленные остатки моллюсков, рептилий, а также млекопитающих и рыб. Толща имеет озерно-аллювиальный генезис. Характеристика разреза дана В.Ф. Шуваловым (1974), который приводит также определения филлопод, гастропод и пелеципод; список позвоночных дан в статье Н.Н.Каландадзе и С.М. Курзанова (1974). Кроме указанных в этих работах форм, в 1972 г. вместе с остатками насекомых были собраны филлоподы, плохо сохранившаяся листовая флора и отпечаток пера птицы. Особенно интересна находка листа покрытосеменного растения.

Вопрос о возрасте отложений не решен. В.Ф. Шувалов (1974), основываясь преимущественно на составе фауны моллюсков, считает его апт-альбским и сопоставляет хобурскую толщу с хулсынгольской свитой Центральной Монголии. Однако приводимые им данные по другим группам (например, по филлоподам) допускают и понижение возраста до гетерив-барремского.

Насекомые, найденные в Хобуре, довольно многочисленны, но представлены почти исключительно плохо сохранившимися фрагментами и неопределимы, а потому непригодны для уточнения возраста. Вероятно, фрагментарность остатков связана с их переносом к месту захоронения. Мы помещаем фауну Хобура среди примыкающих к комплексу *Ephemeropsis - Coptoclava*, исходя из наличия общих с этим комплексом формальных видов домиков ручейников, Saldidae и *Hemeroscopus baissicus*, что-ни в коей мере не означает, что мы приписываем ей неокомский возраст. Напротив, данные, приводимые В.Ф. Шуваловым, и новая находка листа покрытосеменного растения свидетельствуют, по нашему мнению, скорее в пользу посленеокомского возраста Хобура.

Среди насекомых имеются представители следующих групп:

стрекозы: семейство Hemeroscopidae (2 неполных остатка имаго *Hemeroscopus baissicus* Prityk.; Притыкина, 1977);

таракановые: семейство ? Poroblattinidae (неполный остаток крыла ? *Blattula* sp., н/о); кроме того, три неопределимых фрагмента крыльев;

равнокрылые: 2 очень неполных остатка Auchenorrhyncha;

полужесткокрылые: семейство Saldidae (переднее крыло, принадлежит тому же виду*, который найден в Байсе и Анда-Худуке; н/о); кроме того, еще 7 неполных остатков, два из которых, возможно, принадлежат двум различным представителям инфраотряда Pentatomomorpha, а один - представителю Nepomorpha;

жесткокрылые: 125 остатков, главным образом изолированных надкрылий, точное определение которых невозможно; несколько жуков габитуально напоминают Elateridae, но и они слишком плохо сохранились для уверенного определения; самая обычная в Хобуре группа насекомых;

ручейники: домики личинок, отнесенные к формальным видам *Terrindusia miscella* Vial. et Suk., *T. splendida* Vial. et Suk. и *T. reisi* (Cock.) (Вялов, Сукачева, 1976), а также *Folindusia* sp. nov. (н/о); количественное соотношение домиков указано в табл. 2;

двукрылые: семейство ? Chironomapteridae (свыше 50 остатков имаго и куколок мелких водных Tipulomorpha, относящихся, вероятно, к этому семейству, но сохранившихся недостаточно для точного определения); кроме того, 1-

2 неполных остатка мух из инфраотряда Asilomorpha и около 10 остатков неясной систематической принадлежности.

Кроме того, в коллекции из Хобура имеется около 30 фрагментарных остатков, систематическую принадлежность которых нельзя установить даже на уровне отряда.

КИТАЙ

Мау-Ву (Mau-Wu). 1 ли (0,5 км) к северу от Мау-Ву, округ Лайян, провинция Шаньдун. Материал происходит из "бумажных" сланцев свиты лайян (Laiyang) и описан А. Грэбо (Grabau, 1923 a, b). Свита лайян охарактеризована также остатками растений, филлопод, моллюсков и рыб, очень сходных с найденными в "тургинских" отложениях Забайкалья. По-видимому, она синхронна отложениям с типичным комплексом *Ephemeropsis – Coptoclava*.

Найден остаток жесткокрылого из семейства Scarabaeidae (*Proteroscarabaeus yeni* Grabau); предположительно тот же вид обнаружен в составе комплекса *Ephemeropsis – Coptoclava* в Байсе и в пади Семен.

Шисябейцзы (Shi-Shia-Pei-Tze). Округ Лайян, провинция Шаньдун. Материал происходит из отложений свиты лайян и описан Бин Чжи (Ping, 1928), приводящим это местонахождение как "Loc. 227".

Найдены многочисленные клопы из семейства Lygaeidae (*Mesolygaeus rotundocephalus* Ping. и *M. laiyangensis* Ping), причем второй из этих видов обнаружен в составе комплекса *Ephemeropsis – Coptoclava* в Туанвоне. Недостаточно детальные описания и изображения не позволяют надежно сравнить эти формы с многочисленными Lygaeidae из других местонахождений того же комплекса. Принадлежность обоих видов к одному роду очень сомнительна.

КОРЕЙСКИЙ ПОЛУОСТРОВ

Синыйчжу (Sinuiju). Окрестности Синыйчжу, левый берег р. Амноккан (Ялунцзян) в ее нижнем течении на крайнем северо-западе КНДР (провинция Пхёнан-Пукдо). Местонахождение упомянуто в работе И. Фудзиямы (Fujiyama, 1973) как верхнеюрское. Как любезно сообщил нам Фудзияма, фауна этого местонахождения приблизительно соответствует по возрасту фаунам с *Lycoptera* и *Ephemeropsis*. При этом Фудзияма, основываясь на старых стратиграфических схемах для Китая, относит эти фауны к верхней юре; как говорилось выше, раннемеловой их возраст в настоящее время почти несомненен.

Найдены личинки стрекоз (Odonata) (н/о), о которых Фудзияма сообщил нам, что они "близко сходны с таковыми из Забайкалья" (имеется в виду *Hemeroscopus baissicus* Pritykin).

Апт - альб: комплекс *Proameletus-Samarura*

Достаточно однородную группировку (вероятно, даже более однородную, чем комплекс *Ephemeropsis – Coptoclaca*) образуют апт-альбские энтомофауны, известные на ограниченной территории в пределах Восточного Забайкалья. Характерными для этого комплекса являются в первую очередь водные личинки двух видов насекомых – поденки *Proameletus caudatus* Sinitsh. и стрекозы *Samarura* sp. nov. (н/о). Формальный род *Samarura* (к которому, по-видимому, относятся личинки представителей различных семейств Anisozygoptera) широко распространен и в юре Сибири, но в мелу представлен лишь в рассматриваемом комплексе. Как правило, оба характерных вида до некоторой степени викариируют: там, где в массе встречается *Proameletus*, *Samarura* представлена единичными экземплярами, и наоборот.

В настоящее время комплекс *Proameletus–Samarura* известен из следующих местонахождений (рис. 5).

Ундино-Даинская депрессия: обнажения на правом берегу р. Унда близ с. Жидка (колл. ПИН № 1745, 1849, 1857, 3015; сборы А.Н. Олей-

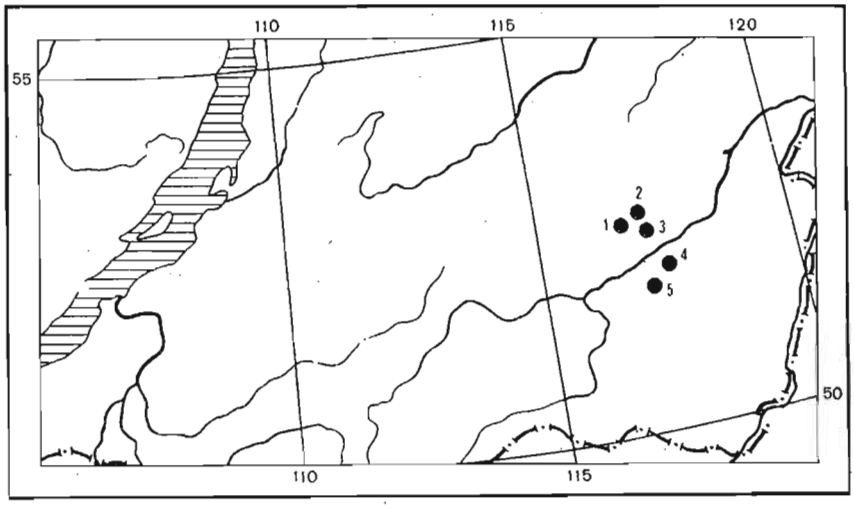


Рис. 5. Местонахождения фауны *Proameletus-Samarura*.
1 – Старый Олов; 2 – скважины в Оловской депрессии; 3 – Укурей и Шевья; 4 – Дая; 5 – Унда

никова, 1959 и 1960 гг., С.С. Красинца, 1960 и 1964 гг. и экспедиции ПИН АН СССР, 1969 и 1973 гг.), причем основная масса материала собрана в одном из них, в 1 км выше Жидки; левобережье р. Унда в том же районе, падь Савина (колл. ПИН № 1858, сборы А.Н. Олейникова, 1960 г.); обнажение в приустьевой части р. Дая в 5 км к северу от с. Дая (колл. ПИН № 1867, 2024, 2046, 2372, 3063; сборы А.Н. Олейникова, 1960 г., С.С. Красинца, 1960, 1961 и 1964 гг. и экспедиций ПИН АН СССР, 1969 и 1973 гг.). Во всех этих пунктах найден *Proameletus caudatus*, а *Samarura* редка и в небольших по обьему сборах из Савиной не найдена.

Оловская депрессия: обнажение на р. Куэнга у Оловского моста (ст. Старый Олов) (колл. ПИН № 2816, сборы В.М. Бут, 1967 г.); обнажение на Куэнге ниже с. Укурей (колл. ПИН № 1815, сборы И.И. Муратовой, 1967 г.); обнажения у с. Шевья (колл. ПИН № 1815, сборы И.И. Муратовой, 1967 г.); материал из кернов скважин 1297 (глубина 240–244 и 476 м), 2467 (глубина 148 и 165 м), 2473 (интервал глубин не указан) и 2475 (глубина 42 и 129 м) (колл. ПИН № 2816; сборы В.М. Бут, 1967 г.), а также сборы без точной географической привязки (колл. 2815; сборы И.И. Муратовой, 1967 г.). При этом у с. Шевья и на р. Куэнга у Оловского моста собраны *Samarura* sp. nov., а *Proameletus* не найден; в материалах из скважин и из окрестностей Укурея собран *Proameletus*. Материал из скв. 2473 и из одного из обнажений ("точка 815" у И.И. Муратовой) у с. Шевья отнесен к группе *Proameletus–Samarura* условно, поскольку здесь эти руководящие формы не найдены; в керне скв. 2473 обнаружена поденка *Mesoneta lata* Sinitsh., известная также из Ундино-Даинской депрессии, а точка 815 относится к тому же стратиграфическому горизонту, что и точка 822 у с. Шевья, где *Proameletus* присутствуют.

Основные находки хорошо сохранившихся личинок *Samarura* (в Шевье и на Куэнге) сделаны в довольно плотных, слегка песчанистых туфоалевролитах, слабослоистых и переполненных фрагментарными растительными остатками; здесь же встречаются остатки щитней (*Prolepidurus*). Остатки *Proameletus* захоронены в иных фациях: в тонкозернистых и тонкослоистых алевролитах, в аргиллитах, реже в песчанистых алевролитах, но всегда более тонко и правильно слоистых, чем алевролиты с *Samarura* и лишь с исключительно редкими растительными остатками. *Prolepidurus* также присутствует; *Samarura* же в отложениях с *Proameletus* встречаются редко и только в виде сильно поврежденных

фрагментарных остатков. Таким образом, два этих вида насекомых, по-видимому, имели различные экологические требования; очень вероятно, что отложения с *Samarura* имеют озерно-дельтовый генезис, и эта стрекоза населяла текучие воды, тогда как *Proameletus* явно обитал в условиях спокойных озер.

Помимо насекомых, в отложениях, содержащих остатки *Proameletus caudatus* и *Samarura* sp. nov., обнаружены остатки растений (Принада, 1962; Олейников, 1962), споры и пыльца (Олейников, 1962), остракоды (Олейников, 1962), филлоподы, представленные щитнями рода *Prolepidurus* Chem. и характерным комплексом конхострак (Чернышев, 1940; Олейников, 1962, 1969), Anostraca (Трусова, 1971), моллюски, представленные несколькими видами гастропод и остракод (Мартинсон, 1961; Олейников, 1962; Колесников, 1964), чешуя рыб (Мартинсон, 1961). Общий состав представителей большинства групп животных, а также растительные остатки указывают на апт-альбский возраст вмещающих отложений. По сообщению А.Н. Олейникова, им установлена смена тургинского комплекса филлопод балейским (т.е. сопровождающим *Proameletus*) в разрезе одной скважины. Таким образом, нет оснований сомневаться в том, что комплекс *Proameletus–Samarura* моложе комплекса *Ephemeropsis– Coptoclava*.

Стратиграфическая номенклатура отложений с фауной *Proameletus–Samarura* не вполне установилась. В Ундино-Даинской депрессии их обычно выделяют под названием балейской свиты (Олейников, 1962, 1969); аналогичные отложения Оловской депрессии А.Н. Олейников (1969, 1975) также относит к балейской свите, но Ч.М. Колесников (1964), по-видимому, обозначал их как оловскую свиту [Олейников называет оловской свитой подстилающие эту толщу отложения с "тургинским" фаунистическим комплексом, а М.В. Шумилин (1966) – как кутинскую (подстилающие отложения отнесены им к тургинской свите неокома)].

Самой замечательной чертой комплекса *Proameletus–Samarura* является его архаичный облик по сравнению с комплексом *Ephemeropsis–Coptoclava*; он скорее напоминает юрские фауны, чем неокомские. Правда, в отличие от всех известных пока юрских фаун в нем присутствуют Platypezidae, впервые появляющиеся в неокоме, а наличие Lepidoptera, конструктивно совершенных домиков *Folindusia* и отчасти обилие Chironomidae указывают на более поздний возраст этого комплекса по сравнению с фаунами *Ephemeropsis–Coptoclava*. Однако в целом таких прогрессивных черт немного. В связи с этим А.П. Расницыным (1975) было высказано предположение о существовании комплекса *Proameletus–Samarura* в условиях горного рефугия реликтовых форм. Как известно, в настоящее время в горах нередко сохраняются рефугиальные сообщества, богатые реликтами. О возможном существовании аналогичных горных рефугиев в мезозое писала Т.Н. Байковская (1956, стр. 121), основываясь на данных по меловой флоре Урала. Как указывает А.П. Расницын, А.Н. Олейников по геологическим данным также склонен считать балейскую толщу осадками горных подпрудных озер.

В составе фауны насекомых также отмечаются особенности, которые, вероятно, подтверждают такое предположение. Так, в комплексе *Proameletus–Samarura* редки или отсутствуют теплолюбивые группы насекомых, такие, как тараканoвые, прямокрылые, сетчатокрылые, зато обильны, например, Trichoceridae. В настоящее время эти двукрылые обитают только в условиях умеренного или холодного климата, часто в горах. Помимо балейских отложений, несомненные ископаемые Trichoceridae найдены лишь в балтийском янтаре (частично происходящем, по-видимому, из горных лесов Скандинавии), где очень редки, и в Байсе, где найден единственный остаток. В последнем случае можно предполагать случайный залет или занос ветром в межгорную долину, где находилось байсинское озеро. Возможно, с низкими температурами связано также присутствие в балейском водоеме веснянок и многочисленных щитней рода *Prolepidurus*; как известно, современные щитни нуждаются в низких зимних температурах для развития яиц и обитают в промерзающих водоемах. Наконец, Н.Д. Си-

ниченкова (1976) отмечает, что по особенностям строения жаберных листков *Proameletus* сходен с современными поденками того же семейства, населяющими водоемы с низкой температурой воды. Таким образом, существует много указаний на горные условия обитания комплекса *Proameletus–Samarura*. Однако, как будет показано далее, обилие реликтовых форм вообще характерно для альбских энтомофаун, в том числе и в таких случаях, когда нет оснований предполагать существование локальных рефугиев. До некоторой степени сходную картину с насекомыми дают и филлоподы, среди которых также присутствуют реликтовые формы (Е.К. Трусова, личное сообщение). Очень необычен спектр остракод из тех же отложений Ундино–Даинской и Оловской депрессий: в нем смешаны представители трех различных комплексов (даурино вого, уссурициприсового и ципридового), а также присутствуют отдельные формы зеяиново-лимноципридового комплекса (С.М. Синица, личное сообщение).

В составе комплекса *Proameletus–Samarura* в настоящее время обнаружены следующие группы насекомых:

поденки (Синиченкова, 1976): семейства Siphlonuridae (*Proameletus caudatus* Sinitsh., известный по нескольким сотням экземпляров из обнажений на Дае, Унде, в Укурее, Старом Олове и из скважин в Оловской депрессии; представлен как остатками личинок, так и имаго), Leptophlebiidae (**Mesoneta lata* Sinitsh. и *M. undina* Sinitsh., известные по единичным остаткам личинок из Унды; первый вид найден и в Оловской депрессии, в керне скв. 2473), Epreorotmimidae (*Epreorotmimus cretaceus* Sinitsh., известный по одной личинке из Унды). *Mesoneta* и *Epreorotmimus*, возможно, случайно занесены в отложения с *Proameletus* реками; в пользу переноса остатков говорит и плохая сохранность всех известных экземпляров *Mesoneta*;

стрекозы: семейства Karatawiidae (остаток имаго из Даи, н/о), Liassophlebiidae (остаток имаго из Унды, н/о) и личинки *Samarura* sp.nov. (н/о), обнаруженные в большом количестве в Старом Олове, Шевье и единично присутствующие в Унде и Дае. Как уже говорилось, к этому формальному роду относятся, возможно, личинки чуть ли не всех мезозойских семейств Anisozygoptera. Кроме того, в Унде и Дае обнаружено несколько неопределимых фрагментов имаго Anisozygoptera;

таракановые: неполный остаток из Даи (н/о);

веснянки (Plecoptera): семейство Taeniopterygidae (остаток имаго из Даи, н/о), а также недостаточно сохранившийся остаток имаго из Унды, остаток крупной личинки, напоминающей юрских *Mesoleuctra*, из Шевьи (н/о) и несколько остатков точно не определенных, но иных личинок из Унды и Даи. То, что все остатки личинок повреждены, свидетельствует о возможности их переноса;

прямокрылые: семейство ?Haglidae (2 недостаточно сохранившихся остатка из Унды и Даи; н/о);

?сеноеды: семейство Lophioneuridae (4 остатка из Даи; н/о);

равнокрылые (Homoptera): семейства Cercopidae (1 остаток из Даи и 1, несколько сомнительный, из Унды; н/о), Delphacidae (1 остаток из Даи; н/о; принадлежит представителю особого, пока известного только отсюда подсемейства), а также недостаточно сохранившийся остаток ближе не определенного представителя надсемейства Cicadelloidea из Унды;

полужесткокрылые: семейство Coreidae (1 остаток из Даи; н/о);

жесткокрылые (Coleoptera) (Пономаренко, 1977): семейства Liadytidae (*Liadytes longus* Ponom. из Даи и *L. crassus* Ponom. из Унды; оба вида известны по единственным экземплярам), Necronectidae (1 остаток имаго Necronectinae из Даи; н/о), Trachypacheidae (*Unda angulata* Ponom. и *U. cursoria* Ponom. из Даи, *U. microplata* Ponom. и *Karadromeus elongatus* Ponom. из Унды, известные по единичным находкам), Hydrophilidae (2 остатка *Mesosperchus tarsalis* Ponom. из Унды и Даи), Staphylinidae (2 остатка из Унды, один из которых принадлежит представителю подсемейства Oxytelinae, а другой – точнее не определенному представителю так называемой стафилиноморфной серии подсемейств; н/о). Кроме того, 6 остатков из Унды одного и того же ближе не определенного своеобразного жука из подотряда Polyphaga, близкого к неописан-

ному виду неясного систематического положения из юры Забайкалья, а также по 4 остатка недостаточно сохранившихся мелких жесткокрылых из Унды и Даи;

скорпионницы: семейство ? Orthophlebiidae (1 остаток из Даи, принадлежащий, скорее всего, новому виду рода *Mesopanorpa*; н/о);

ручейники: семейство Necrotauliidae (2 остатка из Унды; н/о); кроме того, несколько недостаточно сохранившихся остатков имаго из Унды и Даи и 3 конструктивно очень совершенных домика личинок **Folindusia undae* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976) из Унды и Даи;

бабочки: семейство Micropterygidae (1 остаток из Унды; н/о);

двукрылые: семейства Trichoceridae (свыше 100 остатков из Унды и Даи, принадлежащих по меньшей мере двум видам*; самые обычные наземные двукрылые в этих местонахождениях; н/о), Limoniidae (один или несколько близких видов*, известные по 7 остаткам из Унды, 7 из Даи и 1 из скв. 2473 в Оловской депрессии; кроме того, еще по крайней мере 4 вида, известных по единичным остаткам из Унды и Даи; н/о), Chironomidae (свыше 200 остатков имаго, куколок и личинок из Унды и Даи, одна куколка из Шевьи и одна – из скв. 1297 в Оловской депрессии, глубина 476 м; представлены несколькими видами, один из которых относится к подсемейству Electroteniinae, а остальные, по-видимому, к Tanypodinae; н/о), ? Chironomapteridae (имаго из Унды и личинка из Даи; систематическое положение не вполне ясно; н/о), Protopleciidae (1 остаток из пади Савиной; н/о), Fungivoritidae (1 остаток из Унды и 2, принадлежащих, возможно, другому виду, из Даи; н/о), Olbiogastridae (1 остаток из Унды; н/о), Rhagionidae (3 остатка двух различных видов из Унды; н/о), ? Empididae (неполный остаток из Даи), Platypezidae (3 остатка из Унды и 1 из Даи, принадлежащие, возможно, одному виду; н/о). Кроме того, около 15 неполных остатков точнее не определенных Tipuloidea, 3 Bibionoidea, 3 Mycetophiloidea и несколько десятков неопределимых фрагментарных остатков из Унды и Даи;

перепончатокрылые (Hymenoptera) (Расницын, 1975, 1977): семейства Xyelotomidae (1 остаток Undatoma dahurica A. Rasn. из Унды), Megalyridae (*Cleistogaster dahurica* A. Rasn., 1 экз. из Даи).

Другие наземные членистоногие в фаунах *Proameletus–Samarura* пока не найдены; указание на находку паука (Олейников, 1962, 1975) основано на ошибочно определенном неполном и смятом экземпляре личинки *Proameletus caudatus*.

Наиболее массовыми водными насекомыми в комплексе *Proameletus–Samarura* являются *Proameletus* и Chironomidae, а в более песчанистых фациях с множеством фрагментов растений – *Samarura*. Менее многочисленны ручейники, Chironomapteridae, Liadytidae, Necronectidae и Hydrophilidae. Веснянки, *Mesoneta* и *Epeorometimus*, развивались, скорее всего, не в озерах, а во впадавших в них речках и ручьях. Интересно полное отсутствие водных клопов. Среди наземных насекомых резко преобладают двукрылые (91% от общего числа остатков в Унде, 78% в Даи и все остатки из Оловской депрессии), в первую очередь Trichoceridae и другие Tipuloidea. Значительно реже встречаются жуки (6% в Унде и 8 – в Даи), представители других отрядов единичны. При этом разнообразие наземных насекомых в Даи выше, чем в Унде, несмотря на значительно меньший объем материала. Из-за редкости наземных насекомых оценить их экологический спектр трудно; как уже говорилось, в целом фауна производит впечатление холодолюбивой, вероятно, горной. Обилие Tupuloidea свидетельствует о значительной влажности.

Любопытно общее физиономическое сходство тафоценоза Унды и Даи с тафоценозами юрской ичетуйской свиты Забайкалья, выражающееся в обилии мелких водных насекомых и связанных с водой мелких двукрылых и в малом количестве наземных насекомых, представленных в основном двукрылыми и отчасти жуками. Однако состав, например, ракообразных совершенно различен. Значительное сходство существует, по-видимому, между комплексом *Proameletus–Samarura* и раннемеловой фауной Кунварры в Австралии. Вероятно, эти черты сходства отражают общие тафономические особенности захоронений.

Другие местонахождения

Помимо более или менее четко выделяющейся группировки фаун с *Ephemeropsis–Coptoclava*, группы местонахождений, которые мы рассматриваем как примыкающие к этому комплексу, и фаун *Proameletus–Samarura*, на той же территории известен еще ряд местонахождений, которые ни в одну из этих групп не входят. Некоторые из них, вероятно, образуют особые группы; таковы, например, фауны Бомбатау и Гурвэн-Эрэна или Холботу и Татаурова, характеризующиеся особыми комплексами водных насекомых. Значительная часть местонахождений, материал из которых скуден, может просто относиться к комплексу *Ephemeropsis–Coptoclava*. Сведения о литературе по стратиграфии и палеонтологии нижнего мела Забайкалья, Монголии и Китая даны выше, в разделе посвященном фаунам *Ephemeropsis–Coptoclava*. Географическое размещение местонахождений показано на рис. 2.

ЗАБАЙКАЛЬЕ

Алтан (колл. ПИН № 2089). Правый берег ручья Передний Алтан (бассейн р. Агуца), в 4 км к западу от с. Алтан в пределах Алтанского буроугольного месторождения (Алтано-Кыринская впадина, входящая в Букукуно-Бырцинскую депрессионную зону); сборы С.С. Красинца, 1962 г. Материал происходит из керна скв. 41 с глубины 58 м из отложений угленосной толщи. Ч.М. Колесников (1964) включает эту толщу в алтанскую свиту в качестве ее средней пачки, а возраст алтанской свиты по фауне моллюсков оценивает в пределах самого конца мальма – начала неокома.

Найден фрагментарный остаток ближе не определенного таракана (Blattodea).

Бутуй (колл. ПИН № 3075). Левый берег Витима ниже пади Иргили и приблизительно в 10 км (по прямой) от расположенного ниже по реке зимовья Бутуй; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1969 г. Характеристика разреза дана Г.Г. Мартинсоном (1962), приводящим также данные спорово-пыльцевого анализа. По палинологическим данным, возраст обнажающихся здесь отложений раннемеловой, причем несколько более поздний, чем зазинских, байсинских и сепхдинских слоев (т.е. отложений с *Ephemeropsis–Coptoclava*). К аналогичному выводу пришел на основе изучения фауны остракод также В.М. Скобло (1964), предположительно сопоставляющий бутуйские слои с баинзурхенской свитой Гусиноозерской депрессии.

К сожалению, весь материал по насекомым происходит из осыпей; in situ в обнажении не найдено ни одного остатка. Большинство насекомых обнаружено в плотных известковистых алевролитах с характерным чередованием тонких темных и светлых прослоев; значительно реже плохо сохранившиеся остатки встречаются в тонкозернистом песчанике. Вместе с насекомыми найдены плохо сохранившиеся обрывки растений. Представлены следующие группы насекомых:

жесткокрылые: плохо сохранившийся остаток из песчаников (н/о);

ручейники: плохо сохранившийся неопределимый домик личинки из песчаников (Вялов, Сукачева, 1976);

двукрылые: семейство Chironomapteridae (несколько десятков имаго; н/о; мелкие комарики, по-видимому, относящиеся к особому, только отсюда известному виду); кроме того, остаток крупной личинки (н/о) какого-то представителя Tipuloidea (возможно, Limoniidae).

Газимур (колл. ПИН № 2374). Правобережье р. Газимур, скв. 460 у с. Тайна (Аргунская депрессионная зона), глубина 155,5, 167 и 202 м; сборы С.С. Красинца, 1964 г. Материал происходит из тонкослоистых алевролитов, содержащих также остатки остракод и филлопод. С.М. Синица (личное сообщение) определила в материалах из этих слоев *Lymnocypridea grammi* Ljub., *Limnocypridea* sp. nov., *Mongolianella* sp. и *Lycopterocypris* sp., а в материале, собранном ниже по разрезу (глубина 205–254 м), – ту же *Lymnocypridea* sp. nov., *Cypridea punctillataeformis* Ljub. и *Lycopterocypris* sp. Эти остракоды характерны для зеяиново-лимноципридового (мангутского) и отчасти ципридового (нижнекутинского) комплексов (Синица, 1969а,б) неокома.

Насекомые представлены следующими группами:

таракановые: семейство Mesoblattinidae (2 остатка передних крыльев, принадлежащие видам двух различных родов; н/о); кроме того, неопределимый из-за недостаточной сохранности фрагмент крыла;

жесткокрылые: 2 неопределимых надкрылья.

Жамбиринская впадина (колл. ПИН № 2591). Междуречье Шилки и Туры в пределах Жамбиринского буроугольного месторождения (Ононо-Туринская депрессионная зона); сборы С.М. Синицы, 1965 г. Материал происходит из керна скв. 2 с глубины 266 м; по сообщению С.М. Синицы, отложения, в которых он обнаружен, принадлежат к кутинской свите нижнего мела. В той же скважине на глубине 103-93 м обнаружены остракоды ципридового (нижнекутинского) комплекса и пресноводные моллюски (Синица, 1969б). Согласно Ч.М. Колесникову (1964), под названием кутинской свиты объединяются разновозрастные континентальные отложения Восточного Забайкалья (от титона до баррема включительно). Ю.П. Писцов (1961) приводит ряд аргументов в пользу принадлежности кутинской свиты к нижнему мелу; впоследствии (Писцов, 1968) он сопоставил кутинскую свиту с нижней подсвитой устькарской свиты и поместил ее стратиграфически выше тургинских отложений.

Найден фрагментарный остаток равнокрылого из семейства Fulgoridiidae (н/о).

Куруля (колл. ПИН № 2587). Скважина 5 по правобережью Ундурги выше с. Куруля в Ундургинской впадине (Букачачинско-Нюкжинская депрессионная зона); сборы И.И. Муратовой, 1965 г. Интервал глубин не указан. Материал происходит, по сообщению И.И. Муратовой, из верхних горизонтов верхнеюрско-нижнемеловой толщи и собран в беловатых туфоалевролитах.

Найден остаток личинки поденки, неопределимый из-за недостаточной сохранности.

Ново-Ильинское (колл. ПИН № 2018). Село Ново-Ильинское в Оловской впадине, сборы Н.А. Виноградова, 1962 г. Материал происходит из отложений верхнего олова, т.е. по возрасту насекомые из Ново-Ильинского могут соответствовать комплексу *Proameletus-Samatura*, однако пока здесь не обнаружено каких-либо форм, общих с этим комплексом.

Найден остаток личинки поденки неясного систематического положения.

Ононская впадина (колл. ПИН № 2590). Скважины 34 (глубина 96 и 101,5 м), 35 (глубина 24,1 м), 40 (глубина 19,2 м) и 41 (глубина 137,5 м) в районе с. Верхний Ульхун; сборы С.М. Синицы, 1965 г. Материал происходит, по сообщению С.М. Синицы, из отложений мангутской свиты неокома. В довольно многочисленных материалах из скважин у Верхнего Ульхуна не обнаружены виды, характерные для комплекса *Ephemeropsis-Coptoclava*. В керне скв. 34 найдены вместе с насекомыми остракоды зеяиново-лимноципридового комплекса и пресноводные моллюски (*Lioplax* sp. cf. *reissi* Ramm., *Bithynia* sp. cf. *leachiodes* Mart., *Galba* sp., *Limnocyrena* sp.) (С.М. Синица, личное сообщение).

Материал распределяется по скважинам следующим образом: скв. 34 – двукрылые: семейство Chironomateridae (10 остатков куколок; н/о; конспецифичность с Chronomapteridae из других местонахождений не установлена);

скв. 35 – жесткокрылые: неполный остаток;

скв. 40 – жесткокрылые: неполный остаток;

скв. 41 – равнокрылые: неполный остаток ближе не определенной тли (Aphidomorpha).

Полосатик (колл. ПИН № 2945). Правый берег Шилки, в 6 км выше с. Усть-Кара, утес Полосатик (Усть-Карская впадина, Шилкинская депрессионная зона); сборы И.И. Муратовой, 1960 г. Материал происходит из тонкослоистых алевролитов верхней части устькарской свиты. По мнению С.С. Красинца, эти отложения скорее всего относятся к неокому.

Найдено 8 остатков куколок двукрылых из семейства Chironomapteridae (н/о); конспецифичность с Chironomapteridae) из других местонахождений не установлена.

Слюнда (колл. ПИН № 2816). Левобережье р. Слюнда, притока р. Юмурчен, в приустьевой части (зона впадин Витимского нагорья); сборы Ю.П. Писцова, 1967 г. Материал происходит из алевролитов неокома, по сообщению Ю.П. Писцова – примерно из тех же горизонтов, в которых на Юмурчене присутствует фауна *Ephemeropsis–Coptoclava*.

Найдено 11 куколок двукрылых из семейства Chironomapteridae (н/о); их конспецифичность с Chironomapteridae из других местонахождений не установлена.

Тарбагатай (колл. ПИН № 2373). Скважина 405, глубина 202 м, на Кулевском участке Тарбагатайского буроугольного месторождения (Хилокская депрессионная зона); сборы С.С. Красинца, 1964 г. Материал происходит из алевролитов, относимых Ю.П. Писцовым к доронинской свите неокома.

Найден один неполный остаток ближе не определенного таракана (Blattodea).

Татаурово (колл. ПИН № 1024). Обнажение на левом берегу р. Ингоды у с. Татаурово (Ингодинская депрессия); сборы Г.Г. Мартинсона, 1954 г. Материал происходит из угленосных отложений, предположительно отнесенных Г.Г. Мартинсоном (1961) к нижней части улангангинской свиты (верхняя юра). Ч.М. Колесников (1964) выделил эти отложения в черновскую свиту, которую отнес к мальму – низам неокома; однако его выводы основывались главным образом на данных по Черновскому буроугольному месторождению и лишь с осторожностью могут использоваться для других частей Ингодинской впадины. По составу насекомых отложения, обнажающиеся у Татаурова, сопоставляются с верхней частью андахудукской свиты (баррем ?) Западной Монголии (Холботу).

Найдено 6 домиков ручейников, относящихся к формальному виду **Folindusia ponomarenkoi* Vial. et Suk. (Вялов и Сукачева, 1976), обычному в Холботу и нигде более не встреченному. Домики формального рода *Folindusia* практически отсутствуют в фаунах *Ephemeropsis–Coptoclava* и появляются, по-видимому, лишь начиная с верхнего неокома.

Турочи и Церен (колл. ПИН № 3616, 3617). Левобережье р. Аргунь к северу от с. Дурой, Кутинское буроугольное месторождение (Аргунская депрессионная зона), падь Турочи, скв. 143, глубина 10 и 19,4 м и падь Церен, скв. 84, глубина 41 м (сборы С.М. Синицы, 1970 г.). Материал происходит из туффитов маякской свиты, содержащих также остатки остракод и филлопод *Bairdestheria* sp. (Турочи) и *Nestoria* (Церен). В выходах туффитов в пади Церен найдены *Nestoria*, многочисленные моллюски и остракоды (насекомые не обнаружены). По определению С.М. Синицы (личное сообщение), остракоды в скв. 143 и в обнажениях Церена представлены формами, характерными для даурИнового (нижнетургинского) комплекса (по схеме С.М. Синицы, 1969а,б). В некоторых других пунктах остракоды этого комплекса встречаются вместе с *Ephemeropsis*. По фауне моллюсков Ч.М. Колесников (1964) относит маякскую свиту к мальму (верхи шадоронской серии); те же виды моллюсков определены им и из керна скв. 84. Недавно Ю.В. Тесленко (1974) на основе изучения флоры с р. Талангуй пришел к выводу о возможном присутствии в верхах шадоронской серии нижнемеловых отложений. Как уже говорилось, комплекс моллюсков, который Ч.М. Колесников и Г.Г. Мартинсон относят к верхней юре, возможно, переходит в неоком.

Найдены куколки двукрылых из семейства Chironomapteridae (н/о); конспецифичность с Chironomapteridae из других местонахождений не установлена. Указания Ч.М. Колесникова (1964) на присутствие в верхах маякской свиты в этом же районе *Ephemeropsis trisetalis* Eichw., по-видимому, основано на ошибке (см. стр. 24). В расположенном немного восточнее урочище Тунгусский Торум *Ephemeropsis* и *Coptoclava* обнаружены в отложениях с теми же видами остракод и отчасти моллюсков, но, по-видимому, залегающих несколько выше по разрезу.

Утан (колл. ПИН № 3086). Правый берег р. Куэнга напротив с. Утан (Оловская депрессия); сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1969 г. Материал

происходит из песчанистых туфоалевролитов утанского горизонта и собран в низах пачки алевролитов и песчаников вместе с многочисленными филлоподами. Выше по разрезу насекомые не отмечены, филлоподы попадаются реже, в большом количестве встречаются остракоды.

Возраст утанского горизонта неясен. Своеобразные филлоподы *Keratestheria* и *Velumestheria* нигде более не отмечены; впервые описавший их Б.И. Чернышев (1930) счел их без достаточных оснований среднеюрскими. Г.Г. Мартинсон (1961) предположил позднеюрско-раннемеловой возраст отложений с *Keratestheria*, но не привел никаких доказательств этого предположения. А.Н. Олейников (1969, 1970, 1975), основываясь на отдельных находках пыльцы "кайнозойского облика", предположительно счел утанские отложения "поленижнемеловыми". С.М. Синица (личное сообщение) определила из верхних горизонтов остракод, принадлежащих по ее схеме (Синица, 1969а,б) к ципридовому (нижнекутинскому) и зеяиново-лимноципридовому (мангутскому) комплексам, характерным для послетургинских отложений нижнего мела.

Собрано 36 остатков куколок и отчасти имаго двукрылых (Diptera), неопределимых из-за плохой сохранности даже до семейства. Они развивались, по-видимому, в том же водоеме, где происходило накопление осадков утанского горизонта и который обладал вообще своеобразной и нигде более не обнаруженной (кроме остракод) фауной. А.Н. Олейников (1970) предполагал, что этот водоем был солоноватым.

Ушмун (колл. ПИН № 2587). Обнажение у с. Ушмун в Ундургинской впадине (Букачачинско-Нюкжинская депрессионная зона) на правобережье р. Ундурга, ниже устья р. Ушмун; сборы И.И. Муратовой, 1975 г. Материал происходит из туфоалевролитов, содержащих также остатки рыб *Lycoptera middendorfi* Müll.

Найдено 2 остатка двукрылых из семейства Chironomapteridae (н/о); их конспецифичность с Chironomapteridae из других местонахождений не установлена, но они явственно отличаются от представителей этого же семейства, найденных в другом местонахождении в пределах Ундургинской впадины, у с. Такша (см. стр. 41).

Хаян (колл. ПИН № 1674). Овраг Большой Хаян на восточном берегу Гусиного озера (Гусиноозерская депрессия); сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1959 г. Материал происходит из алевролитов, залегающих в основании угольного пласта между фангломератами и пачкой "бумажных" сланцев. Г.Г. Мартинсон (1961), основываясь на составе пресноводных моллюсков, относит эти отложения к тургино-витимской свите неокома, т.е. сопоставляет их с отложениями, содержащими фауну *Ephemeropsis-Coptoclava*. По схеме В.М. Скобло (1964), они принадлежат к байнзурхенской свите (? баррем), т.е. моложе большинства находок *Ephemeropsis-Coptoclava* и соответствуют фауне Ташира с *Folindusia* в Гусиноозерской депрессии и, возможно, фауне Бутуя на Витимском нагорье.

Насекомые встречаются редко; найден фрагмент надкрылья ближе не определенного тараканового (Blattodea).

Помимо перечисленных, имеется еще фрагмент крыла прямокрылого (Orthoptera) из семейства Haglidae (колл. ПИН № 1074), найденный в 1930 г. Н.И. Толстихиным на правобережье Шилки. Этикетка очень неясная ("к югу от Боршового кряжа"); указано, что образец происходит из верхнемезозойских отложений. Не исключено, что речь идет о нижнемеловой толще.

МОНГОЛИЯ

Общая характеристика большинства местонахождений на территории Монголии приведена А.Г. Пономаренко и Ю.А. Поповым (1975). Местонахождения Бомбатау, Боро-Нуру, Гурван-Эрэн и, возможно, Мянгат представляют единый обособленный комплекс; фауна местонахождения Холботу, по-видимому, может быть объединена с фауной Бон-Цагана-2. Из-за малочисленности этих комп-

лексов, бедности их состава и недостаточной изученности мы рассматриваем все эти местонахождения отдельно.

Баин-Шире (колл. ПИН № 634). Урочище Баин-Шире в 150 км к югу от Сайн-Шанды (Восточно-Гобийский аймак); сборы Б.К. Мокшанцева, 1948 г. Материал происходит из нижнемеловых отложений (Пономаренко, Попов, 1975).

Собраны остатки двукрылых из семейства Chironomapteridae (н/о), сходных с обнаруженными в Бейбоцзы (свита Лайян Китая).

Бомбатау (колл. ПИН № 3057, 3154). Южный склон хребта Умну-Хаирхан, овраг Ацын-Сайр у подножия горы Бомбатау, восточнее сомона Дзерег (Кобдосский аймак); сборы П. Хосбаяра, 1968 г., Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, 1970 г. и Г.Г. Мартинсона, 1971 г. Материал происходит из нижнемеловых (? неоком) отложений (Пономаренко и Попов, 1975). Вместе с насекомыми встречаются многочисленные филлоподы; Н.И. Новожилов (1954) считал их более молодыми, чем комплекс филлопод из Анда-Худука. По данным Е.К. Трусовой (личное сообщение), филлоподы Бомбатау принадлежат к верхнешинкудукскому комплексу, характерному для верхней части ихэснурской свиты и сходному с комплексом филлопод балейской свиты Ундино-Даинской депрессии (апт-альб). Таким образом, фауна Бомбатау, возможно, моложе фауны *Ephemeropsis-Coptoclava* и, скорее, соответствует по возрасту комплексу *Prometeletus-Samarura*.

Насекомые представлены только клопами семейства Corixidae (н/о), наиболее близкими к позднеюрской *Karataviella* В.-М. из Казахстана. Тот же вид найден в Боро-Нуру и в Гурван-Эрэне. Вообще комплексы водных насекомых, состоящие преимущественно из Corixidae, довольно распространены в нижнемеловых отложениях Монголии, но совершенно неизвестны в Забайкалье. Возможно, они населяли водоемы с аномальным химизмом (например, солоноватые) и потому были приурочены к аридным районам. В Бомбатау Corixidae встречаются в массе и представлены преимущественно молодыми личинками плохой сохранности; возможно, что остатки испытали перенос (Пономаренко, Попов, 1975).

Боро-Нуру (колл. ПИН № 3560). Гряда Боро-Нуру, восточный борт Ихэснурской котловины (Гоби-Алтайский аймак); сборы Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, 1974 г. По сообщению В.Н. Яковлева, материал собран в отложениях гурванэрэнской свиты нижнего мела. Судя по составу насекомых, фауна Боро-Нуру образует единый комплекс с фаунами Бомбатау и Гурван-Эрэна.

Представлены следующие группы насекомых:

полужесткокрылые: семейство Corixidae (gen.sp.nov., близкий к *Karataviella* В.-М.; н/о; тот же вид найден в Бомбатау и Гурван-Эрэне; 4 остатка довольно плохой сохранности, 3 из которых принадлежат личинкам);

двукрылые: семейства Chironomapteridae (1 остаток имаго; н/о) и Olbiogastridae (gen. sp. nov., близкий к юрскому *Mesorhyphus* Handl.; н/о; 1 остаток).

Гурван-Эрэн (колл. ПИН № 3062, 3149). Западный склон гряды Гурван-Эрэней-нуру, западная часть Ихэснурской котловины (Гоби-Алтайский аймак); сборы Е.В. Девяткина, 1967 г. и Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, 1970 г. Материал происходит из различных горизонтов гурванэрэнской свиты нижнего мела, начиная с самых низов ее разреза (Пономаренко, Попов, 1975). Гурванэрэнская свита согласно залегает на конгломератах ихэснурской свиты, обычно относимых к верхней юре. Однако в самых низах ее разреза найден комплекс насекомых, сходный с обнаруженными в Бомбатау и Боро-Нуру и, возможно, относящийся ко второй половине раннего мела.

Присутствуют следующие группы насекомых:

полужесткокрылые: семейство Corixidae (gen. sp. nov., близкий к *Karataviella* В.-М. и известный также из Бомбатау и Боро-Нуру, и *Baissocorixa* sp.nov., хорошо отличающаяся от *B. jaczewskii* Y.Pop. из Байсы; н/о);

жесткокрылые: несколько плохо сохранившихся остатков (н/о);

двукрылые: несколько плохо сохранившихся остатков имаго, принадлежащих, возможно, представителям Chironomapteridae (н/о).

Состав насекомых меняется по разрезу (Пономаренко, Попов, 1975). В нижней части гурванэрэнской свиты, на ее контакте с ихэснурской, в массе встречаются Corixidae gen. nov., представленные в основном плохо сохранившимися личинками. Здесь же собраны филлоподы, принадлежащие, по мнению Е.К. Трусовой (личное сообщение), к верхнецаганцабскому комплексу. В более высоких горизонтах, в 50 и 75 м выше подошвы свиты, в массе обнаружены *Baissocorixa* sp. nov., также в основном плохой сохранности. В этой же части разреза, но в других прослоях, собраны Coleoptera и Diptera. Филлоподы из этой части разреза также отличаются от собранных ниже и характерны для верхнешинхудукского комплекса, причем принадлежат к тем же видам, что и филлоподы из насекомоносных отложений Бомбатау (Е.К. Трусова, личное сообщение).

Дунду-Гоби (колл. ПИН № 1081). 57 км к северу от г. Мандал-Гоби (Дунду-Гоби); сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1954 г. Материал происходит из нижнемеловых отложений (Пономаренко, Попов, 1975). Н.И. Новожилов (1954), изучавший филлопод из этого местонахождения, сопоставлял их с андахудукскими и относил к верхней юре; как уже говорилось, в действительности андахудукская свита относится к неокому и охарактеризована фауной *Ephemeropsis–Coptoclava*.

Найдены остатки плохо сохранившихся двукрылых семейства Chironomapteridae (н/о); их конспецифичность с Chironomapteridae из других местонахождений не установлена.

Мянгат (колл. ПИН № 3056, 3152). Обнажения в 8 км к северу от сомона Мянгат (Кобдосский аймак); сборы П. Хосбаяра, 1968 г. и Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, 1970 г. Материал происходит из отложений гурванэрэнской свиты неокома (Пономаренко, Попов, 1975). В нижней части разреза насекомоносных отложений собраны также остатки Conchostraca. Е.К. Трусова (личное сообщение) считает филлопод из Мянгата относящимися к верхнешинхудукскому комплексу, напоминающему комплекс филлопод из балейской свиты Ундино-Даинской депрессии (апт – альб). Однако видовой состав филлопод из Мянгата сильно отличается от состава филлопод того же комплекса из Бомбатау и Гурван-Эрэна. Отличается и состав насекомых из этих местонахождений; пока в Мянгате не найдено общих видов с Бомбатау, Боро-Нуру и Гурван-Эрэном.

Найдены следующие группы насекомых:

поденки: семейство Hexagenitidae (несколько плохо сохранившихся остатков личинок *Ephemeropsis* sp. nov., явно не идентичного с *E. trisetalis*);

стрекозы: ряд плохо сохранившихся остатков личинок с подотряда Anisoptera, габитуально сходных с *Hemeroscopus*, но не идентичных им (н/о);

полужесткокрылые: семейства Naucoridae (один вид, близкий к позднеюрскому *Aidium* Y.Pop.; н/о) и Corixidae (один вид, относящийся к трибе Stenocorixini; н/о; известен только из Мянгата); кроме того, несколько плохо сохранившихся остатков наземных клопов инфраотряда Pentatomomorpha;

жесткокрылые: семейство Cupedidae (1 остаток представителя трибы Priacmini; н/о; не идентичен с *Priacmopsis* Ponom. из Байсы), а также несколько плохо сохранившихся неопределимых остатков;

двукрылые: семейство Chironomapteridae (немногочисленные куколки; н/о; конспецифичность с формами из других местонахождений не установлена);

?блохи: плохо сохранившийся остаток насекомого, напоминающего *Sauroptirus longipes* Ponom. из Байсы (см. стр. 31).

В разрезе гурванэрэнской свиты в Мянгате отмечается изменение состава насекомых (Пономаренко, Попов, 1975). В нижней части свиты, приблизительно в 0,5 м выше ее контакта с ихэснурскими конгломератами, собраны только Corixidae, а также филлоподы. Выше по разрезу к ним добавляются другие водные насекомые, но численно Corixidae продолжают доминировать. Здесь же встречаются редкие остатки наземных насекомых. Остатки стрекоз и поденок

приурочены к отдельным прослоям небольшой мощности, причем стрекозы в массе встречаются в аргиллитах с примесью песчаного материала и нигде более не обнаружены, а редкие остатки *Ephemeropsis* sp.nov. приурочены к наиболее тонкозернистым прослоям. Стрекоза из Мянгата представляет ту же жизненную форму, что и *Hemeroscopus* (нектонные личинки). По-видимому, фауна Мянгата экологически близка к фауне *Ephemeropsis–Coptoclava* и характеризует довольно обширное пресное озеро; отсутствие каких-либо общих форм с комплексом *Ephemeropsis–Coptoclava* свидетельствует в таком случае о возрастных различиях. Отсутствие же сходства по составу с предположительно одновозрастными фаунами Бомбатау, Боро-Нуру и Гурван-Эрэне, характеризующими, возможно, солоноватые водоемы, вполне может объясняться экологическими факторами. Интересно, что домики ручейников не обнаружены в Мянгате, как и в этих аномальных фаунах.

Тушилга-ула (колл. ПИН № 1072). Гора Тушилга-ула (Восточно-Гобийский аймак); сборы А.Ф. Лушникова, 1946 г. Материал происходит из светло-серых туфоалевролитов; точное стратиграфическое положение находки неизвестно. Наиболее вероятно, что она сделана в верхней части цаганцабской свиты, которая в районе Тушилга-ула представлена светло-серыми, зеленовато-серыми и белыми туфами, туфопесчаниками и туфоглинами (Маргинсон, Шувалов, 1973). Характеристика разреза цаганцабской свиты близ Тушилга-улы и списки найденной в ней фауны (моллюски, остракоды, филлоподы, рыбы) приведены в этой же работе.

Найден остаток двукрылого из семейства Stratiomyiidae (н/о).

Улан-Бадрах-ула (колл. ПИН № 3509). Обнажение к востоку от горы Улан-Бадрах-ула в окрестностях сомона Монх-хан (Сухэбаторский аймак); сборы П. Хосбаяра, 1974 г. По сообщению П. Хосбаяра, материал происходит из нижнемеловых отложений.

Найден остаток ближе не определенного таракана.

Холботу (колл. ПИН № 3147). Обнажение в овраге Холботу-гол, хребет Баян-Цаган-ула, севернее горы Цецен-ула (Баян-Хонгорский аймак); сборы Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, 1970 г. Материал происходит из отложений верхней части андахудукской свиты (Шувалов, 1970; Шувалов и др., 1975); возраст их предположительно считается позднеокомским. По составу домиков ручейников фауна Холботу сходна с фаунами Бон-Цагана-2 и Татаурова, в первой из которых также присутствует *Ostracindusia popovi*, а во второй – *Folindusia ponomarenkoi*.

Найдены следующие группы насекомых:

поденки: плохо сохранившийся неопределимый остаток;

прямокрылые: семейство Haglidae (1 остаток *Prophalangopseides* sp. nov.; н/о; тот же род присутствует в фаунах *Ephemeropsis–Coptoclava*, но представлен в них иными видами);

равнокрылые: семейство Palaeontinidae (1 остаток; н/о; не конспецифичен с Palaeontinidae комплекса *Ephemeropsis–Coptoclava*). Кроме того, 2 плохо сохранившихся остатка ближе не определенных Auchenorrhyncha;

полужесткокрылые: семейства Naucoridae (1 остаток; н/о; напоминает Naucoridae из Мянгата, но из-за недостаточной сохранности неясно, принадлежит ли он к тому же виду) и Notonectidae (1 остаток личинки, по-видимому, из подсемейства Anisopinae; н/о);

жесткокрылые: около 30 фрагментарных неопределимых остатков (изолированные надкрылья);

ручейники: около 150 домиков личинок, принадлежащих к формальным видам *Folindusia ponomarenkoi* Vial. et Suk. (известен также из Татаурова), *Ostracindusia popovi* Vial. et Suk. (известен также из Бон-Цагана-2) и *Terrindusia reisi* (Cock.) (широко распространен в составе фауны *Ephemeropsis–Coptoclava* и примыкающих к ней). Наиболее обильны *Folindusia* (78% всех домиков), значительно реже встречаются *Ostracindusia*; *Terrindusia* представлены единственным экземпляром. Местами остатки домиков оказываются породообразующими;

двукрылые: 2 плохо сохранившихся остатка имаго; возможно, принадлежат Chironomapteridae или Chironomidae.

Хонгор-Обо (колл. ПИН № 3510). Урочище Хонгор-Обо в районе сомона Цаган-Дэлгэр к западу от колодца Замын-Улан-худук (Средне-Гобийский аймак); сборы П. Хосбаяра, 1974 г. Материал происходит из темно-серых туффитов, относящихся, по сообщению Хосбаяра, к нижнему мелу.

Найдено 14 плохо сохранившихся личинок веснянок (Plecoptera) (н/о). Все они принадлежат к одному виду, известному только из этого местонахождения; систематическая принадлежность его неясна. Это единственное массовое захоронение раннемеловых веснянок, известное на территории Азии; как правило, находки веснянок характерны для юрских отложений.

Хух-Морьт (колл. ПИН № 3058). Обнажение к западу от сомона Хух-Морьт (Гоби-Алтайский аймак); сборы П. Хосбаяра, 1968 г. Материал происходит из нижнемеловых отложений (Пономаренко, Попов, 1975).

Обнаружены следующие насекомые:

стрекозы: неполный остаток личинки, сходной с найденными в Мянгате; не исключено, что она относится к тому же виду;

двукрылые: 2 плохо сохранившихся остатка, принадлежащих, возможно, Chironomapteridae или Chironomidae.

Цаган-Цаб (колл. ПИН № 2795). Колодец Цаган-Цаб-худук (Восточно-Гобийский аймак); сборы Г.Г. Мартинсона, 1967 г. Материал собран в светло-серых туфах верхней части цаганцабской свиты, литологически сходных с породами, в которых найдены остатки насекомых в Цаган-Субурге (Coptoclava) и Тушилга-уле.

Обнаружены представители следующих групп насекомых:

равнокрылые; несколько неполных остатков;

сетчатокрылые: семейство Psychopsidae (остаток довольно плохой сохранности; н/о);

двукрылые: несколько неполных остатков.

КИТАЙ

Нижнемеловые насекомые обнаружены в Китае в ряде местонахождений, прежде всего в провинции Шаньдун, где они встречаются в отложениях свиты Лайян, местами содержащих остатки *Coptoclava*, местами же – только иных видов насекомых. К сожалению, богатые раннемеловые энтомофауны Китая изучены поверхностно и относительно многих находок никаких опубликованных сведений не существует. Нами использованы, помимо литературных данных, также результаты предварительного определения остатков насекомых из коллекций Геолого-палеонтологического института АН КНР (Нанкин). Для многих местонахождений мы, к сожалению, не располагаем достаточно точными географическими и стратиграфическими привязками. Для местонахождений, фигурирующих в иностранной литературе, нами приводится латинизированная транскрипция названий.

Бацзу (Pa-Tzu). 2 ли (около 1 км) к северу от с. Бацзу, округ Лайян, провинция Шаньдун; материал происходит из отложений нижнемеловой свиты Лайян и был описан А. Грэбо (Grabau, 1923a, b).

Присутствуют следующие группы насекомых:

таракановые: 1 остаток *Laiyangia paradoxiformis* Grab. Систематическое положение этого вида неясно; он принадлежит к числу типичных для мезозоя тараканов с длинным наружным яйцекладом, но по описанию и рисунку голотипа в работе Грэбо невозможно установить, к какому семейству он относится;

двукрылые: семейство Chironomapteridae (один массовый вид – *Chironomaptera gregaria* Grab., первоначально описанный как личинка стрекозы и отнесенный к роду *Samatura*; эта ошибка Грэбо была исправлена Бин Чжи; см. Ping, 1928).

Бейбоцзы (колл. ПИН № 1738). Окрестности с. Бейбоцзы, округ Лайян, провинция Шаньдун; сборы Б.Б. Родендорфа, 1959 г. Материал происходит из отложений свиты лайян (неоком).

Найдено 16 куколок двукрылых из семейства Chironomapteridae (н/о); возможно, они принадлежат описанной по имаго из отложений той же свиты *Chironomaptera gregaria* Grab. Куколки из Бейбоцзы сходны с обнаруженными в местонахождении Баин-Шире (Монголия).

Любаньшань. Ли Сы-гуан (1952, с. 367) указывает на присутствие остатков насекомых в нижних горизонтах нижнемеловой свиты Любаньшань в восточной части провинции Ганьсу. Точных сведений о месте находки и о составе обнаруженных насекомых он не приводит. В тех же отложениях встречаются остатки рыб.

Найцзишаньгоу (Naizishangou). Р. Найцзишаньгоу у с. Киньчжуан (Quinchuang) в западной части хребта Вейчжан к юго-западу от Чжифена (провинция Хэбэй). Остатки насекомых найдены в черных битуминозных сланцах с остатками рыб, филлопод и флоры, возраст которых определяется в пределах конца юры – неокома (Hong, 1975):

перепончатокрылые: семейство Siricidae (1 остаток *Sinosirex gigantea* Hong; описан как представитель особого семейства Sinosiricidae, которое, по личному сообщению А.П. Расницына, следует рассматривать лишь как подсемейство внутри Siricidae).

В той же статье Хун Ю-цун (Hong, 1975) упоминает о многочисленных других остатках насекомых, но без указания их систематической принадлежности.

Тайцзыхэ. Долина р. Тайцзыхэ, провинция Ляоцун, Дунбэй. Остатки насекомых собраны в нижней части свиты Таминшань (подсвита Сяоцунгоу), содержащих также остатки растений и филлопод (Ли Сы-гуан, 1952).

Б.Б. Родендорф в материалах с Тайцзыхэ обнаружил представителей следующих групп насекомых:

поденки: ряд остатков личинок и 1 остаток имаго (н/о); по-видимому, принадлежат к 2–3 различным видам. Наиболее многочисленны личинки, габитуально несколько напоминающие Oligoneuriidae;

стрекозы: несколько остатков личинок (н/о);

таракановые: 2 остатка (н/о), один из которых принадлежит молодой личинке;

веснянки: 2 остатка личинок (н/о);

равнокрылые: 1 остаток ближе не определенного представителя Auchenorrhyncha (н/о);

полужесткокрылые: 2 остатка водных клопов, относящихся, возможно, к семейству Corixidae (н/о);

двукрылые: ряд остатков личинок и одна куколка (н/о); имаго в сборах отсутствуют;

перепончатокрылые: 1 остаток представителя подотряда Symphyta (н/о).

Кроме того, ряд фрагментарных остатков насекомых неясного систематического положения. Ли Сы-гуан (1952, с. 329) указывает из отложений свиты Сяодунгоу на Тайцзыхэ также *Ephemeropsis trisetalis*, но это, скорее всего, результат ошибки в определении.

Поскольку ни один вид из фауны Тайцзэхэ не описан, невозможно решить, является ли эта фауна обособленной или тяготеет к какой-либо из уже известных, например к фауне *Proameletus – Samarura*. В составе последней также обильны и представлены несколькими видами поденки, имеются личинки веснянок и двукрылых. Однако Anisoptera и водные клопы в ней совершенно отсутствуют; поэтому более вероятно, что фауна Тайцзыхэ своеобразна и не имеет близких аналогов среди других известных раннемеловых энтомофаун.

Чжифен (Chie-feng). Окрестности Чжифена в округе Хэйшангоу, провинция Внутренняя Монголия. Насекомые собраны в нижнемеловых отложениях, содержащих остатки рыб рода *Lycoptera* и, по-видимому, более или менее синхронных фаунам *Ephemeropsis – Coptoclava*.

Найден остаток стрекозы из семейства Aeschnidiidae, описанной под названием *Sinaeschnidia heishankowensis* Hong (Хун Ю-цун, 1965).

Помимо указанных выше местонахождений, насекомые, по-видимому, собраны и в других пунктах в отложениях свиты Лайян в Шаньдуне. Мы не даем сводного списка находок из свиты Лайян, так как общие виды в различных местонахождениях не встречены; более того, эти местонахождения пришлось привести в различных разделах настоящей главы. Б.Б. Роденсдорф в списке коллекций Геолого-палеонтологического института АН КНР приводит несколько остатков из округа Лайян без более точного указания мест сбора. В этом материале представлены следующие группы насекомых:

полужесткокрылые: семейство Lygaeidae (ряд остатков; возможно, среди них имеются принадлежащие описанным Бин Чжи видам *Mesolygaeus*) и несколько остатков точнее не определенных водных клопов;

двукрылые: семейство Chironomapteridae (ряд остатков; возможно, среди них имеются принадлежащие *Chironomaptera gregaria* Grab. и *Ch. melanura* Ping, описанным из свиты Лайян);

перепончатокрылые: 1 остаток (н/о).

По общему составу фауна свиты Лайян в целом, по-видимому, очень близка к фаунам *Ephemeropsis* – *Coptoclava*, несмотря на то, что находки *Coptoclava* пока известны только из одного местонахождения.

КОРЕЙСКИЙ ПОЛУОСТРОВ

Чинчжу (Chinju) (рис. 2). Окрестности Чинчжу в провинции Кёнсан-Намдо (южная часть п-ова Корея). Местонахождение упомянуто в работе И.Фудзиямы (Fujiyama, 1973), но материал из него еще не описан. Как любезно сообщил нам И.Фудзияма, остатки насекомых найдены здесь в отложениях группы Нактонг (Naktong), относимых к нижнему мелу (Kobayashi, 1959) и содержащих также остатки растений и пресноводных моллюсков.

Найдено крыло равнокрылого (Homoptera) (н/о).

ПРИАМУРЬЕ

Талдан (рис. 2). Окрестности станции Талдан, Амурская обл. Материал происходит из туффитов талданской свиты, содержащих также остатки растений и пресноводных моллюсков (Савченко, Якушина, 1967; Москаленко, 1968). Возраст свиты предположительно считается готерив-барремским.

Из Талдана А.И. Савченко и А.А. Якушина указывают "личинок *Ephemeropsis* sp."; к сожалению, не указано, ни кем проведено определение этого материала, ни где он хранится. В коллекциях ПИН АН СССР материалов из Приамурья нет. Учитывая, что других находок *Ephemeropsis* в этом районе нет, мы предпочитаем пока не включать Талдан в число местонахождений фауны *Ephemeropsis*–*Coptoclava*, хотя, судя по общему сходству раннемеловой пресноводной фауны Приамурья и Забайкалья, присутствие здесь *Ephemeropsis trisetalis* вполне вероятно.

ПРИМОРЬЕ

Палец (рис. 2) (колл. ПИН № 3539). Южный берег мыса Палец на восточном побережье Уссурийского залива у пос. Большой Камень; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1974 г. Материал происходит из алевролитов верхней части френцевской свиты ("толща черных алевролитов"), содержащих также остатки растений, филлопод, остракод, моллюсков и рыб. Найден один остаток десятиногого рака. Эти отложения хорошо сопоставляются с верхней частью угленосной толщи Партизанского бассейна и имеют, по-видимому, альбский возраст. Характеристика разреза френцевской свиты на восточном побережье Уссурийского залива и описание флоры из этих отложений даны в работе В.А. Красилова (1967).

Насекомые представлены следующими группами:

жесткокрылые: довольно плохо сохранившийся остаток точно не определенного представителя подотряда Archostemata; несомненно, не принадлежит к семействам Cupedidae или Labradorocoleidae, ранее известным из мела, а,

скорее, близок к триасовым Tricoleidae; кроме того, 1 надкрылье Gyrinidae (н/о);

ручейники: около 100 домиков личинок, принадлежащих к формальному виду *Conchindusia distans* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976), известному также из налиамиаунганийской свиты (? сеноман) Северного Сихотэ-Алиня.

Кроме того, плохо сохранившийся остаток насекомого неясного систематического положения.

Домики ручейников в разрезе мыса Палец приурочены к верхней части толщи алевролитов, непосредственно под конгломератами, где встречаются в массе в черных неслоистых алевролитах, содержащих также множество створок филлопод и остракод и редкие веточки хвойных. Ниже по разрезу, в маломощной пачке (20 см) тонкослоистых, почти "бумажных" сланцев, к которым приурочены многочисленные остатки рыб и гастропод, встречены редкие остатки наземных насекомых, а ручейники совершенно отсутствуют.

ЯПОНИЯ

Кивадо (Kiwado). Д-р И. Фудзияма любезно сообщил нам в письме о находке насекомых в нижнемеловых отложениях группы Канмон (Kanmon) в Кивадо, префектура Ямагуци, на крайнем юге о-ва Хонсю. По его сообщению, эти отложения сопоставляются с группой Нактонг Корейского полуострова и предположительно относятся к верхам неокома.

Найдены личинки ближе не определенных поденок (Ephemeroptera) (н/о), явно отличных от *Ephemeropsis trisetalis* Eichw.

СЕВЕРНАЯ АМЕРИКА

Географическое расположение местонахождений показано на рис. 8.

Шахта Мерицит (Meriditt Mine). **Отвалы шахты** Мерицит в 6 милях юго-западнее Гейзера (Geyser) в пределах угольного месторождения Грейт-Фоллз, графство Кэскейд, штат Монтана, США. Материал происходит из отложений свиты Кутенай (Kootenai), развитой также в сопредельной части Канады, где ее стратиграфия изучена особенно подробно. Отложения свиты Кутенай охарактеризованы листовой флорой, подробно изученной У. Беллом (Bell, 1956), который отнес ее к неокому. На сходство флоры Кутенай с неокомскими флорами Восточной Азии указывали В.А. Вахрамеев и М.П. Долуденко (1961) и В. А. Красилов (1967). Однако С. Покок (Pocock, 1962), исходя из данных палинологии, счел возможным отнести свиту Кутенай к верхней юре.

Найден единственный остаток насекомого, описанный под названием *Lygobius knowltoni* Mitch. (Mitchell, 1908). Систематическое положение *Lygobius* не вполне ясно. Первоначально он был выделен в особое семейство внутри отряда Protoblattodea, позднее перенесенное (Handlirsh, 1937) в отряд Blattodea. Судя по рисунку в работе Э. Митчелла, *Lygobius* обладает очень своеобразным жилкованием крыла, интерпретация которого затруднительна, и, скорее, напоминает Protoblattodea. Во всяком случае, это очень обособленный род, не имеющий близких родственников в других фаунах.

Кроме того, в отложениях группы Потомак (Potomac) в штате Мэриленд (США) обнаружены галлы точнее не определенных насекомых на листьях *"Sassafras" potomacensis* Berry, одного из древнейших покрытосеменных (Doyle, Hickey, 1976). Материал происходит из различных горизонтов отложений верхней части группы, относимых к верхнему альбу (по Д.Дойлю – верхняя подзона II-B, подзона II-C и, возможно, нижняя часть зоны III; зоны выделены на основании изучения пыльцы). Ниже по разрезу, в предположительно барремских или нижнеаптских эрандельских глинах (Arundel clay) в Балтиморе (штат Мэриленд), найдено также крыло точно не определенного насекомого (Л. Хики, личное сообщение).

Описанный из нижнего мела Мексики (Пуэбла) как представитель двупарноногих многоножек (Diplopoda) *Xylobius" mexicanus* Mulleried (Mulleried, 1942), по мнению Я. Дзика (Dzik, 1975), возможно, вообще не относится к этой группе.

АВСТРАЛИЯ

Кунварра (Koonwarra). Урочище Кунварра близ города Леонгата (Leongatha) в Южном Джипсленде, штат Виктория. Остатки насекомых и хелицеровых найдены в озерных отложениях, возраст которых оценивается в пределах валанжина – апта (Talent et al., 1966). Д-р Э. Рик сообщил нам, что слой с остатками насекомых перекрыт мощной толщей пресноводных отложений, в которых насекомые не обнаружены; выше залегают морские отложения, относящиеся к "середине мела".

Вместе с насекомыми и хелицеровыми найдены остатки растений (Douglas, 1973), ракообразных Conchostraca, Anostraca и Cladocera (Talent, 1965; Riek, 1970b), рыб (Carroll, 1962; Riek, 1970a,b) и перья птиц (Talent, 1966); флора имеет мезофитный облик. Хотя толща озерных осадков представлена преимущественно аргиллитами, большинство органических остатков приурочено к прослоям алевролитов (Talent et al., 1966). Сведений об условиях существования фауны Кунварры пока немного. Э. Рик (личное сообщение) считает кунваррский водоем мелководным озером. Интересны палеоклиматические данные Э. Джилла (Gill, 1972), согласно которым, в отличие от северной части континента, юго-восток Австралии в раннем мелу характеризовался довольно прохладным климатом (палеотемпературы, определенные по изотопам кислорода, не превышают 13,7 – 17°).

Пока опубликованы только предварительные данные по составу энтомофауны; дополнительные сведения о присутствии некоторых групп сообщены нам Э. Риком. Обнаружены следующие группы трахейных и хелицеровых.

Насекомые:

поденки: большое количество мелких личинок, относящихся к трем различным видам (Э. Рик, личное сообщение) (н/о). По предварительным данным Рика (Riek, 1970a), они принадлежат к семействам Siphlonuridae и Baetidae; последнее определение представляется нам довольно сомнительным;

стрекозы: сравнительно немногочисленные личинки двух видов (н/о), относимых Риком (личное сообщение) к подотрядам Zygoptera и Anisoptera. Присутствие Zygoptera кажется довольно сомнительным; не исключено, что речь идет о Samarura;

таракановые: 2 вида (н/о), систематическое положение которых точнее не определено (Э. Рик, личное сообщение);

веснянки: семейство Gripopterygidae (1 вид, представленный рядом остатков личинок и одним остатком имаго; н/о; Riek, 1970a). Ранее Э. Кэрролл (Carroll, 1962) ошибочно отнесла имаго веснянки к семейству Nemourudae;

прямокрылые: 2 вида (н/о) точнее не определенного систематического положения (Э. Рик, личное сообщение);

равнокрылые: указаны Э. Риком (личное сообщение) без более точного указания систематического положения; остаток цикады изображен Э. Кэрролл (Carroll, 1962, fig. 1) как принадлежащий пчеле;

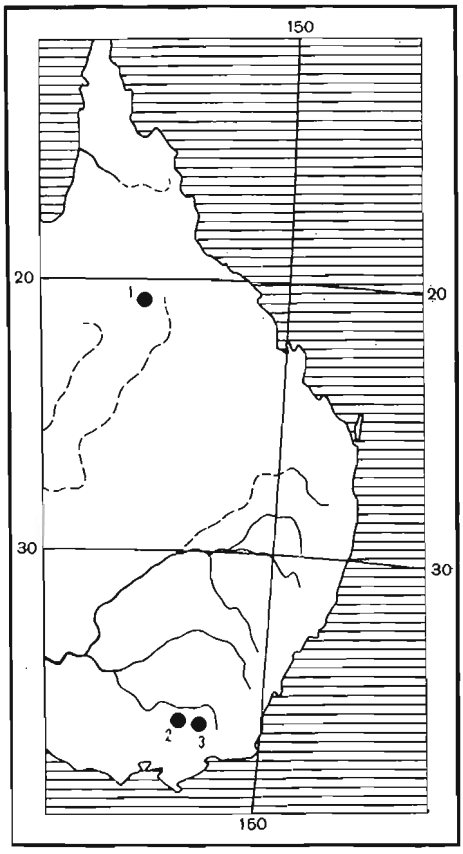
полужесткокрылые: Э. Рик (личное сообщение) указывает на находку наземных клопов; общее число видов Rhynchota (Homoptera + Heteroptera), по его данным, составляет 4–5;

жесткокрылые: Э. Рик (Riek, 1970a) пишет о представителях "ряда современных семейств"; согласно данным, которые он сообщил нам в письме, среди них имеются Dytiscidae, Gyrinidae, Hydrophilidae, Helodidae и 4 вида наземных жуков;

скорпионницы (Riek, 1970a,b): семейства Nannochoristidae (личинки; н/о) и Choristidae (имаго, отнесенное Риком к современному роду Chorista);

ручейники: 1 вид (н/о) точнее не определенного систематического положения (Рик, личное сообщение);

Рис. 6. Местонахождения меловых насекомых в Австралии:
1 – Флиндерс-Ривер; 2 – Пэриш; 3 Кунварра



двукрылые: Э. Рик (Riek, 1970а и личное сообщение, 1974) указывает на присутствие Tipulidae, Chironomidae (3–4 вида), Simuliidae, Culicidae и 3–4 видов наземных двукрылых без более точного определения. Указание Simuliidae и Culicidae очень сомнительно; возможно, речь идет о Chironomopteridae и других вымерших группах Culicoidea и Chironomoidea. Что касается Tipulidae, то, скорее всего, имеются в виду Tipulidae s. lato (с включением Limoniidae);

блохи: Э. Рик (Riek, 1970а) приводит 2 вида блох, один из которых он сближает с современным родом *Echidnophaga* (Pulicidae), другой же представляет обособленную и очень примитивную вымершую группу, известную также из Байсы и возможно, Мянгата;

перепончатокрылые: Э. Рик (Riek, 1970а и личное сообщение, 1974) указывает на присутствие 9 видов, среди которых имеются точно не определенные Sphecoidea и представители сборной группы "Parasitica".

Хелицеровые:

мечехвосты (Limulida): семейство Limulidae (1 остаток *Victolimulus mcqueeni* Riek et Gill; Riek and Gill, 1971). По-видимому, *Victolimulus*, подобно современным мечехвостам, заходил в пресные воды для размножения.

Среди водных насекомых в Кунварре отчетливо доминируют поденки; стрекозы, веснянки, личинки *Nannochorista*, двукрылые и ручейники встречаются реже, но, по-видимому, населяли тот же водоем. Совершенно отсутствуют водные клопы. Своеобразной особенностью водной фауны Кунварры, не свойственной другим местонахождениям, является присутствие водных Mecoptera. По-видимому, биоценоз кунваррского озера до некоторой степени напоминал биоценоз озер с фауной *Proameletus – Samarura* в Забайкалье: то же обилие поденок, субдоминирующее положение стрекоз и двукрылых, значительное разнообразие водных жуков, отсутствие клопов, обилие и разнообразие ракообразных. Однако в комплексе *Proameletus – Samarura* нет водных Mecoptera, веснянки являются, по-видимому, аллохтонным элементом, а среди ракообразных не обнаружены Cladocera.

Трудно оценить особенности практически не изученных наземных насекомых Кунварры. Обращает на себя внимание разнообразие перепончатокрылых, обычно редких в мезозойских местонахождениях. Несколько неожиданно присутствие в небольшом материале Mecoptera; очень интересна также находка блох.

Некоторые насекомые Кунварры принадлежат к семействам, не обнаруженным в северном полушарии ни в современной фауне, ни в ископаемом состоянии и, вероятно, чисто гондванским семейством (Gripopterygidae, Choristidae, Nannochoristidae).

Пэриш (Parish). Местонахождение расположено в том же районе штата Виктория, что и Кунварра (рис. 6). Отложения с остатками насекомых пер-

воначально были отнесены к юре (Etheridge, 1902), но, по мнению Э.Рика (Riek, 1970b), являются, скорее всего, более молодыми. Возможно, что они приблизительно соответствуют отложениям Кунварры. Р. Этеридж (Etheridge, 1902) указывает отсюда несколько остатков не определенных насекомых.

Флиндерс (Flinders River). Обнажения на р. Флиндерс выше станции Маратон (Marathon) в окрестностях Хьюэндена, на западе штата Квинсленд. Материал происходит из алевролитов серии Роллинг-Даунз (Rolling Downs), охарактеризованных морской фауной (Tillyard, 1917): в них обнаружены остатки моллюска *Buchia hughendensis* (Eth.), а также рыбы рода *Flindersichthys* (Longman, 1932).

Насекомые представлены двумя остатками имаго стрекозы *Aeschnidiopsis flindersiensis* Woodward (Woodward, 1884; Tillyard, 1917; Riek, 1954).

Глава 2

ФАУНЫ СПОРНОГО (АЛЬБ–СЕНОМАН) ВОЗРАСТА

Здесь мы рассматриваем как фауны, возраст которых обычно указывается в интервале альб – сеноман, так и те, в оценке возраста которых существуют разногласия. Определенно относимые к альбу комплексы перечислены выше, а сеноманские – далее, в главе III. Общее число местонахождений неуточненного альб–сеноманского возраста невелико.

АЗИЯ

Таймыр

В пределах Хатангской впадины установлено несколько местонахождений насекомых (рис. 7) в ископаемых смолах из бегичевской свиты. Сложенная преимущественно песками и рыхлыми песчаниками бегичевская свита имеет дельтовый генезис и почти не охарактеризована другими органическими остатками, кроме насекомых, сидеритизированных древесин (не подвергавшихся специальному исследованию) и палинологических комплексов. Общие сведения о стратиграфии бегичевской свиты приведены В.Н. Саксом (Сакс и др., 1959); палинологические комплексы изучены Н.М. Бондаренко (1958) и Э.Н. Кара-Мурзой (1960). Сведения о местонахождениях Жданиха и Кресты уже приводились в литературе (Жерихин, Сукачева, 1973), в связи с чем здесь мы приводим только уточненные данные о составе их фауны. Там же дана краткая характеристика насекомоносных смол и особенностей их залегания. Материал из местонахождений бегичевской свиты невелик по объему, и в составе фауны разных местонахождений пока не установлено каких-либо общих видов.

Бедией (колл. ПИН № 3388). Низовья р. Бедией, притока р. Большой Балахни; сборы Л.Д. Сулержицкого, 1972 г. Материал собран из линзы лигнитоносных песков бегичевской свиты; смолы по своим свойствам вполне сходны с обнаруженными в Крестах и Жданихе и отличаются от верхнемеловых смол из Хатангской впадины.

Найден остаток перепончатокрылого из семейства Scelionidae (н/о).

Жданиха (колл. ПИН № 3308). Устье р. Жданиха, правого притока р. Хатанга; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1971 г.

Насекомые.

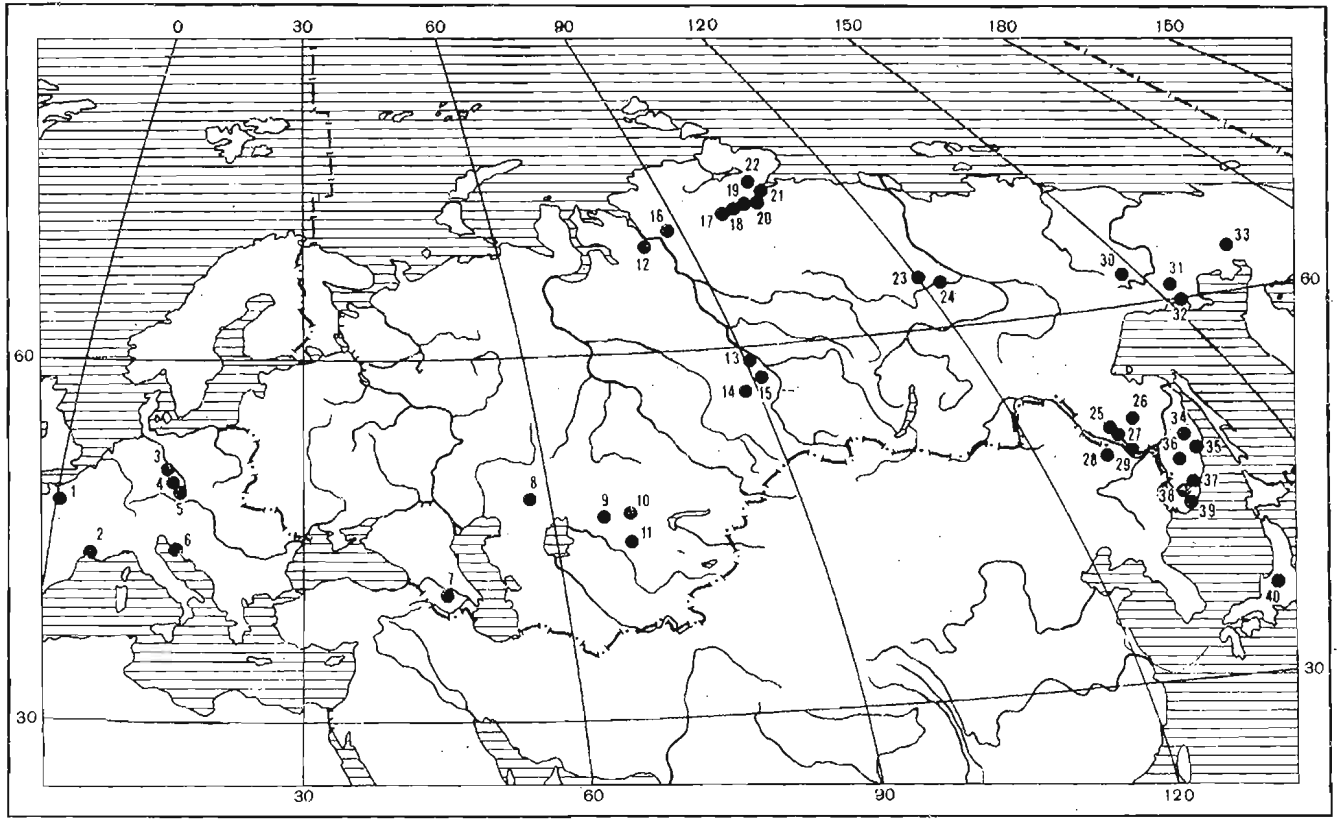
равнокрылые: семейство Callaphididae (1 остаток *Nordaphis sukatchevae* Kononova; Кононова, 1977);

жесткокрылые: семейство Acanthocnemidae (2 остатка *Acanthocnemoides sukatshevae* Zher.; Жерихин, 1976); кроме того, плохо сохранившийся остаток, принадлежащий, возможно, тому же виду;

ручейники: 1 плохо сохранившийся остаток;

двукрылые: семейства Chironomidae (2 остатка представителей подсемейства Tanypodinae; н/о), Psychodidae (4 остатка, принадлежащих представителям одного вида, близкого к *Eophlemotomus connectens* Cock. из бирмита; н/о), Lestremiidae (1 остаток; н/о), а также остаток Asilomorpha, принадлежащий, по-видимому, представителю особого семейства (н/о);

перепончатокрылые: семейства Braconidae (1 остаток; н/о), Serphitidae (1 остаток *Palaeomymar* sp.; н/о) и Scelionidae (2 остатка; н/о).


0
30
60
90
120
150
180
150
60
30
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40

Кроме того, 2 плохо сохранившихся фрагментарных остатка насекомых неясного систематического положения.

Хелицеровые:

пауки: 1 остаток представителя подотряда Araneomorphae;

?сенокосцы: 1 неполный неопределимый остаток (нога);

Кресты (колл. ПИН № 3307). Правый берег р. Котуй, выше с. Кресты; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1971 г.

Насекомые:

таракановые: остаток ближе не определенной личинки (н/о);

равнокрылые: семейство Tajmyraphididae (1 остаток *Khatangaphis rohdendorfi* Kononova; Кононова, 1975). Кроме того, 2 остатка ближе не определенных личинок;

полужесткокрылые: семейство ?Miridae (остаток личинки; н/о);

трипсы: семейство ?Scaphothripidae (1 остаток; н/о);

жесткокрылые: остаток личинки из подотряда Polyphaga (н/о); габитуально напоминает личинок Mycetophagidae;

двукрылые: семейство Chironomidae (4 остатка представителей подсемейств Aphrotaeniinae и Orthocladiidae; н/о), Psychodidae (остаток представителя подсемейства Sycoracinae; н/о; не конспецифичен с Psychodidae из Жданихи), ?Eomyiidae (3 остатка и, скорее всего, 1 вид; н/о), а также 3 плохо сохранившихся, точно неопределимых остатка;

перепончатокрылые: семейства Praeaulacidae (1 остаток *Kotujella crucis* A.Rasn.; Расницын, 1975; первоначально описан как представитель особого семейства Kotujellidae; ранее указывался как Microhymenoptera fam.nov.; Жерихин, Сукачева, 1973) и Scelionidae (1 остаток; н/о).

Кроме перечисленных, найден фрагментарный неопределимый остаток, несколько образцов с экскрементами насекомых и обломок лигнитизированной древесины с ходом насекомого (возможно, личинки жука или Siricoidea).

Хелицеровые:

пауки (Araneae): 1 образец с паутиной;

клещи (Acari): точно не определенный остаток.

Материал, собранный из смол бегичевской свиты, невелик прежде всего из-за редкости инклюзов, число которых составляет в Крестах и в Жданике в среднем всего около одного на 1 кг смолы. Это обстоятельство не дает возможности определить экологический спектр фауны, да и соотношение числа представителей различных отрядов точно установить невозможно; очевидно лишь, что преобладают Diptera (в первую очередь Chironomidae) и Hymenoptera (прежде всего Scelionidae). До сих пор в фауне различных местонахождений не установлено каких-либо общих видов; однако это легко может объясняться малым объемом коллекций и тем, что они еще не полностью обработаны. Связанные с водой насекомые (Chironomidae, Trichoptera), скорее всего, – реофилы, развивавшиеся в реке, выносившей смолы к месту их захоронения в дельте.

Рис. 7. Местонахождения позднемеловых насекомых и насекомых спорного альб-сеноманского возраста в Евразии

1 – сеноманские смолы Франции (Мен и Луара); 2 – Фюво; 3 – Саксония; 4 – перучские слои; 5 – Злив; 6 – Лоссин; 7 – Шаваршаван; 8 – Теректы-Сай; 9 – Гулкили; 10 – Сарысу; 11 – Кзыл-Джар; 12 – Большая Лайца; 13 – Большой Кас; 14 – Антибес; 15 – Кемь; 16 – Нижняя Агапа; 17 – Романиха; 18 – Янтардах; 19 – Исаевский и Соколовский; 20 – Кресты; 21 – Жданиха и Губина гора; 22 – Бедией; 23 – Тюнг; 24 – Тиммердях-Хая; 25 – Буреинский Цагаян; 26 – Верхне-Буреинская впадина; 27 – Архара; 28 – Курпикан; 29 – Облучье; 30 – Аркагала; 31 – Хета; 32 – Хасын; 33 – Шайбовеем; 34 – Неблизкий; 35 – Соболевка; 36 – Лесистая; 37 – Арзамасов; 38 – Угловой; 39 – Винский; 40 – Омицицани

Географическое размещение местонахождений показано на рис. 7.

Верхнебуреинская впадина (колл. ПИН № 2708). Верхнебуреинская впадина, низовья р. Ургал (Верхнебуреинский р-н Хабаровского края), скв. 22, интервал глубин 151,9–162,5 м и скв. 23 (интервал глубин на этикетке не указан); сборы В.С. Щербакова, 1966 г. Материал происходит из аргиллитов кынданской свиты. Общая характеристика разреза кынданской свиты дана В.С. Щербаковым (1967) и Л.И. Шарудо с соавторами (1973). По-видимому, отложения этой свиты имеют сложный генезис и представлены русловыми, пойменными, болотными, лагунными фациями и фациями небольших озер речной долины и дельты. Остатки насекомых, скорее всего, происходят из озерных отложений. Кроме насекомых, в отложениях кынданской свиты встречаются остатки моллюсков (в прибрежно-морских и лагунных фациях; Шарудо и др., 1973; сведений о систематической принадлежности этих моллюсков не приводится) и листовая флора (Кошман, 1973). Спорово-пыльцевые комплексы изучались Ж.П. Поповой и Е.Г. Брызгаловой (1969) и А.Ф. Хлоновой (1969, 1970а). Основой для определения возраста свиты служат палеоботанические данные. А.Ф. Хлонова считает его альбским, но допускает присутствие в разрезе свиты также нижнего сеномана; М.М. Кошман указывает на довольно значительное число покрытосеменных и общее сходство кынданской флоры с альбскими флорами Ленского бассейна. Альб-сеноманский возраст предполагался также Ю.Г. Морозовым (Шарудо и др., 1973). По мнению И.И. Шарудо с соавторами (1973), возрастной диапазон свиты гораздо шире и охватывает интервал с альба – сеномана по сантон включительно; однако это мнение недостаточно обоснованно.

К сожалению, материал из обеих скважин в коллекции смешан, поэтому мы вынуждены рассматривать их совместно. Обнаружены следующие насекомые:

таракановые: семейство *Poroblattinidae* (1 остаток *Blattula* sp.nov.; н/о);

жесткокрылые: брюшко ближе неопределимого жука;

ручейники: семейство Vitimotauliidae (2 остатка *Multimodus* sp. nov.; н/о);

двукрылые: фрагментарный остаток точнее не определенного очень мелкого двукрылого (поврежденные сегменты груди).

Кроме того, неопределимый фрагментарный остаток насекомого.

Приведенный перечень остатков показывает, что по крайней мере в некоторых горизонтах кынданской свиты остатки насекомых обычны. Ручейники рода *Multimodus* обычны также в фаунах *Ephemeropsis* – *Coptoclava* нигде более пока не обнаружены.

Неблизкий (колл. ПИН № 3322). Ключ Неблизкий, бассейн р. Самарги (Тернейский р-н Приморского края); сборы С.И. Неволиной, 1972 г. Материал происходит из черных туфоалевролитов так называемой "грубообломочной" или "молассовой" толщи. Возраст этой толщи не вполне ясен. В ее средней части вместе с насекомыми обнаружены остатки пелеципод, остракод, филлопод и бедная листовая флора плохой сохранности. По сообщению С.И. Неволиной, пелециподы, определявшиеся А.А. Якушиной, имеют апт-альбский облик, а среди остракод М.Н. Грамм предположительно определил роды ? *Cypridea*, ? *Clinocypris*, ? *Lycopterocypris* и ? *Ussuriocypris*, которые также указывают, скорее, на раннемеловой возраст толщи. К сожалению, все остатки плохой сохранности. С другой стороны, по составу листовой флоры (? *Cephalotaxopsis* sp., *Biota* sp., *Thuja* sp. cf. *cretaceae* (Heer) Newb., *Laurophyllum* sp., ? *Rhamnites* sp. cf. *comifolius* Holl.) С.И. Неволина склонна предполагать сеноманский или даже раннесенонский возраст толщи. Филлиподы из молассовой свиты не изучались.

Найдено 6 домиков личинок ручейников формального вида *Conchindusia distans* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976). Этот же очень своеобразный монотипический род известен из альба Южного Приморья (френцевская свита).

Хасын (колл. ПИН № 3001). Обнажения на р. Хасын у пос. Хасын-уголь (Магаданская обл.); сборы В.А. Самылиной, 1968 г. Материал происходит

из отложений хасынской свиты, охарактеризованной также остатками растений.

По-видимому, отложение осадков хасынской свиты происходило в течение довольно длительного времени. Т.Н. Байковская (1956) относила флору Хасына к альбу или сеноману. В.А. Самылина (1974) склонна считать ее альбской. По ее данным, флора Хасына сходна с флорой арманской свиты (арманская стратофлора) и с альбскими флорами Западной Канады и Аляски. К сходному заключению о возрасте свиты пришла Е.М. Воеводова (1964), изучавшая палинологию этих отложений. Она считает, что спорово-пыльцевой комплекс из нижней части хасынской свиты в общем сходен с апт-альбским комплексом буоркемюсской свиты Ленского бассейна, но верхние горизонты свиты, в которых обнаружено много пыльцы покрытосеменных, могут иметь сеноманский возраст. К сожалению, мы не располагаем точными данными о положении в разрезе хасынской свиты находок насекомых.

Найден остаток жука рода *Notocupes* Ponom. (Cupedidae), более точное определение которого из-за недостаточной сохранности затруднительно; наиболее вероятно, что он принадлежит к новому, неописанному виду.

Кроме того, С.И. Неволина сообщила нам о находке остатков насекомых В.И. Рыбалко в 1965 г. на ключе Каменном в бассейне р. Черемуховой в Приморском крае (материал не сохранился). Эти остатки были обнаружены в алевролитах, содержащих также остатки филлопод (*Palaeolynceus novojilovi* Kapel'ka, *Prolepidurus* sp.) и флору (различные хвойные). По мнению А.Н.Олейникова, филлоподы свидетельствуют о апт-альбском возрасте отложений; флора же, по данным С.И. Неволиной, имеет позднемеловой облик (предположительно, сеноманский) (Берсенев и др., 1969, стр. 304).

СЕВЕРНАЯ АМЕРИКА

Лабрадор

Редмонд (Redmond), в 10 милях к юго-юго-западу от пос. Шеффервилл, Лабрадор (рис. 8). Материал происходит из железистых аргиллитов верхней части свиты Редмонд, содержащих также остатки растений. Общие данные о разрезе свиты Редмонд в этом районе содержатся в работах Дж. Ашера (Usher, 1954), Р. Блеза (Blais, 1959) и Э. Дорфа (Dorf, 1959, 1967); листовая флора изучена Э. Дорфом. По составу листовой флоры возраст свиты Редмонд определяется, скорее, как сеноманский, а по палинологическим данным — как альбский (Dorf, 1967). Предполагается, что насекомоносные отложения накапливались в неглубоком озере; состав растений указывает на влажный теплоумеренный климат.

Обнаружены следующие насекомые:

таракановые: указаны ближе не определенные остатки (Blais, 1959; Dorf, 1967);

термиты: семейство Hodotermitidae (1 остаток *Cretatermes carpenteri* Em.; Emerson, 1967);

прямокрылые: семейство Phasmomimidae (1 остаток *Palaeopteron complexus* Rice; Rice, 1969; первоначально был отнесен к семейству Pteronarcidae отряда Plecoptera, но, судя по изображению, очень сходен с *Phasmomima* Shar. и несомненно относится к тому же семейству);

жесткокрылые (Пономаренко, 1969б): семейства Labradorocoleidae (1 остаток *Labradorocoleus carpenteri* Ponom.), Cupedidae (1 остаток представителя трибы Ommatini, возможно, *Omma* sp. или *Tetraphalerus* sp.). Кроме того, 6 фрагментарных остатков (изолированные надкрылья), в том числе 4 надкрылья с так называемой "схизой" и одно, очень напоминающее надкрылья современного рода *Peltodytes* (Haliplidae);

верблюдки: семейство Alloraphidiidae (1 остаток *Alloraphidia dorfi* Carp.; Carpenter, 1967);

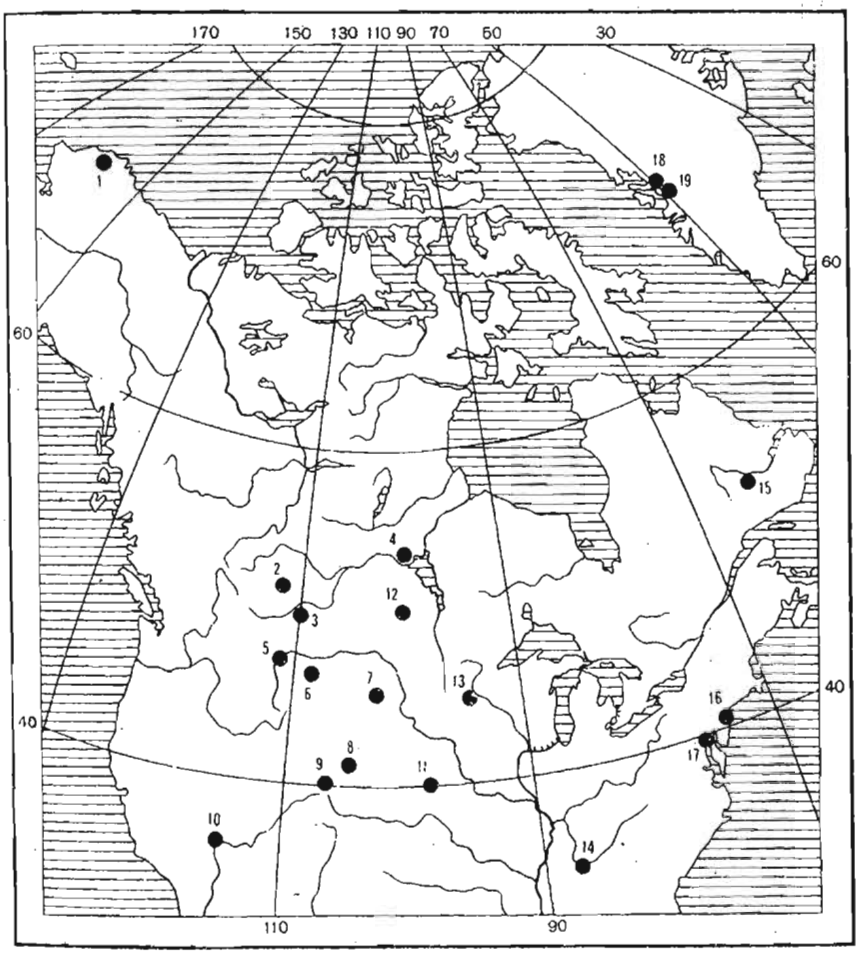


Рис. 8. Местонахождения меловых насекомых в Северной Америке
1 – залив Кук; 2 – Драмхеллер; 3 – Мецисин-Хат; 4 – Сидар-Лейк; 5 – Меридит; 6 – Уиллоу-Крик; 7 – Фокс-Хиллз; 8 – Кроу-Крик; 9 – Передовой хребет; 10 – Боулдер; 11 – Канзас; 12 – Ассинбойн; 13 – Нью-Ульм; 14 – Коффе-Блафф; 15 – Редмонд; 16 – Клифвуд; 17 – Потомак; 18 – Коме; 19 – Атанекердлук

сетчатокрылые: 1 остаток *Palaeoleon ferrogeneticus* Rice (Rice, 1969), первоначально отнесенного к семейству Myrmeleontidae, что явно неверно; несколько сходен с некоторыми Nymphitidae и с неописанными формами из юры Ферганы и Казахстана.

Водные насекомые представлены в Редмонде только жуками, точное определение которых из-за недостаточной сохранности невозможно. Тем не менее совершенно несомненно, что комплекс водных насекомых Редмонда не имеет аналогий среди других позднемезозойских фаун. Даже если габитуально сходная с *Peltodytes* форма действительно относится к Haliplidae и была водной, преобладают явно надкрылья со "схизой", т.е. с запирающим отростком на внутренней поверхности. Такие надкрылья присущи мезозойским водным Archostemata из так называемой "схизофороидной ветви" (Schizophoridae, Catiniidae) и очень немногим современным водным Adephaga (Hygrobiidae). Несомненные ископаемые представители Hygrobiidae неизвестны. Схизофороидные Archostemata широко распространены в триасе и юре, причем в поздней юре становятся менее многочисленными; раннемеловые представители этой группы, по-видимому, присутствуют в фауне *Ephemeropsis* – *Coptoclava*, но встречаются

исключительно редко. Находки надкрылий со "схизой" в Редмонде – наиболее поздние в палеонтологической летописи; тем замечательнее их обилие, придающее фауне Редмонда необычайно архаичный облик.

Экологические комплексы наземных насекомых выделить невозможно; присутствие в небольшом материале нескольких остатков тараканов и наличие термитов и сетчатокрылых заставляет предполагать теплоумеренные климатические условия, что подтверждается и данными по флоре.

Гренландия

На северном побережье полуострова Нугссуак в Западной Гренландии насекомые обнаружены в двух пунктах, где выходят отложения свиты Коме (Kome) – в Коме и Ивнангуите. В тех же и в ряде других обнажений свиты Коме в этом районе обнаружена богатая листовая флора, описанная еще О. Геером (Heer, 1874, 1882, 1883) и переизучавшаяся позднейшими авторами (Seward, 1925, 1926; Seward, Conway, 1935; Koch, 1964 и др.). Сводный список флоры Коме дан Б. Кохом в 1964 г. и Л.Ю. Буданцевым (Свешникова, Буданцев, 1969). О. Геер первоначально отнес флору Коме к концу раннего мела (апт). Эта флора отличается от других, более молодых меловых флор Западной Гренландии прежде всего редкостью покрытосеменных; однако эти покрытосеменные того же типа, что и в более молодой флоре свиты Атане, что позволило А. Сьюорду (Seward, 1926) отнести к сеноману – турону всю флороносную меловую толщу полуострова Нугссуак. Л.Ю. Буданцев (Свешникова, Буданцев, 1969), исходя из данных Сьюорда, считает вполне вероятным раннесеноманский возраст свиты Коме. Б. Кох (Koch, 1964) указывает, что в действительности покрытосеменные встречаются только в свитах Атане и Патут, и все их указания из свиты Коме основаны на недоразумении; на этом основании он считает флору Коме раннемеловой. Позднее редкие листья покрытосеменных были найдены в свите Коме К. Раунсгардом Педерсеном, который, тем не менее, относит ее к баррему – апту (Raunsgaard Pedersen, 1968).

Насекомые в отложениях свиты Коме встречаются редко и представлены только фрагментарными остатками жуков; они распределяются по местонахождениям следующим образом:

Ивнангуит (Ivnanguit): неопределимое надкрылье, описанное под названием *Elytrulum multipunctatum* Heer (Heer, 1883).

Коме (Kome): неопределимое надкрылье ("*Curculionites*" *angusticollis* Heer) и почти полный остаток жука (*Archiorhynchus angusticollis* Heer) (Heer, 1874). Оба они были описаны как представители Curculionoidea, но для "*Curculionites*" это далеко не доказано. Что касается *Archiorhynchus*, то, судя по рисунку О.Геера, это, скорее всего, действительно представитель Curculionoidea, точнее определить его систематическое положение невозможно. Габитуально он несколько сходен с некоторыми современными родами Attelabidae, например, с *Euops* и в меньшей степени – с *Attelabus*, *Pterocolus*, *Camarotus* и др.

Для каких-либо экологических или стратиграфических выводов скудный материал по насекомым из свиты Коме непригоден.

Глава 3

ВЕРХНИЙ МЕЛ

ЕВРОПА

Западная Европа

Ископаемые смолы с остатками насекомых недавно открыты на западе Франции (департаменты Мен и Луара) (Kühne et al., 1973; Schlüter, 1975). Смолы обнаружены в четырех пунктах: в Фура (Fourás) на атлантическом побережье в глинистой толще с окатанными обломками обугленной древесины, в Дюртале (Durtal) на р. Луаре в береговых обнажениях, в Рошфоре (Rochefort) и Ангулеме (Angoulême). Считается, что по крайней мере смолы из этих пунктов одновозрастны и относятся к нижнему сеноману, так как в Фура и Рошфоре глинистая толща со смолами перекрыта сеноманскими известняками с *Ichthyosarcolithes triangularis* Desm. и *Praealveolina tenuis* Reichel. Замечательно, что инклюзы встречаются в большом количестве. Так, в Фура общий материал по смолам составлял всего 20 г, в Дюртале – 200 и в Рошфоре – 1500. Можно думать, что содержание инклюзов в этих смолах сравнимо с таковым в ретинитах Верхнего Агджакенда. К сожалению, точные количественные данные имеются только о Дюртале, где найдено четыре остатка. Общее число остатков составляет свыше 80.

Содержание смол во вмещающей породе невелико. Судя по присланному Т. Шлютером образцу смолы, внешне она напоминает смолы из Верхнего Агджакенда. Большинство кусков также с помутнениями, что сильно затрудняет поиски и изучение инклюзов. Однако смолы из Франции обладают необычной особенностью: при контакте с воздухом они быстро окисляются и разрушаются в течение нескольких дней. Другой своеобразной особенностью этих смол является то, что инклюзы в них частично или полностью пиритизированы и то, что размеры инклюзов необычайно крупные: Т. Шлютер пишет (Schlüter, 1975, S.154), что "многие насекомые имеют величину более 2 см, отдельно сохранившиеся конечности достигают такой же длины".

Поскольку местонахождения большинства остатков в литературе не указаны, мы приводим сводный список членистоногих.

Насекомые:

термиты: семейство ?Mastotermitidae (1 остаток: Schlüter, 1975);

?прямокрылые: указана находка прямокрылого или палочника (Schlüter, 1975);

жесткокрылые: 1 остаток, предположительно отнесенный к группе Staphyliniformia (Schlüter, 1975)

сетчатокрылые: 2 точно не определенных остатка (Schlüter, 1975); один из них предположительно отнесен Т. Шлютером к Chrysopidae, что очень сомнительно;

двукрылые: семейство Ceratopogonidae (2 остатка; Schlüter, 1975) и остаток, отнесенный Т.Шлютером к Phoroidea (судя по фотографии, не исключена его принадлежность к Asilomorpha или к Platypezoidea);

чешуекрылые: семейство Micropterygidae (1 образец из Дюрталя с чешуйками, очень сходными с таковыми современного *Micropteryx*: Kühne et al., 1973; Schlüter, 1974, 1975);

перепончатокрылые: семейства Scelionidae (Schlüter, 1975, Fig. 4), несколько остатков, один из них изображен Т.Шлютером, и Dryinidae (Schlüter,

Kühne, 1975), 1 остаток, изображенный в цитированной статье как принадлежащий представителю Orussidae.

Хелицеровые: указаны пауки и клещи без более точного определения (Schlüter, 1975). Остальной материал, по-видимому, точно не определен из-за трудностей изучения инклюзов и фрагментарности многих из них.

Оценить общий характер фауны пока затруднительно. Очевидно, тафономически она резко отличается от других фаун меловых смол хотя бы из-за наличия крупных насекомых (в других смолах размеры инклюзов обычно не превышают 3 мм). Обращает на себя внимание наличие такой, по-видимому, теплолюбивой группы, как Mastotermitidae.

Кроме того, имеется сообщение С.Скаддера (Scudder, 1890) о находке предполагаемых остатков насекомых в лигнитоносных отложениях кампана в Фюво (Fuveau) к северо-востоку от Марселя (департамент Воклюз, Франция). Указывается, что в этих отложениях присутствуют образования, сходные с описанными из маастрихта США яйцекладками *Corydalites fecundum* Scudd. (? Megaloptera). Описаний или изображений "кладок яиц" из Фюво в литературе нет; специально они не изучались. Поэтому неясно, являются ли они действительно кладками яиц насекомых.

Географическое размещение местонахождений показано на рис. 7.

Центральная Европа

Сеноман: перучские слои. В ряде пунктов в северо-западной Чехии остатки насекомых найдены в так называемых перучских (Peruč) слоях, содержащих также богатую листовую флору. Перучские слои залегают в основании меловой толщи этого района на палеозойских породах и выше по разрезу переходят в фаунистически охарактеризованные отложения верхнего сеномана. Старые сведения о находках в этой верхней толще раннесеноманских моллюсков (Zahalka, 1915) не подтвердились. Ранее перучские слои считались чисто континентальными; однако в настоящее время в них установлено наличие перехода от континентальных фаций к морским, содержащим остатки гистрихосфер, динофлагеллят и фораминифер (Pacltová, 1965). Возраст перучских слоев считается раннесеноманским. По листовой флоре этих отложений существует обширная литература (Velenovsky, 1882-1883, 1884, 1885, 1887, 1888; Frič, Bayer, 1900; Bayer, 1920; Velenovsky, Vinclař, 1926, 1931; Pacltová, 1961; Knobloch, 1971); в последнее время появились также палинологические исследования (Pacltová, 1971, 1973).

Насекомые в перучских отложениях, по-видимому, встречаются довольно часто; А.Г. Пономаренко, ознакомившийся с коллекцией кафедры палеонтологии Карлова университета в Праге, сообщил нам, что в ней хранится значительное число остатков, но все они фрагментарны и в большинстве случаев представляют собой изолированные надкрылья жуков. Остатки обнаружены в ряде местонахождений (Будин, Велка Хухле, Винаржице, Вишержовице, Годковице, Коунице, Лидице, Липенец и др.). Из-за фрагментарности материала и почти полного отсутствия сколько-нибудь точных данных по их систематической принадлежности мы сочли возможным не приводить списка находок по отдельным местонахождениям, ограничившись общим перечнем. По-видимому, наиболее полные остатки встречаются в местонахождении Коунице; однако описаний и изображений большинства найденных в Коунице форм в литературе нет. Критический обзор насекомых из перучских слоев был дан в сводках А. Гандлирша (Handlirsch, 1906-1908, 1937), из которых в основном заимствованы приводимые ниже сведения:

?стрекозы: указание на находку личинки стрекозы "*Proaeschna*" (nom. nud.) (Frič, 1905) в Коунице; изображений или описаний остатка в литературе нет.

?таракановые: остаток, предположительно отнесенный А.Гандлиршем (Handlirsch, 1937, S. 166) к этому отряду;

жесткокрылые: ряд фрагментарных остатков (в основном изолированных надрылий) из многих местонахождений. Их систематическая принадлежность со-

вершенно неясна, в том числе и для многочисленных форм, получивших названия: *Blaptoides dubius* Frič, *Brachynites truncatus* Frič, *Chrysomelites simplex* Frič, *Feronites velenovskyi* Frič, *Otiorhynchites constans* Frič, *Pimeliodes parvus* Frič, *Silphites priseus* Frič, *Venelovskya inornata* Frič (Frič, 1869a, 1882, 1884, 1889, 1901); принадлежность к этому отряду *Lamiites simillimus* Frič вообще сомнительна (Handlirsch, 1906b);

ручейники: домик личинки формального вида *Terrindusia micacea* (Frič)(Frič, 1869; Вялов, Сукачева, 1976); объект, описанный как *Phryganea arenifera* Frič (Frič, 1910), вероятно, не является домиком ручейника;

?чешуекрылые: мины на листьях различных растений, в том числе мина, описанная под названием "*Tinea*" *araliae* Frič (Frič, 1882); возможно, они действительно принадлежат каким-то чешуекрылым, например Eriocranoidea. Другие мины не получили названий (Frič, 1900, 1905). М.Геринг (Hering, 1951) сомневался в существовании меловых мин, считая, что они слишком неясны и могут быть следами потребителей листового опада, а не настоящих минералов. Однако имеющийся сейчас материал из турона Казахстана (см.стр.79) не оставляет сомнений в существовании минирующих насекомых в позднем мелу;

двукрылые: указаны "куколки комаров" *Eoculex priscus* Frič (nom.nud.) из Коунице без описаний и изображений (Frič, 1905); действительное систематическое положение неясно. Возможно, представителю двукрылых принадлежит остаток, упомянутый А.Гандлиршем (Handlirsch, 1937, S.166) как "?Diptera brachycera".

Систематическая принадлежность остатков, приведенных А.Фричем (Frič, 1905) как *Rambouskia* (nom. nud.) и "подуроподобное существо", совершенно неясна (Handlirsch, 1906b). Неизвестно также, каким насекомым принадлежат галлы "*Gomphus*" *serialis* Frič, "*Nematus*" *cretaceus* Frič, "*N.*" *lateralis* Frič, *Puccinites cretaceus* Vel., *Variolina segmentata* Frič (Frič, 1882, 1901; Valenovsky, 1889) и погрыз, первоначально приписанный муравью рода *Atta* ("*A.*" *praecursor* Frič; Frič, 1901), что явно ошибочно. Что касается других остатков и следов деятельности животных из перучских слоев, которые А.Фрич считал принадлежащими различным насекомым, то их отнесение к этому классу в высшей степени проблематично (Handlirsch, 1906b, 1937). Весь материал из перучских слоев нуждается в ревизии.

Указывался также миноподобный след на листе *Credneria* из сеномана Моравии (Стары Малетин), но существует мнение, что он является отпечатком корня другого растения (Abel, 1935; Kinzelbach, 1970a). Из сеномана Саксонии (юг ГДР) известны ходы насекомых в древесине (Geinitz, 1839).

Нижний сенон: Злив (Zliv). Карьер в 2 км северо-восточнее с.Злив в окрестностях Чешских Будейовиц, Южная Чехия (ЧССР). Материал происходит из отложений так называемой группы Кликов (Klikov), относимых к нижнему сенону. Характеристика разреза и найденных в нем органических остатков (флора, филлоподы, насекомые) дана В.Гоушей и З.Шпинаром (Houša, Špinar, 1962); имеются работы по листовой флоре (Nemejc, 1956) и спорово-пыльцевым комплексам (Pacltová, 1961) из отложений группы Кликов.

Найдены остатки следующих насекомых:

жесткокрылые: многочисленные изолированные надкрылья (н/о) (Houša, Špinar, 1962);

ручейники: домики личинок из подотряда Integripalpia (н/о) (Houša and Špinar, 1962).

Балканский полуостров

Лоссин (Losinj). Остров Лоссин в Далмации (сев. Югославия). А.Гандлирш (Handlirsch, 1937) указывает на находку насекомых в верхнемеловых "рыбных сланцах" Лоссина, ссылаясь на данные Зеле (Söhle, 1900). Точной цитаты работы Зеле он не приводит, и нам не удалось установить, где она была опубликована. Вероятно, остатки насекомых происходят из тех же от-

ложений, что и описанные с Лоссина позднемеловые рыбы (Heckel, 1850, 1856) и ящерицы Varanidae (Kornhuber, 1873).

Возраст "рыбных сланцев" Далмации в настоящее время считается туронским (Bardack, Radovčić, 1973).

По сообщению А.Гандлирша, из Лоссины были указаны без описаний следующие насекомые:

поденки: 1 остаток (н/о);

стрекозы: 1 остаток (н/о).

Северная Европа

Мыс Старостина (Kapp Starostin, в литературе встречается также искаженное написание Staratschin). Мыс Старостина на севере Земли Норденшельда (южный берег Ис-фьорда у выхода в Гренландское море), западное побережье о-ва Западный Шпицберген. Материал происходит из отложений "нижнего флороносного горизонта" (Nathorst, 1910; Schweitzer, 1974) - пачки глин и песчаников, залегающей на слое конгломератов в основании мощной (около 150 м), преимущественно песчаниковой толщи, выделяемой под названием баренцбургских (Лившиц, 1973) или адвентфьордских слоев (Adventfjorden Schichten: Vonderbank, 1970). Толща в целом имеет прибрежно-морской генезис, флороносная пачка сформировалась, по-видимому, в дельтовой обстановке. Первоначально О.Геер (Heer, 1870) описал флору и насекомых с мыса Старостина как миоценовых. Позднее на основании изучения двустворчатых моллюсков баренцбургская толща была отнесена к палеоцену (Rávn, 1922). Исследования микрофауны и переисследование моллюсков и флоры привели к понижению ее стратиграфического положения до нижнего дания (Rosenkrantz, 1942; Vonderbank, 1970; Schweitzer, 1974). В работе В.Ю. Лившица (1973) баренцбургские слои по-прежнему трактуются как палеоценовые. Остатки морской фауны происходят из песчаников, залегающих на флороносной пачке. Флора с мыса Старостина описана в ряде работ (Heer, 1870; Nathorst, 1910; Schweitzer, 1974), в статье Швейцера предпринята также попытка реконструкции экологической обстановки на суше.

Остатки насекомых во флороносной пачке, по-видимому, не очень редки, но, как правило, фрагментарны. Они были описаны О.Геером (Heer, 1870) и впоследствии не переизучались. Материал нуждается в ревизии. Указаны представители следующих групп:

?такараковые: почти целое насекомое, описанное под названием *"Blatta" hyperborea* Heer; по очень схематичному рисунку и описанию невозможно даже понять, относится ли оно к таракановым; не исключено, что это жук;

жесткокрылые: семейства ?Elateridae (фрагмент переднеспинки: Heer, 1870, Taf. XVI, Fig. 4; предположительно приписана О.Геером *"Elater" ehrenswaerdi* Heer, но сам этот вид описан по надкрылью, принадлежность которого представителю Elateridae возможна, но не доказана), ? Bupestidae (надкрылье, описанное как *"Elater" holmgreni* Heer), ? Curculionidae (голова жука, описанная как *Curculionites costulatus* Heer; отдельно лежащее надкрылье, которое О.Геер приписывал тому же экземпляру, может принадлежать другому жуку), а также ряд видов неясного систематического положения (*"Carabites" hyperboreus* Heer, *"C." nitens* Heer, *"Laccophilus" parvulus* Heer, *"Silpha" deplanata* Heer, *"Hydrobius" nauckhoffi* Heer, *"Elater" ehrenswaerdi* Heer, *"Donacia" parvula* Heer, *"Chrysomelites" lindhageni* Heer, *"Curculionites" taxodii* Heer, *"C." nitidulus* Heer, *Elytridium undecimstriatum* Heer, *E. rugulosum* Heer, *E. scabriusculum* Heer, *E. deplanatum* Heer, описанные по изолированным надкрыльям; *"Curculionites" thoracicus* Heer, описанный по переднеспинке со щитком; *"Chrysomelites" thulensis* Heer и *"Pythonidium" metallicum* Heer, описанные по более полным, но все же точно неопределимым остаткам). Следует учесть, что остатки, отнесенные О.Геером к одному и тому же виду, могут быть не конспецифичны: помимо *"Elater" ehrenswaerdi* и *Curculionites costulatus*, это относится к *"Carabites" nitens* и *"Chry-*

somelites" thulensis, каждый из которых представлен двумя экземплярами. Брюшко, приписанное Геером "*Chrysomelites*" *lindhageni*, явно принадлежит другому насекомому. Остаток, описанный как "*Donacia*" *smittiana* Heer, является, по-видимому, растительным (Goecke, 1943).

перепончатокрылые: крыло неясной систематической принадлежности, описанное как *Hymenopterites deperditus* Heer.

Кроме того, фрагмент брюшка, описанный как "*Myrmicium*" *boreale* Heer; его принадлежность муравью или вообще перепончатокрылому недоказуема: с таким же основанием его можно приписать, например, двукрылому.

* * *

Известные пока в Европе находки позднемеловых насекомых немногочисленны, фрагментарны и недостаточно охарактеризованы[1]. Они не позволяют ни представить себе общий облик европейской энтомофауны этого времени, ни оценить ее экологические особенности. Определенное значение имеют находки повреждений на листьях сеноманских покрытосеменных из Чехословакии, говорящие о том, что уже в раннем кайнофите на покрытосеменных обитали разнообразные насекомые, в том числе специализированные минеры и галлообразователи.

АЗИЯ

В настоящее время в Азии известен целый ряд местонахождений позднемеловых насекомых (рис. 7); как и для раннего мела, наиболее важные и обширные материалы получены именно из этой части света. Они служат пока (наряду с материалами из североамериканских верхнемеловых местонахождений) самым надежным источником сведений о позднемеловых энтомофаунах.

Закавказье

Шаваршаван (колл. ПИН № 3518). Село Шаваршаван (бывш. Котигех, в литературе также встречается тюркизированное название Коткенд), Ноемберянский р-н Армянской ССР; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1974 г. Материал происходит из ископаемых смол, относящихся к группе ретинитов (С.С. Савкевич, личное сообщение); в литературе их обычно неправильно называют "копалами". Смолы залегают в песчанистых глинах с редкими фрагментами обугленной древесины и раковинами моллюсков, впервые описанных Г.В. Богачевым (1937). Исходя из предварительных определений плохо сохранившихся моллюсков из смолоносной толщи, Г.В. Богачев отнес эти отложения к мелу и предположительно сопоставил их со смолоносной толщей Верхнего Агджакенда в Азербайджане. Название "копалоносная свита", впоследствии часто применявшееся для этой последней толщи, Г.В. Богачев впервые предложил именно для шаваршаванских отложений. Позднее мнение о одновозрастности смолоносных толщ Ноемберянского и Шаумяновского районов высказал В.П. Ренгартен (1959), отнесший их к баррему - апту. В 1974 г. экспедицией ПИН и О.Б. Алиевым в Шаваршаване были собраны многочисленные остатки пелеципод, гастропод и немногочисленные аммониты. Их изучение показало, что смолоносная толща Шаваршавана моложе агджакендской и относится к коньякскому ярусу (Алиев, 1977).

Смолы из Шаваршавана, по предварительным данным С.С. Савкевича, не идентичны по составу смолам из Верхнего Агджакенда, но точное их опреде-

---

[1] В настоящее время показано (Srivastava, 1975), что к позднему мелу (маастрихт) относится также небольшая фауна насекомых из межбазальтовых отложений о-ва Малл (Шотландия). Эта фауна, имеющая совершенно палеогеновый облик, считалась ранее эоценовой (см. стр. 111).

ление затруднено тем, что весь имеющийся материал сильно окислен. Смолы встречаются как в виде бесформенных кусков (до 200-250 г), так и в виде небольших плоских и цилиндрических натеков. Окраска смол красноватая или коричневатая, довольно темная; из-за темной окраски они малопрозрачны. Окисленная корка тонкая, сероватая. Смолы распределены в глинистой толще неравномерно, образуя небольшие скопления в виде карманов, по-видимому, не связанные со скоплениями древесины.

Инклюзы в смолах из Шаваршавана довольно редки, но не исключено, что часть их осталась необнаруженной при просмотре материала из-за малой прозрачности образцов. Пока просмотрена лишь часть собранного экспедицией ПИН материала. Найдены следующие наземные членистоногие.

Насекомые:

сеноеды: точнее не определенный остаток; н/о;

двукрылые: семейство Chironomidae (7 остатков; н/о).

Хелицеровые:

пауки: остаток ближе не определенного представителя подотряда Araneomorphae.

Оценить общий характер фауны Шаваршавана пока невозможно.

Казахстан

Сеноман

Теректы-сай. Сухое русло Теректы-сай, левый приток Эмбы в 14 км к северу от ст. Эмба, сборы В.А. Вахрамеева, 1946 г. Материал происходит из серых глин, содержащих также остатки растений, в том числе многочисленных покрытосеменных. Флора Теректы-сая описана В.А. Вахрамеевым (1952), отнесшим ее к сеноману.

Найден остаток сетчатокрылого из семейства Psychopsidae (*Embaneura vachrameevi* G.Zal.) (Залесский, 1953).

Турон

Гулкили (колл. ПИН № 3314). Урочище Канказган в 2 км от горы Гулкили, 90 км к северу от ст. Джусалы (Кзыл-Ординская область); сборы П.В.Шилина, 1968 г. Материал происходит из алевролитов жиркиндекской свиты (турон).

Найден остаток сетчатокрылого из семейства Prohemerobiidae (н/о).

Кзыл-Джар (Кзыл-Жар) (колл. ПИН № 2041, 2284, 2383, 2783, 3289). Сопка Кзыл-Джар у колодца Кзыл-Джар, северо-западные отроги хребта Каратау (Чиилийский район Кзыл-Ординской области); сборы С.К. Самсонова, 1961 и 1963 гг. и экспедиций ПИН АН СССР, 1964, 1967, 1971 гг. Материал происходит из глин, залегающих на толще красных и сероватых песчаников и содержащих также листовую флору и редкие фрагментарные остатки рыб и ракообразных. Флора описана С.К. Самсоновым (1964, 1966); в монографии 1966 г. С.К. Самсонов приводит геологический разрез местонахождения. Глины Кзыл-Джара он сопоставляет с нижней частью (турон) белеутинской свиты Чу-Сарысуйской депрессии. Отложения имеют лагунный генезис. Остатки насекомых встречаются редко, в основном в слое 12 (по С.К. Самсонову, 1966), реже в слое 10.

Найдены остатки следующих насекомых:

поденки: около десятка недостаточно сохранившихся остатков личинок, принадлежащих двум различным видам (один из них известен по единственному экземпляру); н/о. Личинки явно отличны от всех других известных меловых поденок, но их систематическая принадлежность точно не установлена;

стрекозы: два вымерших семейства (н/о); одно из них принадлежит к надсемейству Coenagrionoidea (остаток личинки; н/о) и известно только из Кзыл-Джара; второе принадлежит к Aeshnoidea (остаток имаго; н/о) и представ-

лено также в Кеми (см. стр. 80). Кроме того, остаток ближе не определенной личинки (Anisozygoptera и около 20 остатков личинок ближе не определенных Aeshnoidea). Остатки личинок в основном поврежденные, довольно плохой сохранности;

таракановые: семейства Poroblattinidae (24 остатка, принадлежащих по меньшей мере 3–4 видам рода *Blattula* Handl.; н/о), Polyphagidae (12 остатков, принадлежащих 1–2 видам; н/о), Blattellidae (17 остатков, принадлежащих нескольким видам по меньшей мере трех различных родов; н/о), Blattidae (один остаток; н/о); кроме того, около 80 точно не определенных остатков, в том числе оотека;

богомоловые: семейство Chaeteessidae (3 остатка; н/о);

прямокрылые (Шаров, 1968): семейства Gryllidae (1 остаток *Proecanthus anatolicus* Shar. и 2 ближе не определенных остатка), Locustopseidae (8 остатков *Zeunerella arborea* Shar.); кроме того, 14 фрагментарных ближе неопределимых остатков;

палочники (Шаров, 1968): семейство Cretophasmatidae (2 остатка *Cretophasma raggei* Shar.);

равнокрылые: семейства Cicadidae (1 остаток; н/о): Bituritidae (1 остаток; н/о), Cicadellidae (8 остатков; н/о), Eurymelidae (2 остатка; н/о), ? Membracidae (4 остатка; н/о; не исключена принадлежность к Cicadellidae), Procercopidae (недостаточно сохранившийся остаток; н/о), Cercopidae (14 остатков; н/о; возможно, принадлежат нескольким видам), Fulgoridae (2 остатка; н/о), Cixiidae (4 остатка и по меньшей мере 2 вида; н/о); Flatidae (1 остаток; н/о), Delphacidae (1 остаток; н/о); Dictyopharidae (остаток нимфы или брахиптерного имаго; н/о), ? Eurybrachidae (неполный остаток; н/о; не исключена принадлежность к Cixiidae). Кроме того, один остаток ближе не определенного червеца, одна нимфа неясного систематического положения из подотряда Sternorrhyncha и четыре фрагментарных остатка Dictyopharidae или Fulgoridae;

полужесткокрылые: семейства Mesotrephidae (3 остатка *Mesotrephes striatus* Y. Pop., Попов, 1971), Tingitidae (5 остатков, принадлежащих одному виду подсемейства Cantacaderinae; н/о), ? Largidae (1 остаток; н/о), Pentatomidae s.lato. (2 фрагментарных остатка; н/о); кроме того, остаток ближе не определенной личинки и несколько неопределимых фрагментов;

жесткокрылые (Пономаренко, 1969а, 1973, 1977): семейство Cupedidae (3 остатка *Tetraphalerus* sp. nov., н/о, и 2 остатка *Notocupes caducus* Ponom.), Dytiscidae (1 остаток *Cretodytes latipes* Ponom.), Gyrinidae (2 остатка *Cretotortor zherichini* Ponom.), Carabidae (1 остаток "*Carabites*" *creta* Ponom. и остаток ближе не определенного представителя Harpalinae), Hydrophilidae (1 остаток; н/о), Scarabaeidae (11 остатков, принадлежащих нескольким видам, н/о), ? Passalidae (1 остаток; н/о; не исключена принадлежность к Trogidae или Lucanidae), Elateridae (остаток представителя Protagrypninae, 3 остатка различных Agrypninae и 4 изолированных надкрылья; н/о), ? Throscidae (1 остаток; н/о), Buprestidae (15 остатков, принадлежащих нескольким видам; н/о), ? Melyridae (3 остатка; н/о; не исключена принадлежность к Acanthocnemidae), ? Peltidae (2 остатка; н/о), ?Cucujidae (1 остаток; н/о), ? Attelabidae (1 остаток; н/о), Curculionidae (около 40 остатков, в основном изолированных надкрылий; несколько видов по меньшей мере трех родов; н/о); кроме того, около 200 точно не определенных остатков, в том числе 1 остаток Heteromera и 2 личинки неясного систематического положения;

верблюдки: семейство Inocelliidae (1 остаток; н/о),

сетчатокрылые: семейство Nymphitidae (1 остаток; н/о), ? Ascalaphidae (фрагментарный остаток, н/о), Psychopsidae (1 остаток; н/о); кроме того, неопределимые фрагментарные остатки;

скорпионницы: плохо сохранившийся остаток;

ручейники: семейство Philopotamidae (7 остатков имаго нескольких видов; н/о) и 2 домика личинок формальных видов *Terrindusia marginata* Vial. et Suk. и *T. minuta* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976);

?бабочки: многочисленные мины на листьях различных покрытосеменных, в основном платанов; возможно, принадлежат представителям Eriocraniidae;

перепончатокрылые (Расницын, 1976): семейства Masaridae(по одному остатку *Curiosivespa curiosa* A. Rasn. и *C. magna* A. Rasn., первоначально отнесенных к семейству Vespidae), Formicidae (по одному остатку *Petropone petiolata* Dlussky, *Cretopone magna* Dlussky, *Archaeopone kzylzharica* Dlussky, *Dolichomyrma longiceps* Dlussky и ? *D. platipes* Dlussky); кроме того, 2 плохо сохранившихся остатка представителей Vespomorpha.

Помимо перечисленных, имеются несколько фрагментарных остатков насекомых неясного систематического положения. Указание А.Г. Шарова (1968) на присутствие термитов, по-видимому, ошибочно.

Остатки насекомых в Кзыл-Джаре редки и собраны в значительном количестве только благодаря продолжительным многократным сборам. Водные насекомые немногочисленны и, скорее всего, транспортированы к месту захоронения; вероятно, это обитатели впадавших в кзылджарскую лагуну рек. Едва ли лагуна опреснялась настолько, чтобы эти насекомые могли жить непосредственно в ней, как предполагал С.К. Самсонов (1966, стр. 63). Отдельные виды насекомых из различных отрядов действительно способны развиваться в эстуариях и опресненных заливах; однако богатых комплексов насекомых в подобных местообитаниях не существует, тогда как в Кзыл-Джаре найдены личинки не менее чем двух видов поденок, трех видов стрекоз и двух видов ручейников. Существование такого комплекса в условиях даже сильно опресненной лагуны представляется очень маловероятным. Что касается находок имаго водных насекомых, то они легко объясняются гибелью при случайных залетах в лагуну.

Среди наземных насекомых преобладают жуки (около 55% всех находок наземных насекомых), представленные преимущественно изолированными надкрыльями и другими фрагментами. Часто обломки жуков образуют скопления, состоящие из частей многих особей различных видов. Наиболее обычны Curculionidae, несколько реже встречаются Buprestidae и Scarabaeidae; четвертое место по числу остатков среди жуков занимают Elateridae, остальные семейства представлены, по-видимому, немногими экземплярами.

Второй по числу остатков (25%) отряд наземных насекомых - таракановые (Blattodea), среди которых доминируют Poroblattinidae в меньшем числе представлены Blattellidae и Polyphagidae. Третий по числу остатков отряд (9%) - равнокрылые (преобладают Cercopidae, субдоминирующее положение занимают Cicadellidae); четвертый (5%) - прямокрылые (преобладают Locustopseidae). Остальные отряды представлены единичными находками. Необычно полное отсутствие двукрылых, явно вызванное тафономическими причинами. Вообще в тафономическом отношении фауна Кзыл-Джара явно необычна. Судя по обилию фрагментов насекомых с плотными покровами и сравнительно небольшому числу остатков хорошо летающих форм, в захоронение попадали в основном транспортированные рекой остатки и значительно реже - залетавшие в лагуну насекомые.

По-видимому, в Кзыл-Джаре еще сохраняется характерное для мезозоя Индо-Европейской области обилие ксилобионтов (Cupedidae, Elateridae, Throscidae, Buprestidae, Peltidae, Cucujidae, Passalidae, по-видимому, хотя бы некоторые Scarabaeidae и Curculionidae); при этом в их составе отмечаются некоторые изменения (во всяком случае по сравнению с мальмом). Так, уменьшается число Cupedidae и Elateridae, причем состав последних сильно меняется, значительно растет число Buprestidae и Scarbaeidae, появляются Curculionidae. Отсутствие Siricoidea может объясняться как историческими изменениями фауны, так и тафономическими причинами. Среди фитофагов, по-видимому, обильны формы, связанные с покрытосеменными. К их числу могут быть отнесены Tingitidae (самые многочисленные клопы Кзыл-Джара) и по крайней мере многие, если не все, Curculionidae. Наиболее убедительным свидетельством интенсивного использования насекомыми (причем весьма специализированными) цветковых растений является значительное число мин на листьях различных покрытосеменных.

Некоторые группы кзыл-джарских насекомых (Mantodea, Phasmatodea) весьма теплолюбивы. Судя по характеру флоры и энтомофауны, климат был жарким (но не тропическим); отсутствие явно ксерофильных элементов связано, вероятно, с тем, что почти весь материал происходит с достаточно обводненных участков вблизи лагуны и в долине реки. Литологические данные показывают, что в целом климат Южного Казахстана в туроне был довольно сухим (Самсонов, 1966).

Сенон

Талдысай (Сарысу) (колл. ПИН № 3306). Урочище Талдысай на правобережье р.Сарысу (Кзыл-Ординская обл.); сборы П.В. Шилина, 1965 г. Те же отложения содержат богатую листовую флору (Шилин, 1971, 1974) и остатки рыб (Хисарова, 1972, 1974). Возраст их определяется в интервале поздний коньяк - ранний кампан.

Сборы насекомых из Талдысая пока невелики по объему. В них представлены следующие группы:

таракановые: семейства Poroblattinidae (2 остатка двух видов Blattula, один из которых, возможно, идентичен с найденным в Кзыл-Джаре; н/о), Polyphagidae (1 остаток; н/о) и Blattellidae (3 остатка; н/о);

равнокрылые: семейство Eurymelidae (1 остаток; н/о) и нимфа ближе не определенного представителя Cicadelloidea.

Западная Сибирь

Сеноман

Кемь (колл. ПИН № 846). Р.Кемь в Чулымо-Енисейской впадине (Енисейский р-н Красноярского края); сборы И.В. Лебедева, 1951 г. Насекомые найдены в двух пунктах: на правом берегу Кеми в 5 км выше места впадения в нее р. Большая Белая и в 4 км выше пос. Холовский. Материал происходит из отложений нижней части симоновской свиты, содержащей также листовую флору. Возраст свиты по флоре и стратиграфическому положению оценивается в пределах сеномана - турона (Булынникова, Трушкова, 1967); нижняя часть свиты, по-видимому, относится к сеноману. Сеноман-туронский облик имеет и характерный для симоновской свиты спорово-пыльцевой комплекс ("чулымский"). Существует обширная литература по стратиграфии (Боголепов, 1961; Булынникова и Трандафилова, 1972; Киприянова, 1972 и др.), листовой флоре (Ананьев, 1948; Лебедев, 1954, 1962 и др.), древесинам (Баранов, Николаева, 1956; Нащокин, 1962), и особенно по спорово-пыльцевым комплексам (Ковалева, 1956; Хлонова, 1960, 1970б; Мчедлишвили, 1961; Маркова, 1962; Нащокин, Кондратьев, 1962 и др.) из симоновской свиты; известна также находка остатков пситтакозавра (Рождественский, 1960).

Насекомые распределяются по местонахождениям следующим образом.

Р. Большая Белая:

таракановые: остаток представителя Polyphagoidea, относящегося, по-видимому, к особому вымершему семейству (н/о);

сетчатокрылые: семейство Psychopsidae (1 остаток *Grammopsychops lebedevi* O. Mart.; Мартынова, 1954).

Холовский:

стрекозы: остаток представителя вымершего семейства (н/о), близкого к Aeshnidae и найденного также в Кзыл-Джаре (см. стр. 78).

Турон

Большой Кас (колл. ПИН № 1157). Р.Большой Кас в Чулымо-Енисейской впадине (Енисейский р-н Красноярского края); сборы И.В. Лебедева, 1951 г. Материал происходит из отложений верхней подсвиты симоновской свиты (ранее выделялись в касскую свиту); основная литература, касающаяся симоновской свиты, указана выше, при характеристике местонахождений на р. Кемь.

Найдены остатки следующих насекомых:

жесткокрылые: изолированное надкрылье ближе не определенного жука;

перепончатокрылые: семейство Mutillidae (1 остаток *Cretavus sibiricus* Shar.; Шаров, 1957). Первоначально этот вид был описан как представитель особого семейства, но переизучение типа показало его принадлежность к Mutillidae (Расницын, 1975).

Маастрихт и маастрихт-даний

Антибес (колл. ПИН № 1004). Карьер у разъезда Антибес на р. Антибес (Кемеровская обл.); сборы И.В. Лебедева, 1954 г. Материал происходит из отложений сымской свиты (ранее отложения у Антибеса выделялись в особую антибесскую свиту), где встречаются также отпечатки растений. Литература по стратиграфии верхнего мела юга Западной Сибири цитировалась выше, при характеристике местонахождения Кемь. Ряд работ посвящен флоре сымской свиты, в целом сходной с цагаянской флорой Приамурья (Heer, 1878; Хахлов, 1930; Черепнин, 1940; Лебедев, 1962; и ряд других работ) и спорово-пыльцевым комплексом (Хлонова, 1960, 1961; Маркова, 1962; Григорьева, 1965, 1969 и др.). Долгое время возраст антибесской свиты считался датским, но палинологи склоняются к признанию его маастрихтским. Как известно, в последнее время по палинологическим данным маастрихтский возраст приписывается и цагаянской свите, но единого мнения по этому вопросу нет. По-видимому, верхняя часть сымской свиты действительно одновозрастна цагаяну; возраст и тех, и других отложений осторожнее определять в интервале маастрихт - даний.

Имеется единственный остаток насекомого - сетчатокрылого из семейства Kalligrammatidae (н/о).

Большая Лайда. Р. Большая Лайда между устьями Балаганной и Харелянг в бассейне Малой Хеты в Усть-Енисейской впадине. Материал происходит из алевролитов с морской фауной (моллюски, чешуя рыб) и отпечатками листовой флоры; их возраст определяется как маастрихтский (Сакс, Ронкина, 1957).

Имеется указание на находку остатка жука (Сакс и Ронкина, 1957); материал не изучался.

Таймыр

Сеноман

Нижняя Агапа (колл. ПИН № 3426). Правый берег р. Нижней Агапы (приток р. Агапы) в ее среднем течении (40 км ниже озера Ладоннах), Усть-Енисейская впадина; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1973 г. Материал происходит из ископаемых смол (ретинитов) верхней части долганской свиты. Смолоносные отложения представлены мощной толщей рыхлых косослоистых песков с линзовидными скоплениями лигнитизированной древесины и перекрыты (с неустановленным характером контакта) морскими отложениями нижнего турона (зона *Inoceramus labiatus*). С.Б. Прокопенко (личное сообщение) обнаружила в верхней части песчаной толщи, выше смолосодержащих линз, плохо сохранившиеся остатки предположительно позднесеноманских моллюсков; смолоносная часть толщи лишена остатков животных (кроме самих включений в смолах) и имеет, по-видимому, дельтовый генезис. Возраст долганской свиты в целом определяется по стратиграфическому положению и на основании палинологических данных в пределах альба - саномана (Сакс, Ронкина, 1957). Таким образом, по совокупности данных можно думать, что смолы из верхней части свиты, обнажающейся на Нижней Агапе, относятся к сеноману (скорее всего, верхнему). По неопубликованным данным С.С. Савкевича, инфракрасные спектры смол с Нижней Агапы практически идентичны таковым геданита. По физическим и химическим свойствам эти смолы, по-видимому, также не

6 969

обнаруживают заметных отличий от геданита. Насекомые встречаются в смолах с Нижней Агапы довольно часто, но все же несколько реже, чем в более молодых ретинитах из хетской свиты Хатангской впадины. Возможно, это связано с несколько меньшими средними размерами слоистых кусков смол из долганской свиты.

Материал разобран и определен лишь частично. В настоящее время из смол с Нижней Агапы известны включения следующих членистоногих.

Ногохвостки: 2 ближе не определенных остатка представителей Arthropleona.

Насекомые:

поденки: семейство Leptophlebiidae (5 фрагментарных остатков *Cretoneta* sp. nov.; н/о) и 5 недостаточно сохранившихся остатков (возможно, того же вида). Несомненно, имел место массовый лет *Cretoneta*, поскольку 5 остатков обнаружены в одном куске смолы размером приблизительно 10×10×15 мм;

таракановые: 7 остатков ближе не определенных личинок;

сеноеды: семейства Trogiidae (остаток представителя подсемейства Empheriinae; н/о), Sphaeropsocidae (1 остаток; н/о) и 4 ближе не определенных остатка;

равнокрылые: семейства ?Margarodidae (1 остаток самки; н/о) и Hormaphididae (1 остаток крылатой тли; н/о), а также 3 ближе не определенные личинки Auchenorrhyncha, 69 личинок тлей и 2 самца червецов. Личинки тлей часто встречаются группами (до 27 особей в одном куске);

полужесткокрылые: семейство ?Miridae (3 остатка личинок; н/о) и 3 ближе не определенные личинки;

трипсы: семейство Scaphothripidae (1 остаток; н/о) и неописанное семейство из надсемейства Heterothripoidea (1 остаток; н/о), а также 4 точно не определенных остатка (в том числе личинка);

жесткокрылые: семейства Cerophytidae (1 остаток *Aphytocenos dolganicus* Zher., Жерихин, 1977), Throscidae (1 остаток; н/о), ?Colydiidae (1 остаток; н/о), по одному остатку ближе не определенных представителей так называемых "групп" Heteromera и Clavicornia и 5 неопределимых фрагментарных остатков (в том числе 2 личинки);

сетчатокрылые: семейство Coniopterygidae (1 вид, известный по трем остаткам; н/о);

ручейники: 3 фрагментарных остатка; н/о;

двукрылые: семейства Limoniidae (2 остатка; н/о), Chironomapteridae (2 остатка; н/о), Chironomidae (около 70 остатков, принадлежащих в основном представителям Orthocladiinae и Aphroteniidae, причем преобладают первые, представленные рядом видов; н/о), Ceratopogonidae (13 остатков; н/о), Psychodidae (1 остаток; н/о), Pleciomimidae (1 остаток; н/о), Mycetophilidae (4 вида, каждый из которых представлен единственным остатком; н/о), Lestremiidae (8 остатков; н/о), Scatopsidae (7 остатков; н/о), неописанное семейство из надсемейства Scatopsoidea (1 остаток; н/о), Rhagionidae (4 остатка; н/о), Xylophagidae (1 остаток; н/о), Empididae (свыше 150 остатков, среди которых большинство принадлежит *Cretoplatypalpus archaelus* V. Kovalev; Ковалев, 1978, а остальные – различным Tachydromiinae, Ocydromiinae и Microphorinae; н/о), 2 неописанных семейства из инфраотряда Asilomorpha (по одному остатку; н/о), Phoridae (1 остаток; н/о), Sciadoceridae (2 остатка; н/о), Ironomyiidae (1 остаток; н/о), Platypezidae (1 остаток; н/о), кроме того, около 30 недостаточно сохранившихся остатков ближе не определенных Chironomoidea, 2 – Mycetophilodea, 8 – Asilomorpha и 6 – двукрылых неясной систематической принадлежности;

перепончатокрылые (Расницын, 1975, 1977); семейства Orussidae (1 остаток *Mesoressus taimyrensis* A. Rasn.), Stigmaphronidae (19 остатков представителей нескольких родов; н/о), Trigonalidae (1 остаток *Cretogonalys taimyricus* A. Rasn.), Praeaulacidae (1 остаток представителя Kotujellinae; н/о), Cretevaniidae (1 остаток *Cretevania minuta* A. Rasn.) и 4 точно не определенных остатка), Ichneumonidae (3 остатка; н/о), Braconidae (7 остатков; н/о), Aust-

roniidae (1–2 остатка *Trupochalcis* sp.nov.; н/о), Scelionidae (88 остатков многих видов; н/о), Serphitidae (1–2 остатка *Serphites paradoxus* Brues, 1 остаток *Serphitinae* gen. nov., 7–8 н/о остатков Serphitinae, 23 остатка Mymarommatinae; н/о), Dryinidae (1 остаток; н/о), Bethylidae (2–3 остатка; н/о), Chrysidae (4 остатка; н/о), Falsiformicidae (2 остатка *Falsiformica cretacea* A. Rasn), ?Formicidae (1 неполный остаток; н/о), Sphecidae (3 остатка Pemphredoninae; н/о); кроме того, 1 неполный остаток ближе не определенного представителя Ichneumonoidea, 1 – Chalcidoidea, 4 – Vespomorpha и 27 – форм неясного систематического положения.

Кроме того, около 100 фрагментарных точно неопределимых остатков насекомых.

Паукообразные:

пауки: 7 остатков представителей подотряда Araneomorphae (н/о);

клещи: 1 остаток представителя неописанного семейства Trombidiiformes и 7 ближе не определенных остатков, в основном личинок и нимф.

Кроме того, в Нижней Агапе найдено несколько фрагментов лигнитизированной древесины со следами повреждений насекомыми; по крайней мере в одном случае такой фрагмент, несомненно, принадлежит продуцировавшему смолу хвойному, так как на нем частично сохранилась кора с мелкими капельками смолы.

Коньяк–сантон

В ряде пунктов Хатангской впадины (Восточный Таймыр) включения насекомых обнаружены в смолах из отложений хетской свиты (коньяк – сантон). Общие сведения о стратиграфии этих отложений приведены В.Н. Саксом (Сакс и др., 1969). Хетская свита сложена косослоистыми песками с многочисленными линзами лигнитизированной древесины, к которым и приурочены скопления смол. Непосредственно выше по разрезу отложений хетской свиты залегают морские отложения с остатками верхнесантонских иноцерамов и листовой флорой; в местонахождении Янтардах эти отложения переходят по простиранию в верхние горизонты хетской свиты и содержат также остатки десятиногих ракообразных, чешую рыб и фрагменты древесины с ходами и остатками раковин моллюсков-сверлильщиков. Таким образом, верхняя часть хетской свиты, откуда происходит основной (если не весь) материал по смолам, относится, по-видимому, к сантону. Из самих отложений хетской свиты, помимо инклюзов в смолах, известны только спорово-пыльцевые комплексы (Бондаренко, 1958; Кара-Мурза, 1960). Смолы из хетской свиты относятся к группе ретинитов (Савкевич, Попкова, 1973).

Подробные сведения о местонахождениях членистоногих в смолах хетской свиты уже приводились в литературе (Жерихин, Сукачева, 1973). Поэтому мы здесь ограничиваемся их кратким перечислением и расширенными (по результатам дальнейшего просмотра образцов) и уточненными списками фаун.

Исаевский (колл. ПИН № 3312). Правый берег р. Хеты выше переката Исаевский; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1971 г.

Представлены следующие группы насекомых:

двукрылые: семейства Chironomidae (3 остатка; н/о), Scatopsidae (10 остатков; н/о), а также 5 неполных точно не определенных остатков, один из которых принадлежит представителю Asilomorpha и 2 – представителям Chironomoidea;

перепончатокрылые: семейства Scelionidae (5 остатков; н/о), Serphitidae (8 остатков *Serphites paradoxus* Brues и 1 – *Mymaromma* sp.), Eulophidae (1 остаток; н/о).

Другие членистоногие не обнаружены.

Романиха (колл. ПИН № 3313). Правый берег р. Романихи (правый приток р. Хеты) в 10 км выше ее устья; сборы Л.Д. Сулержицкого, 1971 г.

Найдены остатки следующих насекомых:

поденки: семейство Leptophlebiidae (1 остаток ?*Cretoneta* sp.nov.) или представителя близкого рода, отличного как от *C.zherichini* Tshem.) из Янтардаха, так и от *Cretoneta* sp.nov.) из Нижней Агапы; н/о);

таракановые: 2 остатка ближе не определенных личинок;

равнокрылые: семейство Tajmyraphididae (по одному остатку *Khatangaphis* sp. и *Kh. sibirica* Kononova; Кононова, 1975); 6 остатков ближе не определенных тлей, в том числе 5 личинок;

трипсы: 2 ближе не определенных остатка;

двукрылые: семейства Chironomidae (16 остатков; н/о), Ceratopogonidae (2 остатка; н/о), Empididae (1 остаток; н/о) и 5 плохо сохранившихся остатков неясной систематической принадлежности, в том числе 2 личинки;

перепончатокрылые: семейства Scelionidae (9 остатков, несколько видов; н/о), Serphitidae (1 остаток *Palaeomymar* sp., н/о).

Представители других классов членистоногих в Романике не найдены; указание на присутствие ногохвосток (Жерихин, Сукачева, 1973) ошибочно.

Соколовский (колл. ПИН № 3309). Правый берег р. Хеты в 2 км ниже развалин покинутого пос. Соколовского; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1971 г. Возраст этого местонахождения не вполне ясен; по литологическим особенностям смолоносные отложения Соколовского приближаются к осадкам бегичевской свиты (Жерихин, Сукачева, 1973); однако проведенное С.С. Савкевичем (личное сообщение) исследование смол из Соколовского показало их идентичность с хетскими, а не бегичевскими ретинитами. В группу коньяк-сантонских местонахождений Соколовский помещен нами условно.

Найден остаток перепончатокрылого из семейства Serphitidae (*Palaeomymar* sp.; н/о).

Янтардах (колл. ПИН № 3130, 3310). Правый берег р. Маймеча (правый приток р. Хеты) в 3–5 км выше ее устья; сборы экспедиций ПИН АН СССР, 1970 и 1971 гг.

Обнаружены представители следующих групп членистоногих:

ногохвостки: по одному остатку ближе не определенных представителей Arthropleona и Symphypleona (? Sminthuridae).

Насекомые:

щетинохвостки: семейства Lepidothrichidae (1 остаток; н/о) и ?Machilidae (1 плохо сохранившийся остаток; н/о), а также 2 неполных точно не определенных остатка;

поденки: семейство Leptophlebiidae (около 90 остатков *Cretoneta zherichini* Tschern.; Чернова, 1971; 11 остатков Leptophlebiinae gen. et sp. nov.; н/о; этот вид был ранее ошибочно указан как представитель Isonychiidae: Жерихин, Сукачева, 1973);

таракановые: семейство Polyphagidae (1 остаток; н/о) и 40 ближе не определенных остатков, в основном личинок;

богомолы: семейство Mantoididae (1 остаток; н/о);

термиты: семейство Hodotermitidae (1 фрагментарный остаток; н/о);

веснянки: 1 сильно поврежденный остаток;

сеноеды (Вишнякова, 1975): семейства Lophioneuridae (9 остатков; н/о), Trogiidae (1 остаток *Eolepinotus pilosus* Vishn.; возможно, к этому же семейству относится *Empheriopsis vulnerata* Vishn., описанный как Psocoptera incertae sedis), Psyllipsocidae (1 остаток *Khatangia inclusa* Vishn.), Amphientomidae (1 остаток *Proamphientomum cretaceus* Vishn.), Lachesillidae (2 остатка *Archelachesis granulosa* Vishn.), Elipsocidae (2 остатка *Cretapsocus capillatus* Vishn. и, возможно, еще один недостаточно сохранившийся остаток), а также 3 остатка ближе не определенных Psocomorpha и 5 недостаточно сохранившихся остатков неясной систематической принадлежности;

равнокрылые (Кононова, 1975, 1976, 1977): семейства Cicadellidae (1 остаток личинки; н/о), Cixiidae (2 остатка; н/о; возможно, сюда же относится еще одна плохо сохранившаяся личинка); Issidae (1 остаток; н/о), Palaeoaphididae (1 остаток *Palaeoaphis incognita* Kononova), Canadaphididae (1 остаток *Canadaphis mordvilkoi* Kononova), Tajmyraphididae (по одному остатку *Tajmyraphis zherichini* Kononova, *T. rasnitsyni* Kononova, *T. beckermigdisovae* Kononova, *Retinaphis glandulosa* Kononova, *Jantardakhia electri* Kononova и 52 личинки), Shaposhnikoviidae (1 остаток *Shaposhnikovia electri* Kononova), Callaphididae

(1 остаток *Aniferella sibirica* Kononova), Pemphigidae (2 остатка *Antennaphis brachycera* Kononova и по 1 остатку *A. affinis* Kononova и *Palaeoforda taimyrensis* Kononova), Thelaxidae (2 остатка; н/о), Elektraphididae (1 остаток *Tajmyrella cretacea* Kononova и 14 личинок *Tajmyrella*), ? Aphididae (1 остаток *Aphidocallis caudatus* Kononova); кроме того, 3 ближе не определенных остатка Auchenorrhyncha, 1 – Aleyrodomorpha кайнозойского типа, 8 личинок Aphidomorpha, 10 самцов Coccomorpha и 4 остатка неясной систематической принадлежности;

полужесткокрылые: семейства Miridae (1 остаток личинки; н/о), Anthocoridae (по одному остатку личинки и имаго; н/о; ранее ошибочно приводились как Microphysidae: Жерихин, Сукачева, 1973), ? Largidae (1 остаток; н/о), Aradidae (1 остаток имаго и 2 личинки; н/о);

трипсы: семейства Aeolothripidae (6 остатков; н/о), ? Scaphothripidae (4 остатка; н/о), ? Heterotheripidae (2–3 остатка; н/о), Thripidae (1 остаток; н/о); кроме того, 3 ближе не определенных личинки одного и того же вида Heterothripoidea; указание на наличие Ceratothripinae и Pygothripinae (Жерихин, Сукачева, 1973) ошибочно;

жесткокрылые (Жерихин, 1977; Никитский, 1977): семейства ? Hydrophilidae (1 остаток; н/о), Ptiliidae (1 остаток, принадлежащий представителю рода, близкого к современному *Acrotrichis* Motsch.; н/о), Staphylinidae (2 остатка Micropeplinae, 1 – Tachyporinae и 1 – Aleocharinae; н/о), Helodidae (1 остаток Scirtini; н/о), Cerophytidae (7 остатков *Aphytocerus communis* Zher.), ? Callirhipidae (1 остаток; н/о), Melyridae (1 остаток; н/о), ? Cerylonidae (1 остаток; н/о; близок к современным Metacerylonini), Lathridiidae (1 остаток *Succinimontia infleta* Zher.), Cryptophagidae (1 остаток *Nganosania khetica* Zher.), ? Coccinellidae (1 плохо сохранившийся остаток; н/о), Melandryiidae (по одному остатку *Archixylita zherichini* Nikitsky и *Pseudohallomenus cretaceus* Nikitsky), ? Scraptiidae (2 фрагментарных остатка; н/о), Mordellidae (2 остатка двух видов, один из которых близок к рецентной *Ctenidia* Cast.; н/о); кроме того, 3 неполных неопределимых остатка, в том числе одна личинка;

вислокрылые: семейство Corydalidae (остаток личинки первого возраста *Chauliosialis sukatshevae* Ponom.; Пономаренко, 1976б);

сетчатокрылые: семейства Coniopterygidae (4 остатка *Glaesoconis cretica* Meinander, Meinander, 1975), Sisyridae (остаток личинки первого возраста; н/о), Berothidae (1 остаток; н/о);

ручейники: семейства Philopotamidae (1 остаток; н/о), Rhyacophilidae (1 остаток; н/о), Hydroptilidae (4 остатка; н/о; принадлежат различным видам), Sericostomatidae s. lat. (5–6 остатков; н/о; принадлежат к различным видам), ? Leptoceridae (1 остаток; н/о), а также около 60 точнее не определенных фрагментарных остатков;

чешуекрылые: семейства Micropterygidae (1 остаток; н/о), ? Mnesarchaeidae (1 остаток; н/о), плохо сохранившийся остаток точно не определенного имаго (возможно, также Micropterygidae), неполный остаток гусеницы и сомнительный остаток сильно поврежденной куколки;

двукрылые: семейства Limoniidae (7 остатков; н/о), Chironomidae (3 остатка *Cretodiamesa taimyrica* Kalugina; Калугина, 1976; около 1400 остатков представителей Tanypodinae, Podonominae, Chironominae, Aphroteniinae и Ortocladiinae, причем последние резко преобладают, составляя около 80% всех Chironomidae, и весьма разнообразны; Калугина, 1974; н/о), Ceratopogonidae (5 остатков *Atriculicoides macrophthalmus* Remm, 6 – *A. squamiciliatus* Remm, 1 – *Culicoides kaluginae* Remm, 2 – *C. filipalpis* Remm, 6 – *C. sphenostylus* Remm, 4 – *C. succineus* Remm, 3 – *Ceratopogon macronyx* Remm, 2 – *C.(Fanthamia) frigidus* Remm, 1 – *Baeohelea taimyrica* Remm, 1 – *Leptoconops* sp. nov.; н/о; около 40 точно не определенных фрагментарных остатков; Ремм, 1976), неописанное семейство из надсемейства Chironomoidea (1 остаток; н/о), Mycetophilidae (10 остатков; н/о), Sciaridae (1 остаток; н/о), Lestremiidae (12 остатков; н/о), Scatopsidae (63 остатка; н/о), Psychodidae (2 остатка; н/о), Solvidae (1 остаток; н/о), ? Xylophagidae (1 остаток; н/о), Rhagionidae (2 остатка; н/о), Cyrtosiidae (10 остатков одного вида; н/о), Empididae (6 остат-

ков *Archiplatypalpus cretaceus* V. Kovalev; Ковалев, 1974; по 1-2 остатка *Jantardachia rohdendorfi* O. Negr., *Archichrysotus hennigi* O.Negr. и A.minor O. Negr.; Негробов, 1978; около 50 остатков разнообразных Tachydromiinae, Ocydromiinae, единичные Hybotinae; н/о), Dolichopodidae (1 остаток Retinitus nervosus O.Negr.; Негробов, 1978), Platypezidae (около 10 остатков; н/о), Sciadoceridae (27 остатков; н/о), Phoridae (1 остаток; н/о); кроме того, около 300 недостаточно сохранившихся точно не определенных остатков;

перепончатокрылые (Козлов, 1973, 1975; H.Evans, 1973; Townes, 1973; Длусский, 1975; Н. Пономаренко, 1975; Расницын, 1975): семейства Maimetschidae (один остаток *Maimetsha arctica* A.Rasn.; ранее указывался как "Parasitica fam. nov."; Жерихин, Сукачева, 1973), Stigmaphronidae (по одному остатку *Stigmaphron orphne* Kozl., *Elasmomorpha melpomene* Kozl. и *Hippocoon evadne* Kozl.), Megaspilidae (1 остаток представителя Megaspilinae; н/о), Cretevaniidae (по одному остатку *Cretevania minor* A. Rasn. и *C.major* A.Rasn.), Ichneumonidae (по одному остатку *Catachora minor* Townes, *Urotryphon pusillus* Townes, *Eubaeus leiponeura* Townes), Braconidae (20 остатков, принадлежащих ?*Dirrhope* sp., *Heterospilis* sp. и *Parahormius* sp., причем последний численно преобладает; указание А.П. Расницына на доминирование *Dirrhope* ошибочно), Diapriidae (1 остаток представителя особого подсемейства; н/о), Austroniidae (1 остаток *Trupochalcis inops* Kozl.), Serphitidae (около 100 остатков *Serphites* sp. nov. 1, 2 остатка *Serphites* sp.nov. 2; н/о; 2 остатка Serphitinae gen.sp. nov.; н/о; 15 остатков нескольких видов Mymarommatinae, н/о), Scelionidae (около 150 остатков многих видов; н/о), Ibaliidae (3 остатка; н/о), Cynipidae (2 остатка; н/о), Eulophidae (около 30 остатков; н/о), Pteromalidae (5 остатков; н/о), Mymaridae (1 остаток; н/о), Dryinidae (1 остаток *Cretodryinus zherichini* N.Ponom.), ?Scolebythidae (1 остаток *Cretabythus sibiricus* Evans), Bethylidae (3 остатка *Celanophamia taimyrica* Evans и 2 - *Archaepyris minutus* Evans), Chrysidae (10 остатков *Hypocleptes rasnitsyni* Evans и 1 - *Protamisega khatanga* Evans), Falsiformicidae (1 остаток *Taimyrisphex pristinus* Evans, первоначально описанного как "?Sphecidae" и один остаток gen.sp.nov., н/о), Formicidae (3 остатка *Palaeomyrmex zherichini* Dlussky и по одному - *Cretomyrma arnoldii* Dlussky и *C.unicornis* Dlussky), Sphecidae (1 остаток *Pittoecus pauper* Evans), а также 7 недостаточно сохранившихся остатков Bethyloides и около 30 неполных точно не определенных остатков. Указания на присутствие Ceraphronidae, Mymaridae, Bethyloidea fam. nov. и Tiphiidae (Жерихин, Сукачева, 1973) ошибочны.

Кроме того, свыше 100 фрагментарных остатков точно не определенных насекомых.

Паукообразные;

пауки: около 100 остатков представителей подотряда Araneomorpha и несколько остатков паутинных сетей;

клещи: семейства Camisiidae (2 остатка *Eocamisia sukatschevae* Bul.-Zachv.; Буланова-Захваткина, 1974), Bdellidae (1 остаток; н/о), ?Cheyletidae (1 остаток; н/о); Plateremaeidae (3 остатка *Rasnitsynella punctulata* D.Kriv., в том числе личинка; Криволуцкий, Рябинин, 1976), остаток ближе не определенного представителя Oribatei, 3 остатка представителей неописанного семейства Trombidiiformes, известного также из Нижней Агапы (см. стр. 83), и около 20 ближе не определенных остатков (в основном личинок).

Кроме того, в пределах Хатангской впадины известны еще два местонахождения насекомых в ископаемых смолах, предположительно происходящих из хетской свиты. В обоих случаях смолы собраны во вторичном залегании, и предположение о их происхождении основано на общем сходстве образцов именно с хетскими (а не бегичевскими) смолами.

Губина гора (колл. ПИН № 3129). Правый берег р. Хатанги ниже пос. Хатанга; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1970 г. Смолы найдены в верхнеплейстоценовых и современных отложениях.

Найден плохо сохранившийся инклюз двукрылого (Chironomidae или Ceratopogonidae).

Хатангская губа (колл. ПИН № 3310). Правый берег Хатангской губы у пос. Сындаско; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1971 г. Смолы собраны в современных отложениях.

Найден инклюз перепончатокрылого из семейства Serphitidae (Mymarommatinae).

Фауны позднемеловых смол Таймыра очень богаты. Из-за небольших размеров натеков смол в них встречаются почти исключительно очень мелкие членистоногие, размеры которых не превышают 2–3 мм. Из-за этого сравнение фаун смол и обычных захоронений очень затруднено. Кроме того, ископаемые смолы содержат остатки насекомых, отвечающие совершенно иной экологической обстановке по сравнению с большинством других захоронений.

Все насекомоносные позднемеловые смолы Таймыра захоронены в отложениях речных дельт и, по-видимому, снесены со значительной площади. Таким образом, ни в одном из местонахождений мы не имеем локальной выборки фауны, и данные по составу оказываются, по-видимому, усредненными для обширной территории. С другой стороны, связь смол в таймырских захоронениях со скоплениями древесины свидетельствует о выносе смолы непосредственно на обломках стволов и ветвей, кусках коры и т.д. Это возможно лишь в том случае, когда преимущественно захороняется смола с деревьев, растущих в непосредственной близости от воды. В почве в условиях влажного климата древесина быстро разлагается, поэтому допущение о возможном размыве реками содержащих смолы почв и вторичном захоронении смол в дельте для таймырских местонахождений маловероятно. Таким образом, следует думать, что в основном мы имеем дело с усредненной характеристикой биоты долины крупной реки и ее притоков, причем на значительном протяжении. Исключение может составлять захоронение в Соколовском, где отмечена явственная сортировка кусков смолы по размеру и форме при малом содержании древесины (Жерихин, Сукачева, 1973). Возможно, что материал из Соколовского переотложен. Вторичны, разумеется, и захоронения смол в антропогеновых и современных отложениях.

Остальные местонахождения разделяются на три группы: в одну из них входит Нижняя Агапа, отличающаяся по составу фауны и по возрасту, в другую – Исаевский и Янтардах, фауны которых очень сходны и, вероятно, синхронны, и в третью – Романиха, где имеется эндемичный вид ?*Cretoneta*, найдены личинки двукрылых и не обнаружены *Serphites*. Неясно, вызваны ли эти особенности различиями в возрасте или в экологических условиях; для выяснения этого вопроса нужны дополнительные сборы.

Во всех местонахождениях обильны насекомые, связанные с водой: в Нижней Агапе они составляют более трети, в Романихе – свыше 40%, а в Янтардахе – свыше половины всех насекомых. Несколько меньший их процент в Исаевском (16,7%) объясняется, вероятно, простой случайностью – находкой в небольшом по объему материале двух кусков со скоплениями наземных насекомых (несколько особей Hymenoptera и 10 Scatopsidae). Особенно велико число Chironomidae, составляющих в наиболее богатых захоронениях, для которых можно получить надежные количественные оценки (Нижняя Агапа и Янтардах), около 80% всех водных насекомых. При этом в Янтардахе, например, они представлены не менее чем 100 видами; наиболее обильны Orthocladiinae и в меньшей степени – Aphroteniinae. Меньшую роль играют поденки, ручейники и Ceratopogonidae (причем последние, возможно, не все развивались в воде). Другие связанные с водой насекомые встречаются единично. В Янтардахе в двух случаях найдены личинки первого возраста насекомых, откладывающих яйца на приводной растительности и развивающихся в воде – *Chauliosialis* и Sisyridae, случайно попавшие в смолу непосредственно после вылупления (Пономаренко, 1975). Насколько можно судить, многие (если не все) водные насекомые таймырских фаун реофильны и развивались в реке, выносившей смолу к месту захоронения, или в ее притоках.

Наземные насекомые представлены в основном обитателями растительности. Среди них, несомненно, имеются виды, обитавшие непосредственно на продуци-

ровавших смолу хвойных (систематическая принадлежность последних не установлена). По-видимому, в Янтардахе к их числу относятся *Aphytocerus communis* Zher. (предположительно заселявший отмершие сучья), живущие в трещинах коры Aradidae и несколько видов точно не определенных тлей, личинки которых встречаются в массе и, вероятно, обитали на хвое и молодых побегах. Сходные формы (*Aphytocerus dolganicus* Zher. и массовые виды тлей) обнаружены и в Нижней Агапе, причем некоторые тли обладают очень длинными хоботками и, возможно, были стволовыми. В обоих фаунах найдены также Scaphothripidae, известные и из других ископаемых смол; это наводит на мысль о их связи с хвойными. Впоследствии, вероятно, удастся установить и другие виды фитофагов, входивших в ту же консорцию смолопродуцирующего хвойного.

Несомненно, ряд членов этой консорции имеется и среди многочисленных хищных и паразитических насекомых таймырских фаун. Для некоторых паразитических перепончатокрылых можно наметить вероятный круг хозяев. Так, для всех янтардахских видов Ichneumonidae предполагается паразитизм на Hymenoptera–Symphyta, возможно, на Xyelidae, многие из которых ныне связаны с хвойными (Townes, 1973); но остатки самих Symphyta пока не найдены. На Symphyta, возможно, паразитировал и *Hypocleptes* (Chrysididae) (Расницын, 1975). Несомненным паразитом ксилофагов был *Mesoxussus* из Нижней Агапы, а наиболее вероятными хозяевами *Heterospilus* были жуки, обитавшие под корой. Среди очень обычных во всех таймырских смолах Scelionidae преобладают вероятные паразиты прямокрылых и клопов (Козлов, 1973; Расницын, 1975); возможно, их хозяева частично обитали на продуцентах смолы. Обилие Serphitidae, хозяева которых неизвестны, позволяет предполагать, что и они были в какой-то степени связаны с хвойными. Что касается хищников, то обитание на стволах и ветвях деревьев очень вероятно для встречающихся в массе *Archaeplatypalpus* (Empididae). Вероятно, дендробионтами были Coniopterygidae, Anthocoridae и многие пауки.

Сведения о вероятном круге хозяев паразитических перепончатокрылых интересны и тем, что позволяют предполагать наличие некоторых групп, не представленных в самих смолах по тафономическим причинам. Выше уже говорилось о Symphyta. То же справедливо для Orthoptera, а также для Phasmatodea, вероятным паразитом которых является *Protamisega* (Расницын, 1975).

Многие насекомые обитали в мертвой гниющей древесине и в грибах, в частности в древесных; некоторые из них несомненно заселяли и древесину хвойных. Среди ксиломицетофагов и мицетофагов можно отметить Throscidae, Melandryidae, Mycetophilidae, Platypezidae и др., среди хищников, живущих в разлагающейся древесине, – Lestremiidae, Solvidae, Xylophagidae. Обитатели подстилки представлены Ptiliidae, Lathridiidae, Scatopsidae, Sciaridae. Данные о почвенной фауне, конечно, скудны, но все же вероятно, что личинки многих Empididae и Rhagionidae, как и ныне, обитали в почве. Примитивные почвенные гнезда строили, судя по современным видам этого семейства, термиты Hodotermitidae.

Разнообразие фитофагов, обнаруженных в смолах, явно не исчерпывается обитателями хвойных. Так, Micropterygidae ныне живут на мхах. Связь с покрытосеменными можно с достаточной степенью вероятности предполагать для Cynipidae и части бабочек. Интересно, что среди перепончатокрылых в Янтардахе имеются паразиты бабочек-минеров (?*Dirrhope* sp. и *Parahormius* sp.), причем встречающиеся в довольно большом числе (Расницын, 1975). Это указывает на значительный процент лиственных деревьев в древостое. В Агапе насекомые, которых можно было бы с уверенностью связать с покрытосеменными, пока не встречены. Очень возможно, что многие перепончатокрылые и двукрылые посещали цветы покрытосеменных; однако какие-либо специализированные антофилы из таймырских смол пока не известны.

Для некоторых мокрецов (*Culicoides*) можно предполагать кровососание на теплокровных, возможно, на птицах, перья которых найдены в смолах Янтардаха; впрочем, в смолах присутствует и шерсть млекопитающих.

Что касается климатических условий существования таймырских фаун, то общий состав насекомых указывает на теплоумеренный или субтропический климат. Такая массовая форма, как *Archaeplatypalpus*, свидетельствует о нежарком лете (В.Г. Ковалев, личное сообщение). С другой стороны, судя по наличию Mantodea, Isoptera и вероятных паразитов Phasmatodea, период зимних отрицательных температур не мог быть длительным. Велико число влаголюбивых форм. Все это позволяет предполагать влажный, морского типа теплоумеренный климат или относительно прохладный вариант субтропического с довольно теплой зимой и нежарким летом, напоминающий современный климат Новой Зеландии или тихоокеанского побережья Южной Америки, а в северном полушарии – климат южной Прибалтики, побережья Британской Колумбии или Орегона.

Разновозрастные фауны Нижней Агапы и смол хетской свиты экологически явно сходны. Лишь некоторые различия между ними имеют, возможно, экологическую природу, например несколько меньшее число водных насекомых и больший процент тлей в фауне Нижней Агапы. Тем не менее видовой состав насекомых в этих двух фаунах из-за различий в возрасте, по-видимому, имеет мало общего (пока предположительно установлен лишь один общий вид – *Serphites paradoxus* Brues, продолжавший существовать и позднее: он описан из кампана Канады), но в ряде случаев в долганской и хетской свитах найдены очень близкие виды (в родах *Cretoneta*, *Aphytocerus*, *Archaeplatypalpus*, *Hippocoon*, *Palaeomymar*, *Cretevania* и, вероятно, многих других). Что касается родов и семейств, то их состав в общем сходен. При этом в фауне долганской свиты сохраняются некоторые юрско-раннемеловые реликты (Chironomapteridae, Pleciomimidae, Praeaulacidae), в хетской свите не найденные; другие вымершие группы в хетской свите становятся более редкими (Stigmaphronidae, Cretevaniidae).

С другой стороны, в хетских фаунах появляются или становятся многочисленнее представители некоторых явно молодых групп (Sciaridae, Dolichopodidae, Chalcidoidea, Formicidae и др.).

Состав доминирующих групп подвергается сравнительно небольшим изменениям. Из отрядов насекомых первое место занимают двукрылые (59,6% всех насекомых в Нижней Агапе, 68,2% в Янтардахе), второе – перепончатокрылые (24 и 13,2% соответственно), третье – равнокрылые (9,4 и 8,1%). Такое распределение численности, по-видимому, вообще типично для многих ископаемых смол. В Янтардахе сравнительно много поденок (3,1%), ручейников (2,4%) и таракановых (1,3%), тогда как в фауне Нижней Агапы поденки составляют всего 1,2% остатков насекомых, а ручейники и таракановые – менее 1%. Заметно меньше в Янтардахе число пауков (2,9% от всех членистоногих против 11,1% в Нижней Агапе).

Несколько изменяется и состав доминирующих групп внутри наиболее богато представленных отрядов – двукрылых и перепончатокрылых. Среди Diptera повсеместно преобладают Chironomidae, но в Нижней Агапе они составляют около половины, а в Янтардахе около 80% всех определимых остатков двукрылых.

Роль содоминанта в фауне долганской свиты играют Empididae (около трети остатков двукрылых), тогда как в Янтардахе второе место после Chironomidae принадлежит Ceratopogonidae (около 7%), третье – Scatopsidae (около 4%) и лишь четвертое – Empididae (менее 4%).

Среди перепончатокрылых в Нижней Агапе резко преобладают Scelionidae (около половины всех определимых остатков), второе место занимают Serphitidae (менее 18%), третье – Stigmaphronidae (около 10%). При этом среди Serphitidae преобладают Mymarommatinae. В Янтардахе первое место среди Hymenoptera также принадлежит Scelionidae (около 40%), а второе – Serphitidae (около 30%), но основную роль среди последних играют Serphitinae. Третье место принадлежит Eulophidae (около 8%), четвертое – Braconidae (около 5%), тогда как Stigmaphronidae встречаются единично.

Вилюйская впадина

Тимердях-хая (колл. ПИН № 2796). Обрывы Тимердях-хая на левом берегу р. Вилюй, в 4 км выше пос. Кызыл-Сыр; сборы Ч.М. Колесникова, 1967 г. Материал происходит из алевролитов тимердяхской свиты верхнего мела. Тимердяхская свита, сложенная в основном косослоистыми песками и песчаниками с линзами глин, алевролитов и галечников, явно отложена быстрыми потоками. Общая характеристика этих отложений дана В.А. Вахрамеевым (1958). Осадки тимердяхской свиты содержат листовую флору (Вахрамеев, 1958; Буданцев, 1968) и палиноморфы (Болховитина, 1959). Возраст нижней части свиты, обнажающейся в Тимердях-хае, по флоре определяется в пределах сеномана – турона ("нижний комплекс" верхнемеловой флоры, по В.А. Вахрамееву).

Найдены следующие насекомые:

поденки: линечная шкурка субимаго довольно плохой сохранности;

таракановые: точно не определенный фрагмент надкрылья; н/о.

Тюнг (колл. ПИН № 1834). Правый берег р. Тюнг (левый приток р. Вилюй) в среднем течении (т. 421 у В.А. Вахрамеева, 1958) сборы В.А. Вахрамеева, 1952 г. Материал происходит из аргиллитов нижней части тимердяхской свиты, охарактеризованной тем же "нижним комплексом" флоры, что и отложения Тимердях-хая.

Найдено неполное надкрылье таракана (н/о).

Монголия

В Монголии, несмотря на широкое распространение континентальных (в частности, озерных) осадков верхнего мела, позднемеловые насекомые пока не обнаружены. Однако недавно появилось сообщение о находке двупарноногих многоножек (Diplopoda) (Dzik, 1975). Их остатки встречены в песчаниках барунгойотской свиты (= нижние нэмэгтинские слои) в Ингени-Хубурской и Нэмэгтинской впадинах (Заалтайская Гоби). Подробная характеристика свиты дана Р. Градзиньским и Т. Ежикевичем (Gradziński, Jerzykiewicz, 1974). Ее возраст оценивается в пределах сеномана – нижнего сенона (Шувалов и др., 1975); польские палеонтологи предположительно считают ее среднекампанской (Kielan-Jaworowska, 1974). Отложения барунгойотской свиты содержат богатую фауну моллюсков (Барсболд, 1972), остракод (Станкевич, Сочава, 1974), рептилий (Малеев, 1954; Maryanska, Osmólska, 1975; Sulimsky, 1975 и др.), млекопитающих (Kielan-Jaworowska, 1974, 1975 a, b), а также остатки харовых водорослей (Кянсеп-Ромашкина, 1975).

Все найденные диплоподы относятся к отряду Spirobolida и, по-видимому, к современному семейству Atopetholidae. По местонахождениям их находки распределяются следующим образом:

Нэмэгэту (Nemegt): 1 остаток *Gobijulus* sp.

Хулсын (Khulsan): 5 остатков *Gobijulus sabulosus* Dzik.

Ингени-Хубурская впадина:

Хэрмин-Цаб (Khermeen Tsav): 3 остатка *Gobijulus sabulosus* Dzik.

Приамурье и Китай

Сеноман

Облучье (колл. ПИН № 3690). Обнажение на правом берегу р. Лиственничной (левый приток Хингана), в 3 км к востоку от разъезда Ударный в окрестностях г. Облучье (Еврейская АО); сборы Е.В. Быковской и Я.С. Веденяпина, 1960 г. Насекомые найдены в темно-серых песчанистых алевролитах вместе с листовой флорой (Самылина, 1963б). Возраст отложений ранее определялся В.А. Самылиной как позднесеноманский или раннетуронский; в настоящее время она склонна считать его (личное сообщение) сеноманским (возможно, раннесеноманским).

Найдены следующие насекомые:

таракановые: семейство Mesoblattinidae (3 остатка; н/о; один из них изображен в статье В.А. Самылиной на табл. III, фиг. 2 как "крыло сетчатокрылого насекомого");

равнокрылые: остаток крупной цикады из инфраотряда Fulgoromorpha (н/о);

жесткокрылые: 2 точно не определенных остатка (один из них изображен на табл. III, фиг. 1 в статье В.А. Самылиной).

Маастрихт - даний

В Амурской области и на правобережье Амура в провинции Хэйлунцзян Китая позднемеловые насекомые найдены в нескольких пунктах в отложениях цагаянской свиты, охарактеризованных богатым комплексом флоры; местами в цагаянских отложениях найдены также переотложенные кости динозавров (Рябинин, 1930; Рождественский, 1967) и остатки филлопод (Чернышев, 1930). Характеристика отложений цагаянской свиты дана в ряде работ (Байковская, 1956; Криштофович и Байковская, 1966; Красилов, 1970а и др.); в этих же работах и ряде других (Криштофович, 1939; Пояркова, 1939; Красилов, 1972, 1973) приведены данные по составу флоры. В 1976 г. В.А. Красилов подверг цагаянскую флору систематической ревизии. Имеется и значительное число палинологических работ (Братцева, 1964, 1965, 1966, 1969; Хлонова, 1969, 1970). Единого мнения о возрасте цагаянской свиты не существует. А.Н. Криштофович (Криштофович, Байковская, 1966) оценивал его как датский. Г.М. Братцева (1964, 1966, 1969) на основе палинологических данных относит цагаян к маастрихтскому ярусу. Осторожнее подходит к этому вопросу А.Ф. Хлонова (1969), считающая цагаян маастрихт-датским; такая оценка в настоящее время, пожалуй, наиболее распространена. Некоторые авторы, например В.А. Красилов (1970а,б; 1976), придерживаются мнения о датском возрасте цагаяна. Палеоэкологическая характеристика цагаянской свиты дана В.А. Красиловым (1972), интерпретирующим ее как комплекс фаций речной долины.

Насекомые по крайней мере в некоторых местонахождениях (Архара) встречаются довольно часто, но представлены преимущественно фрагментарными остатками, претерпевшими, по-видимому, значительный перенос. Их остатки найдены в следующих пунктах:

Амурский Цагаян (Курпикан). Урочище Курпикан на правом берегу Амура (провинция Хэйлунцзян Китая). В 1909 г. П.К. Яворовский нашел здесь отпечаток крыла насекомого (Криштофович, Байковская, 1966, стр. 190, 211) вместе с листовой флорой. По мнению А.Н. Криштофовича, этот материал происходит из верхней части цагаянской толщи (выше горизонтов с переотложенными костями динозавров). Систематическая принадлежность виденного А.Н. Криштофовичем остатка им не указана.

Артамонов ключ (колл. ПИН № 324). Ключ Артамонов, правый приток р. Архары (Архаринский р-н Амурской обл.); сборы С.В. Воскресенского, 1940 г. Материал происходит из цагаянской свиты; точнее стратиграфическое положение находки не указано.

Найдено надкрылье ближе не определенного жука (н/о).

Архара (колл. ПИН № 2055). Пос. Архара (Амурская обл.); карьер у подножия Архаринской сопки; сборы экспедиций ПИН АН СССР, 1962 и 1972 гг., и В.А. Красилова, 1973 г. Материал происходит из аргиллитов верхней части среднего цагаяна (по схеме В.А. Красилова, 1970а). Вместе с насекомыми встречена в большом количестве листовая флора.

Найдены представители следующих групп насекомых:

поденки: точнее не определенный крыловой чехлик нимфы; н/о;

стрекозы: семейство Pseudolestidae (16 остатков, принадлежащих нескольким различным видам трех родов, близких к *Phenacolestes* Cock. и *Dysagrion* Scudd.; н/о);

таракановые: 6 фрагментарных остатков тараканов кайнозойского типа;

равнокрылые: семейства ?Cercopidae (2 остатка, принадлежащих различным видам; н/о), ?Fulgoridae (1 фрагментарный остаток; н/о), Issidae (2 остатка; н/о), Ricaniidae (около 100 остатков двух видов; н/о), ?Flatidae (1 остаток) и несколько точно не определенных фрагментарных остатков, в том числе две нимфы из инфраотряда Fulgoromorpha;

полужесткокрылые: семейства Naucoridae (4 остатка; н/о) и Coreidae (1 фрагментарный остаток; н/о);

жесткокрылые: семейства Gyrinidae (1 остаток *Mesodineutes amurensis* Ponom. и 2 – *Cretotortor archarensis* Ponom.; Пономаренко, 1976), Buprestidae (12 остатков, принадлежащих одному или двум видам; н/о) и свыше 120 точно не определенных фрагментарных остатков (в основном разнообразные изолированные надкрылья);

ручейники: семейства Philopotamidae (1 остаток; н/о), Phryganeidae (2 остатка; н/о), а также домики личинок формальных видов *Folindusia* (s.str.) *tsagajana* Vial. et Suk. (2 остатка) и *F.* (s. str.) *akhmetjevi* Vial. et Suk. (около 30 остатков) (Вялов, Сукачева, 1975);

перепончатокрылые: фрагментарный неопределимый остаток.

Кроме того, несколько фрагментов неясной систематической принадлежности.

Буреинский Цагаян (Белые кручи) (колл. ПИН № 324). Обрывы Белые кручи на правом берегу р. Буреи, приблизительно в 30 км выше ее устья (Архаринский р-н Амурской обл.); сборы А.Н. Криштофовича, 1914 г. и В.А. Красилова, 1972 г. Материал А.Н. Криштофовича происходит из верхней части разреза Белых круч (обнажения I и VI по обозначению А.Н. Криштофовича; Криштофович, Байковская, 1966, с. 311), т.е. из верхнего цагаяна по схеме В.А. Красилова (1970); точное стратиграфическое положение образцов, собранных В.А. Красиловым, на этикетках не указано.

Найдены представители следующих групп насекомых:

таракановые: 2 точно не определенных неполных крыла (н/о);

полужесткокрылые: семейство Corixidae (4 остатка *Mesosigara kryshtofovichi* Y. Pop. на одном небольшом образце аргиллита; Попов, 1971);

жесткокрылые: семейство Cupedidae (1 остаток *Notocupes* sp., Пономаренко, 1969) и не определенное надкрылье.

Кроме того, В.А. Красилов (1972, с. 133, рис. 22) указал на наличие галлов насекомых на листьях Trochodendroides с Белых круч.

Пока в различных цагаянских местонахождениях не обнаружено каких-либо общих форм насекомых. Наиболее богата фауна Архары; к сожалению, фрагментарность остатков затрудняет их определение.

Довольно разнообразны водные насекомые Архары. Чаще всего встречаются домики личинок ручейников и обрывки крыльев стрекоз. В меньшем количестве найдены остатки Naucoridae, Gyrinidae и имаго ручейников; поденки редки. В Буреинском Цагаяне водные насекомые представлены клопами семейства Corixidae.

Остатки наземных насекомых обильны, но в основном принадлежат представителям двух отрядов: жукам (свыше половины остатков наземных насекомых) и равнокрылым (более 40%). При этом подавляющее большинство равнокрылых (свыше 90%) составляют Ricaniidae. Среди жуков наиболее многочисленны ксилофаги Buprestidae. Другие наземные насекомые встречаются единично.

Фауна Буреинского Цагаяна очень необычна из-за присутствия типичных для мезофита Archaecorixinae и Notocupedini, из которых первые вообще нигде более не найдены в верхнемеловых отложениях, а вторые в них редки. Для обеих групп находки в цагаяне – самые поздние из известных.

Большое количество Ricaniidae указывает на теплый гумидный климат, подобный современному климату, например, юга Японии (юг Хонсю, Кюсю). Фауны с обилием Ricaniidae широко распространены также в раннем палеогене (ГДР, Англия, США).

Приморье

Сенон

Арзамасов ключ (колл. ПИН № 3133). Арзамасов ключ, приток р. Рудной в окрестностях пос. Тайга; сборы С.И. Неволиной, 1969 г., и экспедиции ПИН АН СССР, 1972 г. Материал происходит из грубозернистых голубовато-серых туфов арзамасовской свиты, содержащих также остатки растений сенонского облика. В настоящее время имеются также данные абсолютной оценки возраста свиты – 79–89 млн. лет (Берсенев и др., 1969). Однако А.Г. Аблаев (1970) считает флору арзамасовской свиты сеноман–туронской, возвращаясь к мнению Т.Н. Байковской (1956). Остатки насекомых редки (кроме домиков ручейников) и из-за грубой зернистости вмещающей породы сохранились плохо.

Найдены остатки следующих насекомых:

жесткокрылые: семейство Cupedidae (остаток представителя трибы Priacmini; н/о) и 2 неопределимых остатка;

ручейники: 22 домика личинок формального вида *Folindusia* (s.str.) *fusca* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1975).

Кроме того, 2 плохо сохранившихся остатка неясной систематической принадлежности.

Верхний сенон – датский ярус

Винский ключ (колл. ПИН № 3131). Винский ключ, приток р. Аввакумовки у с. Фурманово, сборы С.И. Неволиной, 1963 г. Материал происходит из темно-серых пепловых туфов так называемой винской толщи, содержащих также остатки растений. Возраст винской толщи по флоре условно определяется как датский (Берсенев и др., 1969), но не исключено, что он может быть и маастрихтским.

Найдены следующие насекомые;

полужесткокрылые: семейство Largidae (1 остаток; н/о);

жесткокрылые: точнее не определенный остаток надкрылья.

Лесистая (колл. ПИН № 3558). Водораздел верховьев р. Лесистой и р. Березовой, бассейн верховьев р. Большой Уссурки; сборы А.Г. Дудко, 1970 г. Материал происходит из очень тонкозернистых светло-серых туффитов дорофеевской свиты, содержащих также немногочисленные остатки растений. По предварительному заключению С.И. Неволиной, флора из этой толщи указывает на ее позднесенонский или датский возраст.

Найдено заднее крыло равнокрылого из семейства Cercopidae (н/о).

Угловой ключ (колл. ПИН № 1037, 3296). Верховья ключа Углового, притока р. Дорожной; сборы Беляева, 1952, А.И. Бураго, 1969, и экспедиции ПИН АН СССР, 1972 г. Материал происходит из черных туффитов нижней части нижней подсвиты приморской свиты, содержащих также остатки растений. По предварительному заключению С.И. Неволиной, листовая флора из этих отложений имеет позднесенонский или датский облик.

Остатки насекомых встречаются редко и принадлежат представителям следующих групп:

равнокрылые: семейство ?Cercopidae (1 остаток: н/о);

жесткокрылые: 3 фрагментарных остатка;

ручейники: 6 домиков личинок формального вида *Acrindusia* (s.str.) *spiralis* Vial et Suk. (Вялов и Сукачева, 1976).

Датский ярус

Соболевка (колл. ПИН № 3515). Река Соболевка между устьями ключей Березовый и Горелый; сборы С.И. Неволиной, 1973 г. Материал происходит из туфогенно-осадочной толщи, относимой к тахобинской свите. Стратиграфия этих отложений рассмотрена С.А. Салуном и В.Г. Плахотником (1960). Они охарактеризованы тахобинским флористическим комплексом (Борсук, 1952), близким

к комплексу флоры из палеоценовой тадушинской свиты (см. ниже стр. 119), но явно более древним. На этом основании ряд авторов (Борсук, 1952; Байковская, 1956; Аблаев, 1974) относят тахобинскую флору к данию, хотя существует мнение о ее возможном палеоценовом возрасте, отчасти подтверждаемое данными абсолютной геохронологии (Берсенев, Устиновский и др., 1969).

По-видимому, остатки насекомых часто встречаются в Соболевке, но специальных палеоэнтомологических исследований в этом местонахождении не проводилось.

Найдены следующие насекомые:

равнокрылые: семейство Cercopidae (7 остатков, принадлежащих по меньшей мере двум различным видам; по-видимому, они не идентичны найденным в тадушинской свите);

полужесткокрылые: плохо сохранившийся остаток;

жесткокрылые: неопределимый фрагментарный остаток;

скорпионницы: семейство Panorpidae (1 остаток; н/о).

Позднемеловые фауны Приморья известны пока не достаточно, но все же некоторые особенности их ясны уже сейчас. Водные насекомые представлены в них разнообразными ручейниками, строившими домики из растительных остатков. Обилие подобных же домиков отмечается и в более молодых, палеогеновых фаунах Приморья.

Среди наземных насекомых явно преобладают равнокрылые семейства Cercopidae. Этим позднемеловые фауны Приморья резко отличаются от фауны цагаянской свиты, где доминирующей группой равнокрылых являются более теплолюбивые Ricaniidae. Уверенно говорить о похолодании по сравнению с цагаянским временем трудно, поскольку Cercopidae найдены и в таких фаунах Приморья, которые приблизительно синхронны цагаянской (Лесистая, Угловой). Поскольку в Приморье все остатки насекомых найдены в туфогенных фациях, то скорее можно думать, что это отличие определяется существованием приморских фаун в условиях гористого рельефа и соответственно на более высоком гипсометрическим уровне. Температурные различия, определившие эту разницу в систематическом составе Homoptera, вполне могли быть не слишком велики. Так, Ricaniidae многочисленны уже на юге Хонсю, тогда как фауна Хоккайдо или Кунашира скорее напоминает меловую фауну Приморья. В условиях еще более холодного климата (например, в современной фауне Приморья или Сахалина) численность Cercopidae высока, но разнообразие сильно уменьшается. Поэтому можно думать, что разнообразная фауна Cercopidae позднего мела Приморья существовала в климатических условиях, близких к современному климату, например, Кунашира.

Северо-Восток СССР

Аркагала (колл. ПИН № 1061, 1832). Бассейн р. Аркагалы в пределах Аркагалинского угольного бассейна (верховья р. Колымы, Сусуманский р-н Магаданской обл.). Остатки насекомых обнаружены в нескольких пунктах в черных и темно-серых алевролитах аркагалинской свиты верхнего мела вместе с остатками листовой флоры. Характеристика ископаемых растений аркагалинской свиты дана В.А. Самылиной (1962, 1974 и др. работы). Точных данных о положении находок насекомых внутри разреза свиты нет. Возраст аркагалинской флоры В.А. Самылина оценивает как сеноманский, отмечая малое число в ней мезофитных элементов при сравнительно небольшом числе покрытосеменных и преобладании кайнофитных хвойных из семейств Pinaceae и Taxodiaceae.

Находки насекомых в бассейне Аркагалы сделаны в следующих пунктах:

скв. 97, глубина 53,3 м; сборы В.А. Самылиной, 1959 г. (колл. ПИН № 1832): неполный остаток жука из подотряда Adephaga (н/о);

ручей Грязный, левый приток р. Аркагалы; сборы В.А. Самылиной, 1959 г. (колл. ПИН № 1832): хорошо сохранившееся крыло сетчатокрылого (Neuroptera), по-видимому, из семейства Osmylidae (н/о);

ручей Тал-Юрях, правый приток р. Аркагалы; сборы А.Д. Поповой, 1948 г.

и В.А. Самылиной, 1959 г. (колл. ПИН № 1061, 1832). Собран ряд остатков насекомых довольно хорошей сохранности:

таракановые: неполный точно не определенный остаток;

прямокрылые: семейство Phasmomimidae (5 остатков одного вида; н/о);

равнокрылые: семейство Cicadidae (1 остаток; н/о), Procercopidae (1 остаток; н/о), Cercopidae (1 остаток; н/о);

жесткокрылые: семейство Cupedidae (остаток представителя трибы Ommatini; н/о) и 4 ближе не определенных остатка явно различных жуков.

Пенжина (колл. 2962). Междуречье р. Веселой и р. Шайбовеем, бассейн Пенжины; материал передан в ПИН АН СССР М.А. Ахметьевым в 1968 г. М.А. Ахметьев сообщил, что остаток происходит из предположительно сеноманских отложений. По данным В.А. Самылиной (1974), в бассейне р. Шайбовеем найдена ископаемая флора, очень сходная с флорой Аркагалы и, по-видимому, синхронная ей. Возможно, что и насекомые захоронены в этих же отложениях.

Найден остаток прямокрылого из семейства Phasmomimidae, очень сходный с обнаруженными в Аркагале и, возможно, принадлежащий тому же виду (н/о).

Хета (колл. ПИН № 447). Ключ Обрывистый, приток р. Гипотетической в бассейне р. Хеты; сборы И.Ф. Карпова, год сборов не указан. Точных сведений о стратиграфическом положении находки нет, на этикетке указано, что она происходит из верхнемеловых отложений.

Найден остаток жука из семейства Cupedidae (н/о).

Своеобразной чертой сеноманских фаун Северо-Востока СССР является обилие прямокрылых семейства Phasmomimidae, неизвестных из более молодых отложений. Phasmomimidae найдены также в альбе – сеномане Лабрадора, что указывает на их широкое распространение в середине мела; однако они не обнаружены в позднемеловых фаунистических комплексах Индо-Европейской области. Общее число остатков насекомых, найденных в верхнем мелу Северо-Востока СССР, невелико, что не позволяет охарактеризовать основные особенности фауны. Присутствие Cicadidae говорит в пользу по меньшей мере теплоумеренного климата этого района в сеномане.

Япония

Омицидани (Omichidani). Долина Омицидани, префектура Исикава, о-в Хонсю. Остатки насекомых найдены в так называемых слоях Омицидани вместе с листовой флорой; отложения имеют, по-видимому, озерный генезис и содержат примеси туфогенного материала. Характеристика геологии района и состава флоры Омицидани дана Х. Мацуо (Matsuo, 1970). Возраст флоры Омицидани Мацуо считает коньякским, помещая ее непосредственно выше туронской флоры Асува. Климатические условия, судя по характеру флоры, были умеренными, в общем близкими к современному климату Японских островов.

На наличие остатков насекомых в Омицидани указывают Х. Мацуо (Matsuo, 1970) и И. Фудзияма (Fujiyama, 1973), не приводящие данных об их систематическом составе. И. Фудзияма любезно сообщил о составе фауны: "Найдено несколько крыльев равнокрылых и большое число надкрылий жуков, которые изучаются мной".

По личному сообщению И. Фудзияма, остатки насекомых в 1975 г. обнаружены им также в отложениях группы Тетори (конец позднего мела). Всего найдено 3 экз., в том числе Orthoptera и Neuroptera (н/о).

СЕВЕРНАЯ АМЕРИКА

Аляска

Кук-Ривер (Kuk River). Бассейн р. Кук, Аляскинская береговая равнина. Остатки насекомых найдены в ископаемых смолах (ретинитах). Ретиниты широко распространены в этом районе в верхнемеловых отложениях: слоях Кук (Kuk; сеноман), Кетик (Ketik; турон) и особенно Каолак (Kaolak; нижний сенон). Однако образцы с насекомыми были найдены в переотложенном состоя-

нии в современном аллювии рек Омалик (Omalik), Пугник (Pungnik) и др., впадающих в Кук-фьорд; их точный возраст не установлен и может оказаться неодинаковым. Общие сведения о стратиграфии меловых смолоносных отложений Северной Америки и самих смолах приводятся в ряде работ (Usinger, Smith, 1957; R. Langenheim et al., 1960; J. Langenheim, Beck, 1962). В верхнемеловых отложениях найдены также макроостатки растений (Hollick, Martin, 1930; Smiley, 1966) и палиноморфы (Stanley, 1967).

В связи с отсутствием в литературе точных сведений о местах находок тех или иных инклюзов мы приводим сводный список насекомых из верхнемеловых смол Аляски:

равнокрылые: несколько остатков тлей (н/о), отнесенных к семейству Adelgidae (Hurd et al., 1958), что требует подтверждения;

двукрылые: семейство ? Empididae (1 остаток; н/о; Hurd et al., 1958);

перепончатокрылые: семейства Stigmaphronidae (1 остаток *Allocotidus bruesi* Muesb., первоначально описанного как представитель семейства Ceraphronidae; Muesbeck, 1963; Расницын, 1975), Eulophidae (несколько остатков; н/о; Hurd et al., 1958; R. Langenheim et al., 1960).

Другие членистоногие в смолах Аляски пока не найдены.

Скалистые горы и районы к западу от них

Сеноман - турон

Коббс-Крик (Cobb's Creek). Коббс-Крик, близ Нью-Ульма (New Ulm), графство Браун, штат Миннесота (США). Материал происходит из отложений группы Дакота, относимых к свите Уиндроу (Windrow) и охарактеризованных также макроостатками растений и палиноморфами (Sloan, 1964). Эти отложения имеют частично дельтовый, частично озерный генезис.

Насекомые из Коббс-Крик изучаются С. Льюисом, которому мы обязаны предоставлением геологических данных о местонахождении и дополнительными сведениями о насекомых. Они представлены следующими группами:

таракановые: 2 неполных остатка передних крыльев. С. Льюис любезно прислал нам их схематические рисунки: по мнению В.Н. Вишняковой, они принадлежат неопределимым точнее тараканам кайнозойского облика;

ручейники: домики личинок формального вида *Folindusia* (s.str.) *pinacea* Lewis (Lewis, 1970; Вялов, Сукачева, 1976).

Кроме того, имеется указание (Hagen, 1882) на наличие галлов и мин на листьях различных покрытосеменных из отложений группы Дакота в центральном Канзасе и Небраске (США); точных стратиграфических и географических указаний, а также описаний и изображений остатков не приводится. Г. Гаген лишь указывает, что многие из них напоминают мины бабочек. Поскольку аналогичные находки сделаны в сеномане Европы и туроне Казахстана, нет сомнений, что уже в раннем кайнофите специализированные фитофаги покрытосеменных были обильны и широко распространены.

Кампан

ЧЕМАВИНИТ (СВИТА ФОРМОУСТ)

В двух пунктах на юге Канады - в Медисин-Хат (Medicine Hat) в бассейне Южного Соскачевана (Альберта) и на озере Сидар-Лейк (Cedar Lake) в устье Саскачевана (Манитоба) - найдены включения насекомых в верхнемеловых смолах из группы ретинитов. Более подробно изучено местонахождение Сидар-Лейк, но возраст смол в этом случае точно не установлен, так как они найдены переотложенными в современных пляжных отложениях. Ретиниты с Сидар-Лейк еще в прошлом веке исследовались минералогически и были независимо описаны в качестве нового минерального вида Б. Харрингтоном (Harrington, 1891) и Р. Клебсом (Klebs, 1896); приоритет имеет данное Харрингтоном название "чемавинит". Данные о находках смол на Сидар-Лейк, истории

их исследования и возможном происхождении приводятся в ряде работ (Carpenter et al., 1937; Delamare-Deboutteville, Massoud, 1968; Langenheim, Beck, 1968; McAlpine, Martin, 1969). В Манитобе и Альберте известны местонахождения верхнемеловых смол, сведения о которых суммированы Дж. Макальпайном и Дж. Мартином в уже цитированной работе. Надежные сведения об их возрасте имеются для местонахождения Медисин-Хат, где они найдены в открытых угольных разработках в угленосных отложениях свиты Формоуст (Foremost), относимых к кампану. Свита Формоуст относится к серии Белли-Ривер, отложения которой охарактеризованы богатой фауной позвоночных (Lambe, 1902; B. Brown, 1914; Sternberg, 1932; Parks, 1933; Fox, 1970; Storer, Johnson, 1974 и др) и моллюсков (Russell, 1967). В Медисин-Хат смолоносные отложения свиты Формоуст непосредственно перекрываются бентонитами свиты Бэрпоу (Bearpaw), абсолютный возраст которых составляет 72–73 млн. лет (Folinsbee et al., 1964). Считается, что смолы из Медисин-Хат, скорее всего, идентичны с чемавинитом Сидар-Лейк (McAlpine, Martin, 1969). Вопрос об одновозрастности этих смол окончательно не решен.

Учитывая это обстоятельство, мы приводим списки для местонахождений отдельно. Виды, известные из обоих местонахождений, отмечены звездочкой. Сведения о неописанных формах взяты из статьи Дж. Макальпайна и Дж. Мартина (McAlpine, Martin, 1969).

Медисин-Хат

Насекомые:

равнокрылые: семейство Callaphididae (1 остаток *Aniferella bostoni* Richards; Richards, 1966) и около 30 остатков точно не определенных тлей;

двукрылые: семейство Sciadoceridae (1 остаток *Sciadophora bostoni* McAlpine et Martin; McAlpine, Martin, 1966);

перепончатокрылые (Yoshimoto, 1975): семейства Serphitidae (5 остатков **Archaeromma minutissima* Brues и 2 – **A. nearctica* Yoshimoto), Mymaridae (2 остатка **Triadomerus bulbosus* Yoshimoto и 1 – *Macalpinia canadensis* Yoshimoto) и Eulophidae (1 остаток **Baeomorpha dubitata* Brues, 2 – **B. distincta* Yoshimoto, 1 – **B. elongata* Yoshimoto и 1 – **B. ovatata* Yoshimoto).

Паукообразные:

клещи: семейство Gymnodamaeidae (5 остатков; н/о).

Сидар-Лейк

Ногохвостки: семейство Protentomobryidae (1 остаток *Protentomobrya walkeri* Folsom; Carpenter et al., 1937; Delamare-Deboutteville, Massoud, 1968) и 2 точно не определенных остатка.

насекомые:

сеноеды: 9 точно не определенных остатков;

равнокрылые: семейства Cicadellidae (1 остаток *Jascopus notabilis* Hamilton, первоначально описанный как представитель особого семейства; Hamilton, 1971; J. Evans, 1972), Cercopidae (1 остаток; н/о), Palaeoaphididae (по одному остатку *Palaeoaphis archimedia* Richards и *Ambaraphis costalis* Richards; Richards, 1966), Canadaphididae (по одному остатку *Canadaphis carpenteri* Essig, *Alloambria caudata* Richards и *Pseudambria longirostris* Richards; Richards, 1966), ? Margarodidae (1 остаток *Electrococcus canadensis* Beardsley из Сидар-Лейк; Beardsley, 1969), а также несколько точно не определенных Auchenorrhyncha (Carpenter et al., 1937), около 100 остатков Aphidomorpha (н/о), 1 остаток неясного систематического положения и свыше 40 остатков, данных о систематической принадлежности которых не опубликовано; вероятно, и они в основном принадлежат тлям;

полужесткокрылые: семейство Anthocoridae (3 остатка; н/о; McAlpine, Martin, 1969, fig. 5);

трипсы; точно не определенный остаток;

жесткокрылые: семейства Scydmaenidae (1 остаток; н/о; McAlpine, Martin, 1969; figs. 1, 2, 3), Staphylinidae (остаток личинки; н/о; McAlpine, Martin, 1969, fig. 4) и несколько точно не определенных остатков (Carpenter et al., 1937; McAlpine, Martin, 1969); один из них приведен как относящийся

к "Cerambycoidea"; в каком объеме Дж. Макальпайн и Дж. Мартин принимают эту группу, неясно;

ручейники: 2 точно не определенных остатка; о наличии одного остатка упоминает также Г. Росс (Ross, 1958);

бабочки: голова гусеницы ближе не определенного представителя Tineoidea (MacKey, 1970) и 1 остаток имаго (н/о; А. Скальски, личное сообщение).

двукрылые: семейства Chironomidae (3 остатка *Metriocnemus cretatus* Boesel, 2 – *Smittia veta* Boesel, и 1 – *Spaniotoma conservata* Boessel; Carpenter et al., 1937; 8 точно не определенных остатков; н/о; McAlpine, Martin, 1969, fig. 8), Ceratopogonidae (2 остатка "*Lasiohelea*" *cretea* Boesel и по одному остатку "*L.*" *globosa* Boesel, "*Atrichopogon*" *canadensis* Boesel, "*Dasyhelea*" *tyrrelli* Boesel, *Ceratopogon aquilonius* Boesel и *Protoculicoides depressus* Boessel; Carpenter et al., 1937; родовые определения первых четырех видов ошибочны, все они в действительности относятся к Ceratopogoninae: Ремм, 1976; кроме того, более 30 точнее не определенных остатков; н/о; McAlpine, Martin, 1969, fig. 9), Mycetophilidae (1 остаток; н/о), Sciaridae (1 остаток; н/о), Scatopsidae (2 остатка; н/о), Penthetriidae (1 остаток *Plecia myersi* Peterson; Peterson, 1975), Anisopodidae (1 остаток; н/о), Stratiomyiidae (1 остаток *Cretaceogaster pygmaeus* Teskey; Teskey, 1971), Empididae (около 30 остатков; н/о; Carpenter et al., 1937; McAlpine, Martin, 1969; по личному сообщению В.Г. Ковалева, принадлежат в основном представителям Ocydromiinae), Dolichopodidae (9 остатков; н/о), Platypezidae (3 остатка; н/о), Ironomyiidae (1 остаток *Cretonomyia pristina* McAlp.; McAlpine, 1973), Sciadoceridae (1 остаток *Prioriphora canadambra* McAlp. et Martin; McAlpine, Martin, 1966; кроме того, 4 точно не определенных остатка; н/о), ? Pipunculidae (1 остаток; н/о), Chloropidae (1 остаток; н/о), а также ближе не определенные Tipuloidea (1 остаток; н/о), Mycetophyloidea (3 остатка; н/о), Bibionoidea (2 остатка; н/о), Cecidomyioidea (8 остатков; н/о) и свыше 60 остатков не установленного систематического положения;

перепончатокрылые: семейства Braconidea (по одному остатку "*Diospilus*" *allani* Brues, "*Pygostolus*" *patriarchicus* Brues и "*Neoblacus*" *facialis* Brues; Carpenter et al., 1937; родовые определения сомнительны: Жерихин, 1970; кроме того, 2 точно не определенных остатка), Megaspilidae (1 остаток ? *Ligocerus*" *dubitatus* Brues; Carpenter et al., 1937; Muesbeck, 1963), Diapriidae (2 остатка; н/о), Serphitidae (20 остатков *Serphites paradoxus* Brues, 8 – **Archaeromma minutissima* Brues, 5 – **A. nearctica* Yoshimoto и 1 – *Archaeromma* sp.; Carpenter et al., 1937; Doutt, 1973; Yoshimoto, 1975), Scelionidae (по одному остатку *Baryconus fulleri* Brues и *Proteroscelio antennalis* Brues; Carpenter et al., 1937; кроме того, ряд н/о остатков: Расницын, 1975), Mymaridae (3 остатка **Triadomerus bulbosus* Yoshimoto, 1 – *Triadomerus* sp., 2 – *Carpenteriana tumida* Yoshimoto и 3 – *Protooctonus masneri* Yoshimoto; Yoshimoto, 1975), Trichogrammatidae (2 остатка *Enneagmus pristinus* Yoshimoto, Yoshimoto, 1975), Eulophidae (1 остаток *Boucekly-tus arcuodens* Yoshimoto, 1 – *Distylopus bisegmentus* Yoshimoto, 7 – **Baeomorpha dubitata* Brues, 4 – **B. distincta* Yoshimoto, 5 – **B. elongata* Yoshimoto и 4 – **B. ovatata* Yoshimoto; Yoshimoto, 1975), Cynipidae (1 остаток *Protimaspis costalis* Kinsey; Carpenter et al., 1937), Chrysidae (1 остаток *Procleptes carpenteri* Evans; Evans, 1969), Sphecidae (1 остаток *Lisponema singularis* Evans; Evans, 1969); кроме того, 1 остаток Ichneumonoidea, 8 – Ceraphronoidea, 1 – ? Formicoidea (Расницын, 1975) и точно не определенные остатки. Указание на присутствие Vanhorniidae (McAlpine and Martin, 1969) ошибочно.

Паукообразные:

пауки: семейства ? Araneidae (1 остаток; н/о; McAlpine and Martin, 1969, fig. 7), ? Linyphiidae (1 остаток; н/о), ? Theridiidae (1 остаток; н/о), 1 ближе не определенный остаток Araneoidea и около 20 остатков неясной систематической принадлежности;

клещи: семейства Erythraeidae (2 точно не определенных остатка), Bdellidae (1 остаток Bdella vetusta Ewing; Carpenter et al., 1937), Oribatidae (2 остатка; н/о) и 6 точно не определенных остатков.

По-видимому, фауна чемавинита во многом сходна с фаунами позднемеловых смол Таймыра. К сожалению, опубликованные количественные данные по ее составу, вероятно, неточны (Расницын, 1975). Наиболее заметной особенностью фауны чемавинита является большое количество тлей, в этом отношении она приближается к фауне сахалинского янтаря и эоценовых смол Арканзаса. Очень многочисленны также двукрылые и перепончатокрылые, что вообще характерно для фаун смол. Обилие тлей объясняется, скорее всего, экологическими причинами. По-видимому, чемавинит отличается от таймырских смол и небольшим числом остатков насекомых, связанных с водой, что также наводит на мысль о несколько различной экологической обстановке. Вместе с тем общий состав семейств, по крайней мере равнокрылых, двукрылых и перепончатокрылых, в чемавините очень близок к таковому в ретинитах Нижней Агапы и хетской свиты. В ряде случаев, по-видимому, присутствуют общие роды, и по крайней мере один общий для всех трех фаун вид (*Serphites paradoxus* Brues). Можно предполагать, что уровень сходства систематического состава фаун чемавинита и смол хетской свиты примерно такой же, как и смол хетской и долганской свит.

Предположение о кампанском возрасте чемавинита Сидар-Лейк выглядит вполне правдоподобно. В чемавините присутствуют некоторые явно молодые группы, не найденные в хетской свите (Tineoidea, ? Pipunculidae, Chloropidae, Trichogrammatidae), а другие молодые и более характерные для палеогена группы становятся многочисленнее (Dolichopodidae, Bibionoidea, Mymaridae, Eulophidae). Напротив, число вымерших семейств в фауне чемавинита, по-видимому, меньше, чем в Янтардахе. Таким образом, фауну чемавинита следует считать действительно наиболее молодой среди известных фаун меловых ископаемых смол.

СВИТА ДЖУДИТ-РИВЕР

Уиллоу-Крик (Willow Creek). Уиллоу-Крик, штат Монтана (США). Остаток насекомого происходит из отложений свиты Джудит-Ривер, имеющих преимущественно дельтовый генезис. Отложения свиты охарактеризованы палиноморфами (Hall J.W. 1969; Tschudy, 1973) и богатым комплексом разнообразных позвоночных: рыб, амфибий, рептилий, млекопитающих (Laidy, 1860; Cope, 1876; A. Sahni, 1972 a, b). Возраст свиты считается позднекампанским.

Единственный известный остаток насекомого – надкрылье таракана *Stantoniella cretacea* Handl. (Handlirsch, 1906 a, b). Систематическое положение не вполне ясно; возможно, относится к семейству Blattidae (Бей-Биенко, 1950).

Кроме того, Дж. Будью (Buddhue, 1935) указал на наличие включений насекомых в ископаемых смолах на побережье Калифорнийского залива (Мексика), описанных им под названием бакалит. Впоследствии было установлено наличие смол в этом районе в верхнекампанских песчаниках между Пунта-Сан-Хозе (Punta San Jose) и Пунта-Кабрас (Punta Cabras), но неясно, отсюда ли происходят описанные Будью образцы (Langenheim R.L. et al., 1965). Возможно, речь идет о материале из олигоцен-миоценовых отложений Южной Мексики (Чьяпас). Будью говорит о находке "беловатого насекомого, похожего на пчелу", и "личинки" без более подробных описаний или изображений. В другой статье (Hurd et al., 1962, p. 112) смолы из района Калифорнийского залива названы "содержащими ископаемых" (fossiliferous), но без всяких указаний систематической принадлежности остатков.

Верхний кампан - маастрихт

Драмхеллер (Drumheller). Р. Ред-Дир (Red Deer) близ г. Драмхеллер, бассейн Южного Саскачевана (Альберта). Материал происходит из отложений свиты Эдмонтон (Edmonton), широко распространенных в Альберте и Саскачеване. Осадки имеют дельтово-флювиальный генезис и содержат остатки растений и позвоночных. Существует обширная литература по палинологии (Srivas-

tava, 1967 и др. работы), растительным макроостаткам (Ramanujam, Stewart, 1969; Jain, 1971) и остаткам позвоночных (B.Brown, 1913; Lambe, 1920; Parks, 1933, Sternberg, 1919, Fox, 1974 и др.) из свиты Эдмонтон. Стратиграфия и палеоэкология эдмонтонских отложений также рассматривается в ряде работ (Russel, Chamney, 1967; Irish, 1970; Srivastava, 1970 и др.). Возраст свиты по биостратиграфическим данным оценивается в пределах позднего кампана-маастрихта; с этим согласуются данные радиометрических определений возраста прослоев бентонитов внутри свиты Эдмонтон – 69,5 млн. лет (Folinsbee et al., 1970).

Остатки насекомых найдены в небольшом количестве; положение находок в разрезе свиты в литературе не указывается. Обнаружены следующие насекомые:

жесткокрылые: точно не определенное надкрылье (McAlpine, 1970);

двукрылые: семейство ? Calliphoridae (11 пупариев *Cretophormia fowleri* McAlp.; McAlpine J.F., 1970). В справедливости определения семейства, основанного главным образом на косвенных признаках, можно сомневаться, но принадлежность пупариев какой-то высшей (мускоидной) мухе бесспорна. Пупарии расположены группой в месте скопления органического вещества, которое Дж. Макальпайн предположительно считает за разложившийся труп рака. По-видимому, личинки мухи развивались в этом трупе и после окукливания были прижизненно захороны непосредственно в месте обитания.

Маастрихт

СВИТА ПЬЕРР

Отложения свиты Пьерр (Pierre) развиты на обширной площади на западе США и частично Южной Канады. Они имеют дельтовый и прибрежной-морской генезис и охарактеризованы спорово-пыльцевыми комплексами (Lammons, 1970), остатками морских беспозвоночных (Bishop, 1972, 1973), рыб (Goody, 1970) и динозавров (Welles, Bump, 1949 и др.). Стратиграфия и палеоэкология свиты Пьерр рассматривается в ряде работ (Griffitts, 1949; Gill, Cabban, 1966; Weimer, 1973 и др.). Остатки насекомых встречаются, по-видимому, единично.

Боулдер. Боулдер, штат Колорадо, (США). Точных сведений о стратиграфическом положении остатков насекомых в литературе нет.

Найдено неполное переднее крыло равнокрылого из инфраотряда Fulgoromorpha, описанное под названием *Petropteron mirandum* Cock. (Cockerell, 1912). Систематическое положение внутри инфраотряда неясно (Беккер-Мигдисова, 1962).

Ассинбойн (Assinboine River). Среднее течение р. Ассинбойн (Манитоба). Описавший материал С. Скаддер (Scudder, 1895) не указал точного места находки; впоследствии А. Гандлирш (Handlirsch, 1906) привел тот же остаток с указанием "Millwood, Manitoba".

Единственный остаток насекомого найден в карбонатной конкреции и представляет собой надкрылье жука *Hylobiites cretaceus* Scudd. С. Скаддер отнес вид к семейству Curculionidae, что вполне возможно, но не доказано.

СВИТА ФОКС-ХИЛЗ

Свита Фокс-Хилз (Fox Hills) представлена преимущественно песчанистыми мелководно-морскими отложениями и залегает между свитами Пьерр и Хелл-Крик (Hell Creek). Стратиграфии и условиям накопления осадков свиты посвящен ряд работ (Waage, 1961, 1968; Feldmann, 1972, Weimer, 1973 и др.). Отложения охарактеризованы спорово-пыльцевыми комплексами (Stanley, 1965; Hall, 1967), макроостатками растений (Dorf, 1938; R. Brown, 1939; Delevoryas, 1964), остатками моллюсков (Elias, 1933; Speden, 1970; Artzner, 1973; Erikson, 1973) и позвоночных (Cope, 1876 и др.). Возраст их считается маастрихтским.

Фокс-Хиллз (Fox Hills). Фокс Хиллз, нижнее течение р. Моро (Moreau River), графство Дьюи (Dewey), штат Южная Дакота (США).

Остатки насекомых представлены изолированными надкрыльями жуков, описанными под названиями "*Carabites*" *russelli* Cock., "?*Carabites*" sp., "*Curculionites*" *hylobioides* Northr., "*C.*" *vulpinus* Northr., "*C.*" *northropi* Cock. и "*Curculionites*" sp. (Northrop and Cockerell, 1928). Систематическая принадлежность неясна.

Передовой хребет (Front Range). Центральная часть Передового хребета, штат Колорадо, США.

Найдены остатки следующих насекомых (Oman, 1937):

равнокрылые: семейство Cicadellidae (1 остаток *Mesojassoides gigantea* Oman);

полужесткокрылые: семейство ? Coreidae (точно не определенный остаток).

Кроме того, С. Скаддер (Scudder, 1878; 1890) описал из угленосных отложений группы Ланс (Ларами) в Кроу-Крик (Crow Creek) к югу от Грили (Greeley), штат Колорадо (США) кладки яиц очень крупного насекомого под названием *Corydalites fecundum* Scudd. Этот вид отнесен Скаддером к семейству Corydalidae (Megaloptera). Кладки обнаружены в большом числе в угленосных отложениях с остатками моллюсков. Подобные же кладки известны из кампана Франции. По стратиграфии и палеонтологии отложений группы Ланс, содержащих многочисленные остатки растений, моллюсков и позвоночных, существует обширная литература (Ward, 1886; Knowlton, 1909; Stanton, 1920; Dorf, 1940; Mook, 1941; Clemens, 1973 и ряд др.). Возраст этих отложений считается позднемаастрихтским. К сожалению, С. Скаддер не привел данных о точном стратиграфическом положении находок.

Остаток, описанный Р. Броуном (Brown, 1941) под названием *Celliforma favosites* Brown в качестве гнезда перепончатокрылого Vespidae из верхнего мела штата Юта (США), едва ли является гнездом насекомого (Bequaert, Carpenter, 1941).

Несмотря на то, что маастрихтские насекомые найдены в ряде районов Северной Америки, данные по ним слишком отрывочны и не позволяют воссоздать общий облик энтомофауны. Чаще всего встречаются, по-видимому, остатки жуков и цикад.

Районы к востоку от Скалистых гор

Клиффвуд (Cliffwood). Клиффвуд в заливе Раритан, штат Нью-Джерси (США). Инклюзы насекомых найдены в ретинитах из свиты Мэготи (Magothy). Эта свита составляет верхнюю, наиболее богатую смолами часть меловых смолоносных отложений Атлантической береговой равнины, разделяющихся на три свиты: Патапско, Раритан и Мэготи. Характеристика смол и условий их залегания дана в ряде работ (Shepard, 1870; Hagen, 1874; Hollick, 1896, 1905; Gies, 1907; J. Langenheim and Beck, 1968). Стратиграфии и литологическим особенностям смолоносных отложений также посвящена обширная литература (Berry, 1916 a, b; Spangler, Peterson, 1950; Dorf, 1951; Groot et al., 1961; Vokes, 1961; Owens et al., 1968; Glasser, 1969; Owens and Sohl, 1969). Хорошо изучены палинологические спектры (Groot, Penny, 1960; Groot et al., 1961; Kimyai, 1966; Wolfe, Pakiser, 1971; Sirkin, 1974) и растительные макроостатки (Berry, 1905 a, b; 1909, 1910, 1911; Hollick, 1906; Penny, 1947; Chaney, 1950; Dorf, 1952). Предположительно считается, что смолы из свиты Мэготи принадлежат таксодиевым (Knowlton, 1896; Langenheim J., Beck, 1968). Возраст свиты до последнего времени считался турон-коньякским, но в настоящее время в верхней части свиты найден позднесантонский аммонит (Doyle, 1969). Сантонский или даже раннекампанский возраст подтверждается и новейшими палеоботаническими данными (Wolfe, Pakiser, 1971).

В смолах из Клиффвуда найдены следующие остатки насекомых (Wilson et al., 1967);

двукрылые: несколько точно не определенных остатков;

перепончатокрылые: семейство Formicidae (2 остатка *Sphecomyrma freyi* Wilson et Brown).

Кроме того, в отложениях той же свиты в Кейп-Сейбл (Cape Sable) на р. Мэготи в штате Мэриленд вместе со смолами был найден объект, который Д. Труст (Troost, 1821) предположительно счел "гнездом насекомого". Г. Гаген (Hagen, 1974) высказал мнение, что этот объект представляет собой побег растения с группой галлов. Подробного описания находки опубликовано не было.

Коффе-Блафф (Coffee Bluff). Коффе-Блафф, графство Гардин, штат Теннеси. Остаток насекомого найден в куске ископаемой смолы из отложений свиты Юто (Eutau), возраст которой оценивается в пределах коньякского – начала сантонского века. Смолы из Коффе-Блафф не подвергались, по-видимому, минералогическому исследованию: во всяком случае, в сводке Дж. Лангенгейм и Ч. Бека (Langenheim, Beck, 1968) сведений о них не приводится.

Найден фрагмент переднего крыла ручейника "*Dolophilus*" *praemissus* Cock. (Cockerell, 1917 f.). Г. Росс (Ross, 1958), переизучивший голотип, нашел, что отнесение к современному роду *Dolophilus* McL. недостаточно обоснованно. По-видимому, "*D.*" *praemissus* Cock. действительно принадлежит к семейству Philopotamidae, но не исключена и его принадлежность к Psychomyiidae. Представители обоих семейств населяют преимущественно быстро текущие реки и ручьи.

Гренландия

Атанекердлук – 1 (Atanekerdluk). У подножия горы Атанекердлук на южном побережье полуострова Нугссуак (Западная Гренландия) в меловых отложениях, содержащих многочисленные остатки растений, найден остаток, описанный О. Геером (Heer, 1974) как принадлежащий представителю класса двупарноногих многоножек (Diplopoda). Нижние флороносные отложения Атанекердлука относятся к свите Атане (Atane), литологически очень сходной с нижнемеловой свитой Коме северного побережья Нугссуака. Однако состав флоры Атане существенно отличается от флоры Коме в первую очередь обилием покрытосеменных. Независимо от трактовки возраста флоры Коме, различной у разных авторов (см. стр. 71), для флоры Атане почти все палеоботаники принимали сеноманский или сеноман-туронский возраст. Б. Кох (B. Kock, 1964) предположительно считает ее раннесенонской.

По остатку, сочтенному им за остаток многоножки, О. Геер установил вид *Julopsis cretacea* Heer. Описание Геера чрезвычайно кратко, а рисунок очень схематичен. На их основе нельзя даже установить, действительно ли мы имеем дело с остатком представителя Diplopoda. Общее внешнее сходство с современными Julidae на рисунке несомненно, но отсутствие явственно отчлененной головы и конечностей (на месте которых изображены лишь остроконечные выступы) позволяет сомневаться вообще в животной природе объекта.

Атанекердлук-II. В районе горы Атанекердлук обнажается также другая флороносная толща, залегающая значительно выше свиты Атане. Первоначально О. Геер счел флору верхних горизонтов Атанекердлука за миоценовую (Heer, 1874, 1883), позднее ее возраст был понижен до эоцена (L. Koch, 1929), а затем, после находки в Агатдале того же флористического комплекса в фаунистически охарактеризованных морских датских отложениях, – до верхнего дания (Koch, 1963).

Вместе с верхнеатанекердлукской флорой найдены остатки следующих насекомых (Heer, 1883):

таракановые: остаток неясной систематической принадлежности, описанный как "*Blattidium*" *fragile* Heer;

прямокрылые: семейство Tettigoniidae (1 остаток *Arctolocusta groenlandica* Heer; Zeuner, 1937; Шаров, 1962);

равнокрылые: семейство ? Cercopidae (1 остаток *Cercopidium rugulosum* Heer);

полужесткокрылые: остаток неясной систематической принадлежности, описанный как *"Pentatoma" boreale* Heer;

жесткокрылые: фрагментарные остатки неясной систематической принадлежности, описанные как *"Trogosita insignis* Heer, *"Cistelites" punctulatus* Heer, *"Chrysomelites" fabricii* Heer, а также остаток, который О. Геер определил (возможно, ошибочно) как *"Ch." lindhageni* Heer – вид, описанный им ранее из датского яруса Шпицбергена (см. стр. 75).

В том же районе – на полуострове Нугссуак, о-вах Диско, Харею – остатки насекомых найдены еще в нескольких пунктах вместо с флорой сходного облика. Возможно, что и эти находки относятся к датскому времени. По местонахождениям они распределяются следующим образом (Heer, 1883).

Заячий остров (Haseninsel).

жесткокрылые: фрагментарный остаток, описанный как *"Buprestites" agriloides* Heer; его конспецифичность с отнесенным к тому же виду остатком из Умивика не доказана.

Наурят (Naujat):

жесткокрылые: фрагментарный остаток, описанный как *"Hydrophilites" naujatensis* Heer.

Пуиласок (Puilasok):

жесткокрылые: фрагментарные остатки *"Cistelites" minor* Heer и *"C."* ?*punctulatus* Heer (конспецифичность последнего с материалом из Атанекердлука-II вызывает сомнение).

Умивик (Umivik):

жесткокрылые: фрагментарные остатки, определенные О. Геером как принадлежащие *"Buprestites" agriloides* Heer, *"Cistelites" minor* Heer и *"Helops" wetteravicus* Heer. Эти определения сомнительны, особенно последнее.

Датские энтомофауны Гренландии, по-видимому, богаты, но их недостаточная изученность не позволяет охарактеризовать их в целом. Описания и изображения, приводимые О. Геером, слишком схематичны, и материал нуждается в ревизии. Наиболее интересно наличие относительно теплолюбивых форм – тараканов и кузнечиков – свидетельствующее, по меньшей мере, о теплоумеренном климате. По-видимому, датская фауна Гренландии сходна с палеогеновыми фаунами Западной Европы и Северной Америки.

ЮЖНАЯ АМЕРИКА

Серро Гидо (Cerro Guido). Горы Серро Гидо на севере Ультима Эсперанса (провинция Магельянес, Чили). Материал собран в отложениях свиты Доротея (Dorotea) у контакта со свитой Ринкон Негро (Rincon Negro) вместе с обильной листовой флорой, указывающей на маастрихтский возраст отложений (Kuschel, 1959).

Найдено надкрылье жука *Dorotheus guidensis* Kusch. (Kuschel, 1959), отнесенного к семейству Curculionidae, что вполне вероятно, но не доказано. Надкрылья со сходной скульптурой найдены в Казахстане (Кзыл-Джар) и в Канаде (Ассинибойн).

Кроме того, из сенонских песчаников Уругвая (Паласио) описано гнездо перепончатокрылого, для которого предложено название *Prosceliphron* (Frenguelli, 1946); предполагается, что оно принадлежит представителю Sphecidae.

* * *

В списке материалов из Геолого-палеонтологического института АН КНР (Нанкин), помимо перечисленных нами в главе I местонахождений комплекса *Ephemeropsis* – *Coptoclava* и местонахождения Таминшань, указано еще несколько местонахождений мелового возраста (без более подробных сведений о стратиграфическом горизонте). Возможно, что по крайней мере часть из них также относится к нижнему мелу; но, не располагая точными данными, мы приводим их в качестве дополнения в конце списка меловых местонахождений.

Беньчи, провинция Ляодун. Остаток личинки поденки.

Дуншань, провинция Хэнань. Остаток жука.

Ляоцун, провинция Чжецзян. Насекомые из следующих групп:

скорпионницы: семейство Orthophlebiidae (1 остаток);

двукрылые: Chironomidae или Chironomapteridae (2 остатка);

перепончатокрылые: 1 остаток представителя подотряда Apocrita.

Возможно, что эти остатки происходят из отложений меловой свиты Цзяньда, содержащей также остатки филлопод (Ли Сы-гуан, 1952).

Сягоу, провинция Ганьсу. Найдены следующие группы насекомых:

поденки: 7 личинок;

стрекозы: 4 остатка представителей подотряда Anisoptera, в том числе две личинки;

таракановые: 1 остаток;

равнокрылые: 1 остаток;

полужесткокрылые: семейство Notonectidae (2 остатка) и 2 точнее не определенных остатка;

жесткокрылые: семейства Scarabaeidae (1 остаток), Buprestidae (1 остаток) и 3 точнее не определенных остатка;

ручейники: 1 остаток;

двукрылые: Chironomidae или Chironomapteridae (9 остатков) и 1 точно не определенный остаток.

Возможно, материал происходит из отложений свиты Дунхэ (нижний мел).

Утаохай, провинция Внутренняя Монголия. Найдены следующие насекомые:

полужесткокрылые: семейство ?Miridae (остаток) и 2 точнее не определенных остатка;

жесткокрылые: 2 остатка.

Имеются также указания на находку остатков насекомых вместе с богатой фауной филлопод и листовой флорой в слоях Нэнцзян (Nengkiang) на северо-западе провинции Хэйлунцзян. Обычно эти отложения относили к нижнему мелу (Ли Сы-гуан, 1952), но Чжан Вэнь-тан (Chang, 1957), сообщивший о находках насекомых, считает их скорее верхнемеловыми.

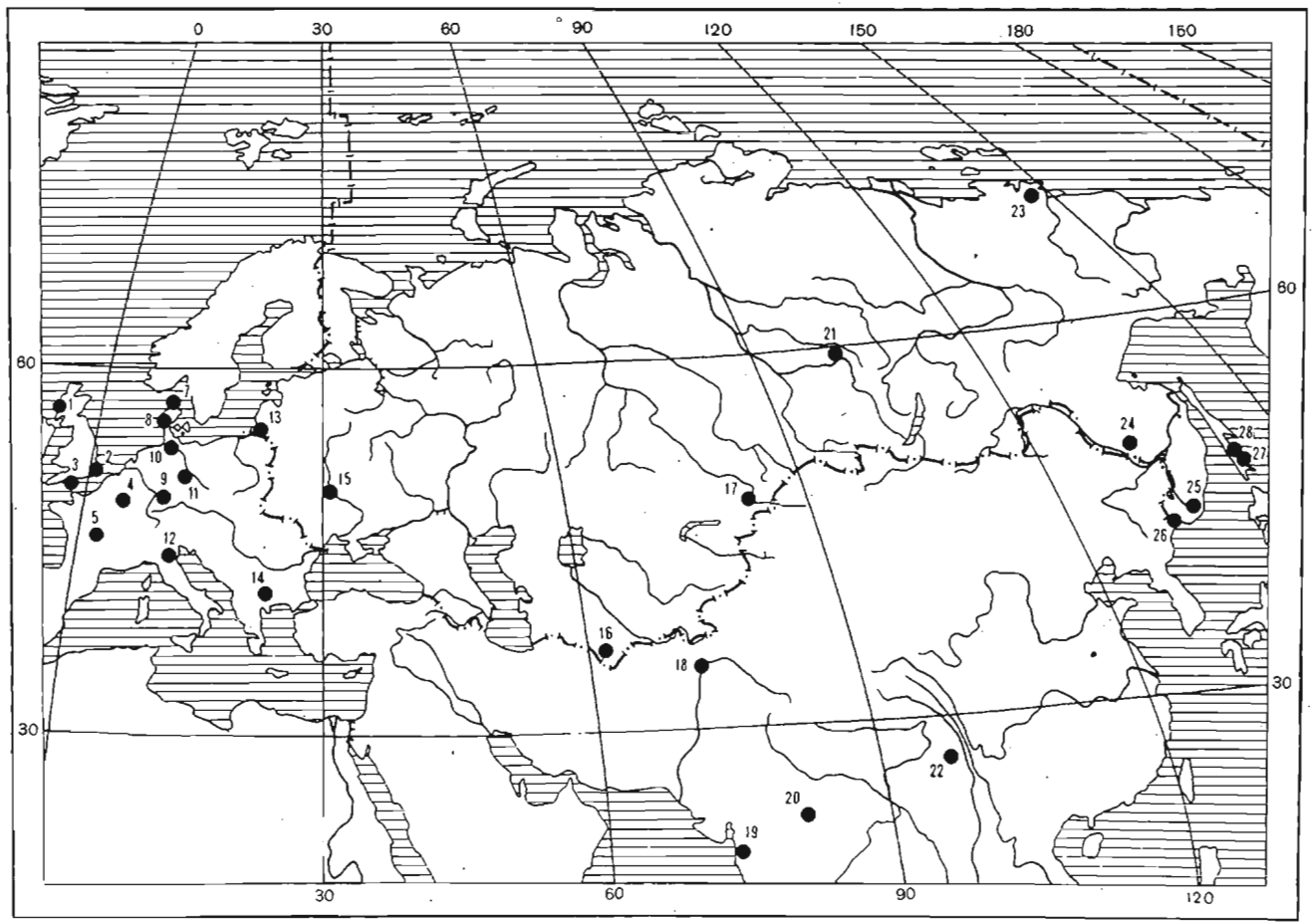
Глава 4

ПАЛЕОЦЕН - ЭОЦЕН

ЕВРОПА

Палеоценовые наземные членистоногие на территории Европы до сих пор не найдены, тогда как эоценовые обнаружены в ряде местонахождений, преимущественно в Западной Европе (рис. 9). Из-за огромного объема известных эоценовых фаун и сравнительно небольших неописанных материалов, известных нам, мы не приводим списков фаун, ограничиваясь лишь общей характеристикой важнейших местонахождений.

Наиболее богата фауна трахейных и хелицеровых балтийского янтаря, из которого в настоящее время известны представители классов Chilopoda, Diplopoda, Symphyla, Entotrophica, Protomorpha, Insecta и Arachnida. Общее число описанных видов наиболее богато представленной группы насекомых составляет около 3000, что далеко не исчерпывает действительного разнообразия фауны янтаря. Многие группы до сих пор недостаточно изучены или практически совсем не обработаны, причем среди них имеются и весьма обширные. Таковы семейства Elateridae (описано 11 видов) и Anobiidae (описано 2 вида) из жесткокрылых, Dolichopodidae (описано 4 вида) из двукрылых, Ichneumonidae (описано 2 вида) из перепончатокрылых. Перечисленные семейства представлены в имеющихся коллекциях из балтийского янтаря сотнями экземпляров и, несомненно, десятками родов. Помимо трахейных и хелицеровых, в фауне балтийского янтаря известны круглые черви, моллюски, наземные ракообразные, перья птиц, шерсть и следы ног млекопитающих; богата и разнообразна также флора янтаря. Хорошая, хотя и содержащая ряд неточностей, сводка по фауне и флоре балтийского янтаря дана А. Бахофеном-Эхтом (Bachofen-Echt, 1959). Имеется ряд сводок, обзоров и ревизий по отдельным группам (Klebs, 1886, по моллюскам; Beier, 1937, по ложноскорпионам; Petrunkevitch, 1942, 1946, 1950, 1958, по паукам; Röwer, 1939, по сенокосцам; Sellnick, 1918, 1931, по клещам; Bachofen-Echt, 1942, по многоножкам; Handschin, 1926 a–c, по ногохвосткам; Silvestri, 1913, по двухвосткам и щетинохвосткам; Demoulin, 1968, по поденкам; Shelford, 1910, 1911, по таракановым; Weidner, 1955, по термитам; Burr, 1911, по уховерткам; Weidner, 1956, по прямокрылым и палочникам; Bagnall, 1923–1926 и Priesner, 1924, 1929, по трипсам; Enderlein, 1911, по сеноедам; Heie, 1967, по тлям; Krüger, 1923, по сетчатокрылым; Carpenter, 1956, по верблюдкам; Schaufuss, 1890 a, b; Zang, 1905 a, b; Wasmann, 1929, Ermisch, 1941, Schedl, 1947; Яблоков-Хнзорян, 1961 а,б, 1962, Cobos, 1963; Жерихин, 1971, по различным семействам жуков; Carpenter, 1954, по скорпионницам; Ulmer, 1912, по ручейникам; Кузнецов, 1941, по бабочкам; Peus, 1968, по блохам; Meunier, 1904 a, b; 1907, 1908 a, b, 1910, 1916, 1922, 1923; Alexander, 1931; Brues, 1939; Edwards, 1940; Hull, 1945; Hennig, 1964, 1965, 1966 a–b, 1967 a, b; 1970 b; Dahl, 1971; Stuckenberg, 1974, по различным семействам двукрылых; Cockerell, 1909; Wheeler, 1915; Kinsey, 1919; Brues, 1923, 1933a, 1940 a, b; Salt, 1931; Kelner-Pillault, 1970; Doutt, 1973; Starý, 1973, по различным перепончатокрылым, Bachofen-Echt, 1944, по позвоночным). Ряд исследований посвящен флоре (Gottsche, 1886; Göppert, Menge, 1883, 1896; Conwentz, 1890; Caspary, Klebs, 1907; Kirchheimer, 1937; Mägdefrau, 1957). Во многих работах содержатся количественные данные по числу остатков представителей различных групп (Klebs, 1910; Brues, 1933b; Ander, 1942; Larsson,


0
30
60
90
120
150
180
150
60
30
60
30
30
60
90
120
1
2
3
4
5
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28

1965; Kelner-Pillault, 1970). К сожалению, в большинстве случаев они недостаточно надежны, т. е. специальных оценок числа остатков в достаточно большой выборке янтаря прямо из залегания почти не производилось. Подсчеты основаны главным образом на приобретенных различными музеями коллекциях уже отобранных инклюзов, так что процент наиболее мелких форм, вероятно, сильно занижен, поскольку обнаружить их остатки намного труднее.

Основное месторождение балтийского янтаря (Пальмникенское) расположено у пос. Янтарный в Калининградской области, но известны находки и в Литве, Польше, Дании (Bachofen-Echt, 1949). Янтарь захоронен в морских отложениях, представленных преимущественно глауконитовыми песками. В настоящее время для наиболее богатой янтарем части толщи предложено название прусской свиты (Григялис и др., 1971); в старой литературе она именуется обычно "голубой землей" (Blaue Erde). До недавнего времени ее обычно рассматривали как нижне- или среднеолигоценовую; сейчас все более распространяется мнение о принадлежности прусской свиты к верхнему эоцену (Григялис и др., 1971; Затула, 1973), основанное главным образом на микрофаунистических данных. Оно подтверждается также результатами определения абсолютного возраста глауконитов так называемый "зеленой стены" – непродуктивной толщи, перекрывающей отложения прусской свиты (Чеджемов, Бибиков, 1971). К сожалению, для многих находок включений в янтаре нет точных данных не только о стратиграфическом положении, но часто и о географическом месте находки. Несомненно, что подавляющее большинство их происходит именно из прусской свиты Пальмникенского месторождения; но часть образцов собрана в других районах.

Еще Р. Клебс (Klebs, 1910) отметил, что существуют известные различия по составу фауны между янтарем Пальмникенского месторождения и янтарем, собранным на побережье Литвы, близ Паланги. Недавно В. Геннинг (Hennig, 1967c) указал на различия по составу фауны и, возможно, по химизму самой смолы между типичным балтийским янтарем и янтарем с побережья Дании. Именно к этому последнему в основном относятся количественные данные, приведенные С. Ларссоном (Larsson, 1965).

Предполагается, что район произрастания янтароносных лесов находился на территории Скандинавского щита, откуда смола была вынесена к местам массового захоронения в Прибалтике реками; в ряде случаев янтарь испытал позднейшее переотложение, в частности в ледниковых отложениях, иногда многократное (Meyn, 1876; Bachofen-Echt, 1949). Это, разумеется, очень осложняет решение вопроса о единстве фауны янтаря. Вполне возможно, что он происходит из различных местностей Скандинавии, а время его образования занимает несколько миллионов лет (Кузнецов, 1941). Тем не менее фауну балтийского янтаря приходится условно рассматривать в качестве одного комплекса хотя бы из-за невозможности обоснованно разделить ее на несколько.

Большую часть смол прусской свиты составляет собственно балтийский янтарь (сукцинит); в значительно меньшем количестве встречается геданит, а остальные минеральные виды очень редки (Савкевич, 1970). Соответственно и подавляющее большинство инклюзов происходит несомненно из сукцинита. Впрочем, почти никто из исследователей фауны янтаря не обращал внимания на минералогическую принадлежность смол с инклюзами. Исключение составляет небольшая заметка О. Гельма (Helm, 1899) о находке включений насекомых в геданите. Поскольку для сукцинита и геданита предполагаются различные усло-

---

Рис. 9. Местонахождения палеоценовых и эоценовых насекомых в Евразии

1 – остров Малл; 2 – находки в лондонских глинах; 3 – находки в бэгшотских слоях; 4 – Стерзанн-сюр-Марн; 5 – Мена; 6 – Од; 7 – Лимфьорд; 8 – янтарь Дании; 9 – Мессель; 10 – Гавигхорст; 11 – Гейзельталь; 12 – Монте-Болька и Новале; 13 – балтийский янтарь; 14 – Кюстендил; 15 – украинский янтарь; 16 – Ер-Ойлан-Дуз; 17 – Зайсан; 18 – Соляной кряж; 19 – Уорли; 20 – Такли; 21 – Чадобец; 22 – бирмит; 23 – Тастах; 24 – Дармакан; 25 – Тадуши; 26 – Краскино; 27 – Фирсово; 28 – Стародубское

вия образования, связанные с окислительной или восстановительной обстановкой в месте первичного захоронения (Савкевич, 1970), эти смолы могут принадлежать деревьям, произраставшим на участках с различными почвами и в таком случае с различной фауной; поэтому очень интересным было бы проведение специальных исследований фауны геданита.

Обычно считается, что продуцентом сукцинита были сосны, и в первую очередь *Pinus* (*Pityoxylon*) *succinifera* Cöpp. (Conwentz, 1890; Schubert, 1961); однако существуют сомнения в этом отношении. В частности, по инфракрасным спектрам сукцинит мало похож на смолы современных сосен, а напоминает до некоторой степени смолы араукарий (Langenheim, 1969), хотя никаких остатков араукариевых в сукцините не найдено. Впрочем, что касается растительных остатков, то чаще всего встречаются веточки кипарисовых (Bachofen-Echt, 1949); среди жуков-короедов преобладают виды рода *Phloeosinites* Haged. (Schedl, 1947), близкого к современным короедам, живущим на кипарисовых. Однако рецентные кипарисовые продуцируют лишь небольшое количество смолы, а их виды из балтийского янтаря очень близки, а в некоторых случаях идентичны ныне живущим.

Среди насекомых, найденных в балтийском янтаре, можно выделить обширную группу видов, которые, вероятно, были непосредственно связаны со смолопроизводящими деревьями. Среди фитофагов таковы некоторые тли (виды *Mindarus*, возможно, *Mengeaphis* и хотя бы некоторые *Germaraphis*), усачи рода *Nothorrhina*, ныне связанного с соснами, часть Anobiidae и Scolytidae, *Palaeopissodes* из долгоносиков и ряд других насекомых. Примечательно полное отсутствие некоторых групп фитофагов, ныне весьма распространенных на хвойных, таких, как Adelgidae из тлей, Ipini из короедов, Xyelidae из перепончатокрылых. Все это – мелкие насекомые, которые могли бы прилипать к смоле; поэтому их отсутствие, по-видимому, означает, что они действительно не встречались в янтароносных лесах Скандинавии. Богато представлены в янтаре хищные и паразитические ксило- и дендробионты, в первую очередь различные жуки, двукрылые и перепончатокрылые, а также обитатели гниющей древесины и грибов. Среди хищных насекомых чрезвычайно обильны и разнообразны муравьи. Другой богато и разнообразно представленной группой хищных членистоногих являются пауки, причем среди них доминируют Theridiidae, часто обитающие на деревьях.

Несомненно, многие насекомые балтийского янтаря были связаны с другими видами деревьев янтароносного леса, прежде всего с многочисленными сережкоцветными. Таковы очень многие тли (например, *Palaeophyllaphis*), жуки, бабочки и др. Довольно многочисленны также обитатели подстилки и в меньшей степени – почвы, которые представлены как сапро-, так и зоофагами. В некоторых случаях можно довольно надежно восстановить трофические связи тех или иных форм. Так, среди Scelionidae в балтийском янтаре имеется представитель современного рода *Embidobia*, паразитирующего только на эмбиях (Masner, Dessart, 1972). Эмбии представлены в фауне янтаря единственным видом *Electroembia antiqua* (Pict.), известным по многим экземплярам (Ross, 1956); этот вид и является вероятным хозяином *Embidobia*. Число таких примеров легко умножить.

Среди связанных с водой насекомых в балтийском янтаре преобладают реофилы, хотя имеется и ряд обитателей стоячих водоемов. Наиболее детальный анализ экологических требований произведен Г. Ульмером (Ulmer, 1912) для ручейников; данные по другим группам, например по поденкам, согласуются с выводами Ульмера.

Имеется ряд реконструкций условий существования янтароносных лесов и их общего облика (Loew, 1861; Комаров, 1935; Парамонов, 1936; Bachofen-Echt, 1949; Rüffle, Helms, 1970 и др.). Обычно считается, что эти леса были густыми, с высокой степенью сомкнутости крон; только Л. Рюффле и И. Гельмс считают их редкостойными, напоминавшими современные сосновые саванны Кубы, что едва ли справедливо. Судя по общему составу флоры и фауны, наиболее близкими рецентными аналогами янтароносных лесов можно считать смешанные леса с участием сосен и отчасти сосновые леса горных рай-

онов Центральной Америки, южного Китая (Юннань) или среднегорного пояса Гималаев. Вместе с тем сочетания всех тех групп, которые представлены в балтийском янтаре, ныне не отмечаются ни в одном районе мира; так, среди них имеются некоторые современные австралийские или патагонские семейства. Подробнее зоогеографические связи насекомых балтийского янтаря рассмотрены Ш. Андером (Ander, 1942) и автором (Жерихин, 1970).

Судя по составу флоры и фауны, янтароносные леса существовали в условиях влажного теплоумеренного климата и сильно пересеченного гористого рельефа. Для существования таких теплолюбивых групп, как термиты, богомолы, палочники или эмбии, требовались теплые зимы, самое большее с непродолжительным периодом отрицательных температур. О явной сезонности климата говорит выраженный сезонный полиморфизм тлей (Heie, 1967; Steffan, 1968). Таким образом, в целом о климате можно сказать то же, что и для меловых таймырских смол (см. стр. 89), но для балтийских янтароносных лесов можно предполагать более теплое лето.

Из других местонахождений эоценовых насекомых в Европе наиболее богаты фауны лондонских глин, бэгшотских слоев и слоев эрдтан на Британских островах и в Гейзельтале в ГДР. Остальные местонахождения изучены недостаточно. Раннеэоценовая фауна лондонских глин не имеет аналогов в отношении тафономии и сохранности остатков. В нескольких пунктах, прежде всего в Богнор-Риджис (Bognor Regis) в графстве Сассекс (Britton, 1960; Venables, 1963; Venables, Taylor, 1963), а также в графствах Кент, Эссекс, Суррей и в пределах Лондона (Rundle, Cooper, 1971) в лондонских глинах найдены пиритизированные объемные остатки насекомых, почти исключительно мелких жуков-ксилофагов. Среди них имеются даже полностью сохранившиеся остатки личинок с мягким телом. По мнению Э. Бриттона (1960), состав фауны свидетельствует о средиземноморском или субтропическом климате. Сравнить эту фауну с другими затруднительно из-за значительных различий в тафономии; довольно много мелких жуков-ксилофагов найдено в балтийском янтаре, но общих родов в этих фаунах почти нет. Скорее всего, это объясняется заметными климатическими различиями. Богатая флора лондонских глин (Reid, Chandler, 1933; Chandler, 1964) также свидетельствуют о субтропической обстановке, хотя данные по морской фауне отчасти противоречат подобному заключению (Woodring, 1960).

Более молодая, позднеэоценовая фауна слоев Бэгшот (Bagshot) также имеет теплолюбивый и, возможно, субтропический характер. Наиболее богатое местонахождение бэгшотских насекомых открыто в Борнмуте (Bournemouth) в графстве Гэмпшир; отдельные находки сделаны также в Дорсетшире и Девоншире (Cockerell, 1920a-c, 1921). Большая часть обнаруженных остатков представляет собой изолированные надкрылья жуков, определения систематической принадлежности которых сомнительны. Найдены также отдельные остатки стрекоз, тараканов, термитов, прямокрылых, равнокрылых и перепончатокрылых. Среди цикад имеются теплолюбивые Ricaniidae, а термиты представлены семейством Mastotermitidae, также теплолюбивым и отсутствующим в более северных фаунах, в частности в балтийском янтаре, термиты которого изучены, по-видимому, с исчерпывающей полнотой. В этом случае данные по насекомым также хорошо согласуются с данными по флоре (Chandler, 1963). Очень интересна находка *Megapterites mirabilis* Cock. (Myrmiciidae) – реликтового перепончатокрылого из мезозойского семейства.

Очень сходный характер имеет и среднеэоценовая (лютет) фауна Гейзельталя (Ceiseltal). Остатки из Гейзельталя имеют в ряде случаев хорошую сохранность; описаны находки сохранившихся мягких тканей насекомых, в том числе мускулатуры (Voigt, 1938) и даже паразитических червей в теле насекомых (Voigt, 1957). Тем не менее определения систематического положения большинства гейзельтальских насекомых, имеющиеся в литературе (Pongracz, 1935; Haupt, 1950, 1956), сомнительны, и материал нуждается в ревизии. Это тем более досадно, что для угленосных отложений Гейзельталя имеются очень подробные данные по другим группам организмов, позволяющие

воссоздать экологическую обстановку едва ли не детальнее, чем для любого другого палеогенового местонахождения. Богата и хорошо изучена флора (Kirchheimer, 1931, 1935 и ряд др. работ) и фауна позвоночных, обзор которой недавно дан Г. Матесом (Matthes, 1970). Беспозвоночные представлены червями (Voigt, 1935), наземными и пресноводными моллюсками (Wenz, 1932; Krumbiegel, 1962a), ракообразными (Beurlen, 1937; Krumbiegel, 1962), многоножками, паукообразными и насекомыми (Houpt, 1956). Имеются также детальные стратиграфические работы по местонахождению. Таким образом, в отношении возможности палеоэкологических исследований Гейзельталь представляется совершенно уникальным местонахождением.

По-видимому, захоронение возникло на месте обширного торфяного болота, поросшего болотными кипарисами. Насекомые, как и в бэгшотских слоях, представлены в первую очередь различными жесткокрылыми, среди которых есть такие теплолюбивые, как Sagrinae (Chrysomelidae). Термиты представлены семействами Mastotermitidae, цикады – семействами Ricaniidae, Flatidae и Issidae, что указывает на климат, близкий к субтропическому, приблизительно такой же, как во время отложения слоев бэгшот в Англии. Связанные с водой насекомые представлены только имаго стрекоз и поденок; личинок, обитавших непосредственно в месте захоронения, не найдено. Указание на наличие веснянок ошибочно (Demoulin, 1957), а остатки, отнесенные к ручейникам, очень сомнительны. В целом насекомые представлены преимущественно обитателями растительности (в том числе околоводной); довольно обильны ксилофаги, особенно златки. Определения немногочисленных остатков многоногих и паукообразных (Haupt, 1956) сомнительны.

По-видимому, сходным систематическим составом характеризуются и недостаточно изученные эоценовые энтомофауны ФРГ. Они найдены в нижнем эоцене Гавигхорста (Havighorst), близ Гамбурга (Illies, 1941) и в среднем эоцене Месселя (Messel), близ Дармштадта (Meunier, 1921; Kinzelbach, 1970 a, b). В обеих фаунах преобладают жуки и довольно обильны наземные клопы. В Гавигхорсте найдено также довольно много цикад, двукрылых и ручейников.

По крайней мере некоторые теплолюбивые элементы, общие с английской фауной и Гейзельталем, присутствуют в среднеэоценовой фауне диатомитов Лимфьорда в Дании (свита Молер или так называемые глины Mo) (Henriksen, 1922; Larsson, 1975). Таковы Ricaniidae и Flatidae, причем среди первых отмечен тот же род *Hammapteryx* Cock., что и в Борнмуте. В тафономическом отношении фауна свиты Молер, образовавшейся в мелководно-морских условиях, заметно отличается от перечисленных выше. Остатки насекомых найдены в двух различных горизонтах, несколько различающихся по составу фауны. Подробная характеристика их распределения и относительного обилия представителей разных отрядов дана С. Ларсоном (Larsson, 1975). По его данным, в верхнем насекомоносном слое доминируют клопы Pentatomoidea (20,4%), цикады (19,5%), двукрылые Tipuloidea (13,0%) и ручейники (10,7%). В нижнем слое преобладают цикады (25,1%) и относительно много жуков (19,7% против 6,0% в верхнем слое). Клопов значительно меньше (10,7% вместо 22,4%), причем Pentatomoidea составляют всего 2% от общего объема фауны. Мало также Tipuloidea (всего 0,7%). Тем не менее С. Ларсон считает, что фауны обоих слоев указывают в общем на сходные экологические условия и что различия в их составе, скорее всего, связаны с тем, что насекомоносные слои образовывались в различные сезоны.

Менее понятен облик позднеэоценовой (?) фауны Мена (Menat) во Франции. Как и в Гейзельтале, здесь многочисленны жуки, особенно златки (Balazuc, Descarpentries, 1964). Вообще набор отрядов насекомых (таракановые, термиты, прямокрылые, равнокрылые, жуки) очень напоминает Гейзельталь, если не считать того, что водные насекомые в Мена не найдены (Piton, Theobald, 1937; Piton, 1940). Однако состав семейств в большинстве случаев не совпадает; так, термиты представлены Hodotermitidae, а равнокрылые – Cicadidae и Cercopidae. Возможно, это связано с более морским, несколько более прохладным климатом.

С указанными фаунами более или менее субтропического облика резко контрастирует фауна слоев Эрдтан (Ardtun) о-ва Малл (Шотландия)[1], где найдены остатки прямокрылых, равнокрылых, жуков и двукрылых (Zeuner, 1941). Преобладают равнокрылые, представленные Cercopidae, Cicadellidae и Tettigarctidae. Отличия эрдтанской фауны от более южных примерно таковы же, как отличия тахобинской и тадушинской (даний – палеоцен) фаун Приморья от цагаянской (см. стр. 94). С представлением о теплоумеренном климате согласуются и данные по флоре о-ва Малл (Seward, Holttum, 1924; Simpson, 1961).

На территории европейской части СССР, кроме балтийского янтаря, известны лишь единичные находки насекомых в эоцене, а именно инклюзы двукрылых семейств Cecidomyiidae, Sciaridae и Rhagionidae в янтаре Приднепровья (Підоплічко, 1956; Пидопличко, 1973). Впрочем, большая часть образцов украинского янтаря найдена в олигоценовых отложениях и неясно, из эоцена или олигоцена происходят куски с инклюзами. По свойствам и составу украинский янтарь практически идентичен с балтийским сукцинитом (Савкевич, 1970).

Кроме того, в Палеонтологическом институте АН СССР хранится обширная коллекция балтийского янтаря из Янтарного и с побережья Литвы (Паланга, Кретинга), описанная и определенная лишь частично. Среди предварительно определенного материала особенно интересен остаток мухи из семейства Muscidae, достоверных указаний представителей которого из балтийского янтаря нет. В коллекциях Музея янтаря в Паланге и Калининградского краеведческого музея, с которыми автор также предварительно ознакомился, наиболее интересен хранящийся в Калининграде инклюз поденки из семейства Baetidae, до сих пор не указывавшегося из янтаря.

Наконец, в Палеонтологическом институте АН СССР (колл. 1570) хранится остаток насекомого с этикеткой "эоцен Кюстендилско (Болгария)", представляющий собой переднее крыло представителя Phasmatidae (Phasmatodea) (н/о). Несмотря на неточность географической и стратиграфической привязки, мы упоминаем об этой находке потому, что это единственный остаток эоценового палочника, обнаруженный не в ископаемых смолах, и единственное эоценовое насекомое, найденное в Болгарии. Остаток захоронен в плотном сером песчанистом алевролите с большим количеством пластинок слюды.

АЗИЯ

Азиатские местонахождения раннепалеогеновых насекомых показаны на рис. 9

Средняя Азия и Казахстан

Даний - палеоцен

Имеется указание (Цеховский, 1974) на наличие следов деятельности насекомых и червей (норки и копролиты) в палеопочвах северозайсанской свиты Восточного Казахстана и архалыкской свиты Центрального Казахстана. Более подробных сведений о местонахождениях не приводится. Считается, что ходы принадлежат, возможно, термитам, хотя обоснований этого Ю.Г. Цеховский не дает. По его мнению, образование континентальных отложений указанных свит происходило в условиях жаркого климата и саванного ландшафта.

Эоцен

Ер-Ойлан-дуз (колл. ПИН № 3393). Урочище Ер-Ойлан-дуз на территории Бадхызского заповедника (Тахта-Базарский р-н ТССР); сборы Ю.К. Горелова, 1972 г. Материал происходит из отложений вясловского горизонта,

[1] По новым данным (Srivastava, 1975), эта фауна относится к верхнему мелу (маастрихт).

относимого к туркестанскому ярусу (верхний эоцен). В тех же отложениях найдена богатая листовая флора (Василевская, 1957).

Из местонахождения имеется остаток насекомого (надкрылье точно не определенного жука) и остаток десятиногого рака.

Полуостров Индостан

Даний – палеоцен

Семинэр–Хиллз (Seminar Hills). Холмы Семинэр–Хиллз близ с. Такли (Takli) (штат Махараштра, Индия). Материал происходит из нижних межтрапповых слоев (Intertrappean beds). Вопрос о возрасте межтрапповых отложений Декана окончательно не решен; обсуждение данных по нему содержится в работе М. Кришнана (Krishnan, 1973). Наиболее вероятно, что деканские траппы образовались в течение палеоцена и эоцена (возможно, также дания). Нижние межтрапповые слои, вероятнее всего, принадлежат к палеоцену или данию. В межтрапповых слоях, как нижних, так и верхних, обнаружен ряд остатков растений, обзор которых дан в нескольких работах (Sahni, 1934; Prakash, 1960; Lakhanpal, 1973), рыб (Borkar, 1973) и пресноводных беспозвоночных (Hislop, 1960; Jones, 1860).

Насекомые представлены в Семинэр–Хиллз следующими формами:

сеноеды: семейство Liposcelidae (1 остаток; George, 1968b);

жесткокрылые: семейство ?Dytiscidae (остаток личинки, напоминающей личинок современных *Cybister* Curt; George, 1952, 1968 a) и несколько остатков неясного систематического положения, описанных под названиями *Lomatus hislopi* Murr.; *Meristos hunteri* Murr. и *Palaeotanymecides hislopi* Mani (Murray, 1860; Mani, 1947);

двукрылые: несколько куколок неясной систематической принадлежности (George, 1952).

Помимо указанных выше, описан и изображен ряд фрагментарных остатков из Такли (George, 1952); приводимые В. Джорджем определения их систематической принадлежности недостоверны.

? Эоцен

Соляной кряж (Salt Range). Район шахты Уорча (Warcha Mine), Соляной кряж, Пакистан. Материал происходит из отложений "соляной серии" (Saline series). Возраст этих соленосных отложений предположительно считается эоценовым (Davies, 1947). Найдены остатки следующих членистоногих.

Насекомые:

сеноеды: 2 остатка (George, 1952);

равнокрылые: фрагментарные остатки ? тлей (Aphidoidea) (Mani, 1945; Heie, 1967);

жесткокрылые: семейство Dermestidae (остатки личинок; Mani, 1947; George, 1952);

двукрылые: семейство Chironomidae (1 остаток "*Chironomus*" *primitivus* Mani; Mani, 1945; действительное систематическое положение вида неясно);

чешуекрылые: чешуйки.

Паукообразные:

клещи: семейство Parasitidae (один остаток; George, 1952).

Указание на находку ногохвостки основано на неполном остатке и сомнительно.

Не исключено, что найденные в Соляном кряже членистоногие не эоценовые, а современные, случайно занесенные в изучаемые образцы.

Уорли–Хиллз (Worli Hills). Холмы Уорли–Хиллз, Бомбей (штат Махараштра, Индия). Материал происходит из верхних межтрапповых слоев, относящихся, вероятно, к эоцену. Ссылки на основную литературу по межтрапповым отложениям см. при характеристике местонахождения Семинэр–Хиллз.

Найден остаток клеща *Palaeotyroglyphus fossilis* Mani (Acaridae) (Mani, 1945; Дубинин, 1962).

Средняя и Восточная Сибирь

Тастах. Озеро Тастах в низовьях р. Хрома (Якутская АССР). Материал происходит из ископаемых смол, собранных на берегу озера. Насколько известно, на Тастахе смолы встречаются в коренном залегании в лигнитоносных глинах, содержащих листовую флору палеоценового облика (Криштофович, 1958). Спорово-пыльцевые комплексы из низов тастахского разреза отнесены к эоцену (Кулькова, 1971), а Е.В. Воеводиной (Баранова, Бискэ, 1964) даже к олигоцену, но состав листовой флоры явно противоречит такой оценке. Смолы с Тастаха не подвергались минералогическому исследованию.

М. Геденштром (1830) указал на наличие в смолах с Тастаха остатков насекомых. Сведений о систематическом составе фауны нет.

Чадобец (колл. ПИН № 3571). Река Ибджибдек, правый приток р. Пуни (басс. р. Чадобец, Богучанский р-н Красноярского края); сборы А.П. Левиной, 1974 г. Материал обнаружен в бобовинах бокситов из палеоцен-эоценовых (?) отложений, вскрытых скв. 2571 (глубина 43 и 54 м). Возраст бокситоносной толщи предположительно считается палеоценовым.

Найдены остатки следующих членистоногих.

насекомые:

равнокрылые: остаток ближе не определенной тли из надсемейства Aphidoidea (н/о).

Паукообразные:

клещи: точнее не определенный остаток.

В тафономическом отношении местонахождение уникально: другие находки насекомых в бокситах неизвестны. В связи с сохранением объемных остатков тел возникает подозрение о случайном попадании в образцы современных членистоногих; однако это, по мнению А.П. Левиной, маловероятно.

Бирма

Бирмит. На севере Бирмы в бассейне верховьев р. Ирравади встречаются ископаемые смолы с включениями членистоногих (так называемый бирмит). Материал по членистоногим собран Ф. Нетлингом (F. Noetling) в 1892 г. и Р. Свайно (R.C.J. Swinhoe) в 1917-1922 г. и происходит из купленных в Бирме кусков, точное место находок которых не установлено; возможно, они происходят из различных местонахождений. Ф. Нетлинг (Noetling, 1892, 1893) указывает несколько пунктов, где производилась кустарная добыча бирмита: холм Нанготьемау (Nangotiemaw) близ с. Майнхуан (Maingkhwan) и с. Лалаунг (Lalaung) в долине р. Гуконг (округ Бхамо), Мантха (Mantha) на р. Иравади (округ Швебо), с. Иенанъят (Yenangyat) (округ Пакоко). По его сообщению, бирмит залегает в плотных голубых глинах нижнего миоцена. Однако смолы в миоценовых отложениях переотложены (Cockerell, 1917a, 1922). В 1922 г. Т. Кокерелл сообщил о находке в тех же глинах обломка известняка с *Nummulites biaritzensis* d'Arch., характерным для верхов нижнего хиртара, т. е. для нижней части среднего эоцена. Однако высказывалось и мнение о возможном доэоценовом (? меловом) возрасте бирмита (Cockerell, 1917a; Štys, 1969). Еще Ф. Нетлинг обнаружил в районе добычи бирмита гальку с ближе не определенными аммонитами, происходящую, возможно, из той же смолоносной толщи (Griesbach, 1892).

Бирмит – особый минеральный вид из группы ретинитов (Helm, 1892, 1893). Растения – источники смолы неизвестны; Т. Кокерелл (Cockerell, 1922) предполагал, что ими могли быть Dipterocarpaceae, но серьезных аргументов в пользу этой точки зрения нет.

Состав фауны бирмита не дает определенных указаний на его возраст. Такие ее особенности, как отсутствие муравьев и находка *Eophlebotomus* Cock., очень близкого к Psychodidae из альба-сеномана Таймыра, говорят, скорее, в пользу доэоценового возраста смол, как и наличие в небольшом материале вымершего семейства эмбий и вымершего подсемейства клопов. С другой стороны,

значительная часть видов из бирмита отнесена к рецентным родам (правда, не всегда с достаточной уверенностью). Кроме того, в бирмите представлены не характерные для мела Sciaridae и Cecidomyiidae. По-видимому, возраст бирмита пока можно ограничить лишь очень широким интервалом поздний мел – эоцен.

Часть материала, описанного из Бирмы, происходит не из бирмита, а из молодых (? антропогеновых) копалов (Cockerell, 1922). Это относится, в частности, к пчеле *Trigonadevicta* (Cock.).

В бирмите обнаружены следующие членистоногие.

Двупарноногие:

кистевики: семейство Polyxenidae (1 остаток *Polyxenus burmiticus* Cock.; Cockerell, 1917d);

Насекомые:

щетинохвостки: семейство Lepismatidae (1 остаток "?*Lampropholis*" *burmiticus* Cock.; Cockerell, 1917c);

таракановые: точнее не определенные остатки (Cockerell, 1920e);

термиты: семейство Kalotermitidae (по одному остатку *Kalotermes swinhoei* Cock. и *K. tristis* Cock.; Cockerell, 1916, 1917b; Williams, 1968);

уховертки: семейство Labiduridae (1 остаток *Labidura electrina* Cock., Cockerell, 1920e);

эмбии: вымершее неописанное семейство (1 остаток *Burmitembia venosa* Cock.; Cockerell, 1919a; E.Ross, 1970);

сеноеды: семейства Peripsocidae (1 остаток "?*Psylloneura*" *perantiqua* Cock.; Cockerell, 1919b) и Psyllipsocidae (1 остаток "*Psyllipsocus*" *banksi* Cock. Cockerell, 1916);

равнокрылые: семейства Delphacidae (1 остаток "*Callygypona*" *burmitina* Cock.; Cockerell, 1917b) и представитель Aleyrodomorpha ("*Aleurodicus*" *burmiticus* Cock., 1917), положение которого в системе инфраотряда не вполне ясно (Schlee, 1970);

полужесткокрылые: семейство Enicocephalidae (по одному остатку *Paenicotechys fossilis* Cock., *Disphaerocephalus constrictus* Cock., *D. swinhoei* Cock. и *D. macropterus* Cock.; последние три вида относятся к эндемичному вымершему подсемейству: Cockerell, 1916, 1917b; Štys, 1969);

жесткокрылые: семейства Elateridae (1 остаток "*Elater*" *burmiticus* Cock.; Cockerell, 1917b), Buprestidae (1 остаток "*Acmaeodera*" *birmitina* Cock.; Cockerell, 1917b), Dermestidae (остаток личинки "*Dermestes*" *larvalis* Cock.; Cockerell, 1917b), Anthicidae (1 остаток *Eurygenius wickhami* Cock.; Cockerell, 1917b), Rhipiphoridae (1 остаток *Rhipidius burmiticus* Cock.; Cockerell, 1917a), ?Scolytidae (1 остаток *Cryphalites rugosissimus* Cock.; Cockerell, 1917e);

ручейники: семейство Odontoceridae (1 остаток *Plecophlebus nebulosus* Cock.; Cockerell, 1917b);

бабочки: семейство Eriocraniidae: один остаток *Mnemonica perveta* Cock.; (Cockerell, 1919a; Skalski, 1973b);

двукрылые: семейства Psychodidae (по одному остатку *Trichomyia swinhoei* Cock. и *Eophlebotomus connectens* Cock.; Cockerell, 1917a, 1920e; Edwards, 1929), Ceratopogonidae (1 остаток *Johansenomyia swinhoei* Cock.; Cockerell, 1919b), Cecidomyiidae (1 остоток *Winnertziola burmitica* Cock.; Cockerell, 1917), Macroceridae (1 остаток *Burmacrocera petiolata* Cock.; Cockerell, 1917b), Sciaridae (1 остаток *Sciara burmitina* Cock.; Cockerell, 1917a), Therevidae (1 остаток "*Psilocephala*" *electrella* Cock.; Cockerell, 1920f), Empididae (по одному остатку *Burmitempis halteralis* Cock. и *Electrocyrtoma burmanica* Cock.; Cockerell, 1917 a, e);

перепончатокрылые: семейства Aulacidae (по одному остатку *Protofoenus swinhoei* Cock.; *Hyptiogastrites electrinus* Cock. и *Electrofoenus gracilipes* Cock.; Cockerell, 1917 a, e), Trigonalidae (1 остаток "*Trigonalys*" *pervetus* Cock.; Cockerell, 1917c), Bethylidae (по одному остатку: *Bethylitella cylindrella* Cock., *Apenesia electriphila* Cock., *Scelerderma quadridentatum* Cosk. и *Epyris atavellus* Cock.; Cockerell, 1917d, e; 1920d).

Кроме того, указано на наличие остатков других, еще не изученных насекомых (Noetling, 1893; Cockerell, 1922).

Паукообразные:

ложноскорпионы: семейства Neobisiidae (1 остаток *Electrobisium acutum* Cock.;Cockerell,1917e) и Garypidae (1 остаток *Garypus burmiticus* Cock.; Cockerell, 1920);

пауки: точно не определенные остатки (Cockerell, 1920e);

клещи: семейство Cheyletidae (1 остаток "*Cheyletws*" *burmiticus* Cock.; Cockerell, 1917d).

Фауна бирмита по своему составу весьма оригинальна. Уникальными являются такие ее особенности, как чрезвычайное обилие хелицеровых, большее число Enicocephalidae и Aulacidae, доминирование Bethylidae среди перепончатокрылых. Преобладают дендробионты, в том числе ксилофаги (Buprestidae, ?Scolytidae, термиты), их паразиты (Aulacidae) и хищники (ложноскорпионы и, возможно, Elateridae). Фауна имеет теплолюбивый, скорее всего, субтропический облик: в ней сочетаются требовательные к теплу, почти отсутствующие даже в теплоумеренных зонах термиты и эмбии с не заходящими ныне в районы с собственно тропическим климатом Enicocephalidae подсемейства Aenicropecheinae.

Дальний Восток

Дармакан (колл. ПИН № 3541). Верховья р. Дармакан (Архаринский р-н Амурской области); сборы В.В. Федотова, 1966 и 1972 гг. Материал происходит из нескольких расположенных близко друг от друга выходов (точки $2^{в}$, $19^{б}$, $43^{а}$, 45, 47, по В.В. Федотову, 1974) и из двух последовательных толщ: кивдинской свиты и райчихинских слоев, в основном из последних. Обычно райчихинские слои рассматриваются как верхняя часть кивдинской свиты (Братцева, 1969), но в последнее время часто выделяются как самостоятельная стратиграфическая единица (Федотов, 1973). Обе толщи содержат листовую флору (Байковская, 1950; Криштофович, 1952; Ахметьев, 1973; Федотов, 1973, 1974), причем если в собственно кивдинской свите флора в общем сходна с цагаянской, то в райчихинских слоях она сильно отличается по составу и явно моложе; кивдинский флористический комплекс указывает на палеоценовый возраст отложений, а райчихинский – на эоценовый.

В собственно кивдинских отложениях найдено только надкрылье точно не определенного жука, а в райчихинских – представители следующих групп насекомых:

стрекозы: семейство Aeschnidae (неполное крыло представителя Gomphaeschninae; н/о);

таракановые: точно не определенный остаток заднего крыла;

полужесткокрылые: семейство Coreidae (остаток переднего крыла; н/о).

жесткокрылые: 2 точнее не определенных изолированных надкрылья.

Краскино (колл. ПИН № 3074). Район пос. Краскино, сборы Р.С. Климовой, 1966 г. Материал происходит из кернов скважин; вместе с остатками насекомых обнаружена листовая флора, имеющая, по мнению Р.С. Климовой, позднеэоценовый облик.

По скважинам материал распределяется следующим образом:

Скв. 60, интервал глубин 247–264 м; полужесткокрылые: семейство Acanthosomatidae (1 остаток, н/о).

Скв. 69, интервал глубин 167–172 м; полужесткокрылые (Heteroptera): семейство Acanthosomatidae (1 остаток; н/о); жесткокрылые: ближе не определенное надкрылье.

Скв. 74, интервал глубин 27,5 – 28,5 м: равнокрылые (Homoptera): семейство Cercopidae (1 остаток; н/о); ручейники: домик личинки *Terrindusia* cf. *splendida* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976).

Скв. 96, интервал глубин 149 – 124 м; жесткокрылые: ближе не определенное надкрылье.

Скв. 102, интервал глубин 113–118 м; ручейники (Trichoptera): домик личинки *Folindusia jactans* Vial. et Suk. (Вялов, Сукачева, 1976).

Скв. 102, интервал глубин 166–171 м; равнокрылые (Homoptera); семейство Cercopidae (1 остаток; н/о); жесткокрылые: точно не определенное надкрылье.

Фауна Краскино в общем достаточно сходна с другими кайнозойскими фаунами Приморья, для которых характерно обилие крупных Cercopidae, разнообразие ручейников, значительное число Acanthosomatidae. Очень сходный облик имеют, например, фауны кхущинской свиты и ее аналогов (верхи олигоцена – низы миоцена); от более древней тадушинской фауны краскинский комплекс отличается первым появлением Acanthosomatidae.

Сахалинский янтарь (колл. ПИН № 3387). Восточное побережье Сахалина, пос. Стародубское и пос. Фирсово; сборы экспедиции ПИН АН СССР, 1972 г. и В.Д. Осадчего, 1974 г. Материал происходит из современных пляжных отложений Охотского побережья. Кроме того, несколько кусков янтаря в Минералогическом музее им. А.Е. Ферсмана АН СССР (колл. 21514) имеет этикетку "вост. берег Сакаягама до сел. Одасан, выбрасывается прибоем" (с. Одасан соответствует современному пос. Фирсово). В перечисленных сборах имеются инклюзы членистоногих, а также растений.

Возраст сахалинского янтаря точно не установлен, поскольку он до сих пор не обнаружен в коренном залегании. Весь материал происходит из россыпей, формирующихся в настоящее время в пляжной зоне, в основном на набоях водорослей, где янтарь оседает и концентрируется. В.Д. Осадчий (личное сообщение) предполагает транспорт янтаря по р. Найбе с территории Лопатинского угольного месторождения, основываясь прежде всего на сделанных им в 1973 г. находках единичных мелких зерен (1–2 мм) янтаря в аллювии Найбы. Эта точка зрения нуждается в проверке путем установления минералогической идентичности материала с побережья и с Лопатинского месторождения. В 1972 г. экспедицией ПИН были собраны смолы в углях на Быковском угольном месторождении в береговых обнажениях на р. Красноярке у пос. Загорского (басс. Найбы). Эти смолы минералогически не идентичны с янтарем с побережья (С.С. Савкевич, личное сообщение).

Хотя янтароподобные ископаемые смолы на Сахалине были обнаружены еще в прошлом веке (Невельской, 1878), они до недавнего времени не привлекали особого внимания и специально не исследовались. Проведенное С.С. Савкевичем исследование образцов, собранных экспедицией ПИН, показало, что в основном они принадлежат к группе румэнита. Поскольку эти смолы вязки и пригодны для обработки, мы считаем возможным называть их "янтарем" в отличие от хрупких ископаемых смол типа ретинитов.

Сахалинский янтарь обнаруживается на побережье после штормов в значительном количестве в основном в виде небольших кусков различной формы размером преимущественно до 1,5 – 2 см по длинной оси, редко до 4–5 см; вес самых крупных кусков не превышает 50 г. Резко преобладают сильно сплющенные дисковидные куски; довольно много сосулек, зачастую также сплющенных с боков. Более или менее округлые куски без явственных следов сдавливания присутствуют, но в небольшом количестве. Куски покрыты темной, черновато-коричневой, реже светлой, просвечивающей коркой, иногда стертой в результате окатывания при транспортировке.

Часто наружная корка нарушена трещинами, в которых видна светлая основная масса янтаря, иногда выступающая в форме валиков. Внутри кусков в прозрачной массе смолы очень часто отмечаются бесформенные коричневатые пленчатые структуры, нередко с явственными следами растяжения в каком-либо одном направлении. Вытянутую форму имеет и значительная часть в общем немногочисленных газовых пузырьков, нередко группирующихся в линейные серии, причем направление этих серий совпадает с направлением продольной оси самих пузырьков. Янтарь очень вязок и устойчив к действию органических растворителей. Большинство кусков прозрачно, желтоватой или красноватой (до темно-красно-коричневой) окраски, иногда с большим количеством древесной трухи, делающей их черными и непрозрачными. Частично или полностью беловатые, замутненные разности редки.

Многие особенности морфологии кусков говорят о воздействии на янтарь уже после его фоссилизации значительных температур и давления. Можно думать, что это явилось следствием вулканических процессов. По-видимому, смо-

лы типа румэнита характеризуются очень высокой степенью полимеризации исходных терпенов; эти смолы возникают при сильном прогреве вмещающих отложений перекрывающими их лавовыми потоками. Подобный путь образования румэнита предполагался еще П.Дамсом (Dahms, 1901).

Процессы прогрева и сдавливания привели, по-видимому, к переходу массы янтаря в текучее состояние, разрыву поверхностной корки, частичному выдавливанию в образовавшиеся трещины текучего содержимого и в значительной степени – к заполнению внутренних полостей смолой. Это не могло не повлиять на сохранность инклюзов. Многие из них выглядят как вываренные просветленные микропрепараты; внутренние полости инклюзов нередко заполнены смолой, а не представляют собой газовых полостей, как в других смолах. Часто включения деформированы и выглядят сдавленными или скрученными. В одном случае включение (комарик из семейства Scatopsidae) явно разорвано на части давлением заполнявших его внутреннюю полость газов. Таким образом, форма сохранности включений в сахалинском румэните весьма необычна.

Относительно возраста сахалинского янтаря можно выдвинуть следующие предположения. Общий состав фауны заметно отличается от известных меловых смол и значительно более сходен с палеогеновыми; в частности, пока не установлено присутствия каких-либо вымерших семейств. Среди родов, по-видимому, довольно много рецентных, но велико и число вымерших; из этих последних пока определены только *Pelecinopteron* Brues, представленный тем же видом, что и в балтийском янтаре (*P. dubium* Brues), и эндемичный *Prosystenus* O.Negr. В некоторых отношениях сахалинская фауна выглядит более архаичной, чем балтийская; так, в ее составе почти отсутствуют мухи, редки муравьи, представленные только весьма примитивными формами. Однако сходные черты отмечаются и в фауне эоценового янтаря США. Поэтому мы склонны думать, что сахалинский янтарь едва ли моложе эоцена и едва ли древнее дания.

Поскольку на пляжах янтарь постоянно сопровождается обломками угля, иногда содержащими куски янтаря, то наиболее вероятно, что весь материал происходит из угленосных отложений дания или нижнего палеогена, скорее всего, из отложений нижнедуйской свиты[1]. Возраст этой свиты долгое время считался эоценовым (Жидкова, Криштофович, 1970), но в последнее время его понижают до палеоцена, а местами – до дания – палеоцена (Савицкий и др., 1970; Медюлянов, 1974). Правда, в районе пос. Стародубское, где отмечены наибольшие скопления янтаря, палеогеновые отложения вообще не установлены. Поскольку незначительная окатанность многих кусков указывает на сравнительно недалекий транспорт, мы склонны думать, что янтароносные отложения развиты в шельфовой зоне и размываются на мелководных участках.

Органические включения в сахалинском янтаре довольно обычны, особенно в небольших сосулькообразных натеках. Помимо остатков членистоногих, обнаружены отдельные отпечатки листьев покрытосеменных, веточки хвойных (Cupressaceae и Taxodiaceae). Членистоногие представлены следующими группами.

Губоногие:

Geophilomorpha: семейство ?Geophilidae (1 остаток; н/о).

Насекомые:

таракановые: остаток точно не определенной личинки;

сеноеды: семейства Epipsocidae (1 остаток; н/о), Amphientomidae (1 остаток; н/о) и 4 точно не определенных остатка;

равнокрылые: около 170 остатков точно не определенных тлей, один остаток Aleyrodomorpha и три остатка Coccomorpha. Тли представлены преимущественно личинками; крылатых особей найдено всего 3. Нередко тли встре-

---

[1] По личному сообщению В.Н. Лаппо, петрографический анализ углей из Стародубского подтвердил их идентичность с нижнедуйскими углями Лопатинского месторождения.

чаются группами, причем самая большая из них состоит более чем из 100 личинок;

полужесткокрылые: семейство Miridae (2 остатка; н/о);

трипсы: семейства Heterothripidae (4 остатка; н/о) и Thripidae (8 остатков; н/о);

жесткокрылые: семейства Helodidae (7 остатков; н/о), Throscidae (1 остаток *Pactopus* sp.nov.; н/о), Lathrididae (1 остаток *Lathridius* sp. nov.; н/о) и 3 точно не определенных остатка, в том числе одна личинка;

ручейники: 4 плохо сохранившихся остатка;

бабочки: чешуйка с крыла имаго и точно не определенная гусеница.

двукрылые: семейства Limoniidae (2 остатка; н/о), Chironomidae (315 остатков; н/о), Ceratopogonidae (19 остатков; н/о), Chaoboridae (1 остаток; н/о), Psychodidae (7 остатков; н/о), Mycetophilidae (30 остатков; н/о), Sciaridae (1 остаток; н/о), Lestremiidae (3 остатка; н/о), Empididae (1 остаток; н/о), Dolichopodidae (1 остаток *Prosystenus zherichini* O. Negrobov; Негробов, 1976), Phoridae (2 остатка; н/о), а также 2 остатка ближе не определенных мух и 24 плохо сохранившихся остатка двукрылых неясного систематического положения;

перепончатокрылые: семейства Braconidae (62 остатка, в основном принадлежащих представителям Aphidiinae; н/о), Pelecinidae, (1 остаток *Pelecinopteron dubium* Brues; Козлов, 1974); Proctotrupidae 1 остаток н/о вида), Platygastridae (5 остатков; н/о), Scelionidae (около 20 остатков; н/о), Megaspilidae (1 остаток; н/о), Diapriidae (1 остаток; н/о), Mymaridae (14 остатков; н/о), Cynipidae (1 остаток; н/о), Formicidae (9 остатков, в основном представителей Ponerinae; н/о), кроме того, около 10 остатков точнее не определенных Chalcidoidea, 2 точно не определенных фрагментарных остатка Vespomorpha и 1 остаток неясной систематической принадлежности.

Кроме того, 90 фрагментарных остатков точнее не определенных насекомых.

Паукообразные:

пауки: 57 остатков представителей подотряда Araneomorphae (н/о);

клещи: семейство Oribatulidae (1 остаток *Sachalinella zherichini* Rjabinin; Криволуцкий, Рябинин, 1976 и 34 точно не определенных остатка, в том числе 12 принадлежащих различным панцирным клещам (Oribatei).

По общему составу фауна сахалинского янтаря, по-видимому, больше всего напоминает фауну среднеэоценовых смол Мальверна (см. ниже, стр. 124). Общими чертами этих фаун являются обилие Homoptera (правда, в сахалинском янтаре их все же значительно меньше и преобладающую роль играют двукрылые), редки мухи и муравьи. С другой стороны, в мальвернских смолах среди Hymenoptera наиболее обильны Mymaridae, а в сахалинских – Braconidae–Aphidiinae; пауки в сахалинском янтаре встречаются значительно чаще; вероятно, имеются и другие различия.

Основные экологические группировки насекомых сахалинского янтаря те же, что и в других ископаемых смолах. Пока трудно наметить субкомплекс, который был бы предположительно связан со смолопроизводящим деревом, а данных, позволяющих судить о систематической принадлежности этого дерева, нет совершенно. Возможно, на нем обитали некоторые тли из числа находимых в янтаре.

Любопытно, что параллельно со значительным числом тлей отмечается необычайно большое, большее, чем в каких-либо других смолах, обилие этих специфических паразитов (Aphidiinae). Из числа ксилофагов пока известны только Throscidae, представленные родом *Pactopus* Lec. Распространение этого рода довольно интересно: один вид описан из нижнеэоценовых лондонских глин, один – из среднего олигоцена США (Флориссант) и один – из современной фауны Северной Америки. Таким образом, в палеогене *Pactopus* был распространен много шире, чем ныне. Однако из балтийского янтаря он неизвестен, и среди нескольких десятков балтийских Throscidae в коллекциях ПИН АН СССР, Музея янтаря в Паланге и Калининградского краеведческого

музея, просмотренных автором, представителей этого рода нет. Хищные обитатели древесины представлены Lestremiidae и Dolichopodidae, почти всегда присутствующие в смолах мицетофаги – Mycetophilidae.

Связанные с водой насекомые очень обильны; к их числу принадлежат доминирующие семейства двукрылых (Chironomidae) и жуков (Helodidae), а также ручейники и Chaoboridae. Поскольку материал пока точно не определен, дать сколько-нибудь обоснованную характеристику экологии этого субкомплекса затруднительно; возможно, он связан с многочисленными небольшими заболачивающимися водоемами.

Зеркальная (колл. ПИН № 3132, 3364). Низовья р. Пеструшки и ключа Угольного, правых притоков р.Зеркальной в окрестностях с.Суворово; сборы С.И. Неволиной, 1963, 1964, 1965 гг. и экспедиции ПИН АН СССР, 1972г.; окрестности с.Устиновка в том же районе, сборы М.А. Ахметьева, 1974 г. Материал происходит из туфогенно-осадочных отложений тадушинской свиты, содержащих также богатую листовую флору. На р. Пеструшке и ключе Угольном насекомые собраны в верхней части этой толщи, в Устиновке – в нижней. Данные по составу флоры приведены (по определениям М.О. Борсук и С.И. Неволиной) И.И. Берсеновым с соавторами (1969), относящими тадушинскую свиту условно к палеоцену. В этой же работе указано, что подстилающие тадушинскую свиту богопольские эффузивы имеют абсолютный возраст 40–50 млн.лет.

Палеоценовый возраст свиты подтверждается и другими авторами, изучавшими листовую флору (Ахметьев, 1973) и спорово-пыльцевые комплексы (Болотникова, 1966) тадушинских отложений.

Остатки насекомых в тадушинской свите встречены в большом количестве; это, безусловно, крупнейшая из известных ныне палеоценовых энтомофаун. Основной материал собран на Пеструшке и Угольном; в Устиновке найдено только неполное надкрылье цикадки из семейства Cercopidae (н/о), по-видимому, не идентичной с встреченными в верхах свиты. В коллекциях с р. Пеструшки и ключа Угольного представлены следующие группы насекомых:

стрекозы: семейство ?Libellulidae (остаток личинки; н/о);

таракановые: 13 фрагментарных точно не определенных остатков;

уховертки: семейство ?Forficulidae (4 остатка; н/о);

веснянки: плохо сохранившийся остаток крыла;

прямокрылые: 2 фрагментарных остатка;

равнокрылые: семейства Cicadellidae (около 350–400 остатков 10–15 различных видов; н/о), ? Procercopidae (2 остатка; н/о), Cercopidae (около 500 остатков 6–10 видов; н/о), Cixiidae (около 250 остатков нескольких видов; н/о); кроме того, более тысячи точно не определенных фрагментарных остатков;

полужесткокрылые: семейства Corixidae (5 остатков gen. sp. cf. *Sigara*; н/о), Naucoridae (остаток личинки; н/о), Miridae (около 50 остатков 2–3 видов; н/о), Tingidae (2 остатка; н/о), ?Lygaeidae (2 остатка двух видов; н/о), ?Coreidae (1 остаток; н/о), Cydnidae (2 остатка; н/о), а также около 30 остатков ближе не определенных Pentatomoidea и свыше 100 фрагментарных остатков ближе не определенных наземных клопов;

жесткокрылые: семейства Dytiscidae (2 остатка; н/о), Staphylinidae (3 остатка, один из которых принадлежит представителю трибы Staphylinini; н/о), ?Elateridae (3 фрагментарных остатка; н/о), Buprestidae (3 остатка; н/о), ?Cerambycidae (2 остатка; н/о) Curculionidae (22 остатка, по-видимому, одного и того же вида; н/о), а также около 150 точно неопределенных остатков, в основном изолированных надкрылий;

верблюдки: фрагментарный остаток;

сетчатокрылые: семейства Psychopsidae (3 остатка; н/о), Chrysopidae (2 остатка; н/о), а также 4 точнее не определенных фрагментарных остатка;

скорпионницы: семейства Eomeropidae (13 остатков *Eomerope asiatica* Ponom., Пономаренко и Расницын, 1974; 1 остаток ?*Dinopanorpa* sp.nov.; н/о) и Bittacidae (3 остатка; н/о);

ручейники: домики личинок формальных видов *Folindusia obscura* Vial. et Suk. (22 экз.), *F. maculosa* Vial. et Suk. (57 экз.), *Secrindusia dobrokhotovae* Vial. et Suk. (21 экз.) и *S. pacifica* Vial. et Suk. (146 экз.) (Вялов, Сукачева, 1976), а также 10 плохо сохранившихся остатков имаго (н/о);

двукрылые: семейства Limoniidae (3 остатка представителей трибы Hexatomini; н/о), Mycetophilidae (1 остаток; н/о), Penthetriidae (около 120 остатков; принадлежащих по меньшей мере двух различным видам рода *Plecia* Wied.; н/о), Dolichopodidae (1 остаток; н/о), Platypezidae (1 остаток; н/о), Sciadoceridae (1 остаток; н/о), а также около 50 куколок ближе не определенных мелких Chironomoidea или Culicoidea плохой сохранности, 3 остатка мух неясного систематического положения и около 50 точнее не определенных фрагментарных остатков;

перепончатокрылые: семейства Siricidae (1 остаток *Xeris* sp.nov.; н/о), Tenthredinidae (23 остатка, принадлежащих в основном представителям gen.cf. *Hoplocampa*, а также 2 остатка Tenthredininae; н/о), Trigonalidae (1 остаток; н/о), Aulacidae (2 остатка; н/о), Ichneumonidae (около 40 остатков, принадлежащих представителям Ephialtini, и по одному остатку Gelini и Metopiinae; н/о), Proctotrupidae (2 остатка; н/о), Eumenidae (1 остаток; н/о), Formicidae (1 остаток; н/о); кроме того, 2 остатка ближе не определенных Chalcidoidea и около 30 остатков неясной систематической принадлежности.

Кроме того, около 70 фрагментарных остатков неясной систематической принадлежности.

Количественно очень обширные сборы насекомых из тадушинской свиты поражают прежде всего своей качественной бедностью. Особенно это относится к автохтонному субкомплексу водных насекомых, который состоит, по-видимому, только из нескольких видов ручейников (не исключено даже, что несколько формальных видов домиков соответствуют одному и тому же виду животного) и очень однотипных Chironomoidea (или Culicoidea), также представленных, возможно, единственным видом. Остатки других водных насекомых единичны; одни из них (личинки Libellulidae и Naucoridae, крыло веснянки), вероятно, транспортированы к месту захоронения и принадлежат обитателям речек или ручьев; другие (Corixidae и Dytiscidae), возможно, были случайными посетителями этого водоема. К рипарийному (береговому) субкомплексу можно предположительно отнести тадушинский вид уховерток.

Среди наземных насекомых резко преобладают Homoptera, которые составляют около 3/4 всего материала. Наиболее обильны среди них Cercopidae, представленные рядом видов. По-видимому, наиболее массовые виды Homoptera обитали на околоводной растительности. Значительно менее обильны двукрылые и клопы, причем первый из этих отрядов представлен в тафоценозе почти исключительно родом *Plecia* Wued., а второй – рядом весьма разнообразных форм; особенно многочисленны Miridae – обитатели растительности. Еще реже встречаются жуки, среди которых наиболее обычны долгоносики (но, по-видимому, весь материал по этому семейству принадлежит одному и тому же виду).

Немного реже жуков встречаются остатки перепончатокрылых, в основном Tenthredinidae и Ichneumonidae. Остальные отряды представлены единичными находками; интересно сравнительно большое число в общем редких в кайнозое Mecoptera, прежде всего реликтовой группы Eomeropidae. Остатки наземных обычно фрагментарны, полностью сохранившиеся тела встречаются, вообще, редко. Это обстоятельство, а также наличие местами скоплений таких фрагментов наводит на мысль о возможном их транспорте водой. Вполне вероятно, что значительная часть насекомых обитала не непосредственно на берегах озера, а по впадавшим в него ручьям или речкам.

Среди наземных насекомых явно преобладают фитофаги, связанные с различными растениями, в том числе древесными (род *Xeris*, ныне связанный с хвойными Buprestidae). Менее многочисленны детритофаги и мицетофаги и удивительно невелико число хищников, в частности муравьев. Паразитические перепончатокрылые довольно обильны. Основную роль среди них играют Ephi-

altini – паразиты жуков-ксилофагов. С жуками связаны также Proctotrupidae и Aulacidae. Metopiinae паразитируют исключительно на бабочках, *Trigonalidae* – на различных перепончатокрылых.

Тадушинская фауна состоит преимущественно из более или менее гигрофильных форм и явно обитала в условиях стабильной высокой влажности. Примечательно значительное число форм, явно характерных для умеренного климата (например, Nematinae) при полном отсутствии субтропических групп. Возможно, тадушинская фауна обитала в горных условиях. В пользу этого говорит и общий облик тафоценоза – огромное число остатков немногих видов. Высокая численность немногих форм при общей качественной бедности в целом характерна для экстремальных местообитаний.

СЕВЕРНАЯ АМЕРИКА

На территории Северной Америки известно довольно много местонахождений палеоценовых и эоценовых наземных беспозвоночных (рис. 10). Насекомоносный палеоцен сосредоточен в районе Скалистых гор и недостаточно изучен. Р.Браун (Brown, 1962) пишет, что остатки насекомых обнаружены в ряде пунктов в различных горизонтах серии Форт-Юнион; преобладают изолированные надкрылья жуков. В этой же работе приводятся фотографии стрекозы подотряда Zygoptera, надкрылья таракана и остатка имаго ручейника из трех местонахождений в штате Монтана, а в другой статье того же автора (Brown, 1957) – очень схематичный и, вероятно, неточный рисунок того же надкрылья таракана из местонахождения Черри-Крик (Cherry Creek). Описан только один вид насекомого – цикада *Davispia bearcreekensis* Cooper (Cicadidae) из местонахождения Бэр-Крик (Bear Creek) в штате Монтана. За пределами Монтаны палеоценовые насекомые известны в отложениях свиты Голден-Вэлли (Golden Valley) Северной Дакоты (цикада *Cotradechites lithinus* Fenn. из семейства Ricaniidae; Fennah, 1968) и свиты Пуэрко (Puerco) Нью-Мексико (ходы в древесине, принадлежность которых неясна; Brues, 1936).

По-видимому, эти фауны во многом сходны с эоценовыми; однако это нельзя утверждать с уверенностью, пока они остаются практически неописанными.

Наиболее богатая эоценовая фауна происходит из отложений свиты Грин-Ривер (Green River), широко распространенных в США на территории штатов Юта, Колорадо и Вайоминг. Осадки свиты Грин-Ривер накапливались в пределах обширного длительно существовавшего озерного бассейна с довольно сложной историей; так, в разрезе свиты выделяются осадки, соответствующие периодам превращения озера в бессточное и его осолонения и периодам большей проточности.

Отложения свиты характеризуются сезонной ленточной слоистостью, позволившей оценить интервал времени их накопления приблизительно в 8 млн. лет (Bradley, 1931). Характерна также значительная битуминозность осадков, в том числе и насекомоносных. Существует обширная литература по стратиграфии, литологии и условиям образования свиты (Winchester, 1923; Henderson, 1925; Stagner, 1941; Donnell, 1961; Fahey, 1962; Hall W., 1965; Cashion, 1967; Donnell et al., 1967; Culbertson, 1969; Roehler, 1969; Oriel and Tracey, 1970; Snow, 1970; Picard and High, 1972; Picard et al., 1973 и др.). Особенно выделяются многочисленные работы У. Бредли (Bradley, 1926a, b; 1929b, c; 1931, 1948, 1959, 1964, 1966, 1970; Bradley, Beard, 1969; Bradley, Eugster, 1969; Iovino, Bradley, 1969; Sears, Bradley, 1924). Отложения свиты богаты органическими остатками (Schaeffer, Mangus, 1965; Hager, 1970; Perkins, 1970). В них обнаружена листовая флора (Knowlton, 1923; Berry, 1924, 1930a; R. Brown, 1934), остатки древесины (Tidwell et al., 1973), водоросли (Bradley, 1929 a, d; 1931, 1967, 1970b), пыльцевые зерна (Wodehouse, 1932, 1933), моллюски (White, 1883). следы червей (Moussa, 1970),

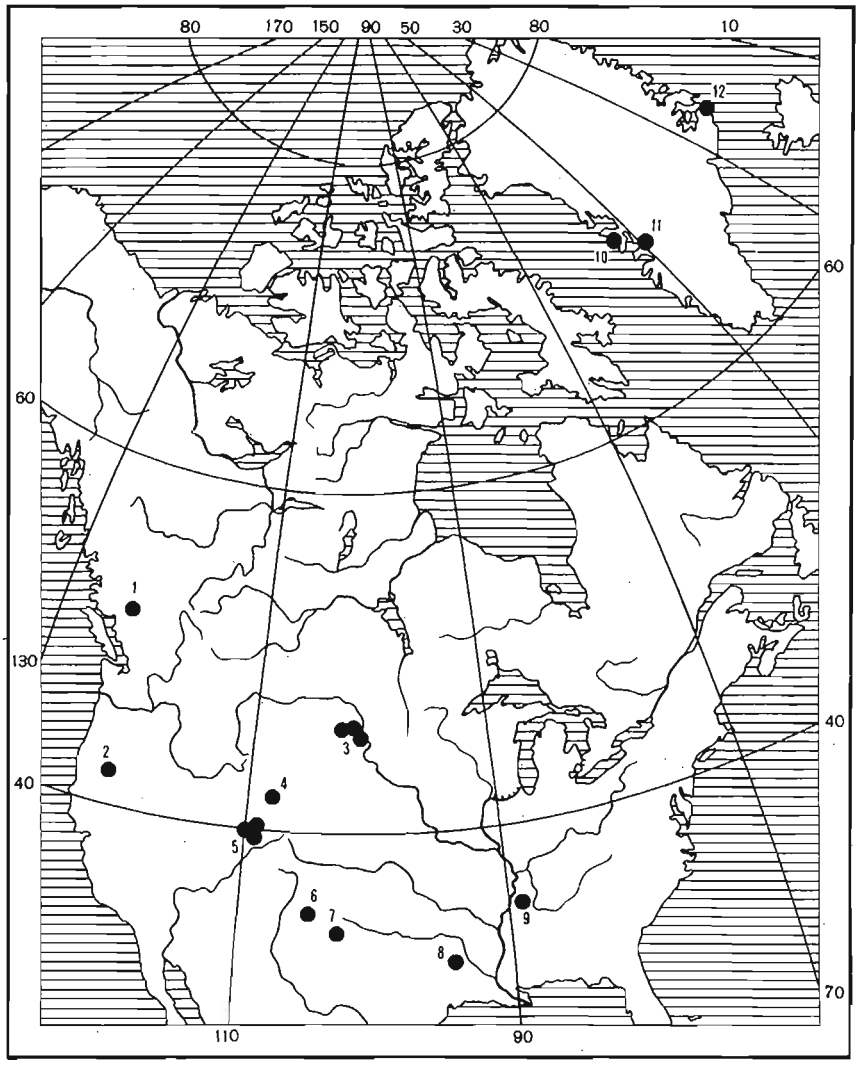


Рис. 10. Местонахождения палеоценовых и эоценовых насекомых в Северной Америке:

1 – свита Фрэзер; 2 – Монтгомери-Крик; 3 – палеоцен Монтаны; 4 – свита Уосэтч; 5 – свита Грин-Ривер; 6 – свита Пуэркс; 7 – свита Джексон; 8 – Мальверн; 9 – свита Уилькокс; 10 – о-в Диско; 11 – Атанекердлук; 12 – мыс Дальтон

остатки позвоночных, особенно рыб (Cope, 1877; Hesse, 1939; Erickson, 1967; Larsen, 1970; Lundberg and Case, 1970; Parker, 1970 и др.).

Богата и фауна наземных членистоногих свиты Грин-Ривер, прежде всего насекомых; многоножки и паукообразные найдены в небольшом количестве. Статистические данные по фауне насекомых Грин-Ривер приводились С.Скаддером (Scudder, 1890), но имевшийся в его распоряжении материал был сравнительно невелик; полных списков обширных позднейших сборов опубликовано не было, несмотря на, то что насекомым из этих отложений посвящено много работ (Scudder, 1876, 1878, 1890, 1893, 1894; Cockerell, 1919c, 1920g, 1921b, 1924b, 1925a, b; Cockerell and Sandhouse, 1922; Cockerell and LeVeque, 1931; Hull, 1945; Carpenter, 1955 и др.). По-видимому, наиболее многочисленны

остатки жуков, особенно долгоносиков; в значительном количестве встречаются двукрылые и равнокрылые. Поскольку данных о распределении остатков насекомых в разрезе нет, мы условно рассматриваем комплекс насекомых из толщи Грин-Ривер в качестве единого, хотя несомненно, что в связи с изменениями режима озера по крайней мере водная энтомофауна должна была сильно меняться.

В составе субкомплекса водных насекомых особенно заметны двукрылые, личинки многих из которых обитали непосредственно в грин-риверском озере. У.Брэдли (Bradley, 1966, 1970; Bradley and Beard, 1969; Iovino, Bradley, 1969) считает, что исходным материалом для битуминозных сланцев послужили илы, образованные экскрементами личинок Chironomidae и синезелеными водорослями (копропель). Нам представляется вероятным, что, помимо Chironomidae, в образовании копропеля (может быть, в еще большей степени) участвовали личинки мух *Lithohypederma ascarides* Scudd. и *Vinculomusca vinculata* Scudd. Систематическая принадлежность этих личинок, к сожалению, неясна; их остатки очень обильны и местами почти сплошь покрывают поверхности напластования (Cockerell, 1917; Carpenter, 1937). В числе связанных с водой двукрылых грин-риверской фауны – древнейшие известные кровососущие комары (Culicidae). Довольно часто встречаются остатки жуков из семейства Hydrophilidae; описаны также остатки Dytiscidae, но их принадлежность к этому семейству не доказана. Обнаружены остатки ручейников, в том числе домики личинок (Bradley, 1924). Не описано ни одного остатка водных клопов, кроме *Telmatrechus parallelus* Scudd. из семейства Gerridae, представители которого не являются истинно водными обитателями, а живут на поверхностной пленке воды. Богато представлены стрекозы, в основном Zygoptera, но они известны только по остаткам имаго и развивались не в самом озере, а, скорее всего, во впадавших в него реках. В целом водный субкомплекс насекомых свиты Грин-Ривер указывает на эвтрофный характер водоема; однако полностью отсутствуют формы, которые можно было бы связывать с зарослями водных макрофитов. Поэтому представляется, что обширные илистые пространства дна озера были лишены высшей растительности; зато озерная микрофлора была очень обильной.

Среди наземных насекомых особенно многочисленны обитатели растительности; очень вероятно, что значительная часть их населяла непосредственно берега озера. Среди них имеются как фитофаги, так и хищники и паразиты; некоторые группы (Eucnemidae, Anobiidae, Scolytidae, Cryptorhynchinae из Curculionidae и др.) определенно связаны с древесной или кустарниковой растительностью. Не описано ни одного вида златок – очень богато представленной в палеогене Евразии группы жуков-ксилофагов. Другой интересной негативной особенностью фауны является небольшое число и очень низкое разнообразие муравьев; только *Eoformica pingue* Scudd. встречается сравнительно часто и известна по нескольким экземпляров из различных местонахождений (Carpenter, 1930). Редки также бабочки. Ряд насекомых (Melandryidae, Mycetophilidae, Keroplatidae, Diadocidiidae, Platypezidae) связан с грибами или пораженной грибами древесиной; они обитали в условиях высокой влажности, возможно, в прибрежных лесах или зарослях кустарников. Определенно ксерофильных форм среди описанных насекомых нет.

На климатические условия некоторые указания дает прежде всего состав равнокрылых. Среди них довольно многочисленны термофильные Ricaniidae и Flatidae, что позволяет считать климат в период накопления грин-риверских осадков близким к субтропическому. Был ли он равномерно влажным или влаголюбивая фауна была связана с приводными лесами тугайского типа, определенно сказать трудно; литологические данные говорят в пользу второго предположения.

Другие эоценовые энтомофауны Северной Америки менее богаты и хуже изучены. В том же районе, что и грин-риверская фауна, отдельные остатки насекомых были найдены в отложениях более древней свиты Уосэтч (Wasatch) (Brown, 1957). Севернее, в Британской Колумбии, эоценовые насекомые най-

дены в отложениях свиты Фрэзер (Scudder, 1890; Handlirsch, 1910; - Rice, 1959, 1968). Этот комплекс насекомых, по-видимому, больше напоминает палеогеновые фауны Дальнего Востока, чем фауну Грин-Ривер, и соответствует более холодному (теплоумеренного типа) и влажному климату; в его составе особенно обильны равнокрылые семейства Cercopidae и двукрылые семейства Penthetriidae. Водных насекомых мало, причем они, возможно, не были обитателями самого бассейна осадконакопления.

На востоке Северной Америки известно несколько разновозрастных эоценовых энтомофаун. Древнейшая из них - фауна отложений нижнеэоценовой группы Уилкокс (Wilcox) штатов Теннесси и Арканзас. В этих отложениях, охарактеризованных богатой листовой флорой (Berry, 1916b, 1930; Dilcher, 1973), найден ряд повреждений насекомых и клещей на листьях различных растений (Brooks, 1955; Wittlake, 1969). Остатки самих насекомых сравнительно немногочисленны, кроме встречающихся в массе домиков ручейников *Folindusia wilcoxiana* Berry (Berry, 1927); по-видимому, все они, кроме упомянутых домиков, принадлежат наземным формам. Дать экологическую характеристику этой фауны трудно из-за скудости фактического материала; находка термита *Blattotermes wheeleri* Collins из теплолюбивого семейства Mastotermitidae (Emerson, 1965) говорит в пользу теплого, близкого к субтропическому климата.

К среднему эоцену (клэйборнский ярус) принадлежит недавно открытая фауна ископаемых смол Мальверна в штате Арканзас (Saunders et al., 1974). Арканзасские смолы найдены в отложениях, хорошо охарактеризованных комплексом палиноморф; минералогически они довольно своеобразны и представлены тремя резко различными типами, по-видимому, не идентичными с какими-либо ранее известными смолами. Инклюзы найдены только в прозрачных смолах, обозначенных Саундерсом и соавторами как "Claiborne, type I". Инфракрасные спектры этих смол, по данным Сондерса, напоминают таковые современных смол Dipterocarpaceae. Однако их принадлежность этому чисто тропическому семейству растений, неизвестному из Америки и не представленному, насколько известно, где-либо в мире в отложениях древнее олигоцен-миоценовых, кажется совершенно невероятной. Содержание инклюзов в арканзасских смолах очень велико: приблизительно в 9 кг смол было обнаружено около 700 остатков членистоногих, а также растительные включения. Все членистоногие очень мелких размеров; среди них доминируют Homoptera (около 40% остатков), второе место занимают Diptera (35%), третье - Hymenoptera (12%). Другие группы (Protomorpha, Blattodea, Trichoptera, Coleoptera, Araneae) немногочисленны. Примечательно очень небольшое число мух и муравьев (по 2 остатка); в этом отношении фауна смол Арканзаса сходна с фауной сахалинского янтаря. Доминирование Mymaridae среди Hymenoptera, по-видимому, уникально. Экологическую характеристику фауны дать пока невозможно, так как даже о составе семейств опубликовано очень мало данных. Благодаря любезности д-ра Сондерса, мы смогли ознакомиться с материалом по арканзасским смолам; переданный им в ПИН АН СССР материал (колл. ПИН № 3607) содержит остаток точнее не определенной тли.

Наконец, в Мосси-Крик (Mossy Creek) в штате Техас были найдены немногочисленные остатки позднеэоценовых (джексонский ярус) насекомых (Cockerell, 1923); охарактеризовать эту фауну из-за ее малого объема невозможно.

Помимо Евразии и Северной Америки, предположительно эоценовые наземные членистоногие (губоногие многоножки) обнаружены также в Австралии (Gill, 1959).

Что касается олигоценовых и неогеновых фаун насекомых, то они обнаружены на всех континентах, исключая Антарктиду. Число олигоценовых местонахождений особенно велико; крупнейшими из них являются Флориссант в штате Колорадо и Раби Ривер в штате Монтана в США (средний-верхний олигоцен), Эко-ан-Прованс (нижний олигоцен), соленосные отложения Эльзаса (средний-верхний олигоцен) и ряд других местонахождений во Франции, Ротт (аквитан) в ФРГ. Приблизительно к границе олигоцена и миоцена относятся на-

секомоносные смолы Южной Мексики (штат Чьяпас). На территории СССР наиболее богатые олигоценовые (частично, возможно, переходные к миоценовым) фаунам обнаружены в Приморье (Светловодная, Гранатная и др.). Миоценовые насекомые известны хуже; фауна крупнейших классических европейских местонахождений Энинген в ФРГ и Радобой в Югославии в основном описана в прошлом веке и нуждается в ревизии. Богатые миоценовые фауны Северного Кавказа (Ставрополь) и Киргизии (Чон-Туз) пока слабо изучены. В западном полушарии наиболее богаты энтомофауны свит Лейта и Бэрстоу на западе США. Плиоценовые насекомые изучены слабо; крупнейшим из известных местонахождений является Виллерсхаузен в ФРГ. Недавно довольно богатая фауна насекомых (в основном жуков) была открыта в верхнемиоценовых или плиоценовых отложениях свиты Бофорт на о-ве Миен.

Подробных характеристик олигоценовых и неогеновых местонахождений, которые заняли бы очень много места, мы не даем. Некоторые отличия энтомофаун этого времени от более древних охарактеризованы ниже.

Часть II

РАЗВИТИЕ И СМЕНА ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ

В начале этой части следует сделать несколько методических замечаний. Они касаются таксономического уровня, на котором нами рассматриваются фауны. Речь в этой части пойдет почти исключительно о насекомых, поскольку многоножки и хелицеровые известны еще плохо; в частности, мы ограничивались насекомыми при всех подсчетах. В основном мы оперируем не родами и видами, а семействами, реже крупными подразделениями внутри семейства или объединениями семейств. Это вызвано, во-первых, сравнительно небольшим числом родов и видов вымерших насекомых, для которых установлено сколько-нибудь широкое геологическое и географическое распространение, во-вторых, тем, что значительная часть коллекций меловых насекомых не описана, но состав семейств во многих случаях определен, и в-третьих, тем, что этот вынужденный уровень рассмотрения оказался не только вполне достаточным, но и особенно показательным, поскольку по составу семейств мезозойские и кайнозойские фауны отличаются очень значительно.

Говоря точнее, основное различие между мезозойскими и кайнозойскими энтомофаунами заключается в том, что в первых значительную роль играют не дожившие доныне семейства, тогда как во вторых они почти отсутствуют. Для

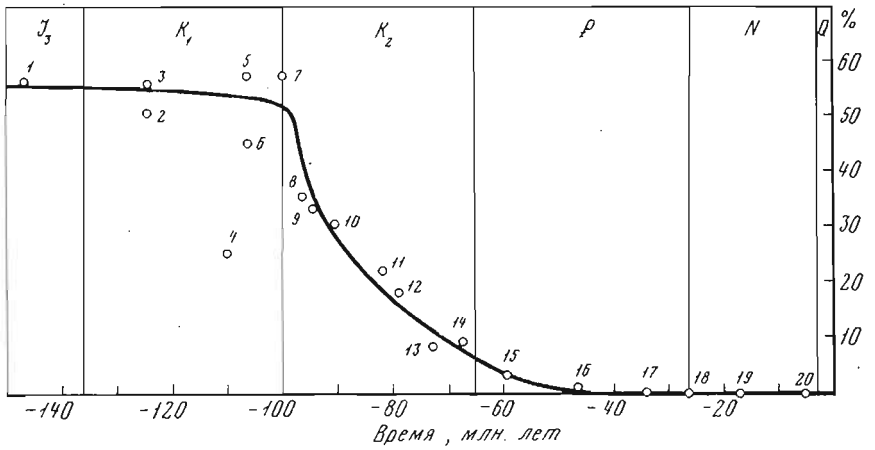


Рис. 11. Процент вымерших семейств от общего числа семейств насекомых в позднемезозойских и кайнозойских фаунах

1 – мальм Казахстана (Каратау); 2 – фауна *Ephemeropsis – Coptoclava* и примыкающие к ней; 3 – другие фауны неокома; 4 – фауна *Proameletus – Samarura;* 5 – другие фауны апт–альба (без учета Верхнего Агджакенда); 6 – Верхний Агджакенд; 7 – фауны альба – сеномана; 8 – Нижняя Агапа; 9 – Кзыл-Джар; 10 – другие фауны сеномана – турона; 11 – смолы хетской свиты; 12 – чемавинит; 13 – другие фауны коньяка – кампана; 14 – фауны маастрихта – дания; 15 – фауны палеоцена; 16 – фауны эоцена (без учета балтийского янтаря); 17 – фауны олигоцена; 18 – фауны аквитана; 19 – фауны миоцена (без аквитана); 20 – фауны плиоцена. Время в млн. лет от современности

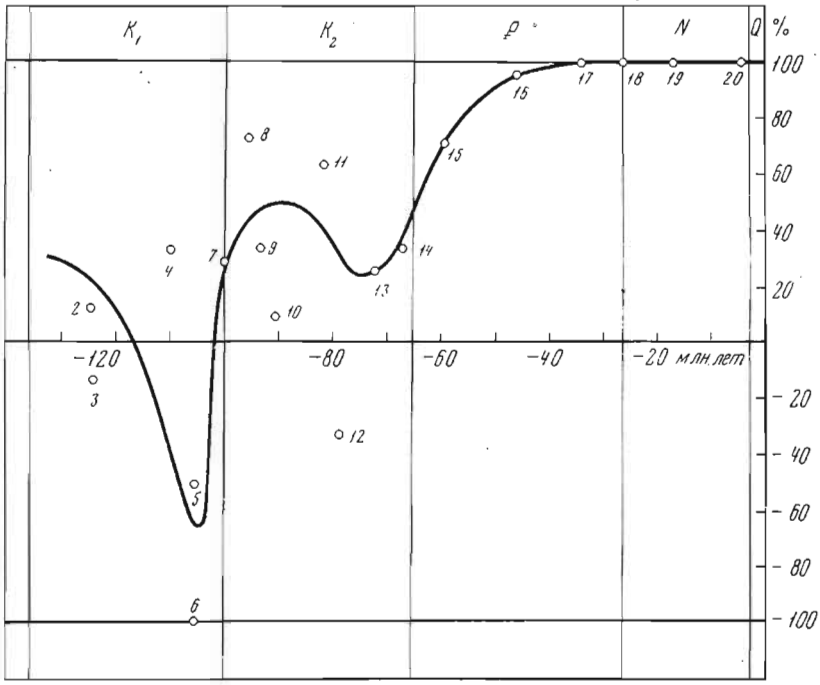


Рис. 12. Изменения величины k в позднемезозойских и кайнозойских фаунах насекомых. Время в млн. лет от современности; обозначения см. на рис. 11

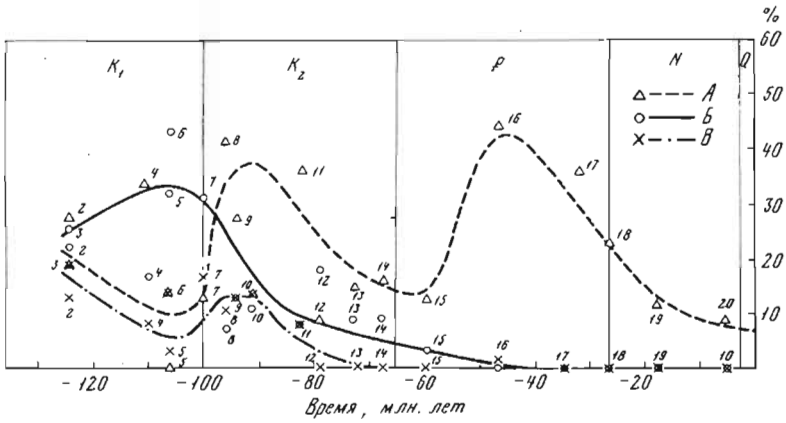


Рис. 13. Процент от общего числа семейств, впервые появляющихся (А), в последний раз найденных (Б) и эндемичных (В) семейств насекомых в фаунах позднего мезозоя и кайнозоя. Время в млн. лет от современности; обозначения см. на рис. 11

характеристики процесса вымирания семейств нами использован простой цифровой показатель – процент вымерших семейств от общего числа семейств в данной фауне, причем в число вымерших включены также практически вымершие до кайнозоя, т.е. представленные в современной фауне, но в ископаемом состоянии в послемеловых отложениях ни разу не найденные. Этот показатель удобен тем, что позволяет сравнивать сильно отличающиеся друг от друга по тафономическим причинам комплексы, число общих семейств в которых невелико, в частности фауны осадочных пород с фаунами смол.

Таблица 3. Состав семейств в меловых и палеоценовых фаунах насекомых[2]

Возраст	Фаунистические комплексы	Общее число семейств	Современные семейства		Вымершие семейства		Позднее неизвестные семейства		Ранее неизвестные семейства		Эндемичные семейства		Проходящие семейства	
			число	%	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%
Неоком	Фауна *Ephemeropsis–Coptoclava* и примыкающие к ней	135	68	50	67	50	29	22	37	27	18	13	51	38
	Другие фауны	47	21	45	26	55	12	26	9	19	9	19	17	36
Апт – альб	Фауна *Proameletus–Samarura*	31	17	55	14	45	10	32	1	3	–	–	20	65
	Фауна смол Верхнего Агджакенда	12	9	75	3	25	2	17	4	33	1	8	5	42
	Другие фауны	7	3	43	4	57	3	43	1	14	1	14	2	29
Альб – сеноман	Совокупность фаун	23	10	43	13	57	7	31	3	13	4	17	9	39
Сеноман – турон	Фауна смол Агапы	46	30	65	16	35	3	7	19	41	5	11	19	41
	Фауна Кзыл-Джара	46	32	70	14	30	5	11	6	13	6	13	29	63
	Другие фауны	15	10	67	5	33	2	13	4	27	2	13	7	47
Коньяк – кампан	Фауна смол Яктардаха	96	75	78	21	22	8	8	35	36	8	8	45	48
	Фауна чемавинита	34	31	91	9	9	9	9	5	15	–	–	26	76
	Другие фауны	11	9	82	2	18	2	18	1	99	–	–	8	73
Маастрихт – даний	Совокупность фаун	23	21	91	2	9	2	9	4	19	–	–	17	74
Палеоцен	Совокупность фаун	40	37	97	1	3	1	3	6	13	–	–	33	84
Эоцен	Балтийский янтарь	105	103	98	2	2	1	1	47	44	1	1	56	54
Олигоцен	Совокупность фаун[1]	225	224	100	1	0,5	–	–	81	36	1	0,5	144	64
Граница олигоцен-миоцен (аквитан и его предположительные аналоги)	Совокупность фаун[1]	159	159	100	–	–	–	–	37	23	–	–	122	77
Миоцен	Совокупность фаун[1]	116	116	100	–	–	–	–	14	22	–	–	104	88
Плиоцен	Совокупность фаун[1]	84	84	100	–	–	–	–	8	9	–	–	76	91

[1] Семейства в доолигоценовых отложениях, известные только из балтийского янтаря, учтены среди впервые появляющихся в олигоцене аквитане, миоцене, плиоцене

[2] Семейства, определенные предположительно, не учтены; неописанные семейства включены в подсчеты. В число вымерших, эндемичных, позднее не известных семейств включены практически вымершие эндемичные и практически неизвестные позднее (см. в тексте).

Другой использованный нами численный показатель представляет собой выраженное в процентах отношение разности числа впервые появляющихся в данной фауне и обнаруженных в ней в последний раз семейств к их сумме:

$$k = \frac{c-d}{c+d} 100\%,$$

где c – число впервые появляющихся семейств, d – число семейств, отмеченных в последний раз в палеонтологической летописи. Этот показатель характеризует соотношение интенсивности вымирания и появления таксонов на уровне семейств для данного отрезка времени.

Изменение процента вымерших семейств и величины k для меловых и палеоценовых фаун представлены на рис. 11–12. Оценивался также процент эндемичных (включая практически эндемичные, т.е. нигде более не найденные в ископаемом состоянии) семейств. Эти данные так же, как и данные по числу вымерших семейств, впервые появляющихся, в последний раз найденных и "проходящих", сведены в табл. 3. Изменение всех этих количественных характеристик во времени показано на рис. 13. В ряде случаев использовались также данные по числу остатков представителей различных таксонов в захоронениях (т.е. оценка доминирования) и по числу родов и видов различных семейств и более высоких таксонов, т.е. оценка разнообразия. Однако данными такого рода мы располагали не для всех групп и не для всех местонахождений. В некоторых случаях, не имея надежных статистических данных по составу конкретных фаун (особенно кайнозойских, по которым они опубликованы лишь в немногих случаях), мы использовали другой метод – оценку числа местонахождений, в которых найдены представители данного таксона.

Следует иметь в виду, что термины "вымирание" и "появление" здесь несколько условны. Появление в палеонтологической летописи или исчезновение из нее далеко не всегда означает действительно вымирание или появление таксона, тем более для наземных животных. Однако они отражают либо значительное изменение разнообразия и численности, либо серьезные изменения экологии (переход к обитанию в условиях инфрафаций из ультрафаций, и наоборот), т.е. достаточно важные эволюционные события. Они-то, в сущности, и оцениваются при анализе истории энтомофаун. Именно это заставило нас ввести в число вымерших семейств также и практически вымершие – те, которые представлялись бы вымершими до начала кайнозоя, если бы мы располагали только палеонтологическим материалом.

Глава 1

ЭНТОМОФАУНА ОСНОВНЫХ ХРОНОСТРАТИГРАФИЧЕСКИХ ПОДРАЗДЕЛЕНИЙ (ЯРУСОВ И ОТДЕЛОВ) МЕЛА И КАЙНОЗОЯ

НЕОКОМ

Комплекс *Ephemeropsis–Coptoclava* по составу в значительной степени напоминает юрские фауны. В настоящее время в его составе (вместе с примыкающими к нему фаунами) определено 135 семейств насекомых, в том числе 56 вымерших и 11 практически вымерших, что составляет 50% от общего числа семейств. Таким образом, процент вымерших семейств мало отличается от соответствующего показателя (≈56%) для позднеюрской фауны Каратау в Казахстане. Среди вымерших семейств 43% составляют общие с более древними фаунами, но позднее неизвестные, 29 – "проходящие" (общие как с более древними, так и с более молодыми фаунами), 22 – эндемичные, 61% – общие с более молодыми фаунами, но ранее неизвестные.

Другие фауны неокома из-за своего небольшого объема условно рассматривались в качестве единой совокупности. Обращает на себя внимание достаточно близкое совпадение данных по соотношению числа семейств с различной эволюционной судьбой в фауне *Ephemeropsis–Coptoclava* и других фаунах неокома (табл. 3). Имеется лишь одно существенное расхождение между этими цифрами. Помимо значительного сходства с юрскими фаунами, фауны *Ephemeropsis–Coptoclava* обнаруживают и существенные отличия от них, заключающиеся в первую очередь в появлении значительного числа ранее неизвестных семейств, впоследствии сохраняющихся более или менее длительное время, чаще всего – доживающих доныне (вымершие и практически вымершие семейства в фауне *Ephemeropsis–Coptoclava* составляют около 11% от общего числа впервые появляющихся неэндемичных семейств). В других же фаунах неокома их число значительно ниже, и общее сходство с юрскими фаунами заметно выше. Следует иметь в виду, что число впервые появляющихся групп в них в действительности еще меньше, так как в общий подсчет включены семейства, найденные в неокомских смолах Ливана, т.е. в самых древних из известных насекомоносных смол. Нахождение их в известных юрских фаунах маловероятно по тафономических соображениям.

Расхождение между данными по фауне *Ephemeropsis–Coptoclava* и по другим фаунам неокома в отношении числа впервые появляющихся групп весьма знаменательно. Дело в том, что, как неоднократно говорилось выше, материалы по юрским (в том числе позднеюрским) наземным насекомым происходят главным образом с территории Индо-Европейской биогеографической области, а юрские фауны Сибири известны нам главным образом по водным насекомым и в основном предположительно датируются доггером. Поэтому значительная часть тех семейств, которые впервые обнаруживаются в неокоме Забайкалья, могла существовать в Сибири и в конце юры. В пользу этого говорит тот факт, что в байсинском разрезе по крайней мере некоторые молодые группы (в том числе представленные обильно, например, Blattellidae) обнаруживаются преимущественно или исключительно в слоях, соответствующих временным похолоданиям. В южных местонахождениях фаун *Ephemeropsis–Coptoclava* не встречаются домики ручейников, очень обильные в северных.

В некоторых случаях очевидно, что и юрская фауна Сибири обладала теми же особенностями, что и неокомская, по сравнению с юрскими фаунами Индо-Европейской области. Ранее мы уже говорили, что для сибирских фаун юры и раннего мела характерны такие черты, как редкость ксилофагов и их паразитов, обилие Palaeontinidae. В верхнеюрской фауне Казахстана богато представлены мухи инфраотряда Asilomorpha, многие из которых относятся к вымершим семействам. Из неокома они известны в небольшом числе и относятся к ныне живущим семействам, некоторые из которых из юры неизвестны. Создается впечатление значительного изменения состава и общего падения роли Asilomorpha в начале мела; но в юрских фаунах Сибири они встречаются, пожалуй, еще реже, чем в меловых. Обширное триасово-юрское семейство палочников Chresmodidae не представлено в богатейших неокомских фаунах Забайкалья, но южнее, в Китае, в пределах Индо-Европейской области, оно обнаружено в неокоме. Богато представленные в юре сетчатокрылые Kalligrammatidae в неокоме Забайкалья почти отсутствуют (всего один остаток), но в небольших коллекциях из неокома Казахстана представлены; более того, один остаток найден в датских отложениях юга Западной Сибири. Прямокрылые семейства Locustopseidae известны из триаса и юры, не найдены в неокоме, но в туроне Казахстана (т.е. в пределах Индо-Европейской области) не только присутствуют, но и довольно обычны. В туроне Казахстана найден и представитель неизвестного из неокома юрского семейства сетчатокрылых Prohemerobiidae. Напротив, вымершее семейство двукрылых Chironomapteridae могло бы показаться специфичным для раннего мела, поскольку из юры Индо-Европейской области (кроме граничащих с Сибирской областью районов Китая) его достоверные представители неизвестны. Но в юре Сибири и Северного Китая Chironomapteridae, как и в неокоме, встречаются в массе, оказываясь в ряде местонахождений самыми обычными насекомыми. В неокоме Индо-Европейской области они не найдены. Зато в неокоме Алжира обнаружены личинки Anisozygoptera и жук из подсемейства Necronectinae – группы, в остальном известные лишь из юры и в составе комплекса *Ephemeropsis–Coptoclava* отсутствующие. Число примеров такого рода легко умножить.

Таким образом, число вымерших семейств, не переходящих из юры в неоком, и число семейств, впервые появляющихся в неокоме, может оказаться значительно меньшим, чем это представляется сейчас. Тем не менее появление определенного числа новых групп в мелу несомненно. Так, домики ручейников в юре Сибири до сих пор не обнаружены; в нижнем неокоме они появляются в Забайкалье, а в конце неокома (Холботу, Бон-Цаган) различные специализированные типы домиков впервые обнаруживаются в граничащих с Сибирской областью частях Восточно-Азиатской провинции. Несомненно также появление прогрессивных ветвей перепончатокрылых инфраотряда Vespomorpha, так как виды, близкие к балтийским, найдены не только в Монголии (Холботу), но и в вельде Западной Европы.

Особого внимания заслуживает появление в неокоме первых насекомых, которых более или менее уверенно можно считать связанными с покрытосеменными растениями (Curculionidae среди жуков, Macroxyelini и Cephidae среди перепончатокрылых). Основываясь на находке Cephidae, А.П. Расницын в 1969 г. предположил существование покрытосеменных в неокомской флоре Забайкалья. Впоследствии в том же местонахождении Байса было обнаружено два остатка, несомненно принадлежащих покрытосеменным (Вахрамеев, 1973).

В тех случаях, когда можно надежно оценить доминирование и разнообразие различных групп в неокоме, оказывается, что основную роль обычно играют характерные для мезозоя группы. Это отмечалось выше при характеристике таких отрядов, как прямокрылые, равнокрылые, жуки, перепончатокрылые. Лишь в некоторых случаях дело обстоит иначе: так, среди тараканов в Байсе преобладают неизвестные для юры Blattellidae. Однако их доминирование отмечено лишь в слоях, соответствующих похолоданию, и только в этом местонахождении. В других случаях доминируют типично юрские таракановые Mesoblattinidae и Blattulidae.

Наиболее изученные из неокомских фаун предположительно относятся к валанжину – готериву. Понятно, что фауны берриаса если и отличались от валанжин–готеривских, то только еще большим сходством с юрскими. Насекомые баррема известны слабо; предположительно к барремскому времени относятся фауны Холботу и Бон–Цагана в Монголии и Татаурово в Забайкалье[1]. Немногие определимые насекомые из этих местонахождений сходны с валанжин–готеривскими: прямокрылые семейства Haglidae (тот же род *Prophalangopseides* Sharov, что и в Байсе) и цикады семейства Palaeontinidae в Холботу, *Oryctopterus* и *Pompilopterus* в Бон–Цагане. Исключение составляют домики ручейников формального рода *Folindusia*, очень редкие в валанжине – готериве, но в массе найденные в Холботу и присутствующие в Татаурове. Как уже говорилось, находки *Folindusia* и *Ostracindusia* в Холботу и Бон–Цагане знаменуют проникновение строящих домики Integripalpia в граничащие с Сибирской областью части Индо–Европейской области.

Все сказанное позволяет считать энтомофауны неокома типично мезозойскими по основным особенностям. Различия между ними и юрскими фаунами существуют и выражаются, по–видимому, в первую очередь в появлении некоторых ранее неизвестных групп, в том числе и весьма важных. Кроме того, в неокоме отчасти уже произошел переход в условия инфрафаций некоторых оксифильных водных групп (веснянки, Anisozygoptera), о чем подробнее сказано далее. Но по своему масштабу эти различия, насколько можно судить, не намного превышают различия между разновозрастными юрскими фаунами. К тому же они могут оказаться преувеличенными. Поэтому неокомскую энтомофауну можно считать достаточно типичной для мезозоя.

АПТ - АЛЬБ

Облик наиболее богатой апт–альбской фауны *Proameletus–Samarura* довольно своеобразен. Обращает на себя внимание прежде всего почти полное отсутствие впервые появляющихся семейств. Единственное исключение составляют Micropterygidae. Отсутствуют также эндемики. Зато очень велико число семейств, в последний раз встречающихся в палеонтологической летописи: их определено 10, что составляет 32% от общего числа семейств и 71% от числа всех вымерших и практически вымерших семейств в фауне *Proameletus*. Эта величина превосходит процент позднее неизвестных семейств в других фаунах мела и, по–видимому, юры, и свидетельствует об очень значительном вымирании вскоре после того времени, к которому относится фауна *Proameletus–Samarura*.

Особенно неожиданно то, что среди вымерших семейств имеются не только известные из неокома, но и обнаруженные в юре, но не в неокоме: Epeoromimidae и Mesonetinae из поденок, Liadytidae из жуков, Necrotauliidae из ручейников. Некоторые группы представлены более архаичными формами по сравнению с обнаруженными в неокоме. Таков род *Cleistogaster* (Hymenoptera, Megalyridae), известный также из юры и более архаичный, чем неокомский *Cretocleistogaster*, Liassophlebiidae (Odonata), более сходные с юрскими, чем с неокомскими, и т.д. Едва ли не единственные формы, явно более продвинутые, чем известные из неокома, – конструктивно совершенный домик ручейника *Folindusia undae* Suk. et Vial. и древнейшая бабочка из семейства Micropterygidae. Как уже говорилось при характеристике фауны *Proameletus–Samarura*, А.П. Расницын (1975) выдвинул предположение, что этот комплекс соответствует реликтовой фауне горного рефугия.

Предположение А.П. Расницына кажется вполне правдоподобным, особенно для водных насекомых, среди которых в фауне *Proameletus* очень много реликтов. Большей частью это те группы, которые уже в неокоме были вытеснены из долинных озер – поденки *Mesoneta* и *Epeoromimus*, стрекозы подотряда Anisozygoptera, ручейники Necrotauliidae. Они сохранялись, по–видимому, в

[1]См. примечание на стр. 21.

горных озерах с прохладной водой и в быстрых потоках, где Anisozygoptera даже дожили доныне. Существование в конце раннего мела балейско-оловского горного рефугия представляется очень вероятным, и это заставляет с известной осторожностью подходить к использованию фауны *Proameletus–Samamura* для характеристики апт-альбской фауны вообще.

Остальные апт-альбские насекомые, известные на территории Европы, Азии и Северной Америки, слишком немногочисленны для точной оценки их состава. К тому же самая крупная фауна – фауна Верхнего Агджакенда – пока вообще не может приниматься во внимание. По-видимому, в ней завышен даже процент ныне живущих семейств, так как многие представители вымерших семейств остаются пока неопределенными. Очевидны лишь резкие отличия этой фауны от более молодых фаун смол. Примечательно, однако, что даже в этих очень небольших по объему фаунах опять присутствуют неизвестные позднее семейства. В нескольких местонахождениях в очень небольших коллекциях вообще обнаружены только вымершие насекомые: цикада семейства Mesogereonidae в апте-нижнем альбе Бельгии, стрекозы Aeschnidiidae в двух пунктах в районе Ульяновска в аптских отложениях, таракан из семейства Poroblattinidae и два ручейника из семейства Vitimotauliidae (общий с неокомом род *Multimodus*) в альб-сеноманской кындалской свите бассейна Буреи. Из этих семейств только Poroblattinidae сохраняются впоследствии, доживая до турона. В фауне френцевской свиты Приморья известен жук, сходный с пермотриасовыми ромбоколеоидами, и своеобразные домики ручейников.

В апте низовьев Лены найден единственный остаток насекомого – прямокрылого из семейства Haglidae. Это семейство хотя и дожило доныне, но действительно обильным было только в юре и в начале мела; из верхнего мела оно неизвестно, а в кайнозое встречается исключительно редко. В апте – альбе оно представлено также в фауне *Proameletus–Samarura* и в фауне окрестностей Ульяновска (Криуши), где другие прямокрылые не обнаружены. В альб-сеноманских смолах Таймыра присутствуют остатки мух семейства Eomyiidae, известного из верхней юры, но пока не найденного в неокоме.

Число впервые появляющихся групп, по-видимому, очень невелико, как и число эндемиков. В альбе – сеномане Канады обнаруживаются первые несомненные остатки термитов, а в верхнем альбе и альбе – сеномане Приморья – эндемичные домики ручейников *Conchindusia*, не имеющие современных аналогов. Несколько семейств, найденных в аптских смолах Азербайджана и альб-сеноманских смолах Таймыра, также известно из более древних отложений (Dascillidae, Lathridiidae, Colydiidae, Braconidae, Scelionidae), но этот факт не следует переоценивать: более древние фауны ископаемых смол пока почти не изучены, и многие из этих семейств могли существовать и ранее. В альб-сеноманских фаунах известны и эндемичные семейства: жуки Labradorocoleidae и верблюдки Alloraphidiidae из альба-сеномана Лабрадора. Действительно ли отсутствовали в более древних фаунах Acanthochemidae и неописанные семейства Anisopodoidea и Asilomorpha, пока найденные только в смолах Закавказья и Таймыра, неясно.

Таким образом, данные по другим фаунам, хотя и недостаточно надежные, в значительной степени совпадают с данными по фауне *Proameletus–Samarura*. Это позволяет считать вывод об очень значительном вымирании среди насекомых в самом конце раннего мела достаточно обоснованным.

Более того, в составе других фаун, как и в фауне *Proameletus–Samarura*, обнаруживаются, что особенно замечательно, древние реликты, присутствие которых уже невозможно объяснить рефугиальным характером местообитания. Так, Mesogereonidae известны, кроме апта, только из верхнего триаса, а Labradorocoleidae близки только к раннепермским Tshekardocoleidae. Единственная послелейасовая находка ромбоколеоидного жука сделана в альбе Приморья. Выше уже говорилось о неизвестных из неокома Eomyiidae, но этот случай менее показателен, так как они и из юры известны по единственному остатку. Для сравнения скажем, что среди более чем семи тысяч насекомых из Байсы есть только три остатка таких реликтовых форм: это впоследствии

неизвестные семейства Eoscarterellidae из равнокрылых (известно также из триаса) и Eolimnobiidae из двукрылых (известно также из лейаса); однако их более древние находки также единичны, и отсутствие верхнеюрских остатков поэтому может быть результатом простой случайности. Таким образом, на 137 семейств фауны *Ephemeropsis – Coptoclava* таких случаев (и то сомнительных) 2, а на 42 семейства из апт-альбских и альб-сеноманских отложений (не считая фауны *Proameletus–Samarura*) 4 или (считая с Eomyiidae) 5.

Конечно, эти данные не вполне надежны из-за небольшого объема материала, но примечательно, что выводы по разным фаунам во многом сходны, что повышает степень их достоверности. Создается впечатление, что энтомофауны конца раннего мела характеризовались чрезвычайно своеобразными чертами. Им присуще очень большое число позднее неизвестных семейств при незначительном числе впервые появляющихся и эндемичных (к тому же все случаи несомненного первого появления новых групп отмечены в верхнеальбских и нижнесеноманских комплексах) и значительное число древних реликтов, внезапно и на короткое время появляющихся в палеонтологической летописи после продолжительного перерыва, чтобы потом вновь исчезнуть. Ни в каких других фаунах мезозоя и кайнозоя подобные особенности не отмечены.

СЕНОМАН - ТУРОН

Обе крупнейшие фауны этого времени (позднесеноманская фауна Нижней Агапы на Таймыре и туронская Кзыл-Джара в Казахстане) характеризуются значительным процентом ранее неизвестных и эндемичных семейств (особенно фауна Нижней Агапы, где этот процент завышен из-за слабой изученности более древних смол). Процент вымерших семейств по сравнению с раннемеловыми фаунами снижается, причем значительную часть среди них составляют эндемики (около 30% в Нижней Агапе и свыше 40% в Кзыл-Джаре). В остальном состав вымерших семейств сильно различается. Если в сеноманских смолах Таймыра более трети всех вымерших и практически вымерших семейств составляют семейства, не найденные в более древних фаунах, то в туроне Казахстана среди вымерших семейств впервые появляющихся нет совершенно и более трети составляют позднее неизвестные семейства, общие с ранним мелом. Такие же отличия отмечаются и в составе современных семейств, среди которых впервые появляющиеся составляют в Нижней Агапе 43%, а в Кзыл-Джаре – всего 18%.

Таким образом, в туронской фауне Казахстана оказывается значительно больше общих с нижним мелом семейств, чем в верхнесеноманской фауне Таймыра. Скорее всего это объясняется просто тем, что число впервые появляющихся семейств для сеноманских смол сильно завышено из-за недостаточной изученности раннемеловых мелких насекомых.

Однако в туроне Казахстана все же обнаружено довольно мало типично мезозойских семейств, причем большинство из них играет незначительную роль. К сожалению, фауна Кзыл-Джара тафономически отличается от известных нижнемеловых фаун, поскольку захоронена не в озерных, а в лагунных осадках, и сравнивать ее с другими фаунами довольно трудно. Она обладает некоторыми своеобразными особенностями явно тафономической природы (например, в ней почти совершенно отсутствуют двукрылые). Состав доминирующих групп в фауне Кзыл-Джара необычен. В немногих случаях по числу остатков преобладают представители вымерших семейств: так, около 70% остатков прямокрылых принадлежит впоследствии неизвестным Locustopseidae, а все остатки палочников – Cretophasmatidae. Однако такое доминирование нетипично для мезозоя и, по существу, является уникальным: Locustopseidae не составляют большинства ни в одной мезозойской фауне, а Cretophasmatidae найдены, кроме того, только в неокоме Забайкалья, где палочников вообще почти нет, тогда как и в юре, и в неокоме Индо-Европейской области важнейшую роль играют, по-видимому, Chresmodidae. В других случаях доминирующими оказываются

продвинутые семейства, в том числе и неизвестные вообще в более древних фаунах: так, среди перепончатокрылых большинство остатков принадлежит муравьям, среди клопов около половины всех остатков – неизвестному ранее семейству Tingitidae, связанному с покрытосеменными. Интересно также отметить, что в Кзыл-Джаре найдено довольно много листьев различных покрытосеменных со следами повреждения насекомыми. Это свидетельствует об интенсивном потреблении насекомыми зеленых тканей цветковых растений уже в начале кайнофита. К сожалению, мы не располагаем количественными данными, которые позволили бы установить процент поврежденных листьев. Примечательно, что в этом отношении Кзыл-Джар не уникален: поврежденные насекомыми листья покрытосеменных отмечены также в сеномане Чехословакии (перучские слои) и в сеномане-туроне Северной Америки. Более того, галлы известны даже на листьях альбских (потомакских) покрытосеменных.

До некоторой степени сходной оказывается картина доминирования и в фауне Нижней Агапы. Здесь также преобладают случаи доминирования современных семейств, но в некоторых случаях в числе доминантов оказываются и вымершие семейства (Stigmaphronidae среди перепончатокрылых, являющиеся одной из субдоминирующих групп); они пока не найдены в более древних фаунах, так что и здесь доминирование оказывается не мезозойского, а своеобразного типа.

Таким образом, по общему облику энтомофауна сеномана – турона сильно отличается от более древних и (в результате исчезновения многих вымерших семейств) во многом напоминает кайнозойские, несмотря на заметную примесь древних элементов. Вымершие семейства обычно играют незначительную роль, а те из них, которые доминируют, ранее не имели большого значения. Довольно велико, по-видимому, число эндемиков и впервые появляющихся семейств.

КОНЬЯК - КАМПАН

Наиболее существенной чертой фауны коньяк-сантонских (в основном, по-видимому, позднесантонских) смол хетской свиты является обилие ранее неизвестных семейств. Поскольку на территории того же района богатая фауна найдена и в сеноманских смолах, этот факт трудно объяснить недостаточной изученностью более древних фаун. Поэтому приходится предположить формирование и увеличение разнообразия ряда семейств насекомых в турон-коньякское время. Так, в фауне сантона обнаруживаются представители Dolichopodidae, Sciaridae; многочисленнее, чем в сеномане, Chalcidoidea, Formicidae, бабочки. О довольно значительной численности бабочек косвенно свидетельствует и наличие в этой же фауне их вероятных паразитов из числа Braconidae. Эта картина – наличие примитивных представителей, характерных для кайнозоя и совершенно отсутствующих еще в раннем мелу семейств, надсемейств и даже отрядов, – в общем очень характерна для фауны хетской свиты и отмечается в ряде групп (Жерихин и Сукачева, 1973).

Число вымерших семейств невелико, а состав их своеобразен: среди них много (38%) эндемичных, а впервые появляющихся и сохраняющихся позднее всего два, причем оба они принадлежат к тлям; более древние тли изучены слабо, поэтому уверенности в появлении этих семейств только в коньяке – сантоне нет.

Роль доминантов играют почти исключительно современные семейства, хотя многие из них впоследствии уже не занимали столь важного положения в фауне, а некоторые превратились в малозначительные реликтовые группы (например, довольно обильные в хетской свите среди мух Sciadoceridae). Единственное исключение составляет доминирующее по числу остатков среди жуков позднее практически вымершее семейство Cerophytidae, однако оно представлено единственным видом, обилие которого объясняется его экологией. Тем не менее при сравнении фаун смол хетской и долганской свит оказывается, что

разница между ними в общем невелика: число вымерших семейств уменьшается, но те из них, которые в сеномане были многочисленны, сокращаются в объеме, но не исчезают; появляются многие новые группы, но они представлены небольшим числом остатков. Все это создает впечатление хотя и быстрых, но достаточно постепенных изменений.

Фауна чемавинита (? кампан) по систематическому составу довольно близка к фауне смол хетской свиты, вплоть до наличия некоторых общих видов. Состав доминирующих групп меняется незначительно. Число впервые появляющихся семейств здесь невелико, а эндемичные совершенно отсутствуют. Ни одно из вымерших семейств (которых вообще очень немного) не сохраняется в более молодых фаунах. Правда, ближайшие по возрасту к чемавиниту насекомоносные ископаемые смолы относятся к палеогену и, таким образом, вымирание этих семейств приходится на достаточно продолжительный интервал – по меньшей мере с начала маастрихта до палеоцена или даже эоцена. Роль некоторых современных групп по сравнению с фауной смол хетской свиты увеличивается (Dolichopodidae, Chalcidoidea). Некоторые современные группы (особенно из числа двукрылых) появляются впервые; они представлены небольшим числом остатков. Особое значение имеет появление первых "Acalyptrata" (Chloropidae) среди двукрылых и первых представителей Ditrysia (Tineoidea) среди бабочек.

По общему облику обе фауны являются уже совершенно кайнозойскими, несмотря на наличие некоторых своеобразных черт, и от более молодых отличаются главным образом несколько обедненным составом за счет отсутствия наиболее продвинутых кайнозойских групп. Различия между фауной коньяк-сантонских и кампанских смол не слишком значительны, но все же больше, чем между разделенными приблизительно такими же промежутками времени фаунами внутри кайнозоя.

МААСТРИХТ И ДАТСКИЙ ВЕК

Насекомые этого времени изучены недостаточно. Даже наиболее богатая из известных фаун – фауна цагаянской свиты Приамурья – по объему довольно невелика. Еще меньше число насекомых, обнаруженных в маастрихте Северной Америки и дании Гренландии и Шпицбергена, а в других районах сделаны лишь единичные находки.

Пока в составе маастрихтско-датских фаун найдено лишь одно вымершее семейство насекомых – типичные для мезозоя Kalligrammatidae, в верхнем мелу нигде более не встреченные. Однако присутствуют некоторые позднее неизвестные группы менее высокого ранга, общие с ранним мелом и с юрой (клопы подсемейства Archaecorixinae из семейства Corixidae, жуки трибы Notocupedini из семейства Cupedidae). Среди появляющихся групп особенно интересны и важны первые "Calyptrata" из двукрылых (маастрихт Канады) и Tettigoniidae из прямокрылых (даний Гренландии).

Доминирование можно оценить только по некоторым группам и только для цагаянской фауны (преобладание жуков в датских фаунах Арктики явно связано с чисто тафономическими причинами). Среди стрекоз в цагаяне преобладают Zygoptera – группа, ранее бывшая очень редкой (во всяком случае, до конца раннего мела; позднемеловые стрекозы плохо известны, но установлено, что Zygoptera присутствуют и в туроне Казахстана) и занимавшая важнейшее место среди стрекоз в палеогене; при этом в цагаяне они представлены очень характерными для палеогена Pseudolestidae. Среди жуков наиболее многочисленны златки, очень обильные и в кайнозое и встречающиеся в гораздо меньшем числе в нижнем мелу и верхней юре; они также были, по-видимому, обильны уже в туроне. Наконец, среди равнокрылых преобладают Ricaniidae и Flatidae, в более древних фаунах редкие (не исключено, что в сеноне они были обильны и до маастрихта, но крупных насекомых сенона мы почти не знаем), а в некоторых палеогеновых очень обильные.

По существу маастрихтско-датские энтомофауны не имеют сколько-нибудь существенных отличий от палеогеновых. Наиболее богатая из них – цагаянская – по составу более всего напоминает палеогеновые фауны Южной и Средней Европы и отчасти США. Вполне кайнозойский облик имеет и датская фауна Соболевки в Приморье. Находку Kalligrammatidae можно считать случайной и не имеющей особого значения. Отдельные общие с мезозоем вымершие семейства известны и впоследствии (Procercopidae в палеоцене, Myrmiciidae в верхнем эоцене).

ПАЛЕОЦЕН

Богатая палеоценовая фауна насекомых найдена только в Приморье, в отложениях тадушинской свиты. По составу тадушинская фауна – типично палеогеновая; некоторые семейства в ней появляются впервые, но для многих из них возникновение в палеоцене мало вероятно; скорее всего они существовали и ранее, и не обнаружены в верхнем мелу только потому, что большинство верхнемеловых насекомых найдено в смолах. От фауны цагаяна тадушинская фауна отличается очень резко по доминированию Cercopidae и Cicadellidae среди равнокрылых и по большому числу двукрылых; среди жуков, как и в цагаяне, преобладают златки. Отсутствие двукрылых в цагаянских отложениях объясняется, вероятно, тафономическими причинами; большинство остатков из цагаяна, по-видимому, подвергалось переносу водой, что трупы двукрылых выдерживают плохо.

Иначе обстоит дело с равнокрылыми. И в цагаяне, и в тадушинской свите их остатки очень многочисленны, но в первом случае доминируют Ricaniidae и Flatidae, а во втором – Cercopidae и Cicadellidae. Такие же отличия существуют между эоценовыми фаунами различных районов: Ricaniidae и Flatidae преобладают в более южных, а Cercopidae и Cicadellidae – в более северных (Шотландия, Канада) районах. Более того, датская фауна Соболевки также сходна с тадушинской, а не с цагаянской. По-видимому, и различия между цагаянской и тадушинской фаунами имеют биогеографическую природу; но в данном случае более термофильной по облику оказывается более северная (и более древняя) фауна. Это хорошо согласуется с распространенным представлением о значительном похолодании в датско-палеоценовое время. Возможно, впрочем, что тахобинские и тадушинские насекомые существовали в горных районах с более прохладным климатом. В палеоцене США (Северная Дакота) Ricaniidae присутствуют.

Особенно велико сходство тадушинской фауны с олигоцен-миоценовыми энтомофаунами Приморья (эоценовые насекомые этого района почти неизвестны), хотя между ними имеются и некоторые различия. Так, в тадушинской фауне не найдены остатки клопов из семейства Acanthosomatidae, очень обычные в олигоцене – миоцене, очень редки муравьи. В тадушинской фауне отмечено также одно общее с мезозоем вымершее семейство, не найденное в более молодых фаунах (Procercopidae).

Фауна сахалинского янтаря, который также может относиться к палеоцену, близка к эоценовой фауне смол Арканзаса.

ЭОЦЕН - ОЛИГОЦЕН И НЕОГЕН

Превосходно изученные фауны эоцена очень близки во многих отношениях к современным, вплоть до того, что в фауне балтийского янтаря обнаружены некоторые ныне живущие виды. Замечательной особенностью фаун эоцена является очень высокое число семейств, неизвестных в более древних фаунах; даже если не считать балтийского янтаря, степень изученности которого совершенно несравнима с более древними фаунами, то впервые появляющиеся семейства составляют 44% от общего числа найденных в эоцене. Это можно

было бы попытаться объяснить слабой изученностью крупных насекомых позднего мела, для которого мы знаем в основном фауны смол. Но чрезвычайно резкий контраст между числом семейств, впервые появляющихся в обычных захоронениях в эоцене и в палеоцене, говорит против подобного объяснения. Скорее всего, в эоценовое время действительно появился ряд групп, до этого отсутствовавших или бывших малочисленными.

Определенное число древних элементов в эоценовых фаунах еще сохранялось. Среди них имеются два вымерших семейства, общих с мезозоем (Elektraphididae в балтийском янтаре и Myrmiciidae в верхнем эоцене Англии и эоцене США) и некоторые другие группы, ареал которых в палеогеновое время сильно сократился. Примером последних могут служить Sciadoceridae, широко распространенные в позднем мелу и в последний раз обнаруживающиеся в северном полушарии в балтийском янтаре. Имеются некоторые эндемичные семейства, в некоторых случаях явно молодые (Eophlebomyiidae – мухи, бывшие предками сформировавшихся в олигоцене це-це). Их число ничтожно и не превышает 1% от общего числа семейств.

Доминирующую роль в ряде случаев играют те же семейства, что и в современной фауне; велико (около 50%) число современных родов, но распределение видового разнообразия по родам часто сильно отличается от современного. Некоторые характерные для более молодых отложений группы представлены еще сравнительно скудно. Прежде всего это относится к пчелам и к высшим (мускоидным) мухам; по-видимому, еще не достигли современного уровня разнообразия и бабочки. Соответственно сравнительно невелико и число паразитов мух и бабочек.

Сильно отличаются от более молодых водные насекомые эоцена, и, по-видимому, в первую очередь лимнофауна. Особенно заметны эти отличия в таких группах, как стрекозы (преобладание Zygoptera, почти полное отсутствие Libelluloidea), ручейники (доминирование Polycentropodidae при полном отсутствии Limnephilidae) и жуки (редкость Dytiscidae).

Энтомофауны олигоцена и аквитана частью сохраняют те же черты. В них еще обнаруживаются эндемичные семейства (Sieblosiidae), но совершенно неизвестны какие-либо неэндемичные вымершие группы этого ранга. Число впервые появляющихся семейств несколько снижается (36% для нижнего, среднего и низов верхнего олигоцена, 23% для аквитана). Число и разнообразие пчел, бабочек и, вероятно, высших мух увеличивается; впервые появляются многие паразиты высших мух, прежде всего из числа перепончатокрылых. В среднем – позднем олигоцене, по-видимому, изменяется и лимнофауна насекомых, приобретающая значительное сходство с неогеновой и современной; этот вопрос подробнее освещен в главе 2.

Миоценовые (точнее, послеаквитанские) энтомофауны в общем очень близки к рецентным. В них отмечается по сравнению с олигоценом дальнейшее увеличение разнообразия пчел, бабочек и высших мух; по-видимому, достигают близкого к современному разнообразия саранчовые (в связи с формированием обширных пространств с травянистой растительностью). Близкий к современному облик имеет и водная энтомофауна миоцена. По-видимому, к этому времени в основных чертах сформировалась также фауна гилеи и, может быть, саванн (см. ниже, в главе 2). К концу миоцена или началу плиоцена относятся первые находки насекомых бореального облика, существовавших, по-видимому, в условиях лесотундровых ландшафтов (свита Бофорт Канадского арктического архипелага; Matthews, 1973) и представленных преимущественно ныне жившими видами. Вообще число рецентных видов уже в начале неогена было, вероятно, довольно значительным, как показывает фауна олигоцен-миоценовых смол Мексики; в плиоценовых фаунах они составляют, по крайней мере, около 50% от общего числа видов.

Глава 2

НЕКОТОРЫЕ СИНЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ И БИОГЕОГРАФИИ НАСЕКОМЫХ МЕЛА И КАЙНОЗОЯ

В конкретных эволюционных исследованиях зачастую недоучитываются биоценотические факторы. Вопросы происхождения, миграций, вымирания различных групп рассматриваются так, как если бы эти процессы происходили в смешанной лабораторной культуре немногих видов. Теоретически важная роль биоценотических структур в эволюции признается многими авторами. Особое значение биоценотическим связям придают, например, С.М. Яблоков-Хнзорян (1972), указывающий, что состояние экосистем определяет преобладающее направление отбора, М.М. Камшилов (1974), считающий, что факторы микроэволюции в значительной степени определяются эволюцией биоценотических систем, и др. Очень горячо защищает представление о решающей роли перемен внутри "великого биоса" в эволюции Л.Ш. Давиташвили (1969, 1971 и др.), но на практике он использовал это положение упрощенно, сводя ряд процессов к конкуренции на одном трофическом уровне и к воздействию высших уровней на низшие и недоучитывая обратное, значительно более радикальное воздействие. Довольно кратко обсуждает роль экосистем в эволюции В.А. Красилов (1969, 1972а,б), но эти его краткие соображения представляются нам очень ценными. Он подчеркивает, что характер эволюции зависит от степени насыщенности экосистем. В насыщенных сообществах эволюция замедлена, направлена в сторону упорядочения структуры экосистемы, сокращения экологических ниш и специализации ("когерентная эволюция" по В.А. Красилову, "ценотическая эволюция" по С.М. Яблокову-Хнзоряну; первый термин представляется нам более удачным, так как вполне "внеценотической" эволюции в природе не бывает). В дезорганизованных экосистемах эволюция в значительной мере беспорядочна, носит взрывной характер и нередко более радикальна, чем в стабильных (некогерентная эволюция). Очень близкие представления были высказаны позднее Б.Б. Родендорфом и нами (Родендорф и Жерихин, 1974) в связи с обсуждением конкретных палеонтологических данных по насекомым. Нам представляется, что в концепции В.А. Красилова имеется два сомнительных положения: об увеличении частоты мутирования при некогерентной эволюции и о решающей роли климатического фактора в дезорганизации экосистем. Биоценотическая регуляция эволюционного процесса мыслима и без прямого воздействия на мутирование, механизм которого трудно себе представить. Климатические же колебания происходили в истории Земли значительно чаще, чем крупные смены биоты, и зачастую вели к прохорезам ранее существовавших типов сообществ, а не к их деструкции.

Представляется вероятным, что климатические изменения могут играть роль не столько причины, сколько "спускового крючка" при разрушении биоценотических структур, провоцируя экспансию групп, возникших в недрах прежних сообществ и получивших селективное преимущество в новой обстановке. Вероятность формирования таких групп невелика, и далеко не при всяком изменении климата или других абиотических условий они имеются. Именно поэтому далеко не все (и, по-видимому, не обязательно самые сильные) колебания климата приводят к крупным эволюционным последствиям. Подобные представления уже высказывались, например, А.Н. Криштофовичем.

Мы попытались применить биоценотический подход к некоторым фактам эволюции и географического распределения насекомых.

РОЛЬ НАСЕКОМЫХ В ФОРМИРОВАНИИ И ЭКСПАНСИИ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Вопрос о происхождении и ранней эволюции покрытосеменных – один из самых важных и сложных в палеоботанике. Большинство палеоботаников считает домеловые остатки покрытосеменных в лучшем случае сомнительными (Scott et al., 1960; Axelrod, 1961; Muller, 1970; Hughes, 1973, 1974, 1976). Древнейшие достоверные остатки этих растений обнаружены в валанжине – готериве Забайкалья (Вахрамеев, 1973). Обычно отсутствие более древних находок объясняют произрастанием ранних покрытосеменных в условиях, практически исключающих сохранение их остатков (Сьюорд, 1936, Axelrod, 1952, 1960, 1972; Тахтаджян, 1970 и др.). Это мнение обосновывается прежде всего тем, что "в свете известных нам темпов эволюционных процессов для ранних цветковых растений должен быть постулирован гораздо более древний возраст... наиболее вероятным представляется пермо-триасовый возраст Magnoliophyta. Вряд ли они достигли бы столь большого морфологического разнообразия, если бы возникли позднее триаса" (Тахтаджян, 1970, стр. 49–50). Утверждается также, что в горах наблюдается разнообразие местообитаний, благоприятствующее быстрой эволюции и образованию новых адаптивных типов. И, наконец, приводится тот аргумент, что в настоящее время в горных районах встречается наибольшее число архаичных, реликтовых покрытосеменных.

Эта точка зрения, особенно горячо отстаиваемая Д. Аксельродом, а в СССР – А.Л. Тахтаджяном, имеет много сторонников, но некоторые палеоботаники признают концепцию "криптогенности" покрытосеменных неубедительной и излишней (Hughes, 1973, 1974; Красилов, 1974). Нам она также представляется мало правдоподобной и противоречивой. Основной аргумент – "известные нам темпы эволюционных процессов" – не выдерживает критики. Темпы эволюции чрезвычайно изменчивы и определяются как общим состоянием экосистем, так и местом, которое в них занимает данная группа. Поэтому общие соображения о темпах эволюции без учета конкретной экологической обстановки не могут приниматься во внимание. Далее, аргументы в пользу горного происхождения покрытосеменных противоречат друг другу: неясно, почему горная обстановка в домеловое время должна была благоприятствовать быстрой прогрессивной эволюции, а в послемеловое, напротив, – сохранению реликтовых форм. Скорее можно думать, что горные области всегда служили в той или иной степени рефугиями реликтовой биоты. В пользу этого говорит, в частности, реликтовая фауна *Proameletus–Samarura* в апте – альбе Забайкалья; вместе с ней обнаружен спорово-пыльцевой комплекс, почти лишенный покрытосеменных, тогда как в других забайкальских местонахождениях уже в неокоме присутствует не только пыльца, но и макроостатки цветковых. В позднем мелу, когда в листовых захоронениях зачастую резко преобладали покрытосеменные, роль пыльцы голосеменных в захоронениях еще долго продолжала снижаться (Вахрамеев и др., 1970). Это показывает, что доминирование цветковых установилось в приводных биоценозах не позднее, а возможно и раньше, чем на плакоре. Подобная ситуация маловероятна, если цветковые были первично адаптированы к условиям водораздельных возвышенностей. Кроме того, экспансия покрытосеменных первоначально охватывала, по-видимому, более теплые районы и лишь затем – области высоких широт (Axelrod, 1959, 1960). Эта также удивительно для исходно горной группы, адаптированной к сравнительно низким температурам; скорее можно было бы ожидать в последнюю очередь освоения наиболее теплых районов.

Есть и еще один аспект этой проблемы – синэкологический. Как известно, большинство цветковых опыляется насекомыми, причем обычно считается, что их энтомофилия первична. Эта точка зрения имеет серьезные основания (Parkin, 1923; Тахтаджян, 1970; Faegri and van der Pijl, 1971). Почти невозможно себе представить формирование фауны опылителей на локальных и малочисленных горных видах. Если же численность покрытосеменных в гипотетических горных центрах происхождения была высока, полное отсутствие ископае-

мых находок (даже пыльцевых зерен) в домеловых отложениях становится труднообъяснимым. Пыльца достаточно легко переносится и попадает в захоронения даже из горных сообществ.

Дискуссионный вопрос о систематической принадлежности предков покрытосеменных не имеет для нас особого значения. Зато принципиально важно хотя бы предположительно представить себе экологическое место ранних цветковых. Кажется справедливым высказанное Н. Хьюзом (Hughes, 1973) мнение, что изучение современных реликтов имеет ограниченную ценность для понимания экологии древних цветковых и доминантных голосеменных мезофита, а основное значение имеют, при всей их неполноте и неоднозначности, палеонтологические свидетельства (Axelrod, 1960; Doyle, 1969; Вахрамеев и др., 1970; Красилов, 1972; Самылина, 1974; Doyle and Hickey, 1976; Hughes, 1976).

Домеловые остатки покрытосеменных неизвестны, а неокомские чрезвычайно редки. По-видимому, большинство ранних находок покрытосеменных приурочено к сравнительно теплым частям Евразии и Северной Америки; однако в общем разница во времени появления покрытосеменных в разных районах не столь уж велика. Основное время их расселения приходится, по-видимому, приблизительно на аптский век, и к концу среднего альба они распространяются уже по всем материкам. Роль покрытосеменных в различных листовых флорах в апте – сеномане удивительно непостоянна, тогда как в спорово-пыльцевых комплексах она в апте – альбе стабильно невелика, в верхнем альбе и сеномане увеличивается, но также не обнаруживает сильных колебаний. В листовых же флорах апта покрытосеменные либо отсутствуют, либо редки; в альбе – обычно присутствуют в небольшом числе, но иногда господствуют; в верхнем альбе и сеномане тафоценозы еще сильно различаются по числу покрытосеменных. Что касается разнообразия ранних цветковых, то до начала или середины альба они были представлены, по-видимому, довольно однообразными мелколистными формами с неорганизованным листовым жилкованием и с довольно однотипной пыльцой (преимущественно меридионально-трехбороздной). Не позднее позднего альба листья покрытосеменных приобрели значительное морфологическое разнообразие, появились крупнолистные формы, наметилась климатическая дифференциация типов листьев и т.д. Вместе с тем однообразная меридионально-трехбороздная пыльца покрытосеменных явно преобладает по крайней мере до конца сеномана, несмотря на постепенное появление других, более продвинутых типов. Систематическая принадлежность этих цветковых большей частью недостаточно ясна: если по макроостаткам нередко устанавливаются виды современных родов, то по пыльце можно говорить самое большее о сходстве с некоторыми современными порядками. Впоследствии эта разница еще усугубляется. Значительная часть позднемеловых макроостатков цветковых определяется палеоботаниками как принадлежащая представителям ныне живущих родов; вместе с тем палинологические данные свидетельствуют об интенсивном формировании, быстрой эволюции и вымирании ряда ветвей, не оставивших после себя прямых потомков. В ряде случаев они оказываются представленными только в отложениях какого-либо одного яруса; подавляющее большинство раннекайнофитных морфологических типов пыльцы окончательно исчезло не позднее сантона, но формирование новых вымерших ветвей отмечается в сантоне, кампане и даже маастрихте. Сокращение роли пыльцы мезофитных голосеменных происходило в основном в туроне, а окончательное исчезновение многих из них – еще значительно позднее. Так, нильссониевые сохранились в Тихоокеанской провинции до конца позднего мела, пыльца, приписываемая кейтониевым, обнаружена в сымской свите Чулымо-Енисейской впадины (Ковалева, 1956) и т.д.

Нам представляется, что с изложенными фактами хорошо согласуется следующая гипотеза. Покрытосеменные сложились в ходе нормальной конкурентной эволюции, носившей когерентный характер, не ранее конца юры, а возможно, в самом начале мела. Одной из важнейших предпосылок формирования цветковых было существование их в одних сообществах с уже сложившимися энтомофильными ветвями голосеменных. К числу таковых, возможно, принадлежали многие беннетиты и кейтониевые (Красилов, 1973б). В.А. Красилов допускает

также возможность энтомофилии у хвойных с пыльцой типа *Classopollis*, которая, вероятно, продуцировалась представителями семейства Cheirolepidiacea (Вахрамеев, 1970). Большинство этих голосеменных, на которых уже должна была сформироваться в течение мезофита богатая фауна антофильных насекомых, было распространено в теплых районах. Эти соображения вместе с мелколистным, более или менее ксерофитным габитусом ранних покрытосеменных делают правдоподобным допущение В.А. Красилова (1974) о формировании покрытосеменных в сообществах с доминированием цикадофитов и ксерофитных кустарниковых хвойных – мезофитном "чапаррале". Но нам кажется, что многие особенности покрытосеменных могут быть хорошо объяснены, если принять становление этой группы первично как "сорных" растений или, точнее, ценофобов, по терминологии С.М. Разумовского (1969), т.е. как растений, не входящих ни в какие стадии сукцессии (строго говоря, стоящих вне ценотической структуры) и существующих по участкам нарушений лишь до появления на них компонентов пионерной стадии детерминированного сукцессионного ряда. В нормальных условиях нарушения климаксных ассоциаций редки и локальны, благодаря чему сорные растения не занимают обширных площадей и существуют в виде сравнительно небольших популяций. Таким образом, эффект ускорения эволюции в малых популяциях, привлекаемый как аргумент сторонниками горного генезиса покрытосеменных, будет сказываться и в этом случае. Однако на небольших гипсометрических уровнях ранние покрытосеменные могли выработать энтомофилию, "пользуясь услугами" тех же насекомых, которые опыляли, например, беннеттиты. Поэтому непосредственное соседство участков произрастания ранних покрытосеменных с сообществами с участием энтомофильных голосеменных представляется нам необходимым условием становления цветковых. Близкая точка зрения уже высказывалась, например, Э. Леппиком (Leppik, 1971).

О вероятной связи ранних покрытосеменных с нарушенными местообитаниями писал Дж. Стеббинс (Stebbins, 1965), также исходя из экологии опыления. Ссылаясь, в частности, на доминирование голосеменных во многих стабильных лесных сообществах, он считает, что относительная ценность вегетативных адаптаций в целом выше в стабильных, зрелых, а репродуктивных – в нарушенных экосистемах. Правда, хвойные, например, нередко играют роль и на ранних стадиях зарастания: достаточно вспомнить сосняки на песках или зарастание болот лиственницей даурской. Представление о "сорном" характере ранних покрытосеменных высказано Дж. Дойлем и Л. Хики (Doyle and Hickey, 1976), приводящими его подробную аргументацию. Изложенные выше соображения экологии опыления служат еще одним, хотя и косвенным аргументом в пользу этого мнения.

"Сорный" габитус давал ранним цветковым ряд преимуществ. Они, вероятно, в меньшей степени испытывали на себе регулирующую роль биоценозов, что способствовало ускорению их эволюции. Сталкиваясь с экстремальным условиями пионерных сообществ, они могли сформировать свою изумительную пластичность, не имеющую себе равной в растительном мире. Наконец, возможно, что именно положение "предпионерных" растений позволило им без труда и в поразительно короткие сроки вытеснить мезофитную растительность. Для этого им было достаточно завоевать господствующую роль в пионерных ассоциациях, конкурентно вытеснив прежних пионеров, и тем самым прервать сукцессионные ряды, приводившие к климаксным сообществам мезофитного типа. При этом энтомофилия могла в немалой степени способствовать их успешной экспансии, – особенно если они оказались первыми энтомофилами среди пионерных форм. Однако даже если это было не так, цветковые могли выйти победителями в прямой конкуренции за опылителей – путем их более успешного привлечения или более успешной защиты своих генеративных органов от повреждений. Напомним в связи с этим, что многие ботаники считают само по себе превращение стробила предков покрытосеменных в настоящий цветок адаптацией к защите семезачатков от повреждений опылителями (Тахтаджян, 1970). Р. Строу (Straw, 1972) математически показал, что при предпочтении опылителем одного из двух видов растений численность второго будет снижаться, а при положительной корреляции уровня

предпочтения с частотами конкурирующих растений полное вымирание менее обильного вида очень вероятно. Это означает, что если покрытосеменными было достигнуто преимущество в отношении привлечения опылителей (или защиты от повреждений), то после некоторого снижения численности их конкурентов (вызванного, например, колебаниями климата) процесс должен был развиваться далее по типу процессов с положительной обратной связью: чем более снижалась численность энтомофильных конкурентов, тем в более невыгодное положение попадали их следующие поколения. Подобным же механизмом могло быть вызвано и позднейшее вытеснение покрытосеменными других древних энтомофилов независимо от их положения в сукцессионных рядах. Косвенно в пользу низкой эффективности опыления у такой группы мезофитных растений, как Bennettitales, свидетельствует необыкновенная прочность их "цветков" (Hughes, 1976), указывающая, скорее всего, на очень продолжительное цветение.

Наконец, энтомофилия могла и еще в одном отношении содействовать эволюционному успеху цветковых: насекомоопыляемые растения способны образовывать несравненно более сложные и мозаичные полидоминантные сообщества, чем анемофильные. Однако степень полидоминантности в сообществах раннекайнофитных покрытосеменных едва ли была очень высока, поскольку большинство опылителей, вероятно, еще не достигло достаточно узкой специализации и посещало весьма широкий круг кормовых видов. Поэтому эволюция полидоминантности сообществ цветковых, которую в значительной степени должны были определить опылители, скорее всего происходила позднее, в основном уже в кайнозое.

Конечно, мы не считаем, что связи с насекомыми-опылителями были единственным или хотя бы решающим фактором победы покрытосеменных. Основную роль могло сыграть само по себе их положение в сукцессионных рядах; об этом свидетельствует тот факт, что среди исчезнувших или сильно сократившихся в объеме в раннем кайнофите групп были и анемофильные - такие, как многие мезофитные хвойные, большинство гинкговых, чекановскиевые. Легче всего предположить, что гибель этих растений, многие из которых входили, по-видимому, в климаксные ассоциации, была связана с разрушением нормальных сукцессионных рядов. В связи с этим интересен тот факт, что в апте - сеномане (особенно в альбе), по-видимому, существовали не сообщества смешанного состава, включавшие как мезофитные, так и кайнофитные элементы, а мозаика мезофитных и кайнофитных сообществ, чем и объясняются резкие различия в содержании остатков покрытосеменных в разных тафоценозах (Самылина, 1974). Впоследствии покрытосеменные выходят на первое место - сначала в приводных, долинных биоценозах, доставляющих наибольшее количество макроостатков в захоронения, и, по-видимому, несколько позднее - на плакоре. Это легко понять, если учесть, что приводная растительность формируется в сравнительно короткий срок на не заселенных первоначально участках - аллювии, береговых оползнях и т.д.

Возможно, что определенную роль в экспансии цветковых сыграло появление среди них травянистых форм. Резкое несовпадение состава макроостатков и пыльцы привело некоторых палинологов, например Е.Д. Заклинскую (Вахрамеев и др., 1970), к предположению о возможном травянистом габитусе части позднемеловых покрытосеменных. Важным аргументом в пользу существования этих травянистых форм является переход в позднемеловое время значительной части растительноядных динозавров от двуногости к четвероногости, что можно рассматривать как адаптацию к питанию низкорослой растительностью. В связи с этим существенно, что современные реликтовые голосеменные - такие, как гинкго (Самылина, 1974) или араукарии (Havel, 1971), - неспособны прорастать вместе с травами. Вероятно, позднемеловые травы вымерли, не оставив прямых потомков, в конце мела; едва ли они были предками каких-либо поздних травянистых цветковых. Возможно, с вымиранием было связано и окончательное исчезновение динозавров. Следует думать, что когда мы будем лучше знать позднемеловые энтомофауны, в их составе удастся выделить своеобразный и специфичный комплекс насекомых, связанных с этими древними травами.

Несмотря на то, что "сорный" характер древнейших покрытосеменных предполагался различными авторами, до сих пор его, по-видимому, не привлекали для объяснения эволюционной победы этой группы. Между тем нам кажется, что "внедрение" цветковых в сукцессионные ряды со стороны самых ранних стадий хорошо объясняет самую поразительную особенность их экспансии – ее необыкновенную скорость. В этом случае покрытосеменные должны были потеснить не всю мезофитную флору сразу, что совершенно невероятно, а только ограниченное число пионерных видов, а это уже автоматически повело к вымиранию компонентов всех последующих стадий сукцессии и формированию совершенно новых сукцессионных рядов, вплоть до новых климаксных ассоциаций.

Взаимодействие насекомых и древних покрытосеменных было очень сложным. Если энтомофильные насекомые, вероятно, сыграли немаловажную роль в формировании и расселении цветковых, то обратное действие смены растительности на состав насекомых и ход их эволюции было поистине колоссальным.

БИОЦЕНОТИЧЕСКИЙ КРИЗИС В СЕРЕДИНЕ МЕЛА

Конец раннего мела, ознаменовавшийся коренной перестройкой растительности и переходом от мезофита к кайнофиту, был переломным временем и в развитии насекомых. Смена растительности, в значительной степени подготовленная, вероятно, коэволюцией цветковых и насекомых, привела к полному распаду структуры ранее существовавших биоценозов и соответственно очень чувствительно сказалась на самих насекомых.

Конец раннего и, по-видимому, самое начало позднего мела – уникальный момент в истории насекомых. Энтомофауны апта – альба во многих отношениях не имеют аналогий среди других мезозойских, а также кайнозойских фаун. Так, они занимают исключительное место в отношении числа впервые появляющихся семейств, которых в это время почти не отмечается.

В отношении вымирания апт – альб также занимает особое положение. В более молодых фаунах число вымерших семейств быстро снижается с 33–35% в сеномане до 10–20% в коньяке – кампане и далее до 3–9% в маастрихте – палеоцене; в эоцене и олигоцене эта цифра составляет не более 1–2%, а далее падает до нуля (рис. 12).

При этом максимум позднее неизвестных семейств отмечен в апт-альбских фаунах, поскольку значительная часть вымерших семейств, обнаруженных в верхнем мелу, специфична для него и в нижнем мелу неизвестна. Таким образом, в самом конце раннего или самом начале позднего мела (во всяком случае, ранее конца сеномана) происходит массовое вымирание или резкое сокращение объема значительной части ранее существовавших семейств – по-видимому, почти четверти.

При рассмотрении индекса k, позволяющего одновременно учитывать оба процесса – вымирание прежде существовавших семейств и появление новых, особое положение апт-альбских фаун с их очень малым числом впервые появляющихся и большим – в последний раз отмеченных семейств видно особенно отчетливо (рис. 12), поскольку это единственные фауны, для которых k имеет отрицательную величину (т. е. появление новых групп сильно уступает по размаху непосредственно следующему за ним вымиранию).

В остальное время появление новых групп и следующее за ним вымирание ранее существовавших по крайней мере уравновешивались или же появление превышало вымирание. Такая картина хорошо укладывается в обычное представление о постепенном, довольно равномерном ходе эволюции с преимущественно конкурентной заменой одних групп другими и появлением новых групп, использующих новые экологические ниши или дивергирующих внутри прежде единых ниш. Но при этом число победивших не может сильно отставать от числа побежденных, а общее разнообразие должно постепенно расти или по крайней мере не уменьшаться, т.е. появление не может отставать от вымирания. Прав-

да, при конкурентном взаимодействии с представителями систематически далеких групп вымирание может превысить появление за счет того, что основное появление придется на долю групп, не учтенных из-за принадлежности к другому таксону, например к другому классу. Но из-за огромного разнообразия насекомых их основными конкурентами всегда оказываются другие насекомые, поэтому в этом случае в ходе конкурентной эволюции не должно наблюдаться крупных возмущений. Но в апте - альбе такое возмущение явно имело место, а это означает, что апт-альбский этап эволюции насекомых не был обусловлен обычным механизмом постепенной, преимущественно конкурентной эволюции внутри относительно стабильных полихронных типов биоценозов, а имел по существу катастрофический характер. Таким образом, мы приходим к представлению о реальности когерентного и некогерентного типов эволюции, постулированных В.А. Красиловым (1969).

По-видимому, здесь нет надобности предполагать действие неких планетарных или космических факторов абиотического характера, как нередко делалось для объяснения предполагаемых катастрофических смен биоты. Гипотезы такого рода достаточно фантастичны и с трудом проверяемы. Даже наиболее привлекательные из них - гипотезы климатогенных смен - плохо согласуются с фактами, так как в истории Земли заметные климатические сдвиги явно происходили намного чаще, чем серьезные смены биоценотических структур. Значительно правдоподобнее выглядит предположение о биотической причине кризиса в эволюции насекомых, а именно о воздействии на них изменения растительности, которого насекомые, связанные с растениями зачастую очень тесно, просто не могли "не заметить". Непосредственной причиной смены внутри насекомых в этом случае оказываются существенные изменения источника необходимых для их существования ресурсов, а не других потребителей тех же ресурсов. Как уже говорилось в настоящей главе, мы склонны думать, что и сама смена растительности была вызвана внутренними биоценотическими процессами - нормальным конкурентным вытеснением мезофитных растений раннекайнофитными. Теперь, когда смысл коэффициента k более понятен читателю, мы можем добавить, что одним из серьезнейших аргументов в пользу такой точки зрения представляется именно значительное разнообразие апт-альбских покрытосеменных и голосеменных нового типа, которое, по-видимому, не уступало разнообразию вымерших в ходе смены таксонов (т.е. величина k не меньше нуля). В таком случае гипотеза уничтожения мезофитной растительности внешними факторами и прихода кайнофитной флоры на "пустое место" оказывается неприемлемой.

Гипотеза об изменении растительности как основной причине кризиса в развитии насекомых в конце раннего мела представляется достаточно простой, логичной и хорошо объясняющей известные факты. Основные положения этой гипотезы уже опубликованы (Жерихин и Сукачева, 1973; Родендорф и Жерихин, 1974). Однако ранее вымершие семейства рассматривались не дифференцированно, и в результате отмечалось только быстрое вымирание с начала позднего мела. В действительности, учитывая специфичность большинства позднемеловых вымерших семейств, смена должна была быть еще более резкой и короткой. Таким образом, наблюдающуюся картину эволюции насекомых в мелу можно трактовать следующим образом.

В течение мезозоя происходило достаточно постепенное развитие насекомых в рамках совершенствующегося приспособления к структуре мезофитных полихронных типов биоценозов. Этот период характеризовался относительно плавной и постепенной эволюцией класса с постепенным медленным увеличением разнообразия за счет дифференциации внутри ранее использовавшихся экологических ниш и освоения новых и с постепенной конкурентной заменой одних групп другими. Последним этапом эволюции мезозойских энтомофаун был неоком. Фауна этого времени выглядит вполне преемственной по отношению к юрским и характеризуется в основном появлением новых групп при сохранении прежней основной структуры, т.е. отличается от позднеюрских примерно так же, как более древние разновозрастные фауны мезозоя друг от друга.

В апте – альбе этот плавный ход развития нарушается вследствие быстрой смены растительности. Вытесенение мезофитной растительности кайнофитной в конце раннего мела привело к массовому вымиранию многих групп, связанных с типичной флорой мезофита, и прежде всего – доминантов мезофитных биоценозов, связанных с ними слишком тесно, чтобы суметь приспособиться к вновь формирующимся раннекайнофитным сообществам. Естественно думать, что кайнофитная энтомофауна не могла сразу появиться в готовом виде и оказаться с самого начала столь же богатой, сколь более древние и последующие фауны, прошедшие длительный путь формирования. Такое явление граничило бы с чудом. Состав вновь возникающих сообществ мог рекрутироваться только за счет уцелевших членов прежних сообществ, в основном тех, которые занимали в них сравнительно скромное место. В таком случае в начале кайнофита должен отмечаться некоторый провал в разнообразии насекомых.

Мы считаем, что скорость эволюции в значительной степени определяется регулирующей ролью биоценозов. В хорошо сбалансированных, длительно существующих типах сообществ скорость эволюции, по-видимому, почти всегда значительно ниже потенциально возможной для данной группы по соображениям генетического порядка (Расницын, 1972; Родендорф и Жерихин, 1974). При разрушении же прежней структуры сообществ вновь формирующиеся биоценозы оказываются первоначально нестабильными. Их члены слишком немногочисленны и недостаточно приспособлены друг к другу, многие экологические ниши не заняты или заняты недавними, в значительной степени случайными и недостаточно конкурентоспособными вселенцами, чьи адаптации к занимаемой нише не усилены длительным взаимодействием с конкурирующими формами. Поэтому в начальный период становления новых типов биоценозов существует значительно больше эволюционных возможностей, чем впоследствии, и скорость эволюции вследствие этого значительно возрастает. Быстрая некорегентная эволюция многих групп в сравнительно короткое время приводит к окончательному формированию и стабилизации новых типов биоценозов, становящихся достаточно сложными для того, чтобы обрести относительную стабильность. В результате эволюция вновь замедляется и опять становится плавной, преимущественно конкурентной и идущей в основном в направлении специализации. Таким образом, скорость и масштаб эволюционных изменений в значительной степени определяются состоянием биоценозов, а это последнее в свою очередь – длительностью существования данного типа сообществ.

С этой концепцией хорошо согласуются многие факты. Массовое вымирание насекомых на уровне семейств и отчасти более высоких таксономических категорий действительно отмечается в самом конце раннего мела, во время основной смены растительности, и не может объясняться конкурентным вытеснением из-за небольшого числа впервые появляющихся групп. В позднем мелу действительно наблюдается не смесь мезозойских и кайнозойских элементов, что должно было бы иметь место при постепенной замене первых вторыми, а обедненный комплекс современных семейств с небольшой примесью вымерших, причем большинство последних специфично для этого времени, а не перешло из раннего мела; многие из них существовали, по-видимому, очень недолго.

Оценка разнообразия неокомских насекомых показывает, что оно едва ли заметно отличалось от современного. Из верхнего же мела неизвестны как многие мезозойские, так и ряд продвинутых кайнозойских семейств, что должно означать снижение общего разнообразия класса в это время. Это также согласуется с предложенной выше гипотезой.

Высокая скорость эволюции насекомых также действительно отмечается в позднемеловое время. В этом убеждает как анализ появления неизвестных ранее семейств в позднемеловых фаунах, так и история отдельных конкретных ветвей наиболее изученных отрядов. Правда, число впервые появляющихся семейств обнаруживает значительный разброс, но общей тенденцией, по-видимому, является быстрый рост этих чисел в начале позднего мела и постепенное снижение впоследствии (рис. 14). Еще заметнее это в случае эндемичных семейств, максимальное число которых отмечается в сеномане, а

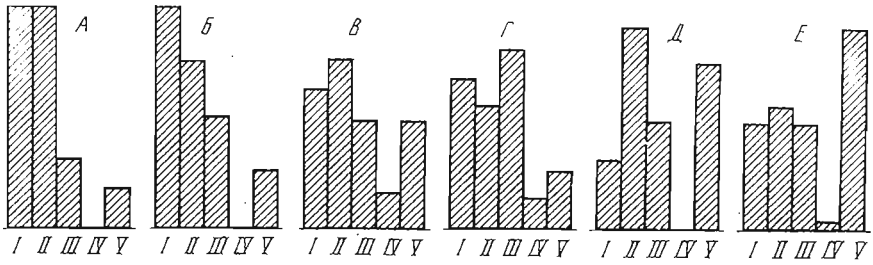


Рис. 14. Процентное соотношение числа семейств различных инфраотрядов двукрылых в меловых и кайнозойских фаунах

А – фауна *Ephemeropsis-Coptoclava*; *Б* – фауна *Proameletus-Samarura*; *В* – Нижняя Агапа; *Г* – Янтардах; *Д* – чемавинит; *Е* – балтийский янтарь; *I* – Tipulomorpha, *II* – Bibionomorpha, *III* – Asilomorpha; *IV* – Phoromorpha; *V* – Myiomorpha

затем падает (с небольшим подъемом в коньяке – сантоне) и в кампане уже достигает нуля. Очень быстрая эволюция отмечается в позднем мелу в некоторых ветвях двукрылых и перепончатокрылых и, по-видимому, в отряде бабочек. Так, соотношение разнообразия различных инфраотрядов двукрылых меняется очень заметно (рис. 15), а формирование новых групп происходит с поразительной скоростью. Если сравнивать тафономически сходные фауны, то окажется, что в сеноманских смолах Myiomorpha почти не встречаются и представлены только редкими Platypezoidea; в коньяке – сантоне их состав тот же, но они значительно более обычны; в кампанских смолах появляются не только примитивные Sirphoidea (Pipunculidae), но и "Acalyptrata", представленные продвинутым семейством Chloropidae; в маастрихте (правда, в ином типе захоронений) отмечены первые Calyptrata. В других инфраотрядах двукрылых наблюдаются несколько менее крупные, но также очень быстрые изменения: так, Dolichopodidae в сеноманских смолах не обнаружены, в коньяк-сантонских представлены немногими единично встречающимися и очень примитивными формами, в кампане более многочисленны. Как показывает значительное число поврежденных насекомыми листьев покрытосеменных в сеноман-туронских и даже более древних (Потомак) местонахождениях, уже в самом начале кайнофита покрытосеменные интенсивно потреблялись насекомыми. Обширный отряд бабочек, связанный преимущественно с покрытосеменными, впервые обнаружен в апте или альбе, где представлен современным семейством Micropterygidae. В нижнем сеномане известны Micropterygidae, а в кампане уже найден представитель наиболее продвинутого, доминирующего ныне подотряда Ditrysia. Среди перепончатокрылых от сеномана к коньяку – сантону и далее к кампану увеличиваются встречаемость и разнообразие Chalcidoidea, быстро падает роль вымерших семейств. Таким образом, в наиболее изученных группах верхнемеловых насекомых большая скорость эволюционных изменений несомненна; вероятно, впоследствии ее удастся установить и на материале других отрядов.

Наконец, едва ли не самая парадоксальная особенность апт-альбской энтомофауны – появление в ней ряда реликтовых групп – также хорошо объясняется в рамках предложенной гипотезы. Разрушение сообществ прежде всего отражается на наиболее приспособленных к ним формах, бывших в них в силу своей приспособленности наиболее массовыми. Что же касается реликтовых, по существу давно уже почти вытесненных более прогрессивными формами, то они менее тесно связаны с сообществами и потому некоторые из них на короткое время получают определенное преимущество перед прежними доминантами в период деструкции биоценозов. Часть из них даже смогла, по-видимому, в течение некоторого времени удержать завоеванные во время кризиса позиции. Возможно, так произошло с Locustopseidae, которые в юре, по-видимому, были более редкими, чем в триасе, в неокоме вообще не найдены, а в начале позднего мела на краткое время заняли среди прямокрылых положение доминанта. Еще ин-

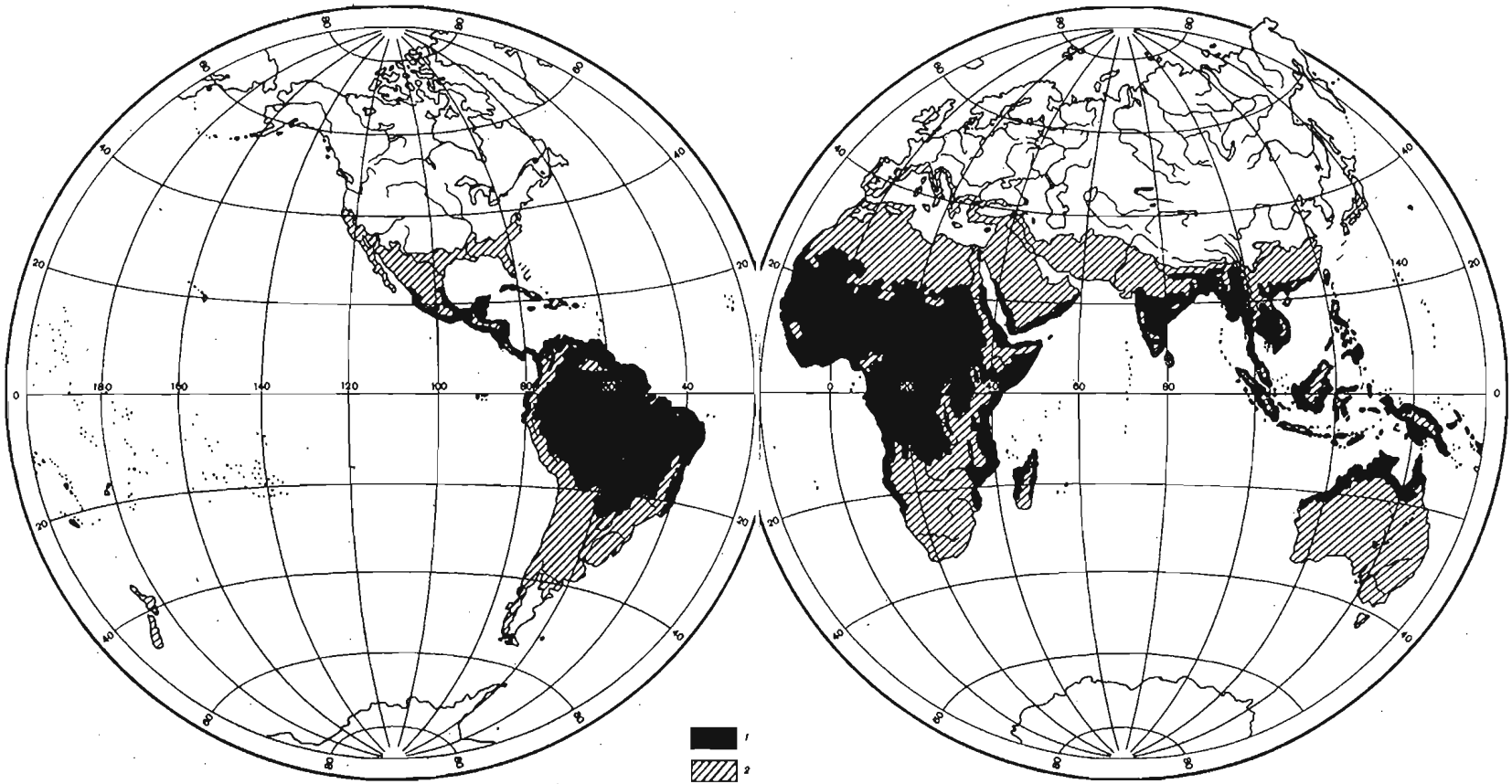


Рис. 15. Современное географическое распределение тропических (*1*) и субтропических (*2*) типов сообществ (по С.М. Разумовскому и М.А. Лабунцовой, 1969, с изменениями)

тереснее случай с Psychopsidae. По устному сообщению А.Г. Пономаренко, в триасе Средней Азии эти сетчатокрылые встречаются намного чаще, чем в юре и в неокоме; судя по числу описанных остатков, они обычны и в триасе Австралии. В верхнем мелу остатки Psychopsidae вновь становятся обычными; по-видимому, в это время психопсиды – едва ли не самое массовое и распространенное семейство отряда. В начале палеогена их делается меньше, но все же они обычны и в палеоцене, и в эоцене, а местами (причем за пределами своего современного ареала, например, в Приморье) даже в олигоцене – миоцене.

В связи с этим небезынтересно, что в настоящее время растительность и фауна наиболее молодых антропогенных местообитаний, по-видимому, обогащена именно такими формами, положение которых в природных биоценозах неустойчиво. Так, их число в формирующихся сообществах человеческих жилищ довольно значительно (Lepismatidae, сеноеды подотряда Troctomorpha, Trichoceridae, Psychodidae и др.); но имеется и ряд весьма продвинутых, прогрессивных форм (таких, как высшие мухи), т.е. эта закономерность имеет не абсолютный, а статистический характер. Далеко не из доминирующих в нормальных сообществах форм складываются и агроценозы. Наконец, в последнее время появились данные, свидетельствующие о быстром расширении ареала некоторых реликтов, например скорпионницы *Merope tuber* Newm. в США (Byers, 1973).

Безусловно, насекомые были не единственной группой животных суши, на которых сказалась грандиозная флористическая смена в середине мела. Однако наши данные о других наземных беспозвоночных мела столь скудны, что не позволяют привести каких-либо конкретных примеров. Что касается наземных позвоночных, то долгое время господствовало представление о том, что важнейшая смена их состава приходится не на конец раннего, а на конец позднего мела, основанное на исчезновении в это время динозавров и на формировании в раннем кайнозое сравнительно богатой фауны примитивных млекопитающих и птиц. Однако накопленные палеонтологией факты довольно плохо согласуются с этими воззрениями. Сейчас создается впечатление, что "в тени динозавров" в позднемеловое время существовала богатая фауна в основном мелких позвоночных кайнозойского облика. Так, среди рептилий появились и, по-видимому, заняли довольно важное положение змеи, остатки которых в более древних отложениях не найдены. Ряд рецентных групп (в том числе ранга семейства) появился и в других отрядах рептилий. Так, во второй половине раннего мела уже существовали Iguanidae и Gerrhosauridae, а в позднем мелу (сенон) – Agamidae, Chamaeleontidae, Scincidae, Anguinidae, Teiidae, Varanidae, Anilidae, Boidae, Testudinidae, Dermatemydidae, Pelomedusidae. Кроме того, значительное число раннемеловых семейств, по-видимому, не перешло в поздний мел или дожило только до туронского века. Значительно изменился и систематический состав динозавров. Мы уже говорили о массовом появлении вторично четвероногих динозавров, которое легче всего объяснить формированием травянистой цветковой растительности. О возможности питания некоторых позднемеловых динозавров (например, нодозавров) травами уже писал Л.К. Габуния (1969). Он же предположительно связывает с изменением растительности вымирание игуанодонтин и обращает внимание на своеобразие зубной системы позднемеловых камптозавров, указывающее на смену режима питания уцелевших представителей Iguanodontidae. Что касается гадрозаврид, то предположение о связи их расцвета в позднем сеноне с развитием каких-то групп покрытосеменных высказывалось А. Ромером (Romer, 1960). Почти несомненна решающая роль цветковых в формировании и расцвете Ceratopsia. Естественно, что появление новых групп растительноядных динозавров и их дальнейшая эволюция тесно связаны с сопряженной эволюцией хищных динозавров.

Вымиранию динозавров в конце позднего мела мы не склонны придавать слишком большого значения. Как многие крупные позвоночные, они едва ли играли очень важную биоценотическую роль, особенно если учесть низкую интенсивность их обмена. К тому же скорее всего популяции крупных динозавров, как и других крупных животных, были невелики. Гораздо более важным представляется то обстоятельство, что мелкие позвоночные позднего мела, несом-

ненно многочисленные и значительно более важные с биоценотической точки зрения, во многом уже напоминали кайнозойских.

Особое значение имеют находки меловых млекопитающих и птиц. Уже в нижнем мелу (местонахождение Хобур в Монголии, датируемое по некоторым данным аптом – альбом, а по другим – даже неокомом) встречены остатки плацентарных млекопитающих, причем представленных современным отрядом насекомоядных (Трофимов, 1972; Каландадзе, Курзанов, 1974). Примечательно, что в Хобуре найдены, кроме того, перо птицы, лист ближе не определенного покрытосеменного и конструктивно совершенный домик ручейника *Folindusia*, а также остатки ящериц и черепах, до некоторой степени сходных с более поздними. Этот комплекс остатков указывает на существование в районе, где сформировалось местонахождение, не отдельных продвинутых форм, а целых биоценозов (как наземных, так и водных), богатых такими формами. Известны и другие (но весьма немногочисленные) находки остатков млекопитающих и птиц в нижнем мелу. В верхнемеловых местонахождениях они встречаются несколько чаще, причем ряд групп млекопитающих и, по-видимому, некоторые птицы достаточно мало отличались от раннекайнозойских.

Хочется обратить в связи с этим внимание еще и на тот факт, что в развитии позднемеловой фауны мелких позвоночных могли сыграть существенную роль и насекомые. Вопрос о значении насекомых в эволюции наземных позвоночных специально рассмотрен Б.Б. Родендорфом (1970). Вообще насекомые в событиях меловой "биологической революции" играли, конечно, далеко не только страдательную роль. Их изменения вызывали ответную эволюцию растений, изменения мелких позвоночных, основной пищей многих из которых они являлись, изменения других насекомых и других групп беспозвоночных. Насекомые воздействовали на ход филогенеза других животных, и опосредованно – через сопряженную с ними эволюцию других групп организмов – сами испытывали сложное обратное действие этой эволюции.

ИЗМЕНЕНИЯ ЛИМНОФАУНЫ НАСЕКОМЫХ В СВЯЗИ С ПЕРЕСТРОЙКАМИ ОЗЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Влияние перестроек растительности затронуло биоту не только суши, но и водоемов, где оно, по-видимому, ощущалось еще дольше. Вопрос о коренных изменениях лимнофауны насекомых в позднем мезозое и кайнозое уже рассматривался в литературе (Калугина, 1974а, б; Калугина и Жерихин, 1975). Общая картина этих изменений рисуется следующим образом.

Если не считать некоторых резко уклоняющихся комплексов, соответствующих, вероятно, водоемам с аномальным химизмом и характеризующихся обилием Corixidae при полном отсутствии или редкости других водных насекомых, то для юрских и отчасти раннемеловых озерных бассейнов характерны энтомофауны, в значительной степени состоящие из представителей ныне преимущественно реофильных групп. Так, в юре очень обильны веснянки, стрекозы подотряда Anisozygoptera, поденки реофильного габитуса (*Mesoneta*, *Epeoromimus*), причем массовые захоронения полных остатков их личинок не оставляют сомнения в обитании этих форм в условиях стоячих или слабо проточных бассейнов. В неокоме число их остатков в захоронениях резко падает, и, по-видимому, в это время перечисленные группы оказались в основном вытесненными в текучие водоемы и горные чистоводные озера (судя по фауне *Proameletus–Samarura*).

Не исключено, однако, что это представление не вполне соответствует действительности. Для неокома мы знаем преимущественно водных насекомых комплекса *Ephemeropsis–Coptoclava*, характеризующих крупные озерные бассейны Забайкалья и Центральной Азии. Поэтому впечатление резкого различия между юрскими и неокомскими лимнофаунами отчасти может быть вызвано тем, что для неокома мы хорошо знаем по существу единственную богатую фауну. На это указывают такие факты, как нахождение в верхней юре Европы остатков

имаго Hexagenitidae, личинки которых очень характерны для озер неокома, присутствие в неокоме Алжира вместе с *Hexameropsis* таких насекомых, как личинки Heterophlebioidea и *Necronectes*, отдельные находки массовых захоронений личинок веснянок в нижнемеловых отложениях (Хонгор-ово, Кунварра). В комплексе *Ephemeropsis-Coptoclava*, как и в юрских фаунах, многочисленны представители ныне преимущественно (ручейники с домиками из минерального материала) или исключительно (Corydalidae) реофильных групп, хотя и не тех же самых, что присутствуют в лимнофаунах юры.

Даже если допустить, что качественный состав лимнофауны насекомых в неокоме действительно сильно изменился по сравнению с юрой, то основные особенности озерных экосистем оставались, по-видимому, теми же. Р. Вуттон (Wootton, 1972) обратил внимание на преобладание в юре среди водных насекомых хищников и альгофагов, связанных с обрастаниями, при незначительном числе фильтраторов. Это свидетельствует об очень полной переработке первичной продукции в юрских озерах и о незначительной роли пищевых цепей разложения по сравнению с пищевыми цепями пастьбы (выедания) (по терминологии Ю. Одума). Подобная же ситуация отмечается и для раннего мела. Строго говоря, современных аналогов подобных водоемов нет. По типу баланса продукции и потребления органического вещества эти мезозойские озера должны рассматриваться как олиготрофные из-за значительной полноты переработки первичной продукции. Однако в настоящее время не существует мелководных, с малым объемом гиполимниона, хорошо прогреваемых олиготрофных озер с высоким уровнем первичной продукции. В современных бассейнах олиготрофия связана либо со слабым поступлением питательных солей (арктические и высокогорные озера), либо с большим объемом гиполимниона по сравнению с эпилимнионом (озера байкальского типа), причем все они, как правило, холодноводны. В резко олиготрофных озерах и сейчас сохранились такие группы, как веснянки. По-видимому, преимущественная реофилия современных веснянок, Anisozygoptera, Corydalidae, многих ручейников определяется прежде всего их высокой оксифильностью; в водоемах же олиготрофного типа содержание кислорода оказывается достаточным для их нормального существования.

Для современного гидробиолога мелководное хорошо прогреваемое олиготрофное озеро – нонсенс, поскольку водоемов такого типа в настоящее время не существует. В значительной степени высокая первичная продукция современных мелководных озер определяется их зарастанием водными макрофитами. Но в мезозое их, по-видимому, почти не существовало. Среди высших растений мезофита мы не знаем несомненных водных форм, которые были бы экологическими аналогами современных рдестов, элодеи и т.п., или форм с плавающими листьями. Донная растительность была, по-видимому, представлена в основном харовыми водорослями и отчасти, может быть, мхами, которые и сейчас обычны в олиготрофных озерах. На мелководных прибрежных участках основу растительности составляли, вероятно, жесткие растения со значительным объемом надводных частей – хвощи, папоротники и отчасти, может быть, Isoetaceae. По предположению Н.С. Калугиной (1974б), эти растения со сравнительно малым объемом мягких тканей не могли обеспечить поступления в воду биогенов в количествах, сравнимых с доставляемыми современными водными покрытосеменными. Кроме того, предварительные данные по ходу разложения в воде современных хвощей, папоротников и голосеменных указывают на своеобразный характер этого процесса (Калугина, 1974а, б; Калугина и Жерихин, 1975). Очень вероятно, что мезофитная растительность (не только водная, но и приносимые потоками и ветром части наземных растений) при разложении могла сдвигать равновесие в сторону, совершенно нехарактерную для большинства современных озер, например вызывать их органогенное закисление и тем самым – дистрофирование. Выработавшиеся в ходе длительной эволюции мезофитных лимнических экосистем пищевые цепи были рассчитаны на очень полное потребление растительной продукции. К сожалению, пока еще мало известно о пресноводной микрофлоре юры и раннего мела. Несомненно, исследования в этом направлении позволят существенно дополнить и уточнить наши представления об озерных экосистемах мезофита.

Иначе выглядели, по-видимому, позднемеловые и раннепалеогеновые биоценозы озер. Насколько можно судить, они характеризовались значительной бедностью состава насекомых (в основном, вероятно, представленных ручейниками, двукрылыми и отчасти Corixidae), появлением водных покрытосеменных, представленных в основном плавающими (*Quereuxia, Limnobiophyllum*) и жесткими полупогруженными и амфибиотическими формами, и плавающих папоротников. Важной особенностью этих экосистем было, по-видимому, периодическое поступление в них значительной массы листового опада наземных покрытосеменных и сбрасывавших побеги хвойных. Вследствие этого уровень содержания биогенов должен был испытывать значительные сезонные колебания. Можно думать, что обедненность качественного состава насекомых в позднемеловых и раннепалеогеновых озерах была вызвана именно этой спецификой озерных экосистем. Особенно поразительно почти полное отсутствие остатков личинок стрекоз при значительном разнообразии имаго Calopterygoidea, развивавшихся, вероятно, в реках. Роль пищевых цепей выедания в озерах этого времени, по-видимому, была невелика, а роль пищевых цепей разложения резко возросла, что знаменовало собой сдвиг баланса в сторону эвтрофикации водоемов. Находки остатков погруженных водных покрытосеменных в отложениях этого времени редки и, вероятно, основное эвтрофирующее значение имел опад.

Новые изменения озерных экосистем произошли в течение олигоцена. В это время лимнические фауны насекомых резко обогатились за счет появления многочисленных стрекоз (вначале Lestidae, Coenagrionoidae и Aeshnidae, а с миоцена и Libelluloidea), Limnephilidae, Dytiscidae; увеличилось, по-видимому, разнообразие водных клопов (Nepidae, Naucoridae, Notonectidae) и, возможно, поденок. К сожалению, олигоценовые и неогеновые водные двукрылые пока недостаточно изучены; можно предполагать, что именно в это время начался расцвет Chironominae. В целом озерные энтомофауны этого времени сильно напоминают современную фауну эвтрофных озер с богатой растительностью. Одновременно в значительном числе появились такие потребители высшей водной растительности, как растительноядные рыбы, моллюски Limnaeidae и др.

В то же время произошли сильные изменения водной растительности. Водные покрытосеменные сделались много более обычными, чем ранее. Судя по данным соответствующего тома "Основ палеонтологии" (1963), из 21 семейства цветковых, в которых известны ископаемые водные формы, 12 или 13 впервые появляются (или впервые представлены водными родами) именно в олигоцене. Среди них такие важные группы, как Haloragaceae, Hippuridaceae, большинство Alismatales и др. В олигоцене же впервые обнаруживаются плоды и пыльца рдестов, сравнительно немногочисленные остатки листьев которых встречены и в более древних отложениях. Впервые появляются многие роды ранее существовавших семейств. В сущности в это время мы впервые сталкиваемся с обилием тех растений, которые характеризуют биоценозы подводных зарослей. Другой особенностью позднеолигоценовых и миоценовых водных флор является массовое появление пресноводных диатомовых.

Большинство перечисленных групп насекомых, появившихся в лимнофаунах олигоцена и неогена, характерно для зарослевой зоны современных озер. Вполне естественно связывать их формирование с появлением обильной флоры погруженных макрофитов и зарослевого биотопа, по-видимому, отсутствовавшего в доолигоценовых бассейнах. Среди обитателей зарослей немало фитофагов, поэтому с формированием зарослевого биоценоза роль цепей выедания должна быть вновь увеличена. Однако она осталась значительно меньшей, чем в позднемезофитных сообществах. В использовании различных водных макрофитов фитофагами отмечаются существенные колебания, причем некоторые массовые зарослевые растения, например *Elodea*, используются в ничтожной степени (Гаевская, 1966). Однако и в тех случаях, когда растение весьма интенсивно поедается фитофагами (рдесты, нимфейные, ряски, роголистники, урути, частухи, водяной гиацинт и др.), процент использования первичной продукции все же невелик. Возможно, эволюция в сторону более эффективного использования продукции и тем самым – в сторону олиготрофизации экосистем еще продолжается (мы здесь

не учитываем антропогенное воздействие, превратившееся ныне в важнейший фактор эвтрофикации водоемов).

Таким образом, изменения состава лимнофауны насекомых в течение мела и кайнозоя хорошо интерпретируются в рамках известных данных об эволюции озерных экосистем.

ФОРМИРОВАНИЕ СООБЩЕСТВ ГИЛЕИ И ПРОБЛЕМА БИПОЛЯРНЫХ АРЕАЛОВ

Еще один очень интересный вопрос, который полезно рассмотреть с синэкологической точки зрения – вопрос о возрасте современных тропических сообществ. Принято считать, что современная биота тропиков является очень древней, возможно древнейшей из ныне существующих. Эта точка зрения вошла во многие капитальные руководства, где приводится как твердо установленная истина, не требующая дальнейших доказательств. Чтобы не быть голословным, сошлемся хотя бы на второе издание книги одного из крупнейших отечественных эволюционистов И.И. Шмальгаузена "Проблемы дарвинизма" (1969, стр. 314): " Как флора, так и фауна тропиков, хотя и поражают своим обилием и разнообразием, являются по существу консервативными. Именно здесь сохранились многие наиболее примитивные растения и животные, производящие впечатление живых ископаемых. Это касается, однако, не только отдельных представителей... но характеризует действительно всю фауну и флору (разрядка наша – *В.Ж.*) тропиков при их сравнении с флорой и фауной континентальных областей средних широт".

По-видимому, распространенность этой точки зрения связана в первую очередь с исторически сложившейся неясностью терминологии. Тропические области, т.е. районы, заключенные между тропиком Рака и тропиком Козерога, не обладают сколько-нибудь единой биотой ни на одном континенте. Собственно тропическими можно считать только такие биоценозы, которые существуют в условиях тропического (экваториального) климата, т.е. дождевые тропические леса (гилею) и полулистопадные ксероморфные тропические леса (такие, как сообщества агресте в Южной Америке) вместе со всем комплексом сериальных сообществ, приводящих к этим климаксам. По-видимому, саванновые сообщества в большинстве случаев не являются климаксными, а представляют собой вторичные группировки типа субклимаксов или начальные стадии зарастания (Лабунцова, 1974). Лавролистные же леса, распространенные, например, в горах Восточной Африки или на Гвианском нагорье, существуют в условиях субтропического климата, сходны с сообществами субтропической зоны и заслуживают наименования тропических не в большей степени, чем субнивальные группировки у вершины Килиманджаро. Многим европейским исследователям, закладывавшим основы современной биогеографии, все эти сообщества представлялись одинаково экзотическими. Путаница в разграничении собственно тропических и субтропических сообществ господствует и в современной литературе. Так, в недавней работе Р. Колуэлла (Colwell, 1973) в качестве примера тропического биоценоза были избраны дубовые леса Коста-Рики, произрастающие на высоте около 2 тыс. м над уровнем моря. В немалой степени эта путаница связана с отсутствием общепринятых критериев выделения климатической границы распространения тропических биоценозов. Нам представляется наиболее удачной схема растительных зон, разработанная на очень обширном фактическом материале С.М. Разумовским и М.А. Лабунцовой (1969). Проведенное ими картирование распространения климатически обусловленных типов сообществ (без учета крайних эдафических отклонений) при сравнении с данными климатологии показало, что граница распространения собственно тропических сообществ совпадает с изотермой самого холодного месяца 18°, т.е. согласуется с тем пониманием тропического климата, которое было дано В. Кеппеном (Köppen, 1931). Субтропики (влажные и сухие) характеризуются средней температурой самого холодного месяца от 18 до 7°, а при малой амплитуде

среднемесячных температур – до –2°. Температурные пределы распространения сообществ умеренного климата нас здесь не интересуют. Распределение тропических и субтропических сообществ в трактовке С.М. Разумовского и М.А. Лабунцевой показано на рис. 15.

При строгой трактовке границ биогеографических тропиков оказывается, что их биота, вопреки почти общепринятой точке зрения, по существу не имеет архаичных черт. В отношении систематического состава растений на это указывал С.М. Разумовский (1971). Огромное разнообразие насекомых, скудость данных о тропической энтомофауне (сколько-нибудь удовлетворительных списков фауны насекомых не существует ни для одного чисто тропического района) и в ряде случаев недостаточная точность географических указаний не позволили нам сколько-нибудь детально проанализировать географическое распределение насекомых в тропиках. Поэтому нами было взято в качестве примера несколько произвольно выбранных несомненно древних групп по возможности высокого таксономического ранга и не слишком большого объема и на основании анализа ряда описаний и фаунистических списков составлено 45 карт их ареалов. Несколько таких карт приведено на рис. 16–19. Во всех случаях нами было получено, во-первых, удовлетворительное совпадение выявленных границ ареалов с границами растительных зон по С.М. Разумовскому и М.А. Лабунцевой, и, во-вторых, выяснено, что почти все эти архаичные группы не только не преобладают в истинных тропиках, а представлены в них небольшим числом видов, в основном заходящих с соседних субтропических территорий, или даже вовсе не обнаружены. Исключением оказались лишь термиты семейства Mastotermitidae, единственный современный представитель которого, *Mastotermes darwiniensis* Frogg., обитает в тропиках Северной Австралии, лишь отчасти заходя в субтропические районы (Emerson, 1965). Однако находки ископаемых остатков Mastotermitidae в палеогене и неогене вместе с типично субтропическими комплексами других организмов показывают, что ранее это семейство было распространено и в субтропических районах. Первичность его обитания в тропиках не доказана. Таким образом, есть основания думать, что современное распространение архиачных групп насекомых, как и растений, является преимущественно внетропическим. Мы не проводили подобного анализа для других беспозвоночных.

Что касается позвоночных, то в сводке Ф. Дарлингтона (1966) нам не удалось найти примеров явно древних групп (восходящих к раннему палеогену или мелу), распространенных преимущественно или исключительно в пределах биогеографических тропиков. Зато такие древние группы, как Amphicoela, Discoglossidae и Pelobatidae среди амфибий, обнаруживают явственное внетропическое распространение; Ф. Дарлингтон указывает, что обитающие в тропических широтах круглоязычные *Barbaurula* и Pelobatidae (Megophryinae) приурочены к горным районам. Среди рептилий в основном или исключительно к внетропическим районам приурочены такие группы, как Chelydridae, Rhynchocephalia и даже некоторые примитивные роды таких, казалось бы, тропических групп, как игуаны и крокодилы (*Alligator*). Однако в целом позвоночные дают менее четкую картину, чем насекомые, что, вероятно, связано со значительно меньшей древностью большинства их современных таксонов.

Далее мы попытались установить среди насекомых какие-либо преимущественно или чисто тропические группы. Нам удалось найти, кроме Mastotermitidae, только два примера семейств, распространенчых исключительно или почти исключительно в тропической зоне. Оба они принадлежат к высшим мухам (Myiomorpha) и эволюционно явно молоды (Glossinidae и Celyphidae). При этом мухи це-це (Glossinidae), по-видимому, возникли за пределами тропической зоны, в Северной Америке, где в олигоцене известно несколько вымерших родов (ныне существует единственный род *Glossina*), а в эоцене – почти несомненно предковое для це-це семейство Eophlebomyiidae (рис. 20). Преимущественно тропическими оказываются многие группы бабочек, некоторые стрекозы, палочники, богомолы, таракановые, некоторые цикады, такие, как Cicadidae, Membracidae и т.д. Однако, как правило, специфичны для тропиков лишь таксоны

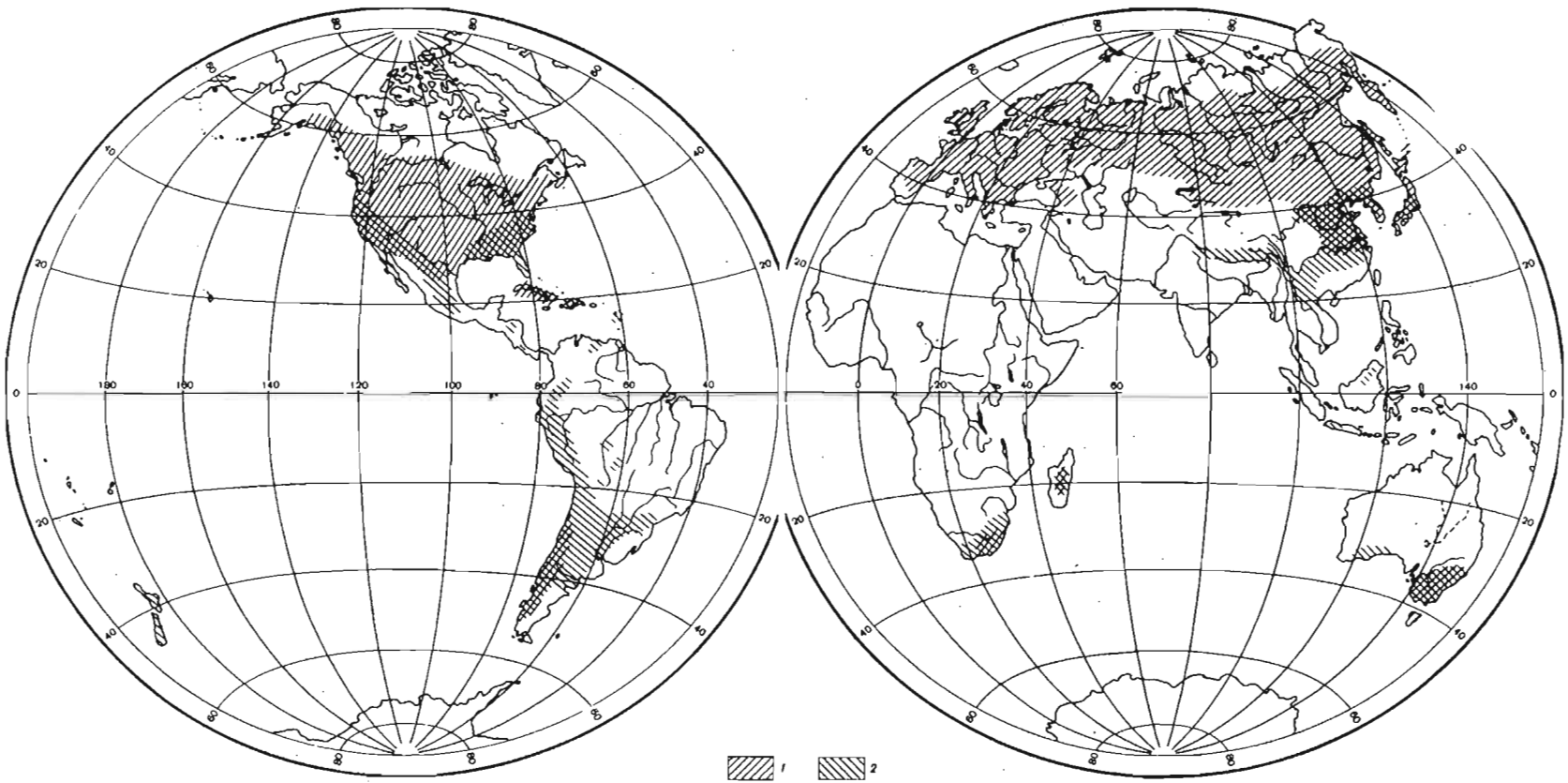


Рис. 16. Современное распространение отряда вислокрылок (Megaloptera)
1 – Sialidae, *2* – Corydalidae

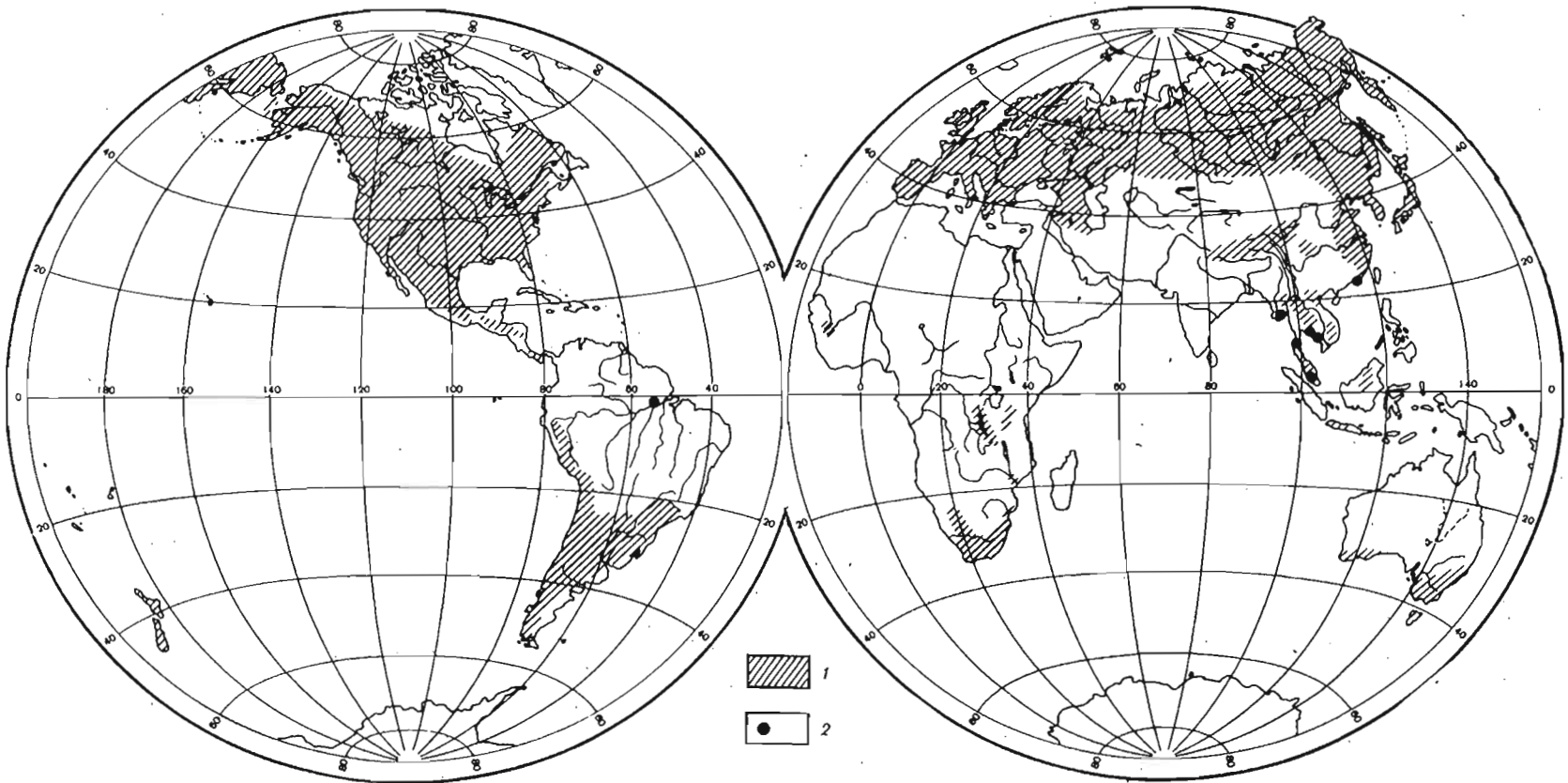


Рис. 17. Современное распространение отряда скорпионниц Mecoptera (*1*); находки в пределах собственно тропической зоны (*2*)

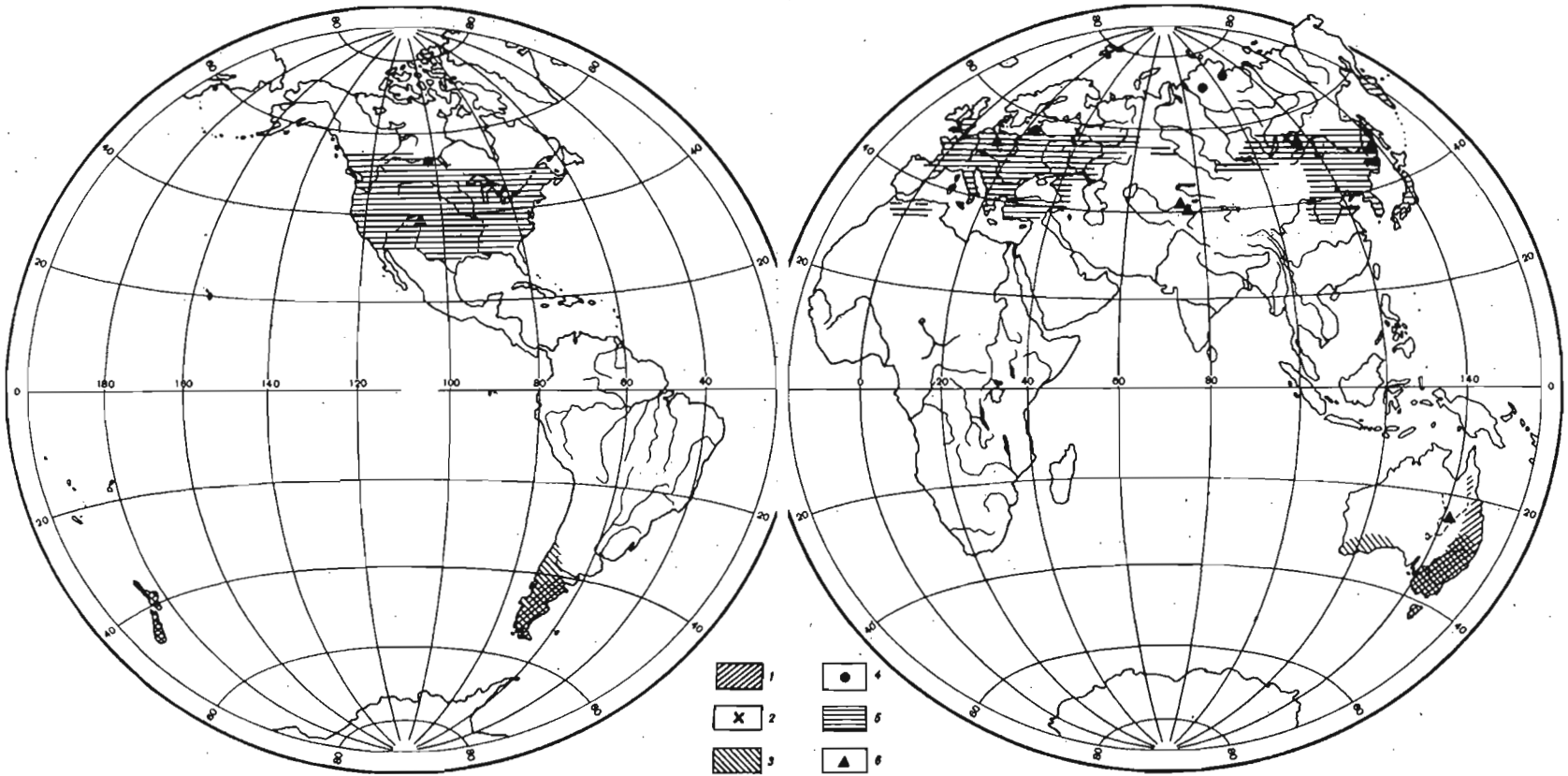


Рис. 18. Распространение Peloridiidae

1 – современный ареал, *2* – ископаемые находки Sciadoceridae: *3* – современный ареал, *4* – ископаемые находки и Xyelidae: *5* – современный ареал, *6* – ископаемые находки

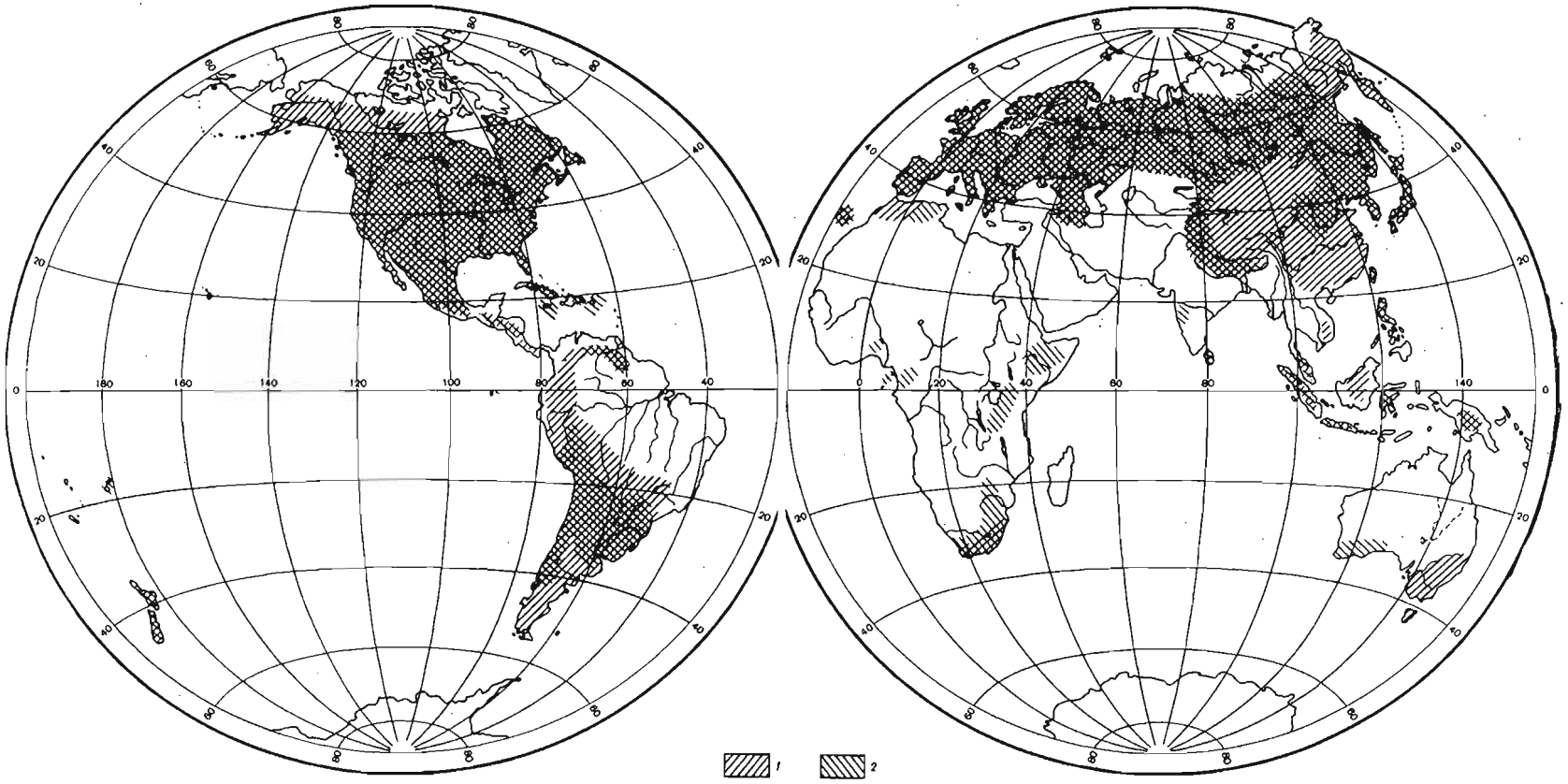


Рис. 19. Современное распространение примитивных семейств ручейников
1 – Rhyacophilidae, *2* – Philopotamidae

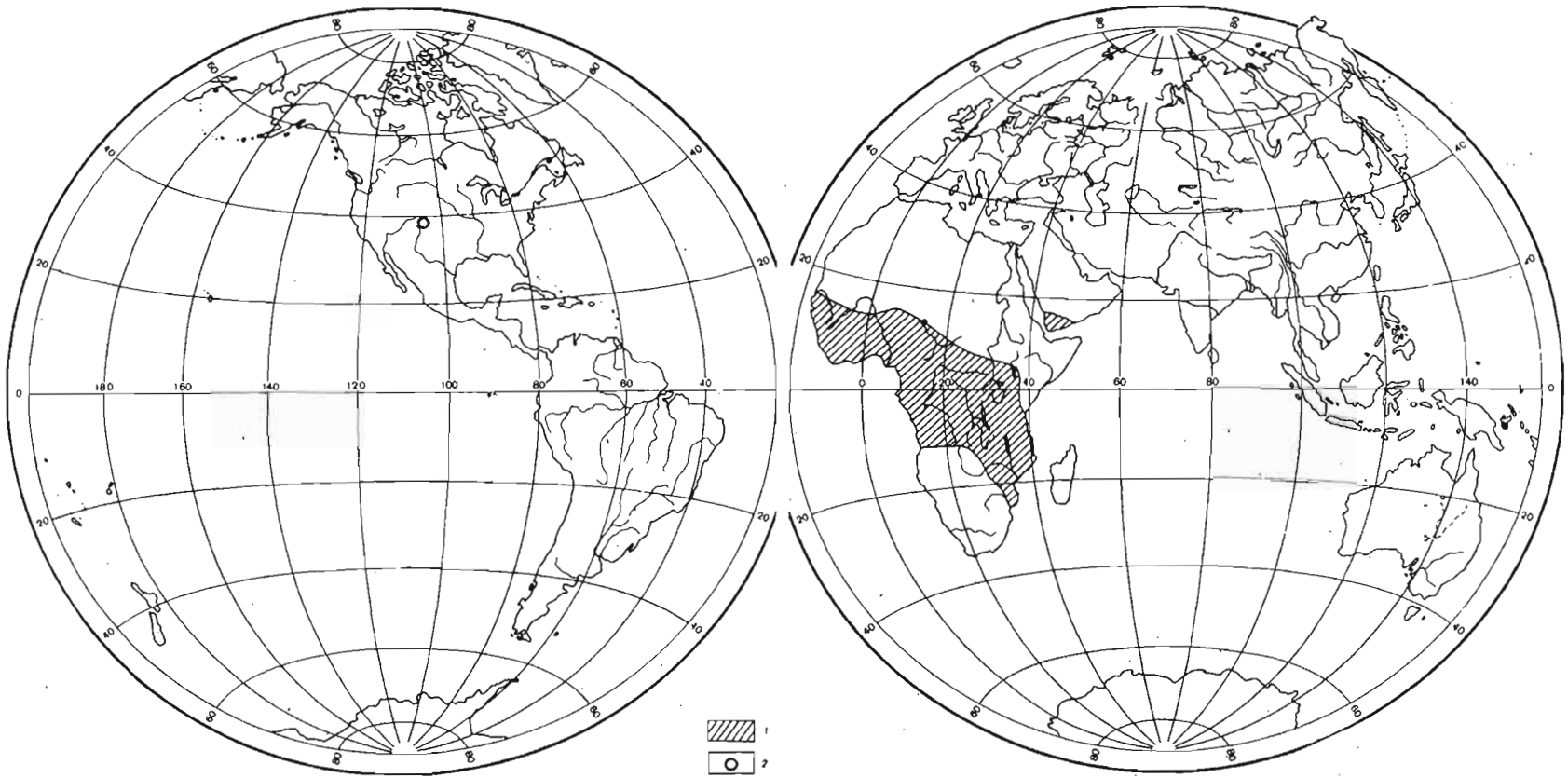


Рис. 20. Современное распространение (*1*) и ископаемые находки (*2*) мух це-це (Glossinidae)

сравнительно невысокого ранга (не выше подсемейства), причем ни для одного из них нет убедительных доказательств глубокой древности, а в большинстве случаев не приходится сомневаться, что они сформировались уже в кайнозое (едва ли раньше олигоцена) и являются неоэндемиками.

Таким образом, в отношении систематического состава биота тропиков не обнаруживает сколько-нибудь заметной архаичности, причем по сравнению не только с субтропическими, но даже с умеренными зонами, где многие архаичные группы распространены несравненно шире (рис. 16-19).

Широко распространенное представление о том, что тропическая биота прежде занимала значительно более обширную территорию, чем ныне, не подтверждается данными палеонтологии. Как указывает С.М. Разумовский (1971), оно связано все с той же досадной путаницей в понимании пределов тропической зоны. По его словам (с. 47), "достоверные ископаемые остатки тропических родов (растений. – *В.Ж.*) неизвестны ранее эоцена ни на современной территории тропической зоны, ни за ее пределами". Несомненных представителей тропических групп насекомых, кроме уже упоминавшихся Mastotermitidae и Glossinidae, явно имевших тогда более широкую экологическую амплитуду, мы не знаем не только из эоцена, но и из олигоцена. Это говорит против более широкого распространения тропической биоты в мелу и палеогене по сравнению с современностью. К сожалению, на территории современной тропической зоны местонахождений меловых и палеогеновых насекомых почти неизвестно. Исключение составляют раннепалеогеновая или меловая фауна бирмита и много более молодая фауна олигоцен-миоценовых смол Южной Мексики. Как говорилось при характеристике фауны бирмита, она указывает скорее на субтропический, чем на тропический климат. Ни одной узко тропической группы (подсемейства или рода) в ней не обнаружено. Зато род *Eophlebotomus* Cock. (Psychodidae) очень близок к неописанному роду из альба – сеномана Таймыра, а в современной фауне обнаруживает сходство только с гималайской *Horaiella* (Hennig, 1972). Подсемейство Aenictopecheinae (Enicocephalidae) распространено в субтропиках и умеренной зоне южного полушария и недавно обнаружено в Северной Америке и в Приморье, но в тропиках неизвестно и обладает, таким образом, биполярным ареалом (Štys, 1969; Wygodzinsky, Štys, 1970).

Что касается фауны олигоцен-миоценовых смол Мексики (штат Чьяпас), то она обладает некоторыми чертами, позволяющими считать ее сходной с современными фаунами тропиков. Таково, например, отсутствие тлей (Heie, 1967). Характерны для тропиков обычные в смолах из Чьяпаса пчелы рода *Trigona* Jur., однако в палеогене они найдены и в явно внетропической фауне балтийского янтаря. Особенно важна находка термита *Nasutitermes* из семейства Termitidae, ныне приуроченного в основном (но не исключительно) к тропической зоне, неизвестного в более древних отложениях, не найденного в ископаемом состоянии за пределами тропиков и, вероятно, исходно тропического (Wilson, 1971). Тропическая обстановка подтверждается также палеоботаническими данными, указывающими на принадлежность смол бобовому из рода *Hymenaea*, близкому к рецентной *H. courbaril*, и на существование мангровых зарослей (Langenheim J., 1966; Langenheim J. et al., 1967); правда, мангровники ныне выходят за пределы тропиков, достигая, например, Новой Зеландии и не являются достаточно надежным индикатором тропических условий. Однако внетропические мангровые сообщества сильно обеднены (Kuchler, 1972) и не вполне идентичны тропическим. Вместе с тем некоторые насекомые из смол Чьяпаса имеют ближайших современных родственников во внетропических фаунах. Так, в них найден *Micromalthus debilis* Lec. – единственный рецентный вид семейства Micromalthidae, обитающий ныне в Северной Америке (южноафриканские популяции этого вида возникли вследствие случайного завоза человеком). *Stichoptychus mexicanus* Spilman (Anobiidae) очень близок к единственному современному виду этого рода *S. agonus* Fall из Техаса и с трудом от него отличим (Spilman, 1971). Подобные же примеры имеются среди Psychodidae (Quate, 1961); однако большинство родов и даже некоторые виды насекомых из смол Чьяпаса и ныне обитают в тропических районах Центральной

Америки. Все это создает впечатление фауны, близкой к современной фауне тропиков, но с включением отдельных внетропических элементов.

Наиболее серьезным аргументом против глубокой древности современной тропической биоты является структура тропических экосистем. Весьма своеобразна, в частности, пространственная структура гилеи. Очень распространенное представление о ее чрезвычайной полидоминантности в основном, по-видимому, справедливо, хотя многие климаксные гилейные сообщества монодоминантны, как и отдельные стадиальные сообщества, такие, как пирогенные леса с доминированием *Eucalyptus deglupta* на Новой Британии (Ричардс, 1961). Очень сложным зачастую является и ярусное расчленение гилеи. Как уже говорилось, сообщества растений с высокой степенью полидоминантности не могут состоять преимущественно из анемофильных видов. Лишь деревья верхнего яруса леса, кроны которых доступны действию ветра, могут быть ветроопыляемыми; внутри же гилеи ветер практически не ощущается, и перенос пыльцы не может иметь сколько-нибудь серьезного значения (Панфилов, 1961; Красилов, 1972). В условиях листопадных сообществ анемофильные растения могут найти выход из этого положения, перейдя к цветению в период, когда деревья лишены листвы; такая адаптация наблюдается, например, у подавляющего большинства наших лесных анемофилов. В гилее же это совершенно невозможно. Поэтому решающую роль приобретает совершенствование механизмов опыления животными, в первую очередь насекомыми, но также птицами и даже млекопитающими (Szafer, 1969; Faegri and van der Pijl, 1971). Многие характерные морфологические особенности тропических растений объясняются именно их приспособлением к своеобразным способам опыления. Так, каулифлория, присущая преимущественно тропическим формам, возникла у них, по-видимому, как адаптация к опылению нелетающими (например, муравьи) и плохо летающими (например, Agaonidae) насекомыми (Панфилов, 1961) и, возможно, летучими мышами, которые успешнее разыскивают цветки на стволах, чем в кронах (Красилов, 1972). Отсюда, между прочим, следует, что каулифлория обусловлена не климатом самим по себе, а определенными особенностями структуры биоценозов, и реконструкция климатических условий прошлого как тропических на основании находок вымерших каулифлорных форм не обязательно справедлива. Отсутствие древних групп растений, в частности голосеменных, в тропиках также является прямым следствием полидоминантной структуры гилеи. Только отдельные виды энтомофильных саговников и единичные высокоствольные хвойные, способные "дотянуться" до ветра, сохранились в некоторых тропических районах (Разумовский, 1971). Таким образом, сама структура растительных сообществ гилеи исключает их глубокую древность.

Это становится еще более очевидным, если рассмотреть систематический состав опылителей в гилее. Огромную роль в этом качестве в гилейных лесах играют пчелы, прежде всего социальные, так как число одиночных пчел в гилейных сообществах невелико. Лишь некоторые несоциальные роды (например, Xylocopa) представлены в них богато. На невозможность сохранения современного уровня разнообразия гилейной растительности без участия специализированных опылителей типа пчел указывали Д.В. Панфилов (1961) и Д. Дженсен (Janzen, 1971). Важное значение для опыления многих растений имеют чрезвычайно обильные в гилее и других тропических сообществах муравьи, а также птицы (Панфилов, 1961). Примечательно, что антофильные ветви птиц сформировались в различных отрядах независимо в западном (колибри) и в восточном (нектарницы) полушариях. Правда, они (особенно колибри) выходят за пределы собственно тропических сообществ, но в тропиках их роль, по-видимому, особенно велика. В основном к тропикам приурочены и антофильные рукокрылые (Дарлингтон, 1966). Все эти группы специализированных тропических опылителей относительно молоды, и даже самые древние из них приобрели значительное распространение не ранее эоцена. Вместе с тем более примитивные группы опылителей (такие, как антофильные жуки, сетчатокрылые, пилильщики и др.) в тропиках немногочисленны и имеют явно подчиненное значение.

Важнейшие особенности трофических цепей в тропических сообществах также указывают на их относительную молодость. Этот вопрос рассматривается в книге Д.В. Панфилова (1961). Панфилов, в частности, находит, что структура гилейных сообществ в значительной степени определена обилием в них термитов – важнейших деструкторов органического вещества в тропиках. Как известно, несмотря на колоссальную продукцию тропических экосистем, накопление в них мертвого органического вещества минимально. По данным Л.Е. Родина и Н.И. Базилевич (1965), оно составляет в гилее около 20 ц/га, а в саваннах – около 13 ц/га, тогда как для субтропических лесов эта цифра составляет около 100 – 150 ц/га, для хвойных лесов таежного типа – 300 – 400 ц/га, а для кустарниковых тундр – более 835 ц/га. В итоге в тропических лесах зачастую отсутствует не только подстилка, но и выраженный почвенный слой, а существование растений поддерживается деятельностью термитов, заносящих органические вещества глубоко в грунт, к подземным частям растений. Интенсивное распределение органики термитами в толще грунта позволяет (и даже заставляет) растениям погружать корневые системы и способствует формированию прочно укореняющихся высокоствольных деревьев и сложной ярусности гилеи. Развитие гигантизма повело к интенсивной конкуренции за свет и к широкому развитию такой жизненной формы, как лианы, очень характерной (хотя и далеко не специфичной) для тропических лесов. Ослабление под действием термитов почвообразования в верхних слоях грунта вызвало также значительную редукцию растительности травяного яруса (Ричардс, 1961). Д.В. Панфилов связывает с этим формирование богатой тропической флоры эпифитов. Таким образом, немалую роль в создании физиономического облика современной гилеи играют, по-видимому, термиты. В целом этот отряд сравнительно молод и достиг высокого разнообразия едва ли ранее эоцена. Характернейшая же и наиболее прогрессивная группа тропических термитов – семейство Termitidae – впервые появляется в конце олигоцена – начале миоцена.

Не менее важную роль в трофических цепях тропических экосистем играют муравьи. Как считает Д.В. Панфилов (1961), мощный пресс хищников (и прежде всего муравьев) привел к эволюции многих тропических беспозвоночных в сторону скрытого образа жизни и к резкому снижению численности открыто живущих форм (в том числе фитофагов) по сравнению с другими типами экосистем. Этим обусловлен очень невысокий уровень повреждения фитофагами листвы в гилее, что, вероятно, было важным условием поддержания гигантизма и косвенно – развития конкуренции за свет. Что касается водных биоценозов тропиков, то их облик в значительной степени определили, по-видимому, молодые прогрессивные ветви стрекоз (прежде всего из числа Anisoptera). В связи с мощным прессом стрекоз, который Д.В. Панфилов (1961, с. 133) называет "основным биотическим фактором для животного населения водоемов", многие водные группы вынуждены были вообще покинуть водоемы и перейти к обитанию на суше, что облегчалось высокой влажностью гилейного биотопа.

Те же молодые группы животных, по-видимому, определяют облик не только гилеи, но и других тропических биоценозов, в том числе стадиальных сообществ. Так, в африканских саваннах более 80% биомассы почвенных животных составляют муравьи и термиты, тогда как роль в почвообразовании такой группы, как дождевые черви, незначительна (Goffinet, Freson, 1972).

Все сказанное приводит к выводу, что современные тропические сообщества, вопреки распространенному мнению, не могут быть очень древними. С.М. Разумовский (1971), исходя из палеоботанических данных, относит их появление к эоцену. Такой оценке в общем не противоречат данные по насекомым, однако мы склонны считать, что во всяком случае окончательное формирование таких типов сообществ произошло еще позднее, возможно, в неогеновое время. В таком случае, тропические экосистемы суши наряду с тундровыми вообще принадлежат к числу самых молодых на Земле. Совершенно несомненно, что такие внетропические сообщества, как араукариевые леса и леса из южного бука (*Nothofagus*) Южной Америки, Новой Зеландии, Тасмании, юга Австралии или североамериканский редвуд, основные особенности структуры ко-

торых сложились, по-видимому, уже в позднем мезозое или (редвуд) в палеогене (Красилов, 1972), значительно древнее тропических.

Существует по меньшей мере две гипотезы, хорошо объясняющие молодость тропической биоты. Одна из них – концепция "тропического давления", предложенная Ф. Дарлингтоном (1966). Согласно этому представлению, в очень богатых, перенасыщенных биоценозах тропиков существует чрезвычайно интенсивная конкуренция, способствующая формированию новых прогрессивных форм, "выдавливающих" менее конкурентоспособные компоненты биоценозов в менее насыщенные внетропические сообщества. Другая точка зрения разработана С.М. Разумовским (1971); сходные взгляды высказывались еще в прошлом веке (Theel, 1886; Pfeffer, 1891; цит. по Бергу, 1962). Она сводится к тому, что в позднем мезозое климатическая зональность практически отсутствовала, так как климатический градиент (несомненно, существовавший) был столь слабым, что не выходил за пределы амплитуды (впрочем, довольно широкой) современной субтропической зоны. В частности, не было пояса климата, соответствующего современному тропическому. Поэтому биота Земли была слабо географически дифференцирована и в значительной мере сходна в глобальном масштабе. Тропическая же биота, как и биота холодных зон, сформировалась позднее в результате усиления контрастности климатов.

Решающих данных, которые позволили бы однозначно отдать предпочтение одной из этих двух концепций, пока нет. Мы в общем склонны принять точку зрения С.М. Разумовского. Правда, многие исследователи резко возражают против представления о практическом отсутствии климатической зональности в прошлом. Так, Л.С. Берг (1962, с. 108) называет его "явно несостоятельным". В. Шафер (1956, с. 207) отвергает его как противоречащее "учению о вечной солярности климата". Однако предположение С.М. Разумовского, подкрепленное ссылками на расчеты климатологов, выглядит довольно убедительным. Он исходит из того, что современная резкая климатическая зональность, обусловленная крутым температурным градиентом, определяется картиной распределения морей и массивов суши. Этот вопрос хорошо разработан в книге К. Брукса (1952), расчеты которого показывают, что современная аномально резкая климатическая зональность связана с геократическим режимом, с концентрацией значительных масс суши близ полюсов и уменьшением интенсивности циркуляции между полярными и экваториальными бассейнами. При уменьшении площади суши и облегчении доступа морских течений в полярные бассейны температурный градиент в значительной степени выравнивается. Это положение признается практически всеми климатологами и палеоклиматологами, широко использующими его для объяснения более высоких температур околополярных областей в прошлом. Но обычно при этом не обращается внимания на то, что тот же процесс, приводящий к более равномерному перераспределению солнечного тепла, неминуемо должен сказаться не только в повышении температур полярных областей, но и в их снижении в экваториальных, хотя и далеко не столь значительному (если только не считать общий современный уровень солнечной радиации аномально низким). В таком случае не только современные полярные климаты, но и современный климат тропиков должен быть редкой аномалией, нехарактерной для большей части геологической истории, а формирование тропического климата должно коррелировать с формированием холодного климата.

Данные палеонтологии как будто убедительно свидетельствуют о существовании на протяжении мезозоя двух типов климатов и соответственно трех климатических зон. Тем не менее различия между климатами этих "зон", по-видимому, укладывались в температурную амплитуду современных субтропиков. В самом деле, современный климат, например, Флориды и южной части Чили или Нового Южного Уэльса и Тасмании далеко не одинаков, но все они относятся к субтропической зоне. Таким образом, климатические "зоны" мезозоя, хотя и могут быть выделены, не соответствуют климатическим зонам современности. Аналогов же современного тропического, умеренного и холодного климатов вообще не существовало. Подобная трехзональная климатическая схема с широкой

центральной безморозной зоной и приполярными умеренно теплыми зонами уже предлагалась, например, У. Кемпом (1960).

Незначительная дифференциация мезозойских и раннекайнозойских климатов бесспорна. С этим фактом соглашается подавляющее большинство палеоботаников. Ряд примеров очень широкого, по существу космополитного распространения многих видов пыльцы и спор приводит А.Ф. Хлонова (1974). О зоне однообразного климата, охватывавшей в мезозое все континенты, пишет Б. Шеффер (Schaeffer, 1970), исходя из данных по мезозойским рыбам. Только три широтных зоны намечаются для мела, по-видимому, и по распространению морской микрофауны (Scheibnerová, 1971). Следует, однако, иметь в виду, что климатическая зональность морских фаун не вполне совпадает с наземными. Несомненно, в частности, что и в мезозое в экваториальной зоне существовали тропические сообщества коралловых рифов. Ареал рифообразующих кораллов и ныне не ограничен теми же пределами, что ареал тропических сообществ на суше. Это связано с тем, что в замкнутых, хорошо прогреваемых бассейнах (таких, как Красное море) даже за пределами тропической зоны могут создаваться устойчивые высокие температуры, достаточные для нормальной жизнедеятельности рифообразующих кораллов. В мезозое, когда хорошо прогреваемые мелководные эпиконтинентальные моря пользовались широким распространением, такие условия возникали, по-видимому, достаточно часто в различных районах низких широт.

Изложенные представления о климатической зональности позднего мезозоя и раннего палеогена заставляют признать, что некоторые биоценозы этого времени существовали в условиях, не имеющих современных аналогов. Некоторые авторы, например А.Ф. Хлонова (1974), уже обращали внимание на то обстоятельство, что в теплые эпохи с выравненным климатом условия существования околополярных экосистем должны были быть не менее неблагоприятными, чем ныне, хотя и по иным причинам: из-за продолжительной полярной ночи, во время которой невозможен фотосинтез. При низких температурах холодного периода интенсивность метаболизма резко снижается, что позволяет растениям выжить. В условиях теплой полярной ночи потребовалась бы, вероятно, листопадность всей приполярной флоры (включая голосеменных). Представить себе другие основные особенности существовавших в этих условиях экосистем пока трудно, но несомненно, что они должны были обладать целым рядом совершенно специфических черт.

Представление об относительно недавнем формировании тропического климата и тропической биоты позволяет также легко объяснить один из самых загадочных фактов биогеографии – феномен биполярного распространения. Предлагался ряд объяснений этого явления, в том числе совершенно фантастических – вроде независимого конвергентного возникновения биполярных форм (Dana, 1854) или предположения о существовании нескольких грандиозных транстропических горных "мостов" (DuRietz, 1940). Широко используется также представление о дрейфе континентов. Между тем представление о позднем возникновении тропической биоты, только в кайнозое разделившей ранее единую биоту древней безморозной зоны на две дочерние зоны, дает простое объяснение фактам биополярных дизъюнкций. Впрочем, некоторые случаи биполярных ареалов связаны, вероятно, с поздней, уже в антропогене, миграцией по горным цепям, как это предполагал Л.С. Берг (1962); таким образом, скорее всего, возникли биполярные ареалы некоторых современных видов растений в западном полушарии.

Если обратиться к данным палеонтологии, то оказывается, что в конце мезозоя и в раннем кайнозое в северном полушарии существовало значительное число таксонов, ныне распространенных только в южном, нередко с широкими дизъюнкциями "палеоантарктического" типа. Это показывает, что лишь немногие осколки древних групп сохранили биполярные ареалы до наших дней; многие же другие в ходе последующих изменений биоты сохранились лишь в одной из дочерних зон. Так, в мелу северного полушария найдены такие насекомые, как Chaeteessidae, Mantoididae, Mastotermitidae, Peloridiidae, Tettigarctidae, Acanthocnemidae, Mnesarchaeidae, Ironomyiidae, Sciadoceridae, Megalyridae,

Austroniidae и ряд других, ныне не выходящих за пределы субтропиков южного полушария. Значительное число таких групп сохранилось и в фауне палеогена; некоторые из них, например Nymphidae или Eomeropidae, пока не найдены в мелу, но, вероятно, еще будут в нем обнаружены. Число приведенных примеров легко увеличить, проанализировав с этой точки зрения систематические списки в настоящей книге; не приходится сомневаться в том, что в ходе дальнейших исследований добавится еще много подобных же фактов. Вероятно, не так уж мало число и таких групп, которые вымерли в южном полушарии, но сохранились в северном. Пока ископаемые фауны южного полушария слишком плохо изучены; известно, однако, что в триасе Xyelidae существовали как в Северной Азии, так и в Австралии, хотя ныне сохранились только в северном полушарии.

Как уже говорилось, некоторые из вышеперечисленных групп ныне имеют дизъюнктные ареалы "палеоантарктического" типа, обычно объясняемые континентальным дрейфом (McAlpine D., 1972; Schlinger, 1974) или радиацией исходных групп из Антарктики и их совершенно изолированным развитием на южных континентах (Hennig, 1960; Brundin, 1966c, 1972). Многие из этих случаев в действительности несомненно объясняются широким, космополитическим распространением этих групп в прошлом.

Таким образом, в рамках концепции молодости тропической биоты находят легкое объяснение некоторые сложные дискуссионные вопросы биогеографии.

Мы не рассматриваем здесь подробно ряд других синэкологических аспектов эволюции насекомых. Многие из них представляют несомненный интерес, например вопрос о воздействии на эволюцию насекомых формирования в неогене открытых травянистых метообитаний. Почти несомненно, что это явление сыграло важную роль в расцвете саранчовых – крупнейшей современной группы прямокрылых, ископаемые остатки представителей которой редки и известны в основном из неогеновых отложений. Формирование в этих местообитаниях пастбищной фауны копытных оказало решающее влияние на развитие многих групп кровососов, копрофагов и, по-видимому, некоторых потребителей падали. Очень вероятно, в частности, что с ним был связан расцвет мускоидных мух. Можно думать, что появление обширных травянистых пространств с цветущей растительностью способствовало также росту численности и разнообразия одиночных пчел. Несомненно, одиночные пчелы должны были появиться раньше социальных. Тем не менее известные нам эоценовые пчелы в большинстве принадлежат к числу социальных форм, да и в олигоцене их найдено довольно много. Этот парадоксальный факт может объясняться господством в палеогене лесной растительности. В современных лесах самых разных типов одиночные пчелы немногочисленны, что связано, вероятно, с относительной редкостью цветов в лесных биотопах. В этих условиях, где поиск пищи был сильно затруднен, социальность оказалась чрезвычайно выгодным приобретением – становилась возможной совокупная деятельность многих особей при сборе пищи, обмен информацией о местонахождении источников питания между особями и т.д. Одиночные же пчелы занимали, вероятно, сравнительно скромное место, обитая на участках, более богатых цветущими растениями, например на зарастающем аллювии, оползнях и т.д., где сравнительно сильно разреженные компоненты пионерной растительности поставлены в довольно жесткие условия и вынуждены совершенствовать способы привлечения насекомых-опылителей, если их плотность недостаточна для эффективного опыления ветром. С появлением же открытых травянистых пространств экологическая ниша одиночных пчел должна была чрезвычайно расшириться, поскольку растения на этих участках фактически находились в том же положении и столь же нуждались в опылителях, если не могли (как злаки) образовывать сплошные заросли. К сожалению, подробнее обсуждать воздействие формирования травянистых ландшафтов на эволюцию насекомых невозможно из-за недостатка данных по насекомым неогена.

Чрезвычайно важный вопрос о роли насекомых в развитии полидоминантных растительных сообществ частично уже затрагивался нами выше; его более детальное рассмотрение также затруднено недостатком фактического материала.

Вопросы коэволюции различных групп насекомых, в частности очень быстро-

го формирования комплексов паразитов на молодых группах, заслуживают специального исследования. То же можно сказать и о проблеме эволюции опылителей. Правда, этому вопросу посвящена уже очень обширная литература, но палеонтологические данные в ней использованы совершенно недостаточно.

Вопросы биогеографии позднемеловых и палеогеновых насекомых рассматривались нами ранее в специальной работе (Жерихин, 1970). Некоторые выводы, сделанные в ней, представляются в свете новых данных ошибочными. Так, представление о глубокой древности тропических насекомых основывалось на недостаточно строгом определении тропической биоты. Изложенные выше соображения о действительном возрасте тропических экосистем вносят серьезные коррективы в эти представления. Излишним в связи с этим представляется и высказанное нами ранее предположение о наличии "обходных" связей между фаунами Европы и Южной Африки в обход Экваториальной Африки. Ошибочность представления о реликтовом характере позднемеловой и палеогеновой фауны Северной Азии в целом уже была показана новыми находками меловых насекомых в Сибири (Жерихин, Сукачева, 1973). Другие выводы, сделанные нами в 1970 г., представляются в целом правильными.

Мы не ставили целью рассмотреть все (или хотя бы основные) синэкологические аспекты эволюции насекомых. Целью настоящей главы было лишь показать, что только биоценотический подход позволяет подойти к причинному пониманию филогенетических процессов, тогда как аутэволюционные схемы представляют собой чисто описательные абстракции и могут иметь лишь подчиненное значение. Именно увлечение аутэволюционными описаниями и забвение реальной сложности структуры экосистем приводило к появлению несостоятельных концепций "филогенетического старения", "эволюционного вырождения" и т.п. Многие эмпирически установленные закономерности филогенеза находят свое объяснение в рамках синэволюционного подхода. Таковы многочисленные факты ортогенеза, явно объясняющиеся в ряде случаев биоценотическими процессами с положительными обратными связями. Ряд хороших примеров таких процессов дан М.С. Гиляровым (1966).

По-видимому, биоценотическими закономерностями объясняется и "закон неспециализированного предка". Эта закономерность имеет не абсолютный, а статистический характер и скорее всего связана с тем, что большинство новых крупных таксонов формируется в кратковременные эпохи некогерентного филогенеза, вызванные деструкцией биоценозов. Как говорилось выше, в такие эпохи получают преимущество не специализированные доминанты прежних сообществ, жестко связанные с ними и неспособные пережить их крах, а виды, относительно слабо связанные с этими сообществами и в том числе многие реликты. Поэтому возникновение новых групп на их основе более вероятно.

С ценотическими факторами может быть связано и приблизительно одновременное проявление сходных тенденций развития в неродственных и даже экологически несходных таксонах. Приобретение кардинально новых адаптаций – процесс очень сложный и редко заканчивающийся удачно, так как любое "выгодное" изменение отягощено "невыгодными" побочными следствиями, которых тем больше, чем радикальнее это изменение. Зачастую такие изменения отметаются отбором еще до того, как их невыгодные стороны уравновешиваются дополнительными адаптациями, и их закрепление маловероятно. Зато когда оно происходит, ситуация изменяется. Начинается "переоценка ценностей" естественным отбором, так как выгоды от успешной конкуренции с новой группой отчасти уравновешивают столь заметные раньше недостатки. Теперь отбор уже стимулирует сходные направления развития в других группах – до тех пор, пока возможности этого направления в данной ценотической среде не оказываются практически исчерпанными из-за заполнения потенциально доступных ниш. Так, возможно, обстоит дело с формированием социальности у различных перепончатокрылых и у термитов в середине и конце мела; другим примером может служить появление обоеполых стробилов у части раннемезофитных голосеменных, позволившее им перейти к энтомофилии. Наконец, подобным же образом объясняется, возможно, формирование скелета у различных раннекембрийских животных.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исходя из сказанного в предыдущих главах, можно наметить следующие основные этапы развития фаун насекомых (и, вероятно, других наземных членистоногих) в позднем мезозое и кайнозое.

Неоком следует рассматривать как последний, заключительный этап эволюции мезозойских энтомофаун, связанных с сообществами мезофитного типа и вполне преемственных по отношению к юрским.

Специфический характер имела энтомофауна апта – альба и, возможно, самого начала сеномана, соответствующая времени серьезнейшей фаунистической перестройки. Она должна расцениваться как совершенно особая, переломная, отражающая критическое состояние биоценозов. В это время, по-видимому, существовала мозаика разрушающихся мезофитных сообществ и быстро вытесняющих их неустойчивых сообществ раннего кайнофита.

Начиная по крайней мере с позднего сеномана устанавливается уже преимущественно кайнозойский состав энтомофауны. Таким образом, весь поздний мел вместе с кайнозоем может быть противопоставлен в отношении характера энтомофаун юре и неокому.

В сеномане – туроне еще отмечается значительная примесь вымерших семейств, но среди них многие специфичны для этого времени, а не сохранились от раннемеловых комплексов. Кроме того, сеноман-туронские фауны, по-видимому, максимально обеднены. В течение сенона число вымерших семейств быстро уменьшается и параллельно происходит еще более быстрое появление новых семейств и рост их разнообразия. По-видимому, в это время еще отмечается колебание устойчивости не вполне сложившихся сообществ, сопровождающееся незначительным увеличением масштаба вымирания и появления таксонов. Уже в маастрихте фауна насекомых почти не отличалась на уровне семейств от палеогеновых. Последние колебания числа вновь возникающих групп отмечены в палеоцене, когда число групп сокращается, а затем резко возрастает.

Этот период господства сравнительно неустойчивых раннекайнофитных биоценозов сменяется длительным периодом их относительной стабильности (с эоцена до антропогена включительно). В это время развитие экосистем идет явно с насыщением; число вновь появляющихся семейств неуклонно падает. Однако подобная картина наблюдается лишь при усредненной оценке всех энтомофаун вообще; на более детальном уровне рассмотрения выделяются более мелкие эволюционные этапы, связанные с изменениями определенных типов экосистем (например, озерных и тропических). Кроме того, значительный размах обнаруживают явления прохорезов, охватывающие целые биоценотические системы, географическое распределение которых неоднократно менялось.

Аблаев А.Г. 1970. Развитие флоры Приморья в позднем мелу. – В кн.: Вопросы геологии, геохим. и металлогении Северо-Западного сектора Тихоокеанского пояса. Владивосток, с. 49–52.

Аблаев А.Г. 1974. Позднемеловая флора Восточного Сихотэ-Алиня и ее значение для стратиграфии. Новосибирск: Наука. 180 с.

Алиев О.Б. 1967. Стратиграфия и фауна меловых отложений северо-восточной части Малого Кавказа (междуречье Кошкарчай – Тертер) (Азербайджанская ССР). – В кн.: Стратиграфия меловых отложений северо-восточной части Малого Кавказа (Азербайджанская ССР). Баку: Изд-во АН АзССР, с. 127–132.

Алиев О.Б. 1977. Новые данные о возрасте копалоносной свиты на Малом Кавказе. – Изв. АН АзССР. Сер. наук о земле, № 1, с. 3–10.

Ананьев А.Р. 1948. Остатки верхнемеловой и третичной флоры с реки Кеми, левого притока Енисея. – Труды Томск. гос. ун-та., 99, с. 29–74.

Ахметьев И.А. 1973. Палеоценовые и эоценовые флоры юга Дальнего Востока и их стратиграфическое положение. – Сов. геология, № 7, с. 14–29.

Байковская Т.Н. 1950. Палеоценовая флора Зее-Буреинской равнины. – Вопросы палеонтологии, 1, с. 348–381.

Байковская Т.Н. 1956. Верхнемеловые флоры Северной Азии. – Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника, 2, с. 47–184.

Балла З. 1972. О палеонтологическом обосновании возраста юрских отложений Монголии (критический обзор литературных данных). – Acta geol. Acad. sci. Hungar., 16, N 1–3, p. 163–183.

Баранов В.И., Николаева О.Г. 1956. Ископаемые древесины из верхнемеловых отложений Енисейского кряжа. – Докл. АН СССР, 197, № 1, с. 125–127.

Баранова Ю.П., Бискэ С.Ф. 1964. Стратиграфия кайнозоя и история развития рельефа Восточно-Сибирской низменности. – В кн.: Четвертичная геология и геоморфология Северо-Восточной Сибири. Новосибирск: Наука (Труды Ин-та геол. и геоф. СО АН СССР, 8, с. 41–63).

Барсболд Р. 1972. Биостратиграфия и пресноводные моллюски верхнего мела гобийской части МНР. М.: Наука. 88 с.

Бей-Биенко Г.Я. 1936. Насекомые кожистокрылые. – Фауна СССР (Нов. сер.). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 239 с.

Бей-Биенко Г.Я. 1950. Насекомые таракановые. – Фауна СССР (Нов. сер.). М.; Л.: Изд-во АН СССР. 343 с.

Беккер-Мигдисова Е.Э. 1962. Отряд Homoptera. Равнокрылые. – В кн.: Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, с. 162–208.

Беккер-Мигдисова Е.Э. 1973. Система Psyllomorpha и положение группы в отряде равнокрылых (Homoptera). – Вопросы палеонтологии насекомых. Докл. на 24 Ежегодном чтении памяти Н.А.Холодковского (1971 г.). Л.: Наука, с. 90–118.

Беннисон Д., Райт А. 1972. Геологическая история Британских островов. М.: Мир. 319 с.

Берг Л.С. 1962. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха. – Общая биология, биогеография и палеоихтиология. (Избр. труды, т. 5). М.: Изд-во АН СССР, с. 101 – 129.

Берсенев И.И., Верещагин В.Н., Коновалов В.П., Бурьянова И.З. 1969. Меловая система. Верхний отдел. – В кн.: Геология СССР, т. 32. Приморский край, ч. 1. Геол. описание. М.: Недра, с. 283–312.

Берсенев И.И., Устиновский Ю.Б., Бурьянова И.З., Неволина С.И., Медведев В.В. 1969. Палеогеновая система. – В кн.: Геология СССР, т. 32. Приморский край, ч. 1. Геол. описание. М.: Недра, с. 317–350.

Блох А.М., Ильичев А.В., Котова И.З. 1967. О подходе к возрастному расчленению континентальных толщ верхнемезозойских впадин Забайкалья. – Докл. АН СССР, 172, № 2, с. 413–416.

Богачев Г.В. 1937. Месторождение копала в Иджеванском районе. – Мин. сырье, № 7–8, с. 72–75.

Боголепов К.В. 1961. Мезозойские и третичные отложения восточной окраины Западно-Сибирской низменности и Енисейского кряжа. М.: Гостоптехиздат. 151 с.

Болотникова М.Д. 1966. Основные черты палеогеновой флоры юга Дальнего Востока СССР. – В кн.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М.: Наука, с. 131–135.

Болховитина Н.А. 1953. Спорово-пыльцевая характеристика меловых отложений центральных областей СССР. – Труды ИГН АН СССР, 145. Геол. сер., № 61, 183 с.

Болховитина Н.А. 1959. Спорово-пыльцевые комплексы мезозойских отложений Вилюйской впадины и их значение для стратиграфии. – Труды Геол. ин-та АН СССР, вып. 24. 185 с.

Бондаренко Н.М. 1958. Палинологическая характеристика альбских и верхнемеловых отложений Хатангской впадины. – Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии НИИГА, 7, с.43–54.

Борсук М.О. 1952. Ископаемая флора верхнемеловых отложений Приморья (р.Тахобе). М.: Госгеолтехиздат. 68 с.

Братцева Г.М. 1964. Спорово-пыльцевые комплексы цагаянской свиты и их геологический возраст. – Докл. АН СССР, 157, № 5, с. 1111–1113.

Братцева Г.М. 1965. Пыльца и споры маастрихтских отложений Дальнего Востока. – Труды ГИН АН СССР, вып.129, с. 1–84.

Братцева Г.М. 1966. Возраст цагаянской флоры Азии (по данным спорово-пыльцевого анализа). – В кн.: Значение палинологического анализа для стратиграфии и палеофлористики. М.: Наука, с. 136–141.

Братцева Г.М. 1969. Палинологические исследования мела и палеогена Дальнего Востока. – Труды ГИН АН СССР, вып. 207, с. 1–57.

Брукс К. 1952. Климаты прошлого. М.: ИЛ. 356 с.

Будантсев Л.Ю. 1968. Позднемеловая флора Вилюйской впадины. – Бот. журн., 53, № 1, с. 3–16.

Буланова-Захваткина Е.М. 1974. Новый род клеща (Acariformes, Oribatei) из верхнего мела Таймыра. – Палеонтол. журн., № 2, с. 141–144.

Булынникова А.А., Трандафилова Е.Ф. 1972. Меловая система. Верхний отдел. – Труды Зап.-Сиб. н.-и. геол.-разв. нефт. ин-та, 48, с. 84–96.

Булынникова А.А., Трушкова Л.Я. 1967. Континентальные меловые отложения восточной и центральной частей Западно-Сибирской низменности. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, с. 40–45.

Василевская Н.Д. 1956. Нижнемеловая флора северной части Ленского бассейна. – Докл. АН СССР, 108, № 5, с. 913–915.

Василевская Н.Д. 1957. Эоценовая флора Бадхыза в Туркмении. – Сборник памяти А.Н. Криштофовича. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 103–175.

Василевская Н.Д. 1959. Стратиграфия и флора мезозойских угленосных отложений Сангарского района Ленского угленосного бассейна. – Труды НИИГА, 105, с. 17–41.

Василевская Н.Д., Павлов В.В. 1963. Стратиграфия и флора меловых отложений Лено-Оленекского района Ленского угленосного бассейна. – В кн.: Проблемы нефтегазоносности Арктики, т. 2. Л.: Недра, с. 1–96. (Труды НИИГА; 128).

Вахрамеев В.А. 1952. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. – В кн.: Региональная стратиграфия СССР, т. 1. М.: Изд-во АН СССР. 136 с.

Вахрамеев В.А. 1958. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба. – В кн.: Региональная стратиграфия СССР, 3. М.: Изд-во АН СССР. 136 с.

Вахрамеев В.А. 1964. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. – Труды ГИН, вып. 102. 263 с.

Вахрамеев В.А. 1970. Закономерности распространения и палеоэкология мезозойских хвойных Cheirolepidiaceae. – Палеонтол. журн., № 1, с. 19–34.

Вахрамеев В.А. 1973. Покрытосемянные и граница нижнего и верхнего мела. – В кн.: Палинология мезофита. М.: Наука, с. 131–135. (Труды III Междунар. палинол. конференции).

Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. 1970. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. – Труды ГИН, вып. 208. 426 с.

Вахрамеев В.А., Долуденко М.П. 1961. Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. – Труды ГИН, вып. 54, 135 с.

Вахрамеев В.А., Котова И.З. 1977. Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложе-

ний Забайкалья. – Палеонтол. журн., № 4, с. 101–109.

Вишнякова В.Н. 1964. Особенности жилкования передних крыльев нового позднеюрского таракана. – Палеонтол. журн., № 1, с. 82–87.

Вишнякова В.Н. 1975. Сеноеды (Psocoptera) позднемеловых насекомоносных смол Таймыра. – Энтомол. обозр., вып. 54, № 1, с. 92–106.

Вишнякова В.Н. 1976. О реликтовых сеноедах мезозойской фауны (Insecta; Psocoptera). – Палеонтол. журн. № 2, с. 76 – 84.

Воеводова Е.М. 1964. Нижнемеловые спорово-пыльцевые комплексы Северо-Востока СССР – Зырянского и Хасынского месторождений угля. – В кн.: Атлас нижнемеловых спорово-пыльцевых комплексов некоторых районов СССР. Л.: Недра, с. 124. (Труды ВСЕГЕИ. Нов. сер.).

Воронова М.А., Егорова С.Я. 1973. К стратиграфии нижнемеловой толщи с бокситопроявлением на Украинском щите и в Причерноморской впадине. – Геол. журн., 33, № 5, с. 112–117.

Вялов О.С. 1973. Классификация викопных хатинок ручайников (Trichoptera). – Доповіді АН УРСР, Б, № 7, с. 585–588.

Вялов О.С., Сукачева И.Д. 1976. Ископаемые домики личинок ручейников (Insecta, Trichoptera) и их значение для стратиграфии. – В кн.: Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, с. 169–232. (Труды Совместной Советско-Монгольск. палеонтол. экспедиции; 3).

Габуния Л.К. 1969. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси: Мецниереба. 231 с.

Гаевская Н.С. 1966. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М.: Наука, 327 с.

Галеева Л.И. 1955. Остракоды меловых отложений Монгольской Народной Республики. М.: Гостоптехиздат. 98 с.

Геденштром М. 1830. Отрывки о Сибири. СПб.: Мед. департ. М-ва внутр. дел. 165 с.

Гиляров М.С. 1966. Эволюция насекомых при переходе к пассивному расселению и принцип обратной связи в филогенетическом развитии. – Зоол. журн., 45, № 1, с. 3–23.

Горецкий Ю.К. 1937. Месторождение копала в районе сел. Верхний Агджакенд Шаумяновского района Азербайджанской ССР. – Мин. сырье, № 7–8, с. 69–72.

Григорьева К.Н. 1965. К вопросу о возрасте верхнесымской подсвиты по данным спорово-пыльцевого анализа. – В кн.: Материалы по геологии, геофизике и полезным ископаемым Сибири. Новосибирск.: Наука, с. 156–168. (Труды СНИИГГиМС; Вып. 34).

Григорьева К.Н. 1968. Спорово-пыльцевые комплексы маастрихтских отложений Западно-Сибирской низменности. – В кн.: Палеопалинологический метод в стратиграфии: Материалы ко II Международной палинологической конференции (Голландия, 1966). Л.: Наука, с. 131–150.

Григялис А., Балтакис В., Катинас В. 1971. Стратиграфия палеогеновых отложений Прибалтики. – Изв. АН СССР. Сер. геол., № 3, с. 107–116.

Давиташвили Л.Ш. 1969. Причины вымирания организмов. М.: Наука. 440 с.

Давиташвили Л.Ш. 1971. Эволюция условий накопления горючих ископаемых в связи с историей органического мира. М.: Наука. 296 с.

Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография. М.: Прогресс. 518 с.

Длусский Г.М. 1975. Семейство Formicidae. – В кн.: А.П. Расницин. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, с. 114–122. (Труды ПИН, 147).

Дмитриев Г.А., Рождественский А.К. 1968. Костеносные фации озерно-речных отложений верхнего мезозоя Бурятии. – В кн.: Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука, с. 39–48.

Дубинин В.Б. 1962. Класс Acaromorpha. Клещи. – В кн.: Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, с. 450–473.

Жерихин В.В. 1970. Зоогеографические связи палеогеновых насекомых. – Докл. на 22 Ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского (1969 г.). Л.: Наука, с. 29–88.

Жерихин В.В. 1971. О долгоносиках (Insecta, Coleoptera) балтийского янтаря. – В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, с. 197–209. (Труды ПИН, 130).

Жерихин В.В. 1974. Надсемейство Cleroidea. Надсемейство Curculionoidea. Надсемейство Cucujoidea. – В кн.: Жесткокрылые мезозоя. М.: Наука, с. 130–142, 176–182. (Труды ПИН АН СССР, 161).

Жерихин В.В., Сукачева И.Д. 1973. О меловых насекомоносных "янтарях" (ретинитах) Севера Сибири. – В кн.: Вопросы палеонтологии насекомых: Докл. на 24 Ежегодном чтении памяти Н.А. Холодковского (1971 г.). Л.: Наука, с. 3–48.

Жидкова Л.С., Криштофович Л.В. 1970. Палеогеновая система. – В кн.: Геология СССР, т. 33. Остров Сахалин, ч. 1. Геол. описание. М.: Недра, с. 117–151.

Залесский Ю.М. 1953. Новые местонахождения меловых насекомых в Поволжье, Казахстане и Забайкалье. – Докл. АН СССР, 89, № 1, с. 163–166.

Затула К.Ф. 1973. Комплексы гистрихосфер из янтареносных отложений Прибалтики. – Докл. АН СССР, 212, №4, с. 981–983.

Зоогеография палеогена Азии. 1974. М.: Наука. 300 с. (Труды ПИН; 146).

Иванов А.В. 1965. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Л.: Изд-во ЛГУ. 304 с.

Иванов Б.А. 1949. Угленосные и другие мезозойские континентальные отложения Забайкалья. – Труды Вост.-Сиб. геол. упр., 32, с. 1–193.

Кабанов К.А. 1959. Захоронения юрских и меловых пресмыкающихся в районе Ульяновска. – Изв. Казанск. филиала АН СССР. Сер. геол., № 7. с. 211–214.

Каландадзе Н.Н., Курзанов С.М. 1974. Нижнемеловые местонахождения наземных позвоночных Монголии. – В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, с.288–295. (Труды Совместной Советско-Монгольск. палеонтол. экспедиции; 1).

Калугина Н.С. 1974а. Эвтрофирование как одна из возможных причин перестройки водных биоценозов в конце мезозоя. – В кн.: Антропогенное эвтрофирование водоемов: Тезисы докл. на I Всесоюз. симпозиуме по антропогенному эвтрофированию водоемов (Борок, 1974). Черноголовка, с. 137–139.

Калугина Н.С. 1974б. Изменение подсемейственного состава хирономид (Diptera, Chironomidae) как показатель возможного эвтрофирования водоемов в конце мезозоя. – Бюл. МОИП. Отд. биол. Нов. сер., 79, вып. 6, с. 45–56.

Калугина Н.С. 1976. Комары-звонцы подсемейства Diamesinae из верхнего мела Северной Сибири (Diptera, Chironomidae). – Палеонтол. журн., № 1, с.87–93.

Калугина Н.С., Жерихин В.В. 1975. Изменения лимнофауны насекомых в мезозое и кайнозое и их возможная экологическая интерпретация. – В кн.: История озер в мезозое, палеогене и неогене: Тезисы докл. на IV Всесоюз. симпозиуме по палеолимнологии, т. 1. Л.: Наука, с. 55–61.

Камшилов М.М. 1974. Эволюция биосферы. М.: Наука. 254 с.

Кара-Мурза Э.Н. 1960. Палинологическое обоснование стратиграфического расчленения мезозойских отложений Хатангской впадины. – Труды НИИГА, 109. 134 с.

Кемп У. 1960. Леса в прошлом и настоящем. – В кн.: География лесных ресурсов земного шара. М.: ИЛ, с. 47–66.

Киприянова Ф.В. 1972. Туронский ярус. – Труды Зап.-Сиб. н.-и. геол.-разв. нефт. ин-та, 48, с. 208–213.

Кирина Т.И., Колесников Ч.М. 1967. Биостратиграфия переслаивающихся континентальных и морских отложений мезозоя Восточной Сибири. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, с. 23–30.

Киричкова А.И. 1971. Основные типы сообществ позднеюрской и раннемеловой растительности Западной Якутии. – Труды ВНИГРИ, вып. 304, с 170–184.

Кобаяси Т. 1959. Геология Кореи и сопредельных территорий Китая. М.: ИЛ. 123 с.

Ковалев В.Г. 1974. Новый род двукрылых семейства Empididae и его филогенетические связи. – Палеонтол. журн., № 2, с. 84–94.

Ковалев В.Г. 1978. Новый род мух семейства Empididae из позднемеловых смол Таймыра. – Палеонтол. журн., № 3, с. 72–78.

Ковалева А.Ф. 1956. О находках пыльцы Caytoniales в верхнемеловых отложениях Чулымо-Енисейской впадины. – Труды Томск. гос. ун-т, 135. Сер. геол., с. 143–145.

Козлов М.А. 1973. Проктотрупоидные наездники (Hymenoptera, Proctotrupoidea) и близкие к ним группы из верхнемелового таймырского янтаря. – Отчетная науч. сессия по итогам работ 1972 года Зоол. ин-та АН СССР: Тез. докл. Л.: Наука, с. 13–14.

Козлов М.А. 1974. Раннемеловой представитель наездников семейства Pelecinidae (Hymenoptera, Proctotrupoidea). – Палеонт. журн., № 1, с. 144–146.

Козлов М.А. 1975. Семейство Stigmaphronidae. Семейство Trupochalcididae. – В кн.: А.П. Расницын. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, с. 75–83. (Труды ПИН, 147).

Колесников Ч.М. 1964. Стратиграфия континентального мезозоя Забайкалья. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и кайнозойских отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, с. 5–138.

Комаров В.Л. 1935. Происхождение растений. Л.: Наука. 192 с.

Кононова Э.Л. 1975. Новое семейство тлей (Homoptera, Aphidinea) из верхнего мела Таймыра. – Энтомол. обозр., вып. 54, № 4, с. 795–807.

Кононова Э.Л. 1976. Позднемеловые вымершие семейства тлей (Homoptera, Aphidinea). – Палеонтол. журн., № 3, с. 117–126.

Кононова Э.Л. 1977. Новые виды тлей (Homoptera, Aphidinea) из позднемеловых отложений Таймыра. – Энтомол. обозр., вып. 56, № 3, с. 588–600.

Корчагин В.П. 1972. Мезозой Кемпендяйской впадины. – В кн.: Материалы по региональной геологии Сибирской платформы и ее складчатого обрамления. М.: Недра, с. 119–139.

Котова И.З. 1964. Возраст континентальных отложений Гусиноозерской впадины и особенности раннемеловых флор Забайкалья. – Изв. АН СССР. Сер. геол., № 8, с. 84–93.

Котова И.З. 1970. Палинологическое обоснование возраста юрских и нижнемеловых отложений Забайкалья. – Сов. геология, № 7, с. 19–30.

Кошман М.М. 1973. Покрытосемянные растения из нижнемеловых отложений Буреинского бассейна. – Бот. журн., 58, № 8, с. 1142–1146.

Красилов В.А. 1967. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. М.: Наука. 264 с.

Красилов В.А. 1969. Филогения и система. – В кн.: Проблемы филогении и систематики. Владивосток, с. 12–30.

Красилов В.А. 1970а. Цагаян и граница мела и палеогена. – В кн.: Вопросы геологии, геохимии и металлогении Северо-Западного сектора Тихоокеанского пояса. Владивосток, с. 43–45.

Красилов В.А. 1970б. Новые данные о цагаянских отложениях и их тафофлоре. – Изв. АН СССР. Сер. геол., № 12, с.97–101.

Красилов В.А. 1972а. О совпадении нижних границ кайнозоя и кайнофита. –Изв. АН СССР. Сер. геол., № 3, с. 9–16.

Красилов В.А. 1972б. Палеоэкология наземных растений (основные принципы и методы). Владивосток. 212 с.

Красилов В.А. 1973б. О способах опыления у древних растений. – В кн.: Морфология и систематика ископаемых спор и пыльцы. М.: Наука, с. 6–9.

Красилов В.А. 1976. Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, с. 1–92.

Красинец С.С. 1966. Раннемеловые двустворчатые листоногие (Conchostraca) Восточного Забайкалья. – В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Читинской области, т. 2. М.: Гоогеолтехиздат, с. 32–64.

Красинец С.С. 1968. Листоногие ракообразные (Crustacea, Phyllopoda) мезозойских озер Забайкалья. – В кн.: Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука, с. 203–211.

Криволуцкий Д.А., Рябинин Н.А. 1976. Панцирные клещи в ископаемых смолах Сибири и Дальнего Востока. – Докл. АН СССР. 230, № 4, с. 945–948.

Криштофович А.Н. 1939. Новые находки ископаемых флор на Дальнем Востоке как вехи стратиграфии. – В кн.: Акад. В.А. Обручеву к 50-летию науч. и педагогич. деятельности. Л.: Изд-во АН СССР, с. 277–313.

Криштофович А.Н. 1952. Флора Райчихи – новое звено третичной флоры на Дальнем Востоке. – Бот. журн., 37, № 3, с. 318–331.

Криштофович А.Н. 1958. Ископаемые флоры Пенжинской губы, озера Тастах и хребта Рарыткин. – Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника, 3, с. 73–121.

Криштофович А.Н., Байковская Т.Н. 1966. Верхнемеловая флора Цагаяна в Амурской области. – В кн.: А.Н. Криштофович. Палеоботанические монографии. (Избр. труды, т. 3). М.–Л.: Наука, с. 184–320.

Кузнецов Н.Я. 1941. Чешуекрылые янтаря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 104 с.

Кулькова И.А. 1973. Палинологические исследования эоценовых отложений Яно-Индигирской низменности. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 174. 115 с.

Кянсен-Ромашкина Н.Я. 1975. Новые позднеюрские и меловые харофиты Монголии. – В кн.: Ископаемые фауна и флора Монголии. М.: Наука, с. 121–204. (Труды Совместной Советско-Монгольской палеонтол. экспедиции; 2).

Лабунцова М.А. 1974. Влияние антропогенного фактора на растительный покров тропической Южной Америки: Автореф. канд. дис. М. 26 с.

Лебедев И.В. 1954. Верхнемеловые платановые из Чулымо-Енисейской впадины. – Сборник по геол. Зап. Сибири, с. 67–82. (Труды Томск. гос. ун-та, 132).

Лебедев И.В. 1962. Верхнемеловые растения Западной Сибири. – Труды Сиб. н.-и. ин-та геол., геофиз. и мин. сырья, 22, с. 237–282.

Ли Сы-гуан. 1952. Геология Китая. М.: ИЛ. 519 с.

Лившиц В.И. 1973. Палеогеновые отложения и платформенные структуры Шпицбергена. – Труды НИИГА, вып. 174. 159 с.

Лушников А.Ф. 1958. К вопросу о геологической истории восточного Забайкалья в мезозое. – Труды Читин. геол. упр., вып. 2, с. 43–56.

Любимова П.С. 1956. Остракоды меловых отложений восточной части Монгольской Народной Республики и их значение для стратиграфии. – Труды ВНИГРИ, вып.93. 174 с.

Лямина Н.А. 1970. Стратиграфия и фации нижнемеловых отложений некоторых впадин Витимского плоскогорья. – Зап. Забайк.фил.Геогр. о-ва СССР, 49, с.14–20.

Матеев Е.А. 1954. Новый черепахообразный ящер в Монголии. – Природа, № 3, с. 106–108.

Маринов Н.А. 1957. Стратиграфия Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР. 266 с.

Маркова Л.Г. 1962. Спорово-пыльцевые комплексы мезозоя Западно-Сибирской низменности. – В кн.: Материалы к I Междунар. палинол. конф. (Таксон, США). М.: Изд-во АН СССР, с. 86–93.

Маркова Л.Г. 1971. История развития раннемеловой флоры Западно-Сибирской низменности (по данным палинологии). – Труды Сиб. н.-и. ин-та геол., геофиз. и мин. сырья, 82. 100 с.

Мартинсон Г.Г. 1955а. О разновозрастности континентальных отложений Забайкалья. – Изв. АН СССР. Сер. геол., № 2, с. 82–90.

Мартинсон Г.Г. 1955б. Озерные бассейны геологического прошлого Азии и их фауна. – Природа, № 4, с. 78–82.

Мартинсон Г.Г. 1957. Мезозойские пресноводные моллюски некоторых районов Восточной и Центральной Азии. – Труды Байкальск. лимнол. станции АН СССР, 15, с. 262–335.

Мартинсон Г.Г. 1961. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии. – Труды Байкальск. лимнол. станции АН СССР, 19. 332 с.

Мартинсон Г.Г. 1964. Стратиграфия и корреляция мезозойских континентальных отложений Азии. – В кн.: Стратиграфия верхнего палеозоя и мезозоя южных биогеографических провинций. М.: Недра, с. 175–181.

Мартинсон Г.Г. 1966. О сопоставлении мезозойских континентальных отложений Монголии с другими районами Азии. – В кн.: Материалы по геологии МНР. М.: Недра, с. 61–64.

Мартинсон Г.Г. 1969. Биостратиграфия и фауна меловых континентальных отложений Таджикской депрессии, Кызылкумов и Приташкентских Чулей. – В кн.: Континентальные образования восточных районов Средней Азии и Казахстана (литология и биостратиграфия). Л.: Наука, с. 18–49.

Мартинсон Г.Г. 1972. Палеоэкология мезозойских моллюсков континентальных водоемов Азии. – В кн.: Палеонтология. М.: Наука, с. 31–36.

Мартинсон Г.Г. 1973. О стратиграфии юрских и меловых отложений Монголии. – Изв. АН СССР. Сер. геол., № 12, с. 89–95.

Мартинсон Г.Г., Шувалов В.Ф. 1973. Стратиграфическое расчленение верхней юры и нижнего мела Юго-Восточной Монголии. – Изв. АН СССР. Сер. геол., № 10, с. 139–143.

Мартинсон Г.Г., Шувалов В.Ф. 1976. Стратиграфия и ископаемые моллюски нижнемеловых озерных отложений Заалтайской Гоби в Монголии. – В кн.: Ископаемые пресноводные моллюски и их значение для палеонтологии. Л.: Наука, с. 20–50.

Мартынова О.М. 1949. Мезозойские сетчатокрылые СССР. – Сборник памяти А.А. Борисяка. М.: Изд-во АН СССР, с. 150–170. (Труды ПИН, 20).

Мартынова О.М. 1954. Сетчатокрылое насекомое из меловых отложений Сибири. Докл. АН СССР, 94, № 6, с. 1167–1169.

Мартынова О.М. 1961. Современные и вымершие верблюдки. – Палеонтол. журн., № 3, с. 73–83.

Медведев Л.Н. 1969. Новые мезозойские жесткокрылые (Cucujoidea) Азии. – Палеонтол. журн., № 1, с. 119–125.

Медюлянов В.И. 1974. О возрасте нижней границы нижнедуйской угленосной формации о. Сахалина. – В кн.: Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сахалина и Курильских островов. Южно-Сахалинск, с. 15–19.

Мешкова Н.П. 1961. О личинках *Ephemeropsis trisetalis* Eichw. (Insecta). – Палеонтол. журн., № 4, с. 164–168.

Миронюк Е.П. 1971. Стратиграфия. Мезозойская группа. – В кн.: Геология западной части Алданского щита. М.: Недра, с. 134–143.

Москаленко З.Д. 1968. Стратиграфия юрских и нижнемеловых отложений Верхнего Приамурья.: Автореф. канд. дис. (Ленинград. горн. ин-т). 25 с.

Мчедлишвили Н.Д. 1961. Сеноман. Турон. – В кн.: Пыльца и споры Западной Сибири (юра – палеоцен). Л.: Недра, с. 291–304. (Труды ВНИГРИ, 177).

Нагибина М.С. 1951. Верхнемезозойские континентальные отложения Забайкалья, их состав и условия образования. – Труды ИГН, вып. 128, с. 1–26.

Нагибина М.С., Бадамгаров Ж. 1974. Новые находки раннемеловой фауны в Центральной Монголии. – Докл. АН СССР, 214, № 6, с. 1397–1400.

Нагетов П.И. 1961. Стратиграфия центральной части Бурятской АССР. М.: Гоогеолтехиздат. 280 с.

Нащокин В.Д. 1962. Ископаемые древесины из верхнемеловых отложений приенисейской части Западно-Сибирской низменности. – Доклады палеоботан. конф. (1961 г.). Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, с. 61–65.

Нащокин В.Д., Кондратьев Г.К. 1962. Спорово-пыльцевые спектры мезозойских отложений приенисейской части Западно-Сибирской низменности. – Доклады палеобот. конф. (1961 г.) Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та. с. 66–69.

Невельской Г.И. 1878. Подвиги русских морских офицеров на крайнем востоке России. СПб. 70 с.

Негробов О.В. 1976. Новый род семейства Dolichopodidae (Diptera) из палеогеновых смол Охотского моря. – Палеонтол. журн. № 4. с. 122–124.

Негробов О.В. 1978. Мухи надсемейства Empidoidea (Diptera) из мелового ретинита Северной Сибири. – Палеонтол. журн., № 2, с. 81–90.

Нейбург М.Ф. 1932. О находке ствола *Cycadeoidea* из Юго-Восточной Монголии. – Докл. АН СССР, 8, с. 200–201.

Неуструева И.Ю. 1974. Некоторые виды остракод из юрских и нижнемеловых отложений Монголии. – В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, с. 247–266. (Труды Совместной Советско-Монгольской палеонтол. экспедиции, 1).

Неуструева И.Ю., Яковлев В.Н., Мартинсон Г.Г. 1977. Новое местонахождение монгольской лимнической фауны в районе озера Бон-Цаган-Нур (Центральная Монголия). – В кн.: Фауна, флора и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, с. 127–135. (Труды Совместной Советско-Монгольской палеонтол. экспедиции, 4).

Никитский Н.Б. 1977. Два новых рода жуков тенелобов (Coleoptera, Melandryidae) из верхнего мела. – Палеонтол. журн. № 2, с. 140–143.

Никритин Л.М. 1977. Семейство Scarabaeidae. – В кн.: Мезозойские жесткокрылые. М.: Наука, с. 119–130. (Труды ПИН, 161).

Новожилов Н.И. 1954. Листоногие ракообразные верхней юры и мела Монголии. – Труды ПИН, 48, с. 7–124.

Новожилов Н.И. 1961. О геологическом возрасте тургинского горизонта Забайкалья. – Материалы по геологии и полезным ископаемым Читинской области, 1. М.: Госгеолтехиздат, с.63–73.

Олейников А.Н. 1962. Биостратиграфия верхнемезозойских отложений Ундино-Даинской впадины. – Информ. сб. ВСЕГЕИ, № 57, 21–46.

Олейников А.Н. 1969. Юрские и меловые континентальные отложения левобережья р.Шилки. – Труды ВСЕГЕИ. Нов. сер., вып. 130, с. 30–37.

Олейников А.Н. 1970. Биостратиграфическое распространение филлопод в юрских и меловых отложения Восточного Забайкалья. – Материалы по геологии и полезным ископаемым Бурятской АССР, 13. Улан-Удэ: Бурятское кн. изд-во, с. 77–85.

Олейников А.Н. 1975. Стратиграфия и филлоподы юры и мела Восточного Забайкалья. – Труды ВСЕГЕИ, нов. сер., 138. 172 с.

Основы палеонтологии. 1963. Голосеменные и покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат. 743 с.

Очиров Ш.О. 1964. Геология Гусино-Иволгинской части Бурятии. – Улан-Удэ, Бурятское кн. изд-во. 154 с.

Павлов В.В. 1958. Палинологическое обоснование возраста угленосных отложений Сангарского каменноугольного месторождения. – Сборник статей по палеонтологии и биостратиграфии НИИГА, 10, с. 22–27.

Павлов В.В. 1967. Палинологическое обоснование возраста верхнемезозойских отложений на правом берегу р.Вилюя (возвышенность Ойун-Хайа). – Учен. зап. НИИГА. Палеонтол. и биостратиграфия, вып. 25, с. 5–8.

Панфилов Д.В. 1961. Насекомые в тропических лесах Южного Китая. М.: Изд-во МГУ. 148 с.

Панфилов Д.В. 1968. Эколого-ландшафтная характеристика юрской фауны насекомых Каратау. – В кн.: Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, с. 7–22.

Парамонов С.Я. 1936. Досліди над ентомофауною янтарив. – Праці Інст. зоол. та біології АН УРСР, 18, с. 53–64.

Підоплічко І.Г. 1956. Матеріали до вивчення минулих фаун УРСР, 2. Київ: Вид-во АН УРСР. 234 с.

Пидопличко И.Г. Зачем нужны научные коллекции и музеи? – Природа, № 9, с. 10–17.

Писцов Ю.П. 1961. Стратиграфия верхнемезозойских отложений Восточного Забайкалья. – Тезисы докл. совещания по разработке стратиграфических схем Забайкалья. М., с. 53–59.

Писцов Ю.П. 1966а. Генетический подход к стратиграфии континентальных отложений на примере Восточного Забайкалья. – Изв. АН СССР. Сер. геол., № 4, с. 115–127.

Писцов Ю.П. 1966б. Стратиграфия верхнемезозойских пресноводно-континентальных отложений Восточного Забайкалья. – В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Читинской области. 2. М.: Недра, с. 100–125.

Писцов Ю.П. 1968. Верхнемезозойские озерные бассейны Центрального и Восточного Забайкалья. – В кн.: Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука, с. 22–38.

Пономаренко А.Г. 1961. О систематическом положении *Coptoclava longipoda* Ping. – Палеонтол. журн., № 3, с. 67–72.

Пономаренко А.Г. 1966. Новые жуки семейства Cupedidae (Coleoptera) из мезозойских отложений Забайкалья. – Энтомол. обозр., 45, № 1, с. 138–143.

Пономаренко А.Г. 1969а. Историческое развитие жесткокрылых – архостемат. – Труды ПИН, 125. 239 с.

Пономаренко А.Г. 1973. Мезозойские жуки-вертячки (Gyrinidae, Coleoptera). – Палеонтол. журн., № 4, с. 62–69.

Пономаренко А.Г. 1975. *Coptoclava* (Coleoptera) – своеобразный раннемеловой жук из Восточной Азии. – Ископаемая фауна и флора Монголии. М., Наука, с. 122–139. (Труды Совместной Советско-Монгольск. палеонтол. экспедиции, 2).

Пономаренко А.Г. 1976а. Коридалиды (Megaloptera, Corydalidae) из мела Северной Азии. – Энтомол. обозр. 55, № 2, с. 425–433.

Пономаренко А.Г. 1976б. Новое насекомое из мела Забайкалья – возможный паразит летающих ящеров. – Палеонтол. журн. № 3, с. 102–106.

Пономаренко А.Г. 1977. Подотряд Adephaga. Инфраотряд Staphyliniformia. – В кн.: Мезозойские жесткокрылые. М.: Наука, с. 17–19. (Труды ПИН, 161).

Пономаренко А.Г., Попов Ю.А. 1976. Местонахождения остатков вымерших насекомых на территории Монгольской Народной Республики. – В кн.: Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, с. 137–146. (Труды Совместной Советско-Монгольск. палеонтол. экспедиции, 3).

Пономаренко А.Г., Расницын А.П. 1974. Новые мезозойские и кайнозойские Protomecoptera. – Палеонтол. журн., № 4, с. 59 – 73.

Пономаренко Н.Г. 1975. Семейство Dryinidae. – В кн.: А.П. Расницын. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука. с. 104–105. (Труды ПИН, 147).

Попов Ю.А. 1964. Новое подсемейство водных клопов (Heteroptera) из мезозоя Забайкалья. – Палеонтол. журн., № 2, с. 63–71.

Попов Ю.А. 1966. Новые мезозойские гребляки (Heteroptera, Corixidae) из Забайкалья. – Палеонтол. журн., № 4, с. 97–101.

Попов Ю.А. 1968. Настоящие полужесткокрылые юрской фауны Каратау (Heteroptera). – кн.: Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, с. 99–113.

Попов Ю.А. 1971. Историческое развитие полужесткокрылых инфраотряда Nepomorpha (Heteroptera). – Труды ПИН, 129. 230 с.

Попова Ж.П., Брызгалова Е.Г. 1969. Палинологическая характеристика апт-альбских отложений Зее-Буреинской впадины. – В кн.: Геология и нефтегазоносность юга Восточной Сибири. М.: Недра, с. 118–119.

Пояркова А.И. 1939. К изучению ископаемых флор Буреинского и Амурского Цагаяна. – Юбилейный сборник, посвященный академику В.Л. Комарову. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 93–98.

Принада В.Д. 1950. Мезозойская флора Забайкалья и ее стратиграфическое распределение. – В кн.: Материалы по геологии и полезным ископаемым Сибири, 22. Иркутск, с. 1–30.

Принада В.Д. 1962. Мезозойская флора Восточной Сибири и Забайкалья. М.: Гоогеолтехиздат. 368 с.

Притыкина Л.Н. 1977. Новые стрекозы из нижнемеловых отложений Забайкалья и Монголии. – В кн.: Фауна, флора и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, с. 81–96. (Труды Совместной Советско-Монгольской палеонтол. экспедиции, 4).

Разумовский С.М. 1969. О границах ареалов и флористических линиях. – Бюл. Главн. Бот. сада АН СССР, 72, с. 20–28.

Разумовский С.М. 1971. О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор. – Бюл. Главн. Бот. сада АН СССР, 82, 43–51.

Разумовский С.М., Лабунцова М.А. 1969. Географическое распространение. – В кн.: Тропические и субтропические растения. Фонды Главн. Бот. сада АН СССР (Marattiaceae–Marantaceae). М.: Наука, с. 14–21.

Раммельмейер Е.С. 1935. Фауна моллюсков с р. Витима. – Изв. АН СССР, Отд. матем. и естеств. наук, №3, с. 352–358.

Расницын А.П. 1965. К познанию биологии, системы и филогенеза пилильщиков подсемейства Xyelidae (Hym., Xyelidae). – Polsk. Pismo Entomol., 35, N 2, с. 483–519.

Расницын А.П. 1966. Новые Xyelidae (Hymenoptera) из мезозойских отложений Азии. – Палеонтол. журн., № 4, с. 69–85.

Расницын А.П. 1968. Новые мезозойские пилильщики. – Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, с. 190–236.

Расницын А.П. 1969. Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. – Труды ПИН, 123. 184 с.

Расницын А.П. 1972. О несводимости макроэволюционных процессов к микроэволюции. – В кн.: Философские проблемы эволюционной теории (материалы к симпозиуму), 2. М.: Наука, с. 171–178.

Расницын А.П. 1975. Высшие перепончатокрылые мезозоя. – Труды ПИН, 147, 132 с.

Расницын А.П. 1977. Новые перепончатокрылые из юры и мела Азии. – Палеонтол. журн., № 3, с. 98–108.

Региональная стратиграфия Китая. 1960. 1. М.: ИЛ.

Ремм Х.Я. 1976. Верхнемеловые мокрецы (Diptera, Ceratopogonidae) иско-

паемых смол Хатангской впадины (Восточный Таймыр). – Палеонтол. журн., № 3, с. 107–116.

Ренгартен В.П. 1959. Стратиграфия меловых отложений Малого Кавказа. – В кн.: Региональная стратиграфия СССР, 6. М.: Изд-во АН СССР. 540 с.

Ричардс П.У. 1961. Тропический дождевой лес. М.: ИЛ. 447 с.

Родендорф Б.Б. 1962. Отряд Diptera. Двукрылые. – В кн.: Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые. М.: Госгеолтехиздат, с. 307–344.

Родендорф Б.Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых. – Труды ПИН, 10. 311 с.

Родендорф Б.Б. 1970. Значение насекомых в историческом развитии наземных позвоночных. – Палеонтол. журн., № 1, с. 10–18.

Родендорф Б.Б., Жерихин В.В. 1974. Палеонтология и охрана природы. – Природа, № 5, с. 82–91.

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. 1965. Динамика органического вещества и круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука. 251 с.

Рождественский А.К. 1952. Открытие игуанодона в Монголии. – Докл. АН СССР, 84, № 6, с. 1243–1246.

Рождественский А.К. 1957. О местонахождениях верхнемеловых динозавров на р.Амур. – Vertebr. Palasiatica, № 1, с. 58–66.

Рождественский А.К. 1960. Местонахождение нижнемеловых динозавров в Кузбассе. – Палеонтол. журн., № 2, с. 165.

Рождественский А.К. 1973. Изучение меловых рептилий в России. – Палеонтол. журн., № 2, с. 90–99.

Ростовцев Н.Н., Алескерова З.Т., Евганов Э.А., Ли П.Ф., Осыко Т.Н., Толстихина М.А. 1957. Стратиграфия мезозойских и третичных отложений Западно-Сибирской низменности. – Труды Межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Сибири (1956): Доклады по стратигр. мезозойских и кайнозойских отложений. Л.: Гостоптехиздат, с. 113–129.

Рябинин А.Н. 1930. *Mandschurosaurus amurensis*, меловой динозавр с р.Амура. – Моногр. Русск. палеонтол. об-ва, № 2, с. 1–26.

Савицкий В.О., Маргулис Л.С., Юревич Э.А. 1970. О пограничных слоях мела и палеогена Углегорско-Лесогорского района на Сахалине. – В кн.: Минерально-сырьевые ресурсы Сахалинской области. Южно-Сахалинск, с. 50–58.

Савкевич С.С., Попкова Т.Н. 1973. Новые данные о "янтаре" правобережья рек Хеты и Хатанги. – Докл. АН СССР, 208, № 2. с. 427–429.

Савченко А.И., Якушина А.А. 1967. Стратиграфия континентального мезозоя Приморья и Дальнего Востока. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, с. 16–22.

Сазонова И.Г. 1958. Нижнемеловые отложения центральных областей Русской платформы. – В кн.: Мезозойские и третичные отложения центральных областей Русской платформы. М.: Гостоптехиздат, с. 27–39.

Сакс В.Н., Грамберг И.С., Ронкина З.З., Аплонова Э.Н. 1959. Мезозойские отложения Хатангской впадины. – Труды НИИГА, вып. 99. 225 с.

Сакс В.Н., Ронкина З.З. 1957. Юрские и меловые отложения Усть-Енисейской впадины. – Труды НИИГА, вып. 90. 232 с.

Салун С.А., Плахотник В.Г. 1960. О границе меловой и палеогеновой систем в Сихотэ-Алине. – Доклады советских геологов (Междунар. геол. конгресс, 21 сессия, 1960). М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 191–201.

Самсонов С.К. 1964. Новые данные о верхнемеловой флоре Каратау. – В кн.: Биостратиграфия и палеогеография мезокайнозоя нефтегазоносных областей Юго-Востока СССР. М.: Наука, с. 31–35.

Самсонов С.К. 1966. Новые данные по верхнемеловой флоре северо-востока Средней Азии. М.: Наука. 100 с.

Самылина В.А. 1962. О меловой флоре Аркагалинского угленосного бассейна. – Докл. АН СССР, 147, № 5, с. 1157–1159.

Самылина В.А. 1963а. Мезозойская флора нижнего течения р.Алдана. – Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер. 7. Палеоботаника, 4, с. 57–139.

Самылина В.А. 1963б. О меловой флоре Облучья (Малый Хинган). – Бот. журн., 48, с. 726–729.

Самылина В.А. 1974. Раннемеловые флоры Северо-Востока СССР. К проблеме становления флор кайнофита. – В кн.: Комаровские чтения, 27 (1972). Л.: Наука, с. 1–55.

Свешникова Н.Н., Буданцев Л.Ю. 1969. Ископаемые флоры Арктики. I. Палеозойские и мезозойские флоры Западного Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и острова Новая Сибирь. Л.: Наука, 128 с.

Свичинская А.А. 1954. *Lycoptera fragilis* из нижнемеловых отложений Монголии. – Труды ПИН, 48, с. 195–198.

Седова М.А. 1964. Неокомские спорово-пыльцевые комплексы Витимского плоскогорья и Забайкалья. – В кн.: Атлас нижнемеловых спорово-пыльцевых

комплексов некоторых районов СССР. Л.: Недра, с. 116–124, (Труды ВСЕГЕИ, Нов. сер., 124).

Седова М.А., Сиротенко А.А. 1967. Палинологические комплексы континентальных юрских и нижнемеловых отложений Забайкалья и их значение для стратиграфии. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, с. 119–125.

Синица С.М. 1969а. К биостратиграфии верхнего мезозоя Забайкалья. – Изв. Забайк. фил. Геогр. об-ва СССР, 5, № 1, с. 3–10.

Синица С.М. 1969б. Биостратиграфия верхнего мезозоя Забайкалья по остракодам. – Изв. Забайк. фил. Геогр. об-ва СССР, 5, № 2, с. 34–49.

Синицын В.М. 1961. История аридной области Центральной Азии в мезокайнозое. – Доклады на Ежегодных чтениях памяти В.А. Обручева (1956–1960). М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 121–145.

Синиченкова Н.Д. 1975. Личинки поденок семейства Hexagenitidae (Insecta, Ephemeroptera). – Палеонтол. журн., № 1, с. 82–86.

Синиченкова Н.Д. 1976. Новые раннемеловые поденки из Восточного Забайкалья (Insecta, Ephemeroptera). – Палеонтол. журн., № 2, с. 85–93.

Скобло В.М. 1964. Меловая система. – В кн.: Геология СССР, т.35. Бурятская АССР, ч. 1. Геол. описание. М.: Недра, с. 237–256.

Скобло В.М. 1967. Биостратиграфия и остракоды мезозойских отложений Западного Забайкалья: Автореф. канд.дис. Новосибирск; Улан-Удэ. 24 с.

Сребродольская И.Н. 1973. О возрасте мезозойских отложений Чикойской депрессии (Забайкалье) по палеоботаническим данным. – Докл. АН СССР, 213, № 4, с. 911–913.

Станкевич Е.С., Сочава А.В. 1974. Остракоды сенона Монголии. – В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя МНР. М.: Наука. (Труды Совместной Советско-Монгольск. палеонтол. экспедиции, 1).

Сукачева И.Д. 1968. Новые мезозойские ручейники Забайкалья. – Палеонтол. журн., № 2, с. 59–75.

Суханов В.Б., Нармандах П. 1974. Новая раннемеловая черепаха из континентальных отложений Северной Гоби. – В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, с. 192–220. (Труды Совместной Советско-Монгольской палеонтол. экспедиции, 1).

Сьюоро А.Ч. 1936. Века и растения. Обзор растительности прошлых геологических периодов. М.; Л.: ИЛ. 68 с.

1/212 969

Тазихин Н.Н., Колесников Ч.М. 1967. Континентальные отложения юры и мела юга Сибирской платформы и Забайкалья. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. М.; Л.: Наука, с. 30–40.

Тесленко Ю.В. 1974. Растительные остатки из верхних горизонтов шадоронской серии в Восточном Забайкалье и их стратиграфическое значение. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 136, с. 134–142.

Трофимов Б.А. 1972. Млекопитающие из нижнего мела Монголии. – Сессия, посвящ. 100-летию со дня рожд. акад. А.А. Борисяка. М.: Наука, с. 65–67.

Трусова Е.К. 1971. О первой находке в мезозое представителей отряда Anostraca (Crustacea). – Палеонт. журн., № 4, с. 68–73.

Турищев И.Е. 1956. К вопросу об условиях накопления осадков мела в юго-восточной части Монголии. – Геол. сб. ВНИГРИ, № 2, с. 45–49.

Федотов В.В. 1973. Новые данные по райчихинской флоре Зее-Буреинской равнины. – Докл. АН СССР, 212, № 1, с.177–179.

Федотов В.В. 1974. Палеофлористические комплексы и стратиграфия Райчихинского буроугольного месторождения. – В кн.: Вопросы биостратиграфии советского Дальнего Востока, с. 64–68.

Фрадкина А.Ф. 1967. Спорово-пыльцевые комплексы мезозоя Западной Якутии (Вилюйская синеклиза и Приверхоянский прогиб). Л.: Недра. 124 с.

Халилов А.Г. 1959. Нижнемеловые белемниты Малого Кавказа (азерб. часть). – Изв. АН АзССР. Сер. геол.-геогр., №1, с. 146–153.

Хахлов В.А. 1930. Остатки третичной флоры с разъезда Антибес Томск. жел. дороги. – Изв. Зап.-Сиб. отд. Геол. комта, 10, вып. 2, с. 85–99.

Хлонова А.Ф. 1960. Видовой состав пыльцы и спор в отложениях верхнего мела Чулымо-Енисейской впадины. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, № 3, 104 с.

Хлонова А.Ф. 1961. Споры и пыльца верхней половины верхнего мела восточной части Западно-Сибирской низменности. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, № 7. 138 с.

Хлонова А.Ф. 1969. Спорово-пыльцевая характеристика меловых отложений Зее-Буреинской впадины. – В кн.: Спорово-пыльцевые комплексы мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, с. 5–66. (Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, № 91).

Хлонова А.Ф. 1970а. Выделение верхних горизонтов меловых отложений в Бу-

реинской впадине по палинологическим данным. – Геол. и геофизика, № 10, с. 122–126.

Хлонова А.Ф. 1970б. Особенности развития позднемеловой флоры на территории Западно-Сибирской низменности. – В кн.: Биостратиграфические и палеобиофациальные исследования и их практическое значение. (Труды X и XI сессий ВПО, с. 12–16).

Хлонова А.Ф. 1974. Палинология меловых отложений Сибири и Дальнего Востока. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 96, с. 1–166.

Хосбаяр П. 1973. Новые данные о верхнеюрских и нижнемеловых отложениях Западной Монголии – Докл. АН СССР, 208, № 6, с. 1426–1428.

Хук Ю-цун. 1965. Новая ископаемая стрекоза *Sinaeschnidia* Hong, gen. nov. (Odonata, Insecta). – Acta Entom. Sinica, 14, N 2, p. 171–176.

Цеховский Ю.Г. 1974. Следы жизнедеятельности животных и растительных организмов в ископаемых почвах позднемеловой – палеоценовой саванны Казахстана. – В кн.: Тафономия, ее экологические основы. Следы жизни и их интерпретация: Тезисы докл. XX сессии ВПО, с. 46–47.

Чеджемов Г.Х., Бибиков Б.И. 1971. Об абсолютном возрасте глауконитовых янтареносных отложений Пальмникенского месторождения. – Геол. сб. Львов. геол. об-ва при Львов. гос. ун-те, № 13, с. 187–189.

Черепнин В.К. 1940. Новые данные о возрасте антибесской ископаемой флоры покрытосеменных растений. – Труды научн. конф. по изучению и освоению производительных сил Сибири. 2. Томск, с. 431–442.

Чернова О.А. 1961. О систематическом положении и геологическом возрасте поденок рода *Ephemeropsis* Eichw. (Insecta, Ephemeroptera). – Энтомол. обозр., 40, № 4, с. 358–369.

Чернова О.А. 1970. О системе отряда поденок (Ephemeroptera), ископаемых и современных. – Энтомол. обозр., 49, № 1, с. 124–145.

Чернова О.А. 1971. Поденка из ископаемой смолы меловых отложений Полярной Сибири (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). – Энтомол. обозр., 50, № 3, с. 612–618.

Чернова О.А., Синиченкова Н.Д. 1974. Новые род и вид ископаемых поденок семейства Hexagenitidae (Ephemeroptera) с юга европейской части СССР и их связь с современными поденками. – Энтомол. обозр., 53, № 1, с. 130–136.

Чернышев Б.И. 1930. Estheria из Сибири и Дальнего Востока. – Изв. Главн. геол.-разв. упр., 49, № 9, с. 1111–1127.

Чернышев Б.И. 1940. Мезозойские Branchiopoda из Туркестана и Забайкалья. – Геол. журн. (АН УССР), 7, № 3, с. 5–27.

Шапошников Г.Х. 1964. Подотряд Aphidinea – тли. Определитель насекомых европейской части СССР, 1. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением. М.; Л.: Наука, с. 489–616.

Шаров А.Г. 1957. Первая находка мелового жалоносного перепончатокрылого (Hym., Aculeata). – Докл. АН СССР, 112, № 2, с. 943–944.

Шаров А.Г. 1962. Отряд Othoptera. Прямокрылые. – В кн.: Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, с. 146–157.

Шаров А.Г. 1968. Филогения ортоптероидных насекомых. – Труды ПИН, 118. 216 с.

Шаров А.Г. 1972. О филогенетических связях отряда трипсов (Thysanoptera). – Энтомол. обозр., 51, № 4, с. 854–858.

Шарудо И.И., Москвин В.И., Дзенс-Литовская О.А. 1973. Литология и палеогеография Буреинского прогиба в позднем мезозое. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 191, с. 1–67.

Шафер В. 1956. Основы общей географии растений. М.: ИЛ. 380 с.

Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 493 с.

Шувалов В.Ф. 1970. Стратиграфия континентального мезозоя и мезозойская история геологического развития Центральной Монголии: Автореф. канд. дис. М. 29 с.

Шувалов В.Ф. 1974. О геологическом строении и возрасте местонахождений Хобур и Хурэн-Дух. – В кн.: Фауна и биостратигр. мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука. с. 296–304. (Труды Совместной Советско-Монгольской палеонтол. экспедиции; 1).

Шувалов В.Ф., Сочава А.В., Мартинсон Г.Г., Девяткин Е.В., Зоненшайн Л.П., Нагибина М.С., Гусева В.Ф., Хосбаяр П., Жамъяндамба Л., Бадамгарав Ж. 1975. Стратиграфия мезозойских отложений Монголии. – Труды Совместной Советско-Монгольск. н.-и. геол. экспедиции. вып. 13. 234 с.

Шумилин М.В. 1966. О стратиграфии континентальных верхнемезозойских отложений в Оловской депрессии (Восточное Забайкалье). – Изв. вузов. Геол. и разв., № 6, с. 10–15.

Щербаков В.С. 1967. Геологическое строение и перспективы нефтегазоносности Верхне-Буреинской впадины: Автореф. канд. дис. М. 28 с.

Эгер И. 1910. Остракоды рыбных сланцев забайкальских отложений. – В кн.: Геологические исследования и разведочные работы по линии Сибирской железной дороги, 29, с. 69–82.

комплексов некоторых районов СССР. Л.: Недра, с. 116–124, (Труды ВСЕГЕИ, Нов. сер., 124).

Седова М.А., Сиротенко А.А. 1967. Палинологические комплексы континентальных юрских и нижнемеловых отложений Забайкалья и их значение для стратиграфии. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, с. 119–125.

Синица С.М. 1969а. К биостратиграфии верхнего мезозоя Забайкалья. – Изв. Забайк. фил. Геогр. об-ва СССР, 5, № 1, с. 3–10.

Синица С.М. 1969б. Биостратиграфия верхнего мезозоя Забайкалья по остракодам. – Изв. Забайк. фил. Геогр. об-ва СССР, 5, № 2, с. 34–49.

Синицын В.М. 1961. История аридной области Центральной Азии в мезокайнозое. – Доклады на Ежегодных чтениях памяти В.А. Обручева (1956–1960). М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 121–145.

Синиченкова Н.Д. 1975. Личинки поденок семейства Hexagenitidae (Insecta, Ephemeroptera). – Палеонтол. журн., № 1, с. 82–86.

Синиченкова Н.Д. 1976. Новые раннемеловые поденки из Восточного Забайкалья (Insecta, Ephemeroptera). – Палеонтол. журн., № 2, с. 85–93.

Скобло В.М. 1964. Меловая система. – В кн.: Геология СССР, т.35. Бурятская АССР, ч. 1. Геол. описание. М.: Недра, с. 237–256.

Скобло В.М. 1967. Биостратиграфия и остракоды мезозойских отложений Западного Забайкалья: Автореф. канд. дис. Новосибирск; Улан-Удэ. 24 с.

Сребродольская И.Н. 1973. О возрасте мезозойских отложений Чикойской депрессии (Забайкалье) по палеоботаническим данным. – Докл. АН СССР, 213, № 4, с. 911–913.

Станкевич Е.С., Сочава А.В. 1974. Остракоды сенона Монголии. – В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя МНР. М.: Наука. (Труды Совместной Советско-Монгольск. палеонтол. экспедиции, 1).

Сукачева И.Д. 1968. Новые мезозойские ручейники Забайкалья. – Палеонтол. журн., № 2, с. 59–75.

Суханов В.Б., Нармандах П. 1974. Новая раннемеловая черепаха из континентальных отложений Северной Гоби. – В кн.: Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, с. 192–220. (Труды Совместной Советско-Монгольской палеонтол. экспедиции, 1).

Сююро А.Ч. 1936. Века и растения. Обзор растительности прошлых геологических периодов. М.; Л.: ИЛ. 68 с.

7/212 969

Тазихин Н.Н., Колесников Ч.М. 1967. Континентальные отложения юры и мела юга Сибирской платформы и Забайкалья. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. М.; Л.: Наука, с. 30–40.

Тесленко Ю.В. 1974. Растительные остатки из верхних горизонтов шадоронской серии в Восточном Забайкалье и их стратиграфическое значение. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 136, с. 134–142.

Трофимов Б.А. 1972. Млекопитающие из нижнего мела Монголии. – Сессия, посвящ. 100-летию со дня рожд. акад. А.А. Борисяка. М.: Наука, с. 65–67.

Трусова Е.К. 1971. О первой находке в мезозое представителей отряда Anostraca (Crustacea). – Палеонт. журн., № 4, с. 68–73.

Турищев И.Е. 1956. К вопросу об условиях накопления осадков мела в юго-восточной части Монголии. – Геол. сб. ВНИГРИ, № 2, с. 45–49.

Федотов В.В. 1973. Новые данные по райчихинской флоре Зее-Буреинской равнины. – Докл. АН СССР, 212, № 1, с.177–179.

Федотов В.В. 1974. Палеофлористические комплексы и стратиграфия Райчихинского буроугольного месторождения. – В кн.: Вопросы биостратиграфии советского Дальнего Востока, с. 64–68.

Фрадкина А.Ф. 1967. Спорово-пыльцевые комплексы мезозоя Западной Якутии (Вилюйская синеклиза и Приверхоянский прогиб). Л.: Недра. 124 с.

Халилов А.Г. 1959. Нижнемеловые белемниты Малого Кавказа (азерб. часть). – Изв. АН АзССР. Сер. геол.-геогр., №1, с. 146–153.

Хахлов В.А. 1930. Остатки третичной флоры с разъезда Антибес Томск. жел. дороги. – Изв. Зап.-Сиб. отд. Геол. ком-та, 10, вып. 2, с. 85–99.

Хлонова А.Ф. 1960. Видовой состав пыльцы и спор в отложениях верхнего мела Чулымо-Енисейской впадины. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, № 3, 104 с.

Хлонова А.Ф. 1961. Споры и пыльца верхней половины верхнего мела восточной части Западно-Сибирской низменности. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, № 7. 138 с.

Хлонова А.Ф. 1969. Спорово-пыльцевая характеристика меловых отложений Зее-Буреинской впадины. – В кн.: Спорово-пыльцевые комплексы мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, с. 5–66. (Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, № 91).

Хлонова А.Ф. 1970а. Выделение верхних горизонтов меловых отложений в Бу-

реинской впадине по палинологическим данным. – Геол. и геофизика, № 10, с. 122–126.

Хлонова А.Ф. 1970б. Особенности развития позднемеловой флоры на территории Западно-Сибирской низменности. – В кн.: Биостратиграфические и палеобиофациальные исследования и их практическое значение. (Труды X и XI сессий ВПО, с. 12–16).

Хлонова А.Ф. 1974. Палинология меловых отложений Сибири и Дальнего Востока. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 96, с. 1–166.

Хосбаяр П. 1973. Новые данные о верхнеюрских и нижнемеловых отложениях Западной Монголии – Докл. АН СССР, 208, № 6, с. 1426–1428.

Хун Ю-цун. 1965. Новая ископаемая стрекоза *Sinaeschnidia* Hong, gen. nov. (Odonata, Insecta). – Acta Entom. Sinica, 14, N 2, p. 171–176.

Цеховский Ю.Г. 1974. Следы жизнедеятельности животных и растительных организмов в ископаемых почвах позднемеловой – палеоценовой саванны Казахстана. – В кн.: Тафономия, ее экологические основы. Следы жизни и их интерпретация: Тезисы докл. XX сессии ВПО, с. 46–47.

Чеджемов Г.Х., Бибиков Б.И. 1971. Об абсолютном возрасте глауконитовых янтареносных отложений Пальмникенского месторождения. – Геол. сб. Львов. геол. об-ва при Львов. гос. ун-те, № 13, с. 187–189.

Черепнин В.К. 1940. Новые данные о возрасте антибесской ископаемой флоры покрытосеменных растений. – Труды научн. конф. по изучению и освоению производительных сил Сибири. 2. Томск, с. 431–442.

Чернова О.А. 1961. О систематическом положении и геологическом возрасте поденок рода *Ephemeropsis* Eichw. (Insecta, Ephemeroptera). – Энтомол. обозр., 40, № 4, с. 358–369.

Чернова О.А. 1970. О системе отряда поденок (Ephemeroptera), ископаемых и современных. – Энтомол. обозр., 49, № 1, с. 124–145.

Чернова О.А. 1971. Поденка из ископаемой смолы меловых отложений Полярной Сибири (Ephemeroptera, Leptophlebiidae). – Энтомол. обозр., 50, № 3, с. 612–618.

Чернова О.А., Синиченкова Н.Д. 1974. Новые род и вид ископаемых поденок семейства Hexagenitidae (Ephemeroptera) с юга европейской части СССР и их связь с современными поденками. – Энтомол. обозр., 53, № 1, с. 130–136.

Чернышев Б.И. 1930. Estheria из Сибири и Дальнего Востока. – Изв. Главн. геол.-разв. упр., 49, № 9, с. 1111–1127.

Чернышев Б.И. 1940. Мезозойские Branchiopoda из Туркестана и Забайкалья. – Геол. журн. (АН УССР), 7, № 3, с. 5–27.

Шапошников Г.Х. 1964. Подотряд Aphidinea – тли. Определитель насекомых европейской части СССР, 1. Низшие, древнекрылые, с неполным превращением. М.; Л.: Наука, с. 489–616.

Шаров А.Г. 1957. Первая находка мелового жалоносного перепончатокрылого (Hym., Aculeata). – Докл. АН СССР, 112, № 2, с. 943–944.

Шаров А.Г. 1962. Отряд Othoptera. Прямокрылые. – В кн.: Основы палеонтологии. Трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, с. 146–157.

Шаров А.Г. 1968. Филогения ортоптероидных насекомых. – Труды ПИН, 118. 216 с.

Шаров А.Г. 1972. О филогенетических связях отряда трипсов (Thysanoptera). – Энтомол. обозр., 51, № 4, с. 854–858.

Шарудо И.И., Москвин В.И., Дзенс-Литовская О.А. 1973. Литология и палеогеография Буреинского прогиба в позднем мезозое. – Труды Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 191, с. 1–67.

Шафер В. 1956. Основы общей географии растений. М.: ИЛ. 380 с.

Шмальгаузен И.И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 493 с.

Шувалов В.Ф. 1970. Стратиграфия континентального мезозоя и мезозойская история геологического развития Центральной Монголии: Автореф. канд. дис. М. 29 с.

Шувалов В.Ф. 1974. О геологическом строении и возрасте местонахождений Хобур и Хурэн-Дух. – В кн.: Фауна и биостратигр. мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука. с. 296–304. (Труды Совместной Советско-Монгольской палеонтол. экспедиции; 1).

Шувалов В.Ф., Сочава А.В., Мартинсон Г.Г., Девяткин Е.В., Зоненшайн Л.П., Нагибина М.С., Гусева В.Ф., Хосбаяр П., Жамьяндамба Л., Бадамгарав Ж. 1975. Стратиграфия мезозойских отложений Монголии. – Труды Совместной Советско-Монгольск. н.-и. геол. экспедиции. вып. 13. 234 с.

Шумилин М.В. 1966. О стратиграфии континентальных верхнемезозойских отложений в Оловской депрессии (Восточное Забайкалье). – Изв. вузов. Геол. и разв., № 6, с. 10–15.

Щербаков В.С. 1967. Геологическое строение и перспективы нефтегазоносности Верхне-Буреинской впадины: Автореф. канд. дис. М. 28 с.

Эгер И. 1910. Остракоды рыбных сланцев забайкальских отложений. – В кн.: Геологические исследования и разведочные работы по линии Сибирской железной дороги, 29, с. 69–82.

Яблоков-Хнзорян С.М. 1961а. Представители семейства Helodidae из балтийского янтаря. – Палеонтол. журн., № 1. с. 108–116.

Яблоков-Хнзорян С.М. 1961б. Жесткокрылые семейства Elateridae из балтийского янтаря. – Палеонтол. журн., № 3, с. 83–97.

Яблоков-Хнзорян С.М. 1962. Представители Sternoxia (Coleoptera) из балтийского янтаря. – Палеонтол. журн., № 3, с. 80–90.

Яблоков-Хнзорян С.М. 1972. Экосистемы и эволюция. – Журн. общ. биол., 33, № 6, с. 725–732.

Яковлев В.Н. 1965. Геологическое распространение рода *Lycoptera* и вопрос о границе юры и мела в Восточной Азии. – Изв. АН СССР. Сер. геол., № 8, с. 110–115.

Яковлев В.Н. 1967. Пресноводные рыбы мезозоя и кайнозоя и их стратиграфическое значение. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. М.–Л.: Наука, с. 92–96.

Яковлев В.Н. 1968. Ихтиофауна мезозойских озер Сибири. – В кн.: Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука, с. 189–202.

Ян Чжун-чжэн. 1957. Предварительное рассмотрение Ornithischia из Лайана в провинции Шаньдун. – Бюл. МОИП. Отд. геол., 32, с. 155–160.

Abel K. 1935. Vorzeitliche Lebensspuren. Jena: Gustav Fischer Verl., S. 1–644.

Alexander C.P. 1913. Crane-flies of the Baltic amber. – Bernstein- Forsch., 2, p. 1–135.

Allen P. 1955. Age of the Wealden in North-Western Europe. – Geol. Mag., 92, N 4.

Ander K. 1942. Die Insektenfauna des baltischen Bernstein nebst damit verknupften zoogeographischen Problemen. – Lunds univ. årsskr., Avd. 2, 38, N 4, S. 1–82.

Anderson F.W. 1939. Wealden and Purbeck Ostracoda. – Ann. and Mag. Natur. Hist., 11, N 3, p. 291.

Armbruster L. 1939. Eine Miocäne insektenfauna (mit meinem Präparierverfahren). – Verh. 7. int. Kongr. Entomol. (Berlin), 2, S. 1365 – 1371.

Artzner D.G. 1973. Faunal assemblage from a volcanic ash bed in the Fox Hills Formation (Upper Cretaceous), North Dakota. – Compass Sigma Gamma Epsilon, 50, N 2, p. 18–22.

Atkins M.D. 1963. The Cupedidae of the World. – Canad. Entomol., 95, p. 140–162.

Attims Y. 1969. Bois du Crétacé inférieur. Étude d'un bois du Crétacé inférieur de Tarfaya: *Protophyllocladoxylon aff. libanoticum* (Edwards) Kraeusel. – Bois fossiles du Mesozoique du Maroc. – Notes et mém. Serv. géol. Maroc, 210, p. 51–57.

Axelrod D.L. 1952. A theory of angiosperm evolution. – Evolution, 4, p. 29–60.

Axelrod D.L. 1959. Poleward migration of early angiosperm floras. – Science, p. 130, 203–207.

Axelrod D.L. 1960. The evolution of flowering plants. – In: Evolution after Darwin/Ed. I. S.Tax. Chicago, p. 227–304.

Axelrod D.L. 1961. How old are the angiosperms? – Amer. J. Sci., 259, p. 447–459.

Axelrod D.L. 1972. Edaphic aridity as a factor in angiosperm evolution. – Amer. Natur., 106, N 949, p. 311–320.

Bachofen-Echt A. 1942. Über die Myriapoden des Bernstein. – Palaeobiologica, 7, S. 394–403.

Bachofen-Echt A. 1944. Einschlusse von Federn und Haaren im Bernstein. – Palaeobiologica, 8, S. 113–119.

Bachofen-Echt A. 1949. Der Bernstein und seine Einschlüsse. Wien: Springer-Verl., S. 1–204.

Bagnall R.S. 1923. Fossil Thysanoptera. 1. – Entomol. Mon. Mag., 59, p. 35–38.

Bagnall R.S. 1924. Fossil Thysanoptera. 2–3. – Entomol. Mon. Mag., 60, p. 130–133, p. 251–252.

Bagnall R.S. 1926. Fossil Thysanoptera. 4. – Entomol. Mon. Mag., 62, p. 16–17.

Balazuc J., Descarpentries A. 1964. Sur *Lampra gautieri* Bruyant et quelques autres Buprestidae fossiles des schistes de Menat (Puy-de-Dome) (Col.). – Bull. Soc. entomol. France, N 1-2, p. 47–56.

Bardack D., Radovcić J. 1973. Preliminarni izvjestaj o fosilnim ribama iz krede Jadrankogo pojasa. – Geol. vjesn. (1972), 26, S. 273–278.

Batten D.J. 1973a. Use of palynologic assemblage-types in Wealden correlation. – Palaeontology, 16, N 1, p. 1–40.

Batten D.J. 1973b. Palynology of Early Cretaceous soil beds and associated strata. – Palaeontology, 16, N 2, p. 399–424.

Bayer T. 1914. Fytopalaeontologicke prispevky ku poznání českých křídových vrstev perucких. – Arch. prirodovedný výzk. Čech., 25, S. 1–66.

Bayer T. 1920. Phytopalaeontologische Beiträge zur Kenntnis der Perucer Kreideschichten in Böhmen. – Arch. naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmen, 15, N 5.

Beardsley J.W. 1969. A new fossil scale insect (Homoptera: Coccoidea) from Canadian amber. – Psyche, 76, p. 270–279.

Beier M. 1937. Pseudoscorpione aus dem baltischem Bernstein. – Festschr. Prof. E. Strand, 2, S. 302–316.

Bell R.T. 1967. Coxal cavities and the classification of the Adephaga (Coleoptera). – Ann. Entomol. Soc. Amer., 60, N 1, p. 101–107.

Bell W.A. 1956. Lower Cretaceous floras of Western Canada. – Mem. Geol. Surv. Canada, 285, p. 1–331.

Bequaert J.C., Carpenter F.M. 1941. The antiquity of social insects. – Psyche, 48, p. 50–55.

Berale G. 1973a. Présence du genre *Frenelopsis* Schenk dans les calcaires lithographiques de Montsech, province de Lerida (Espagne). – C.R. Acad. sci. D, 277, N 15, p. 1439–1440.

Berale G. 1973b. Contribution à la connaissance de la flore des calcaires lithographiques de la province de Lerida (Espagne): *Frenelopsis rubiesensis* n.sp. – Rev. Palaeobot. and Palynol., 16, N 4, p. 271–287.

Berkey C., Morris F. 1927. Geology of Mongolia. The natural history of Central Asia, 2. N.Y., p. 1–475.

Berry E.W. 1905a. The flora of the Cliffwood clays. – Ann. Rept N.J. Geol. Surv., p. 135–172.

Berry E.W. 1905b. Additions to the fossil flora from Cliffwood, N.J. – Bull. Torrey Bot. Club, 32, p. 43–48.

Berry E.W. 1909. Contributions to the Mesozoic flora of the Atlantic Coastal Plains. 3. New Jersey. – Bull. Torrey Bot. Club, 36, p. 248–264.

Berry E.W. 1910. Contributions to the Mesozoic flora of the Atlantic Coastal Plains. 4. Maryland. – Bull. Torrey Bot. Club, 37, p. 19–29.

Berry E.W. 1911. Contributions to the Mesozoic flora of the Atlantic Coastal Plains. 7. – Bull. Torrey Bot. Club, 38, p. 399–424.

Berry E.W. 1916a. The Upper Cretaceous deposits of Maryland. – Maryland Geol. Surv. Bull., p. 737–901.

Berry E.W. 1916b. The Lower Eocene floras of southeastern North America. – Geol. Surv. Prof. Pap., 91, p. 1–481.

Berry E.W. 1924. The Middle and Upper Eocene floras of southeastern North America. – Geol. Surv. Prof. Pap., 92, p. 1–206.

Berry E.W. 1927. A new type of caddis case from the Lower Eocene of Tennessee. – Proc. U.S. Nat. Mus., 71, art. 14, N 2686, p. 1–4.

Berry E.W. 1930a. A flora of Green River in the Wind River Basin of Wyoming. – Geol. Surv. Prof. Pap., 165, p. 55–81.

Berry E.W. 1930b. Revision of the Lower Eocene Wilcox flora of the southeastern States with descriptions of new species chiefly from Tennessee and Kentucky. – Geol. Surv. Prof. Pap., 156, p. 1–144.

Beurlen K. 1937. Crustaceenreste aus der Geiseltalbraunkohle. – Nova acta leopold., n. F., 5, N 31, p. 361–368.

Binfield W.R., Binfield H. 1854. On the occurence of fossil insects in the Wealden strata of the Sussex coast. – Quart. J. Geol. Soc. London, 10, p. 171–176.

Bishop G.A. 1972. Moults of *Dakoticancer overanus*, an Upper Cretaceous crab from the Pierre shale of South Dakota. – Palaeontology, 15, N 4, p. 631–636.

Bishop G.A. 1973. *Homolopsis dawsonensis*, a new crab (Crustacea, Decapoda) from the Pierre shale (Upper Cretaceous, Maastrichtian) of Cedar Creek anticline, eastern Montana. – J. Paleontol., 47, N 1, p. 19–20.

Blair K.G. 1943. Scolytidae (Col.) from the Wealden formation. – Entomol. Mon. Mag., 79, p. 59–60.

Blais R.A. 1959. L'origine des minérales crétacés du gisement de fer de Redmond, Labrador. – Natur. canad., 86, N 12, p. 265–299.

Borkar V.D. 1973. Fossil fishes from the Intertrappean beds of Surendranagar district, Saurashtra. – Proc. Indian Acad. Sci., B78, N 4, p. 181–193.

Bradley W.H. 1924. Fossil caddis fly cases from the Green River Formation of Wyoming. – Amer. J. Sci., 7, p. 310–312.

Bradley W.H. 1926a. A contribution to the origin of the Green River Formation and its oil shale. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 9, p. 246–262.

Bradley W.H. 1926b. Shore phases of the Green River Formation in northern Sweetwater County, Wyoming. – Geol. Surv. Prof. Pap., 140-D, p. 121–131.

Bradley W.H. 1929a. Algae reefs and oolites of the Green River Formation. – Geol. Surv. Prof. Pap., 154-G, p. 203–223.

Bradley W.H. 1929b. The occurence and origin of analcite and meerschaum beds in the Green River Formation of Utah, Colorado and Wyoming. – Geol. Surv. Prof. Pap., 158-A, p. 1–7.

Bradley W.H. 1929c. The varves and climate of the Green River epoch. – Geol. Surv. Prof. Pap., 158-E, p. 87–110.

Bradley W.H. 1929d. Fresh-water algae from the Green River Formation of Colorado. – Bull. Torrey Bot. Club, 56, p. 421–428.

Bradley W.H. 1931. Origin and microfossils of the oil shale of the Green River Formation of Colorado and Utah. – Geol. Surv. Prof. Pap., 168, p. 1–58.

Bradley W.H. 1948. Limnology and the Eocene lakes of the Rocky Mountains region. – Bull. Geol. Soc. Amer., 59, N 7, p. 635–648.

Bradley W.H. 1959. Revision of stratigraphic nomenclature of Green River Formation of Wyoming. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 43, N 5, p. 1072–1075.

Bradley W.H. 1964. Geology of Green River Formation and associated Eocene rocks in southwestern Wyoming and adjacent parts of Colorado and Utah. – Geol. Surv. Prof. Pap., 496-A, p. 1–86.

Bradley W.H. 1966. Tropical lakes, copropel and oil shale. – Bull. Geol. Soc. Amer., 77, N 12, p. 1333–1338.

Bradley W.H. 1967. Two aquatic fungi (Chytridiales) of Eocene age from the Green River Formation of Wyoming. – Amer. J. Bot., 54, p. 577–582.

Яблоков-Хнзорян С.М. 1961а. Представители семейства Helodidae из балтийского янтаря. – Палеонтол. журн., № 1. с. 108–116.

Яблоков-Хнзорян С.М. 1961б. Жесткокрылые семейства Elateridae из балтийского янтаря. – Палеонтол. журн., № 3, с. 83–97.

Яблоков-Хнзорян С.М. 1962. Представители Stemoxia (Coleoptera) из балтийского янтаря. – Палеонтол. журн., № 3, с. 80–90.

Яблоков-Хнзорян С.М. 1972. Экосистемы и эволюция. – Журн. общ. биол., 33, № 6, с. 725–732.

Яковлев В.Н. 1965. Геологическое распространение рода *Lycoptera* и вопрос о границе юры и мела в Восточной Азии. – Изв. АН СССР. Сер. геол., № 8, с. 110–115.

Яковлев В.Н. 1967. Пресноводные рыбы мезозоя и кайнозоя и их стратиграфическое значение. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. М.–Л.: Наука, с. 92–96.

Яковлев В.Н. 1968. Ихтиофауна мезозойских озер Сибири. – В кн.: Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука, с. 189–202.

Ян Чжун-чжэн. 1957. Предварительное рассмотрение Ornithischia из Лайана в провинции Шаньдун. – Бюл. МОИП. Отд. геол., 32, с. 155–160.

Abel K. 1935. Vorzeitliche Lebensspuren. Jena: Gustav Fischer Verl., S. 1–644.

Alexander C.P. 1913. Crane-flies of the Baltic amber. – Bernstein- Forsch., 2, p. 1–135.

Allen P. 1955. Age of the Wealden in North-Western Europe. – Geol. Mag., 92, N 4.

Ander K. 1942. Die Insektenfauna des baltischen Bernstein nebst damit verknupften zoogeographischen Problemen. – Lunds univ. årsskr., Avd. 2, 38, N 4, S. 1–82.

Anderson F.W. 1939. Wealden and Purbeck Ostracoda. – Ann. and Mag. Natur. Hist., 11, N 3, p. 291.

Armbruster L. 1939. Eine Miocäne insektenfauna (mit meinem Präparierverfahren). – Verh. 7. int. Kongr. Entomol. (Berlin), 2, S. 1365 – 1371.

Artzner D.G. 1973. Faunal assemblage from a volcanic ash bed in the Fox Hills Formation (Upper Cretaceous), North Dakota. – Compass Sigma Gamma Epsilon, 50, N 2, p. 18–22.

Atkins M.D. 1963. The Cupedidae of the World. – Canad. Entomol., 95, p. 140–162.

Attims Y. 1969. Bois du Crétacé inférieur. Étude d'un bois du Crétacé inférieur de Tarfaya: *Protophyllocladoxylon aff. libanoticum* (Edwards) Kraeusel. – Bois fossiles du Mesozoique du Maroc. – Notes et mém. Serv. géol. Maroc, 210, p. 51–57.

Axelrod D.L. 1952. A theory of angiosperm evolution. – Evolution, 4, p. 29–60.

Axelrod D.L. 1959. Poleward migration of early angiosperm floras. – Science, p. 130, 203–207.

Axelrod D.L. 1960. The evolution of flowering plants. – In: Evolution after Darwin/Ed. I. S.Tax. Chicago, p. 227–304.

Axelrod D.L. 1961. How old are the angiosperms? – Amer. J. Sci., 259, p. 447–459.

Axelrod D.L. 1972. Edaphic aridity as a factor in angiosperm evolution. – Amer. Natur., 106, N 949, p. 311–320.

Bachofen-Echt A. 1942. Über die Myriapoden des Bernstein. – Palaeobiologica, 7, S. 394–403.

Bachofen-Echt A. 1944. Einschlüsse von Federn und Haaren im Bernstein. – Palaeobiologica, 8, S. 113–119.

Bachofen-Echt A. 1949. Der Bernstein und seine Einschlüsse. Wien: Springer-Verl., S. 1–204.

Bagnall R.S. 1923. Fossil Thysanoptera. 1. – Entomol. Mon. Mag., 59, p. 35–38.

Bagnall R.S. 1924. Fossil Thysanoptera. 2–3. – Entomol. Mon. Mag., 60, p. 130–133, p. 251–252.

Bagnall R.S. 1926. Fossil Thysanoptera. 4. – Entomol. Mon. Mag., 62, p. 16–17.

Balazuc J., Descarpentries A. 1964. Sur *Lampra gautieri* Bruyant et quelques autres Buprestidae fossiles des schistes de Menat (Puy-de-Dome) (Col.). – Bull. Soc. entomol. France, N 1-2, p. 47–56.

Bardack D., Radovcić J. 1973. Preliminarni izvjestaj o fosilnim ribama iz krede Jadrankogo pojasa. – Geol. vjesn. (1972), 26, S. 273–278.

Batten D.J. 1973a. Use of palynologic assemblage-types in Wealden correlation. – Palaeontology, 16, N 1, p. 1–40.

Batten D.J. 1973b. Palynology of Early Cretaceous soil beds and associated strata. – Palaeontology, 16, N 2, p. 399–424.

Bayer T. 1914. Fytopalaeontologicke prispevky ku poznání českých křídových vrstev peručkých. – Arch. prirodovedný výzk. Čech., 25, S. 1–66.

Bayer T. 1920. Phytopalaeontologische Beiträge zur Kenntnis der Perucer Kreideschichten in Böhmen. – Arch. naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmen, 15, N 5.

Beardsley J.W. 1969. A new fossil scale insect (Homoptera: Coccoidea) from Canadian amber. – Psyche, 76, p. 270–279.

Beier M. 1937. Pseudoscorpione aus dem baltischem Bernstein. – Festschr. Prof. E. Strand, 2, S. 302–316.

Bell R.T. 1967. Coxal cavities and the classification of the Adephaga (Coleoptera). – Ann. Entomol. Soc. Amer., 60, N 1, p. 101-107.

Bell W.A. 1956. Lower Cretaceous floras of Western Canada. – Mem. Geol. Surv. Canada, 285, p. 1–331.

Bequaert J.C., Carpenter F.M. 1941. The antiquity of social insects. – Psyche, 48, p. 50–55.

Berale G. 1973a. Présence du genre *Frenelopsis* Schenk dans les calcaires lithographiques de Montsech, province de Lerida (Espagne). – C.R. Acad. sci. D, 277, N 15, p. 1439–1440.

Berale G. 1973b. Contribution à la connaissance de la flore des calcaires lithographiques de la province de Lerida (Espagne): *Frenelopsis rubiesensis* n.sp. – Rev. Palaeobot. and Palynol., 16, N 4, p. 271–287.

Berkey C., Morris F. 1927. Geology of Mongolia. The natural history of Central Asia, 2. N.Y., p. 1–475.

Berry E.W. 1905a. The flora of the Cliffwood clays. – Ann. Rept N.J. Geol. Surv., p. 135–172.

Berry E.W. 1905b. Additions to the fossil flora from Cliffwood, N.J. – Bull. Torrey Bot. Club, 32, p. 43–48.

Berry E.W. 1909. Contributions to the Mesozoic flora of the Atlantic Coastal Plains. 3. New Jersey. – Bull. Torrey Bot. Club, 36, p. 248–264.

Berry E.W. 1910. Contributions to the Mesozoic flora of the Atlantic Coastal Plains. 4. Maryland. – Bull. Torrey Bot. Club, 37, p. 19–29.

Berry E.W. 1911. Contributions to the Mesozoic flora of the Atlantic Coastal Plains. 7. – Bull. Torrey Bot. Club, 38, p. 399–424.

Berry E.W. 1916a. The Upper Cretaceous deposits of Maryland. – Maryland Geol. Surv. Bull., p. 737–901.

Berry E.W. 1916b. The Lower Eocene floras of southeastern North America. – Geol. Surv. Prof. Pap., 91, p. 1–481.

Berry E.W. 1924. The Middle and Upper Eocene floras of southeastern North America. – Geol. Surv. Prof. Pap., 92, p. 1–206.

Berry E.W. 1927. A new type of caddis case from the Lower Eocene of Tennessee. – Proc. U.S. Nat. Mus., 71, art. 14, N 2686, p. 1–4.

Berry E.W. 1930a. A flora of Green River in the Wind River Basin of Wyoming. – Geol. Surv. Prof. Pap., 165, p. 55–81.

Berry E.W. 1930b. Revision of the Lower Eocene Wilcox flora of the southeastern States with descriptions of new species chiefly from Tennessee and Kentucky. – Geol. Surv. Prof. Pap., 156, p. 1–144.

Beurlen K. 1937. Crustaceenreste aus der Geiseltalbraunkohle. – Nova acta leopold., n. F., 5, N 31, p. 361–368.

Binfield W.R., Binfield H. 1854. On the occurence of fossil insects in the Wealden strata of the Sussex coast. – Quart. J. Geol. Soc. London, 10, p. 171–176.

Bishop G.A. 1972. Moults of *Dakoticancer overanus*, an Upper Cretaceous crab from the Pierre shale of South Dakota. – Palaeontology, 15, N 4, p. 631–636.

Bishop G.A. 1973. *Homolopsis dawsonensis*, a new crab (Crustacea, Decapoda) from the Pierre shale (Upper Cretaceous, Maastrichtian) of Cedar Creek anticline, eastern Montana. – J. Paleontol., 47, N 1, p. 19–20.

Blair K.G. 1943. Scolytidae (Col.) from the Wealden formation. – Entomol. Mon. Mag., 79, p. 59–60.

Blais R.A. 1959. L'origine des minérales crétacés du gisement de fer de Redmond, Labrador. – Natur. canad., 86, N 12, p. 265–299.

Borkar V.D. 1973. Fossil fishes from the Intertrappean beds of Surendranagar district, Saurashtra. – Proc. Indian Acad. Sci., B78, N 4, p. 181–193.

Bradley W.H. 1924. Fossil caddis fly cases from the Green River Formation of Wyoming. – Amer. J. Sci., 7, p. 310–312.

Bradley W.H. 1926a. A contribution to the origin of the Green River Formation and its oil shale. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 9, p. 246–262.

Bradley W.H. 1926b. Shore phases of the Green River Formation in northern Sweetwater County, Wyoming. – Geol. Surv. Prof. Pap., 140-D, p. 121–131.

Bradley W.H. 1929a. Algae reefs and oolites of the Green River Formation. – Geol. Surv. Prof. Pap., 154-G, p. 203–223.

Bradley W.H. 1929b. The occurence and origin of analcite and meerschaum beds in the Green River Formation of Utah, Colorado and Wyoming. – Geol. Surv. Prof. Pap., 158-A, p. 1–7.

Bradley W.H. 1929c. The varves and climate of the Green River epoch. – Geol. Surv. Prof. Pap., 158-E, p. 87–110.

Bradley W.H. 1929d. Fresh-water algae from the Green River Formation of Colorado. – Bull. Torrey Bot. Club, 56, p. 421–428.

Bradley W.H. 1931. Origin and microfossils of the oil shale of the Green River Formation of Colorado and Utah. – Geol. Surv. Prof. Pap., 168, p. 1–58.

Bradley W.H. 1948. Limnology and the Eocene lakes of the Rocky Mountains region. – Bull. Geol. Soc. Amer., 59, N 7, p. 635–648.

Bradley W.H. 1959. Revision of stratigraphic nomenclature of Green River Formation of Wyoming. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 43, N 5, p. 1072–1075.

Bradley W.H. 1964. Geology of Green River Formation and associated Eocene rocks in southwestern Wyoming and adjacent parts of Colorado and Utah. – Geol. Surv. Prof. Pap., 496-A, p. 1–86.

Bradley W.H. 1966. Tropical lakes, copropel and oil shale. – Bull. Geol. Soc. Amer., 77, N 12, p. 1333–1338.

Bradley W.H. 1967. Two aquatic fungi (Chytridiales) of Eocene age from the Green River Formation of Wyoming. – Amer. J. Bot., 54, p. 577–582.

Bradley W.H. 1970a. Green River oil shale-concept of origin expanded – an interdisciplinary problem being attacked from both ends. – Bull. Geol. Soc. Amer., 81, N 4, p. 985–1000.

Bradley W.H. 1970b. Eocene algae and plant hairs from the Green River Formation. – Amer. J. Bot., 57, N 6, p. 782–785.

Bradley W.H., Beard M.E. 1969. Mud Lake, Florida; its algae and alkaline brown water. – Limnol. and Oceanogr., 14, N 6, p. 889–897.

Bradley W.H., Eugster H.P. 1969. Geochemistry and paleolimnology of the trona deposits and associated authigenic minerals of the Green River Formation of Wyoming. – Geol. Surv. Prof. Pap., 496-B, p. 1–71.

Brenner P., Geldmacher W., Schroeder R. 1974. Ostrakoden und Alter der Plattenkalke von Rubies (Sierra de Montsech, Prov. Lérida, NO-Spanien). – Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 9, S. 513–524.

Britton E.B. 1960. Beetles from the London clay (Eocene) of Bognor Regis, Sussex. – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol., 4, N 2, p. 29–50.

Brodie P.B. 1845. A history of the fossil insects in the secondary rocks of England. London, p. 1–130.

Brodie P.B. 1853. Notice on the occurence of an elytron of a coleopterous insect in the Kimmeridge clay at Ringstead Bay, Dorsetshire. – Quart. J. Geol. Soc. London, 9, 51–52.

Brongniart C. 1876. Rapport sur un morceau de bois fossile trouvé dans le Gault, terrain crétacé de Lottingham (Pas de Calais). – Ann. Soc. entomol. France, ser. 5, 6, Bull., CXVII–CXVIII.

Brooks H.K. 1955. Healed wound and galls on fossil leaves from the Wilcox deposits (Eocene) of western Tennesee. – Psyche, 62, p. 1–9.

Brown B. 1913. A new trachodont dinosaur, *Hypacrosaurus*, from the Edmonton Cretaceous of Alberta. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 32, p. 395–406.

Brown B. 1914. *Corythosaurus casuarius*, a new crested dinosaur from the Belly River Cretaceous, with provisional classification of the family Trachodontidae. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 33, p. 559–565.

Brown R.W. 1934. The recognizable species of the Green River flora. – Geol. Surv. Prof. Pap., 185-C, p. 45–77.

Brown R.W. 1939. Fossil plants from the Colgate member of the Fox Hills sandstone and adjacent strata. – Geol. Surv. Prof. Pap., 189-I, p. 1–275.

Brown R.W. 1941. The comb of a wasp nest from the Upper Cretaceous of Utah. – Amer. J. Sci., 239, p. 54–56.

Brown R.W. 1957. Cockroach egg case from the Eocene of Wyoming. – J. Wash. Acad. Sci., 47, N 10, p. 340–342.

Brown R.W. 1962. Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains. – Geol. Surv. Prof. Pap., 375, p. 1–119.

Brues C.T. 1923. Some new fossil parasitic Hymenoptera from Baltic amber. – Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 58, p. 327–346.

Brues C.T. 1933a. The Parasitic Hymenoptera of the Baltic amber. – Bernstein-Forsch., 3, p. 4–178.

Brues C.T. 1933b. Progressive changes in the insect population of forests since the early Tertiary. – Amer. Natur., 47, N 712, p. 385–406.

Brues C.T. 1936. Evidences of insect activity preserved in fossil wood. – J. Paleontol., 10, N 7, p. 637–643.

Brues C.T. 1939. Fossil Phoridae in Baltic amber. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 85, N 6, p. 1–26.

Brues C.T. 1940a. Serphidae in Baltic amber, with the description of a new living genus. - Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 73, p. 259–269.

Brues C.T. 1940b. Fossil parasitic Hymenoptera of the family Scelionidae from Baltic amber. – Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 74, p. 69–90.

Brundin L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by Chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphrotaeniinae and the Austral Heptagyiae. – Kgl. svensk. vetenskapsakad. handl., 11, N 1, p. 1–472.

Brundin L. 1976. A Neocomian chironomid and Podonominae-Aphroteniinae (Diptera) in the light of phylogenetics and biogeography. – Zool. Scripta, 5, p. 139–160.

Buddhue J.D. 1935. Mexican amber. – Rocks and Miner., 10, p. 170–171.

Burr M. 1911. Dermaptera preserved in amber from Prussia. – Trans. Linn. Soc. London, ser. 2, 11, pt 8, p. 145–150.

Busson G. 1972. Principes, méthodes et résultats d'une étude stratigraphique du Mésozoique saharien. – Bull. Mus. nat. hist. natur., A26, p. 1–441.

Byers G.W. 1973. Zoogeography of the Meropeidae (Mecoptera). – J. Kansas Entomol. Soc., 46, N 4, p. 511–516.

Carpenter F.M. 1930. The fossil ants of North America. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 70, N 1, p. 3–66.

Carpenter F.M. 1937. Collecting fossil insects. – Harvard Alumnium Bull., 39, N 19, p. 588–591.

Carpenter F.M. 1954. The Baltic amber Mecoptera. – Psyche, 61, p. 31–40.

Carpenter F.M. 1955. An Eocene *Bittacus* (Mecoptera). – Psyche, 62, p. 39–41.

Carpenter F.M. 1956. The Baltic amber snake-flies (Neuroptera). – Psyche, 63, p. 77–81.

Carpenter F.M. 1967. Cretaceous insects from Labrador. 2. A new family of snake-flies (Neuroptera: Alloraphidiidae). – Psyche, 74, p. 270–275.

Carpenter F.M., Folsom J.W., Essig E.O. e. a. 1937. Insects and arachnids from Canadian

amber. – Univ. Toronto Stud., ser. N 40, p. 7–62.

Carpentier A. 1933. Recherche sur végétaux fossiles des argiles hauteriviennes du Pays de Bray (2me note). – Bull. Soc. géol. France, sér. 5, 3, fasc. 1–2, p. 89–94.

Carroll E.J. 1962. Mesozoic fossil insects from Koonwarra, South Gippsland, Victoria. – Austral. J. Sci., 25, N 6, p. 264–265.

Casey R. 1955. The pelecypod superfamily Corbiculacea and its destribution in the British Mesozoic. – J. Wash. Acad. Sci., 45, N 12, p. 366–372.

Cashion W.B. 1967. Geology and fuel resources of the Green River Formation, soutwestern Uinta Basin, Utah and Colorado. – Geol. Surv. Prof. Pap., 548, p. 1–48.

Caspary R., Kelbs R. 1907. Die Flora des Bernstein und anderer Harze des ostpreussischen Tertiärs. – Abh. Preuss. Geol. Landesanst., n. F., 4, S. 1–181.

Chandler M.E.J. 1963a. The Lower Tertiary floras of southern England. 2. Flora of the pipe-clay series of Dorset (Lower Bagshot). – Brit. Mus. (Natur. Hist.). London, p. 1–176.

Chandler M.E.J. 1963b. The Lower Tertiary floras of southern England. 3. Flora of the Bournemouth beds, the Bascombe, and Highcliff sands. – Brit. Mus. (Natur. Hist.), London, p. 1–169.

Chandler M.E.J. 1964. The Lower Tertiary floras of southern England. 4. A summary and survey of findings in the light of recent botanical observations. – Brit. Mus. (Natur. Hist.), London, p. 1–151.

Chaney R.W. 1950. A revision of fossil Sequoia and Taxodium in western North America based on the recent discovery of Metasequoia. – Trans. Amer. Phil. Soc., 40, N 3, p. 171–239.

Chang W.T. 1957. Fossil Conchostraca from the Nengkiang shale, NW Heilunkiang. – Acta Paleont. sinica, 5, N 4, p. 479–501.

Chi Y.S. 1931. On the occurence of fossil Estheria in China. – Bull. Geol. Soc. China, 10, p. 189 – 227.

Clemens W.A. 1968. Origin and early evolution of Marsupials. – Evolution, 22, N 1, p. 1–18.

Clemens W.A. 1973. Fossil mammals of the type Lance Formation, Wyoming. 3. Eutheria and summary. – Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 94, 6, p. 1–102.

Cobos A. 1963. Comentarios criticos sobre algunos Sternoxia fósiles del ámbar del Báltico recientemente descritos (Coleoptera). – Eos, 39, p. 345–355.

Cockerell T.D.A. 1909a. Descriptions of Hymenoptera from Baltic amber. – Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg, 50, N 1, p. 1–20.

Cockerell T.D.A. 1909b. Some additional bees from Prussian amber. – Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg, 50, N 2, p. 21–25.

Cockerell T.D.A. 1912. The oldest American Homopterous insect. – Canad. Entomol., 44, p. 93–95.

Cockerell T.D.A. 1916. Insects in Burmese amber. – Amer. J. Sci., 42, p. 135–138.

Cockerell T.D.A. 1917a. Fossil insects. – Ann. Entomol. Soc. Amer., 10, p. 1–22.

Cockerell T.D.A. 1917b. Insects in Burmese amber. – Ann. Entomol. Soc. Amer., 10, p. 323–329.

Cockerell T.D.A. 1917c. Description of fossil insects. – Proc. Biol. Soc. Wash., 30, p. 79–82.

Cockerell T.D.A. 1917d. Arthropods in Burmese amber. – Psyche, 24, p. 40–45.

Cockerell T.D.A. 1917e. Arthropods in Burmese amber. – Amer. J. Sci., ser. 4, 44, p. 360–368.

Cockerell T.D.A. 1917f. Some American fossil insects. – Proc. U.S. Nat. Mus., 51, N 2146, p. 89–106.

Cockerell T.D.A. 1919a. Two interesting insects in Burmese amber. – Entomologist, 52, p. 193–195.

Cockerell T.D.A. 1919b. Insects in Burmese amber. – Entomologist, 52, p. 241–243.

Cockerell T.D.A. 1919c. The oldest mosquitoes. – Nature, 103, p. 44.

Cockerell T.D.A. 1920a. Fossil Arthropods in the British Museum. 1. – Ann. and Mag. Hist., (9)4, p. 71–110.

Cockerell T.D.A. 1920b. Fossil Arthropods in the British Museum. 2. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (9) 5, p. 455–463.

Cockerell T.D.A. 1920c. Fossil Arthropods in the British Museum. 3. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (9)6, p. 65–72.

Cockerell T.D.A. 1920d. Fossil Arthropods in the British Museum. 4. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (9) 6, p. 211–214.

Cockerell T.D.A. 1920e. A therevid fly in Burmese amber. – Entomologist, 53, p. 169–170.

Cockerell T.D.A. 1920f. Eocene insects from the Rocky Mountains. – Proc. U.S. Nat. Mus., 57, N 2313, p. 233–260.

Cockerell T.D.A. 1921a. Some British fossil insects. – Canad. Entomol., 53, p. 22–23.

Cockerell T.D.A. 1921b. Some Eocene insects from Colorado and Wyoming. – Proc. U.S. Nat. Mus., 59, p. 29–39.

Cockerell T.D.A. 1922. Fossils in Burmese amber. – Nature, 109, p. 713–714.

Cockerell T.D.A. 1923. Fossil insects from the Eocene of Texas. – Amer. J. Sci., ser. 5, p. 397–399.

Cockerell T.D.A. 1924a. Fossils in the Ondai Sair Formation, Mongolia. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 21, p. 129–144.

Cockerell T.D.A. 1924b. Fossil insects in the United States National Museum. – Proc. U.S. Nat. Mus., 64, N 2503, p. 1–15.

Cockerell T.D.A. 1925a. The Eocene fossil fly *Eophlebomyia*. – Psyche, 32, p. 229–230.

Cockerell T.D.A. 1925b. Plant and insect fossils from the Creen River Eocene of Colorado. – Proc. U.S. Nat. Mus., 66, N 2556, p. 1–13.

Bradley W.H. 1970a. Green River oil shale-concept of origin expanded – an interdisciplinary problem being attacked from both ends. – Bull. Geol. Soc. Amer., 81, N 4, p. 985–1000.

Bradley W.H. 1970b. Eocene algae and plant hairs from the Green River Formation. – Amer. J. Bot., 57, N 6, p. 782–785.

Bradley W.H., Beard M.E. 1969. Mud Lake, Florida; its algae and alkaline brown water. – Limnol. and Oceanogr., 14, N 6, p. 889–897.

Bradley W.H., Eugster H.P. 1969. Geochemistry and paleolimnology of the trona deposits and associated authigenic minerals of the Green River Formation of Wyoming. – Geol. Surv. Prof. Pap., 496-B, p. 1–71.

Brenner P., Geldmacher W., Schroeder R. 1974. Ostrakoden und Alter der Plattenkalke von Rubies (Sierra de Montsech, Prov. Lérida, NO-Spanien). – Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 9, S. 513–524.

Britton E.B. 1960. Beetles from the London clay (Eocene) of Bognor Regis, Sussex. – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol., 4, N 2, p. 29–50.

Brodie P.B. 1845. A history of the fossil insects in the secondary rocks of England. London, p. 1–130.

Brodie P.B. 1853. Notice on the occurence of an elytron of a coleopterous insect in the Kimmeridge clay at Ringstead Bay, Dorsetshire. – Quart. J. Geol. Soc. London, 9, 51–52.

Brongniart C. 1876. Rapport sur un morceau de bois fossile trouvé dans le Gault, terrain crétacé de Lottingham (Pas de Calais). – Ann. Soc. entomol. France, ser. 5, 6, Bull., CXVII–CXVIII.

Brooks H.K. 1955. Healed wound and galls on fossil leaves from the Wilcox deposits (Eocene) of western Tennesee. – Psyche, 62, p. 1–9.

Brown B. 1913. A new trachodont dinosaur, *Hypacrosaurus*, from the Edmonton Cretaceous of Alberta. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 32, p. 395–406.

Brown B. 1914. *Corythosaurus casuarius*, a new crested dinosaur from the Belly River Cretaceous, with provisional classification of the family Trachodontidae. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 33, p. 559–565.

Brown R.W. 1934. The recognizable species of the Green River flora. – Geol. Surv. Prof. Pap., 185-C, p. 45–77.

Brown R.W. 1939. Fossil plants from the Colgate member of the Fox Hills sandstone and adjacent strata. – Geol. Surv. Prof. Pap., 189-I, p. 1–275.

Brown R.W. 1941. The comb of a wasp nest from the Upper Cretaceous of Utah. – Amer. J. Sci., 239, p. 54–56.

Brown R.W. 1957. Cockroach egg case from the Eocene of Wyoming. – J. Wash. Acad. Sci., 47, N 10, p. 340–342.

Brown R.W. 1962. Paleocene flora of the Rocky Mountains and Great Plains. – Geol. Surv. Prof. Pap., 375, p. 1–119.

Brues C.T. 1923. Some new fossil parasitic Hymenoptera from Baltic amber. – Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 58, p. 327–346.

Brues C.T. 1933a. The Parasitic Hymenoptera of the Baltic amber. – Bernstein-Forsch., 3, p. 4–178.

Brues C.T. 1933b. Progressive changes in the insect population of forests since the early Tertiary. – Amer. Natur., 47, N 712, p. 385–406.

Brues C.T. 1936. Evidences of insect activity preserved in fossil wood. – J. Paleontol., 10, N 7, p. 637–643.

Brues C.T. 1939. Fossil Phoridae in Baltic amber. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 85, N 6, p. 1–26.

Brues C.T. 1940a. Serphidae in Baltic amber, with the description of a new living genus. - Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 73, p. 259–269.

Brues C.T. 1940b. Fossil parasitic Hymenoptera of the family Scelionidae from Baltic amber. – Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 74, p. 69–90.

Brundin L. 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by Chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphrotaeniinae and the Austral Heptagyiae. – Kgl. svensk. vetenskapsakad. handl., 11, N 1, p. 1–472.

Brundin L. 1976. A Neocomian chironomid and Podonominae-Aphroteniinae (Diptera) in the light of phylogenetics and biogeography. – Zool. Scripta, 5, p. 139–160.

Buddhue J.D. 1935. Mexican amber. – Rocks and Miner., 10, p. 170–171.

Burr M. 1911. Dermaptera preserved in amber from Prussia. – Trans. Linn. Soc. London, ser. 2, 11, pt 8, p. 145–150.

Busson G. 1972. Principes, méthodes et résultats d'une étude stratigraphique du Mésozoique saharien. – Bull. Mus. nat. hist. natur., A26, p. 1–441.

Byers G.W. 1973. Zoogeography of the Meropeidae (Mecoptera). – J. Kansas Entomol. Soc., 46, N 4, p. 511–516.

Carpenter F.M. 1930. The fossil ants of North America. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 70, N 1, p. 3–66.

Carpenter F.M. 1937. Collecting fossil insects. – Harvard Alumnium Bull., 39, N 19, p. 588–591.

Carpenter F.M. 1954. The Baltic amber Mecoptera. – Psyche, 61, p. 31–40.

Carpenter F.M. 1955. An Eocene *Bittacus* (Mecoptera). – Psyche, 62, p. 39–41.

Carpenter F.M. 1956. The Baltic amber snake-flies (Neuroptera). – Psyche, 63, p. 77–81.

Carpenter F.M. 1967. Cretaceous insects from Labrador. 2. A new family of snake-flies (Neuroptera: Alloraphidiidae). – Psyche, 74, p. 270–275.

Carpenter F.M., Folsom J.W., Essig E.O. e. a. 1937. Insects and arachnids from Canadian

amber. – Univ. Toronto Stud., ser. N 40, p. 7–62.

Carpentier A. 1933. Recherche sur végétaux fossiles des argiles hauteriviennes du Pays de Bray (2me note). – Bull. Soc. géol. France, sér. 5, 3, fasc. 1–2, p. 89–94.

Carroll E.J. 1962. Mesozoic fossil insects from Koonwarra, South Gippsland, Victoria. – Austral. J. Sci., 25, N 6, p. 264–265.

Casey R. 1955. The pelecypod superfamily Corbiculacea and its destribution in the British Mesozoic. – J. Wash. Acad. Sci., 45, N 12, p. 366–372.

Cashion W.B. 1967. Geology and fuel resources of the Green River Formation, soutwestern Uinta Basin, Utah and Colorado. – Geol. Surv. Prof. Pap., 548, p. 1–48.

Caspary R., Kelbs R. 1907. Die Flora des Bernstein und anderer Harze des ostpreussischen Tertiärs. – Abh. Preuss. Geol. Landesanst., n. F., 4, S. 1–181.

Chandler M.E.J. 1963a. The Lower Tertiary floras of southern England. 2. Flora of the pipe-clay series of Dorset (Lower Bagshot). – Brit. Mus. (Natur. Hist.). London, p. 1–176.

Chandler M.E.J. 1963b. The Lower Tertiary floras of southern England. 3. Flora of the Bournemouth beds, the Bascombe, and Highcliff sands. – Brit. Mus. (Natur. Hist.), London, p. 1–169.

Chandler M.E.J. 1964. The Lower Tertiary floras of southern England. 4. A summary and survey of findings in the light of recent botanical observations. – Brit. Mus. (Natur. Hist.), London, p. 1–151.

Chaney R.W. 1950. A revision of fossil Sequoia and Taxodium in western North America based on the recent discovery of Metasequoia. – Trans. Amer. Phil. Soc., 40, N 3, p. 171–239.

Chang W.T. 1957. Fossil Conchostraca from the Nengkiang shale, NW Heilunkiang. – Acta Paleont. sinica, 5, N 4, p. 479–501.

Chi Y.S. 1931. On the occurence of fossil Estheria in China. – Bull. Geol. Soc. China, 10, p. 189 – 227.

Clemens W.A. 1968. Origin and early evolution of Marsupials. – Evolution, 22, N 1, p. 1–18.

Clemens W.A. 1973. Fossil mammals of the type Lance Formation, Wyoming. 3. Eutheria and summary. – Univ. Calif. Publ. Geol. Sci., 94, 6, p. 1–102.

Cobos A. 1963. Comentarios criticos sobre algunos Sternoxia fósiles del ámbar del Báltico recientemente descritos (Coleoptera). – Eos, 39, p. 345–355.

Cockerell T.D.A. 1909a. Descriptions of Hymenoptera from Baltic amber. – Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg, 50, N 1, p. 1–20.

Cockerell T.D.A. 1909b. Some additional bees from Prussian amber. – Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg, 50, N 2, p. 21–25.

Cockerell T.D.A. 1912. The oldest American Homopterous insect. – Canad. Entomol., 44, p. 93–95.

Cockerell T.D.A. 1916. Insects in Burmese amber. – Amer. J. Sci., 42, p. 135–138.

Cockerell T.D.A. 1917a. Fossil insects. – Ann. Entomol. Soc. Amer., 10, p. 1–22.

Cockerell T.D.A. 1917b. Insects in Burmese amber. – Ann. Entomol. Soc. Amer., 10, p. 323–329.

Cockerell T.D.A. 1917c. Description of fossil insects. – Proc. Biol. Soc. Wash., 30, p. 79–82.

Cockerell T.D.A. 1917d. Arthropods in Burmese amber. – Psyche, 24, p. 40–45.

Cockerell T.D.A. 1917e. Arthropods in Burmese amber. – Amer. J. Sci., ser. 4, 44, p. 360–368.

Cockerell T.D.A. 1917f. Some American fossil insects. – Proc. U.S. Nat. Mus., 51, N 2146, p. 89–106.

Cockerell T.D.A. 1919a. Two interesting insects in Burmese amber. – Entomologist, 52, p. 193–195.

Cockerell T.D.A. 1919b. Insects in Burmese amber. – Entomologist, 52, p. 241–243.

Cockerell T.D.A. 1919c. The oldest mosquitoes. – Nature, 103, p. 44.

Cockerell T.D.A. 1920a. Fossil Arthropods in the British Museum. 1. – Ann. and Mag. Hist., (9)4, p. 71–110.

Cockerell T.D.A. 1920b. Fossil Arthropods in the British Museum. 2. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (9) 5, p. 455–463.

Cockerell T.D.A. 1920c. Fossil Arthropods in the British Museum. 3. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (9)6, p. 65–72.

Cockerell T.D.A. 1920d. Fossil Arthropods in the British Museum. 4. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (9) 6, p. 211–214.

Cockerell T.D.A. 1920e. A therevid fly in Burmese amber. – Entomologist, 53, p. 169–170.

Cockerell T.D.A. 1920f. Eocene insects from the Rocky Mountains. – Proc. U.S. Nat. Mus., 57, N 2313, p. 233–260.

Cockerell T.D.A. 1921a. Some British fossil insects. – Canad. Entomol., 53, p. 22–23.

Cockerell T.D.A. 1921b. Some Eocene insects from Colorado and Wyoming. – Proc. U.S. Nat. Mus., 59, p. 29–39.

Cockerell T.D.A. 1922. Fossils in Burmese amber. – Nature, 109, p. 713–714.

Cockerell T.D.A. 1923. Fossil insects from the Eocene of Texas. – Amer. J. Sci., ser. 5, p. 397–399.

Cockerell T.D.A. 1924a. Fossils in the Ondai Sair Formation, Mongolia. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 21, p. 129–144.

Cockerell T.D.A. 1924b. Fossil insects in the United States National Museum. – Proc. U.S. Nat. Mus., 64, N 2503, p. 1–15.

Cockerell T.D.A. 1925a. The Eocene fossil fly *Eophlebomyia*. – Psyche, 32, p. 229–230.

Cockerell T.D.A. 1925b. Plant and insect fossils from the Creen River Eocene of Colorado. – Proc. U.S. Nat. Mus., 66, N 2556, p. 1–13.

Cockerell T.D.A., LeVeque N. 1931. The antiquity of insect structures. – Amer. Natur., 65, p. 351–359.

Cockerell T.D.A., Sandhouse G. 1922. Some Eocene insects of the family Fulgoridae. – Proc. U.S.Nat. Mus., 59, p. 455–457.

Colwell R.K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. – Amer. Natur., 107, N 958, p. 737–760.

Common I.F.B. 1970. Lepidoptera (moths and butterflies). – In: The insects of Australia. Melbourne Univ. Press, p. 765–866.

Condal L.F. 1955. Notice préliminaire concernant la présence d'une plume d'oiseau dans le Jurassique supérieur du Montsech (Province de Lerida, Espagne). – Acta XI Congr. Internat. Ornithol., p. 268–269.

Conwentz H. 1890. Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Danzig, S. 1–151.

Cooper K.W. 1941. *Davispia bearcreekensis* Cooper, a new cicada from the Paleocene, with a brief review of the fossil Cicadidae. – Amer. J. Sci., 239, p. 286–304.

Cooper K.W. 1964. The first fossil Tardigrade: *Beorn leggi* Cooper, from Cretaceous amber. – Psyche, 71, p. 41–48.

Cope E.D. 1876. On some extinct Reptiles and Batrachia from the Judith River and Fox Hills beds of Montana. – Proc. Amer. Acad. Natur. Hist. Sci. Philadelphia, p. 355.

Cope E.D. 1877. A contribution to the knowledge of the ichthyological fauna of the Green River shales. – Bull. U.S.Geol. Geogr. Surv. Terr., 3, N 4; p. 807–819.

Crosskey R.W. 1966. The putative fossil genus *Palexorista* Townsend and its identity with *Prosturmia* Townsend (Diptera: Tachinidae). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London B, 35, p. 133–137.

Crowson R.A. 1955. The natural classification of the families of Coleoptera. London: Lloyd, p. 1–187.

Crowson R.A. 1970. Further observations on Cleroidea (Coleoptera). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London B, 39, p. 1–20.

Crowson R.A. 1973. On a new superfamily Artematopoidea of polyphagan beetles, with the definition of two new fossil genera from the Baltic amber. – J. Natur. Hist., 7, N 2, p. 225–238.

Culbertsob W.C. 1969. Oil shale in the Green River Formation, Green River Basin, Wyoming. – Symp. Tertiary rocks of Wyoming. 21st Field Conf. (1969). Wyoming Geol. Assoc. Guidebook, p. 191–195.

Dahl C. 1971. Trichoceridae (Diptera) from the Baltic amber. – Entomol. scand., 2, N 1, p. 29–40.

Dahms P. 1901. Mineralogische Untersuchungen über Bernstein. 7. Ein Beitrag zur Constitutionsfrage der Bernstein. – Schrift. Naturf. Ges. Danzig, 10, S. 243–257.

Dana J.D. 1854. On the geographical distribution of Crustacea. – Amer. J. Sci. Arts, ser. 2, 18, p. 120–127.

Davies L.M. 1947. Age and origin of the salt deposits of North-West India. – Proc. Nat. Acad. Sci. India, B16, N 2–4, p. 39–42.

Delamare-Deboutteville C., Massoud Z. 1968. Révision de *Protentomobrya walkeri* Folsom, Collembole du Crétacé, et remarques sur sa position systématique. – Rev. écol. biol. sol, 5, p. 619–630.

Demoulin G. 1957. A propos de deux insectes éocenes. – Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg., 33, N 45, p. 1–4.

Demoulin G. 1968. Deuxième contribution à la connaissance des Ephéméroptères de l'ambre oligocène de la Baltique. – Dtsch. entomol. Z., 15, N 1–3, p. 233–276.

Dilcher D.L. 1973. A revision of the Eocene flora of southeastern North America. – Palaeobotanist, 20, N 1, p. 7–18.

Dollo L. 1882. Première note sur les Dinosauriens de Bernissart. – Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg., 1, p. 161–185.

Dollo L. 1883a. Quartieme note sur les Dinosauriens de Bernissart. – Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg., 2, p. 223–241.

Dollo L. 1883b. Première note sur les Crocodiliens de Bernissart. – Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg., 2, p. 309–338.

Dollo L. 1885a. Première note sur les Cheloniens de Bernissart. – Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg., 3, p. 63–83.

Dollo L. 1885b. Note sur le Batracien de Bernissart. – Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg., 3, p. 85–93.

Donnell J.R. 1961. Tertiary geology and oil-shale resources of the Piceance Creek Basin between the Colorado and White Rivers, northwestern Colorado. – U.S. Geol. Surv. Bull. 1082-L, p. 835–891.

Donell J.R., Culbertson W.C., Cashion W.B. 1967. Oil shale in the Green River Formation. Drilling and production. – Proc. 7th World Petrol. Cong., Mesico 1967, 3, p. 699–702.

Dorf E. 1938. Upper Cretaceous floras of the Rocky Mountain region. I. Stratigraphy and palaeontology of the Fox Hills and Lower Medicine Bow Formations. – Carnegie Inst. Publ., 508, p. 1–65.

Dorf E. 1940. Relationships between floras of type Lance and Fort Union Formations. – Bull. Geol. Soc. Amer., 51, N 2.

Dorf E. 1952. Critical analysis of Cretaceous stratigraphy and paleobotany of the Atlantic Coastal Plain. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 36, p. 2161–2184.

Dorf E. 1959. Cretaceous floras from beds associated with rubble iron-ore deposits in the Labrador Trough. – Bull. Geol. Soc. Amer., 70, N 12, p. 1591.

Dorf E. 1967. Cretaceous insects from Labrador. I. Geologic occurence. – Psyche, 74, N 4, p. 267–268.

Douglas J.G. 1973. Spore-plant relationships in Victorian Mesozoic cryptogams. – Geol. Soc. Austral. Spec. Publ., N 4, p. 119–126.

Doutt R.L. 1973. The fossil Mymaridae. – Pan-Pacif. Entomol., 49, p. 221–228.

Doyle J.A. 1969. Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and its evolutionary significance. – Arnold Arboretum J., 50, N 1, p. 1–35.

Doyle J.A., Hickey L.J. 1976. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early Angiosperm evolution. – In: Origin and Early Evolution of Angiosperm. N.Y.: Columbia Univ. Press, p. 139–206.

Dupont E. 1878. Sur la découverte d'ossements d'*Jquanodon*, de poissons et de végétaux dans la fosse Sainte-Barbe du charbonnage de Bernissart. – Bull. Acad. roy. Belg., 46.

Dupont E. 1892. Le gisement des Iguanodons des Bernissart. – Bull. Soc. belg. géol., paléont. hydrol., 6.

DuRietz G.E. 1940. Problems of bipolar plant distribution. – Acta phytogeogr. suec., 13, p. 215–282.

Dzik J. 1975. Spiroboloid millipeds from the Late Cretaceous of the Gobi desert, Mongolia. – Palaeontol. pol., N 3, p. 17–24.

Edwards F.W. 1929. A note on the amber mothfly *Eophlebotomus connectens* Cockerell. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (10)3, p. 424–425.

Edwards F.W. 1940. Redifinitions and synonymy of some genera of amber fungus-gnats (Diptera, Mycetophilidae). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London B, 9, p. 120–126.

Eichwald M.E. 1864. Sur un terraine jurassique à poissons et insectes d'eau douce de la Sibérie iorientale. – Bull. Soc. géol. France, ser. 2, 21, p. 19–25.

Eichwald M.E. 1865. Lethaea Rossica on Paléontologie de la Russie. 2. Première section de la Période moyenne. Stuttgart, S. 1–1304.

Elias M.K. 1933. Cephalopods of the Pierre Formation of Wallace County, Kansas, and adjacent area. – Univ. Kansas Sci. Bull. 21, N 9, p. 289–363.

Emerson A.E. 1965. A review of the Mastotermitidae (Isoptera), including a new fossil genus from Brazil. – Amer. Mus. Novit., N 2236, p. 1–46.

Emerson A.E. 1967. Cretaceous insects from Labrador. 3. A new genus and species of termite (Isoptera: Hodotermitidae). – Psyche, 74, p. 276–289.

Enderlein G. 1911. Die fossilen Copeognatha und ihre Phylogenie. – Palaeontographica, 58, S. 339–342.

Erickson B.R. 1967. Fossil bird tracks from Utah. – Mus. Observer, 5, N 1, p. 6–12.

Erickson J.M. 1973. Maestrichtian paleogeography in light of the gastropod fauna of the Fox Hills Formation in North Dakota. – Compass Sigma Gamma Epsilon, 50, N 2, p. 7–17.

Ermisch K. 1941. Mordelliden und Scraptiiden aus baltischem Bernstein. – Entomol. Bl., 37, S. 177–185.

Esaki T. 1949. The occurence of the Mesozoic insect *Chresmoda* in the Far East. – Insecta Matsumurana, 17, N 1, p. 4–5.

Etheridge R. 1902. Determinations of Palaeozoic and Mesozoic fossils. – Rec. Geol. Surv. Victoria, 1, p. 10–12.

Evans H.E. 1969. Three new Cretaceous Aculeate wasps (Hymenoptera). – Psyche, 76, p. 251–261.

Evans H.E. 1973. Cretaceous Aculeate wasps from Taimyr, Siberia (Hymenoptera). – Psyche, 80, p. 166–178.

Evans J.W. 1956. Palaeozoic and Mesozoic Hemiptera (Insecta). – Austral. J. Zool., 4, N 2, p. 165–258.

Evans J.W. 1972. Some remarks on the family Jascopidae (Homoptera, Auchenorrhyncha). – Psyche, 79, p. 120–121.

Faegri K., van der Pijl L. 1971. The principles of pollination ecology. 2nd ed. Oxford: Pergamon Press, p. 1–291.

Fahey J.J. 1962. Saline minerals of the Green River Formation. – Geol. Surv. Prof. Pap., 405, p. 1–50.

Feldmann R.M. 1972. Stratigraphy and paleoecology of the Fox Hills Formation (Upper Cretaceous) of North Dakota. – N.D. Geol. Surv. Bull., N 61, p. 1–65.

Fennah R.G. 1961. The occurence of a Cixiine Fulgoroid (Homoptera) in the Weald clay. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (13) 4, p. 161–163.

Fennah R.G. 1968. A new genus and species of Ricaniidae from Palaeocene deposits in North Dakota. – J. Natur. Hist., 2, p. 143–146.

Folinsbee R.E., Baadsgaard H., Cumming G.L., 1970. Geochronology of the Cretaceous-Tertiary boundary of the western plains of North America. Summary. – Eclog. geol. helv., 63, N 1, p. 91.

Folinsbee R.E., Baadsgaard H., Cumming G.L., Nascimbene J. 1964. Radiometric dating of the Bearpaw sea. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 48, p. 525.

Forbes T.M. 1931. Now old are the Lepidoptera? – Amer. Natural., 65, N 706, p. 479.

Fox R.C. 1970. Eutherian mammal from the Early Campanian (Late Cretaceous) of Alberta, Canada. – Nature, 227, N 5258, p. 630–631.

Fox R.C. 1974. Deltatheroids-like mammals from the Upper Cretaceous of North America. – Nature, 249, N 5455, p. 392.

Fraser F.C. 1957. A reclassification of the order Odonata. – Roy. Zool. Soc. N.S.W., p. 1–133.

Frenguelli J. 1946. Un nido de Esfegido del Cretáceo superior del Uruguay. – Notas Mus. La Plata, 11, Paleontol., N 90, p. 379–402.

Cockerell T.D.A., LeVeque N. 1931. The antiquity of insect structures. – Amer. Natur., 65, p. 351–359.

Cockerell T.D.A., Sandhouse G. 1922. Some Eocene insects of the family Fulgoridae. – Proc. U.S.Nat. Mus., 59, p. 455–457.

Colwell R.K. 1973. Competition and coexistence in a simple tropical community. – Amer. Natur., 107, N 958, p. 737–760.

Common I.F.B. 1970. Lepidoptera (moths and butterflies). – In: The insects of Australia. Melbourne Univ. Press, p. 765–866.

Condal L.F. 1955. Notice préliminaire concernant la présence d'une plume d'oiseau dans le Jurassique supérieur du Montsech (Province de Lerida, Espagne). – Acta XI Congr. Internat. Ornithol., p. 268–269.

Conwentz H. 1890. Monographie der baltischen Bernsteinbäume. Danzig, S. 1–151.

Cooper K.W. 1941. *Davispia bearcreekensis* Cooper, a new cicada from the Paleocene, with a brief review of the fossil Cicadidae. – Amer. J. Sci., 239, p. 286–304.

Cooper K.W. 1964. The first fossil Tardigrade: *Beorn leggi* Cooper, from Cretaceous amber. – Psyche, 71, p. 41–48.

Cope E.D. 1876. On some extinct Reptiles and Batrachia from the Judith River and Fox Hills beds of Montana. – Proc. Amer. Acad. Natur. Hist. Sci. Philadelphia, p. 355.

Cope E.D. 1877. A contribution to the knowledge of the ichthyological fauna of the Green River shales. – Bull. U.S.Geol. Geogr. Surv. Terr., 3, N 4, p. 807–819.

Crosskey R.W. 1966. The putative fossil genus *Palexorista* Townsend and its identity with *Prosturmia* Townsend (Diptera: Tachinidae). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London B, 35, p. 133–137.

Crowson R.A. 1955. The natural classification of the families of Coleoptera. London: Lloyd, p. 1–187.

Crowson R.A. 1970. Further observations on Cleroidea (Coleoptera). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London B, 39, p. 1–20.

Crowson R.A. 1973. On a new superfamily Artematopoidea of polyphagan beetles, with the definition of two new fossil genera from the Baltic amber. – J. Natur. Hist., 7, N 2, p. 225–238.

Culbertsob W.C. 1969. Oil shale in the Green River Formation, Green River Basin, Wyoming. – Symp. Tertiary rocks of Wyoming. 21st Field Conf. (1969). Wyoming Geol. Assoc. Guidebook, p. 191–195.

Dahl C. 1971. Trichoceridae (Diptera) from the Baltic amber. – Entomol. scand., 2, N 1, p. 29–40.

Dahms P. 1901. Mineralogische Untersuchungen über Bernstein. 7. Ein Beitrag zur Constitutionsfrage der Bernstein. – Schrift. Naturf. Ges. Danzig, 10, S. 243–257.

Dana J.D. 1854. On the geographical distribution of Crustacea. – Amer. J. Sci. Arts, ser. 2, 18, p. 120–127.

Davies L.M. 1947. Age and origin of the salt deposits of North-West India. – Proc. Nat. Acad. Sci. India, B16, N 2–4, p. 39–42.

Delamare-Deboutteville C., Massoud Z. 1968. Révision de *Protentomobrya walkeri* Folsom, Collembole du Crétacé, et remarques sur sa position systématique. – Rev. écol. biol. sol, 5, p. 619–630.

Demoulin G. 1957. A propos de deux insectes éocenes. – Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg., 33, N 45, p. 1–4.

Demoulin G. 1968. Deuxième contribution à la connaissance des Ephéméroptères de l'ambre oligocène de la Baltique. – Dtsch. entomol. Z., 15, N 1–3, p. 233–276.

Dilcher D.L. 1973. A revision of the Eocene flora of southeastern North America. – Palaeobotanist, 20, N 1, p. 7–18.

Dollo L. 1882. Première note sur les Dinosauriens de Bernissart. – Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg., 1, p. 161–185.

Dollo L. 1883a. Quartieme note sur les Dinosauriens de Bernissart. – Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg., 2, p. 223–241.

Dollo L. 1883b. Première note sur les Crocodiliens de Bernissart. – Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg., 2, p. 309–338.

Dollo L. 1885a. Première note sur les Cheloniens de Bernissart. – Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg., 3, p. 63–83.

Dollo L. 1885b. Note sur le Batracien de Bernissart. – Bull. Mus. roy. hist. natur. Belg., 3, p. 85–93.

Donnell J.R. 1961. Tertiary geology and oil-shale resources of the Piceance Creek Basin between the Colorado and White Rivers, northwestern Colorado. – U.S. Geol. Surv. Bull. 1082-L, p. 835–891.

Donell J.R., Culbertson W.C., Cashion W.B. 1967. Oil shale in the Green River Formation. Drilling and production. – Proc. 7th World Petrol. Cong., Mesico 1967, 3, p. 699–702.

Dorf E. 1938. Upper Cretaceous floras of the Rocky Mountain region. I. Stratigraphy and palaeontology of the Fox Hills and Lower Medicine Bow Formations. – Carnegie Inst. Publ., 508, p. 1–65.

Dorf E. 1940. Relationships between floras of type Lance and Fort Union Formations. – Bull. Geol. Soc. Amer., 51, N 2.

Dorf E. 1952. Critical analysis of Cretaceous stratigraphy and paleobotany of the Atlantic Coastal Plain. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 36, p. 2161–2184.

Dorf E. 1959. Cretaceous floras from beds associated with rubble iron-ore deposits in the Labrador Trough. – Bull. Geol. Soc. Amer., 70, N 12, p. 1591.

Dorf E. 1967. Cretaceous insects from Labrador. I. Geologic occurence. – Psyche, 74, N 4, p. 267–268.

Douglas J.G. 1973. Spore-plant relationships in Victorian Mesozoic cryptogams. – Geol. Soc. Austral. Spec. Publ., N 4, p. 119–126.

Doutt R.L. 1973. The fossil Mymaridae. – Pan-Pacif. Entomol., 49, p. 221–228.

Doyle J.A. 1969. Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and its evolutionary significance. – Amold Arboretum J., 50, N 1, p. 1–35.

Doyle J.A., Hickey L.J. 1976. Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early Angiosperm evolution. – In: Origin and Early Evolution of Angiosperm. N.Y.: Columbia Univ. Press, p. 139–206.

Dupont E. 1878. Sur la découverte d'ossements d'*Jquanodon,* de poissons et de végétaux dans la fosse Sainte-Barbe du charbonnage de Bernissart. – Bull. Acad. roy. Belg., 46.

Dupont E. 1892. Le gisement des Iguanodons des Bernissart. – Bull. Soc. belg. géol., paléont. hydrol., 6.

DuRietz G.E. 1940. Problems of bipolar plant distribution. – Acta phytogeogr. suec., 13, p. 215–282.

Dzik J. 1975. Spiroboloid millipeds from the Late Cretaceous of the Gobi desert, Mongolia. – Palaeontol. pol., N 3, p. 17–24.

Edwards F.W. 1929. A note on the amber mothfly *Eophlebotomus connectens* Cockerell. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (10)3, p. 424–425.

Edwards F.W. 1940. Redifinitions and synonymy of some genera of amber fungus-gnats (Diptera, Mycetophilidae). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London B, 9, p. 120–126.

Eichwald M.E. 1864. Sur un terraine jurassique à poissons et insectes d'eau douce de la Sibérie iorientale. – Bull. Soc. géol. France, ser. 2, 21, p. 19–25.

Eichwald M.E. 1865. Lethaea Rossica on Paléontologie de la Russie. 2. Première section de la Période moyenne. Stuttgart, S. 1–1304.

Elias M.K. 1933. Cephalopods of the Pierre Formation of Wallace County, Kansas, and adjacent area. – Univ. Kansas Sci. Bull. 21, N 9, p. 289–363.

Emerson A.E. 1965. A review of the Mastotermitidae (Isoptera), including a new fossil genus from Brazil. – Amer. Mus. Novit., N 2236, p. 1–46.

Emerson A.E. 1967. Cretaceous insects from Labrador. 3. A new genus and species of termite (Isoptera: Hodotermitidae). – Psyche, 74, p. 276–289.

Enderlein G. 1911. Die fossilen Copeognatha und ihre Phylogenie. – Palaeontographica, 58, S. 339–342.

Erickson B.R. 1967. Fossil bird tracks from Utah. – Mus. Observer, 5, N 1, p. 6–12.

Erickson J.M. 1973. Maestrichtian paleogeography in light of the gastropod fauna of the Fox Hills Formation in North Dakota. – Compass Sigma Gamma Epsilon, 50, N 2, p. 7–17.

Ermisch K. 1941. Mordelliden und Scraptiiden aus baltischem Bernstein. – Entomol. Bl., 37, S. 177–185.

Esaki T. 1949. The occurence of the Mesozoic insect *Chresmoda* in the Far East. – Insecta Matsumurana, 17, N 1, p. 4–5.

Etheridge R. 1902. Determinations of Palaeozoic and Mesozoic fossils. – Rec. Geol. Surv. Victoria, 1, p. 10–12.

Evans H.E. 1969. Three new Cretaceous Aculeate wasps (Hymenoptera). – Psyche, 76, p. 251–261.

Evans H.E. 1973. Cretaceous Aculeate wasps from Taimyr, Siberia (Hymenoptera). – Psyche, 80, p. 166–178.

Evans J.W. 1956. Palaeozoic and Mesozoic Hemiptera (Insecta). – Austral. J. Zool., 4, N 2, p. 165–258.

Evans J.W. 1972. Some remarks on the family Jascopidae (Homoptera, Auchenorrhyncha). – Psyche, 79, p. 120–121.

Faegri K., van der Pijl L. 1971. The principles of pollination ecology. 2nd ed. Oxford: Pergamon Press, p. 1–291.

Fahey J.J. 1962. Saline minerals of the Green River Formation. – Geol. Surv. Prof. Pap., 405, p. 1–50.

Feldmann R.M. 1972. Stratigraphy and paleoecology of the Fox Hills Formation (Upper Cretaceous) of North Dakota. – N.D. Geol. Surv. Bull., N 61, p. 1–65.

Fennah R.G. 1961. The occurence of a Cixiine Fulgoroid (Homoptera) in the Weald clay. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (13) 4, p. 161–163.

Fennah R.G. 1968. A new genus and species of Ricaniidae from Palaeocene deposits in North Dakota. – J. Natur. Hist., 2, p. 143–146.

Folinsbee R.E., Baadsgaard H., Cumming G.L., 1970. Geochronology of the Cretaceous-Tertiary boundary of the western plains of North America. Summary. – Eclog. geol. helv., 63, N 1, p. 91.

Folinsbee R.E., Baadsgaard H., Cumming G.L., Nascimbene J. 1964. Radiometric dating of the Bearpaw sea. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 48, p. 525.

Forbes T.M. 1931. Now old are the Lepidoptera? – Amer. Natural., 65, N 706, p. 479.

Fox R.C. 1970. Eutherian mammal from the Early Campanian (Late Cretaceous) of Alberta, Canada. – Nature, 227, N 5258, p. 630–631.

Fox R.C. 1974. Deltatheroids-like mammals from the Upper Cretaceous of North America. – Nature, 249, N 5455, p. 392.

Fraser F.C. 1957. A reclassification of the order Odonata. – Roy. Zool. Soc. N.S.W., p. 1–133.

Frenguelli J. 1946. Un nido de Esfegido del Cretáceo superior del Uruguay. – Notas Mus. La Plata, 11, Paleontol., N 90, p. 379–402.

Frič A. 1869.? Arch. naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmen, I, S. 188 (цит. по: A. Handlirsch, 1906–1908).

Frič A. 1869b. Notiz über eine Heuschrewe aus der Braunkohle von Freudenherm. – Arch. naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmen. 1, S. 276.

Frič A. 1882. Fossile Arthropoden aus Steinkohlen – und Kreideformation Böhmens. – Beitr. Paläont. Geol. Österr. Ungarn, 2, S. 1–7.

Frič A. 1884. Vesmir, 13, S. 205 (цит. по: A. Handlirsch, 1906–1908).

Frič A. 1889. Vesmir, 18, S. 8 (цит. по: A. Handlirsch, 1906–1908).

Frič A. 1901. Die thierische Reste der Perućer Schichten. – Arch. naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmen, 11, N 2, s. 163–180.

Frič A. 1905. Vorläufige Notiz über Miscellanea palaeontologica aus Böhmen. – SB Kgl. Böhm. Ges. Wiss., math-naturw. Kl., 21, s. 1–3.

Frič A. 1910. Miscellanea palaeontologica. 2. Prague (цит. по: A. Handlirsch, 1937).

Frič A., Bayer E. 1900. Studien im Gebiete der Böhmischen Kreideformation. – Arch. naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmen, II, N 2, S. 1–184.

Fujiyama I. 1973. Mesozoic insect fauna of East Asia. Part I. Introduction and Upper Triassic faunas. – Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 16, N 2, 331–386.

Galton P.M. 1973. A femur of a small theropod dinosaur from the Lower Cretaceous of England. – J. Paleontol., 47, N 5, p. 996–997.

Geinitz H.B. 1839. Charakteristik der Schichten und Petrefakten des sachsisch-böhmischen Kreidegebirges. Leipzig; Dresden: Arnold, p. 1–116.

George V.P. 1952. On some Arthropod microfossils from India. – Agra Univ. J. Res., 1, p. 83–108.

George V.P. 1968. A fossil predaceous larva of an aquatic beetle (Dytuscidae, Coleoptera) from the Cretaceous limestone clay, Seminar Hills, near Takli, Nagpur. – Curr. Sci. 37, N 21, p. 618–619.

Gies W.L. 1907. Some chemical notes on specimens of American amber. – Science, 25, p. 462.

Giglio-Tos E. 1919. Saggio di una nuova classificazione dei Mantidi. – Bol. Soc. entomol. ital., 49, p. 50–87.

Giglio-Tos E. 1927. Mantidae. Tierreich, Lief. 50, Berlin; Leipzig, S. 1–707.

Gill E.D. 1955. Fossil insects, centipede, and spider. – Victorian Natur., 72, p. 87–92.

Gill E.D. 1972. Palaeoclimatology and dinosaurs in southeastern Australia. – Search, 3, N 11–12, p. 444–446.

Gill J.R., Cobban W.A. 1966. The Red Bird section of the Upper Cretaceous Pierre shale in Wyoming. – Geol. Surv. Prof. Pap., 393-A, p. 1–73.

Glaser J.D. 1969. Petrology and origin of Potomac and Magothy (Cretaceous) sediments, middle Atlantic Coastal Plain. – Maryland Geol. Surv. Rept. Invest., 11, p. 1–102.

Goecke H. 1943. Monographie des Schilfkäfer. II, Die fossilen Funde und ihre Bestimmung. – Nova acta leopold., n.F., 12, N 86, S. 339–380.

Goffinet G., Freson R. 1972. Recherches synécologiques sur la pédofaune de l'écosysteme forêt claire (miombo). – Bull. Soc. écol., 3, N 2, p. 138–150.

Goody P.C. 1970. The Cretaceous Teleostean fish *Cimolichthys* from the Niobrara Formation of Kansas and the Pierre shale of Wyoming. – Amer Mus. Novit., N 2434, 1–29.

Göppert H., Menge A. 1883. Die Flora des Bernsteins und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiärformation und der Gegenwart. 1. Danzig, S. 1–63.

Göppert H., Menge A. 1896. Die des Bernsteins und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiärformation und der Gegenwart. 2. Danzig, S. 1–140.

Gradzinski R., Jerzykiewicz. 1974. Sedimentation of the Barun Goyot formation. – Palaeontol., pol., 33, S. 111–146.

Gottsche C. 1886. Über die im Bernstein eingeschlossenen Lebermoose. – Bot. Zbl., 25, S. 95–97, 121–123.

Grabau A.W. 1923a. Cretaceous fossils from Shantung. – Bull. Geol. Surv. China, 5, p. 143–181.

Grabau A.W. 1923b. Cretaceous Mollusca from North China. – Bull. Geol. Surv. China, 5.

Griesbach C.L. 1892. Geological sketch of the country north of Bhamo. – Rec. Geol. Surv. India, 25, pt 3, p. 127–130.

Griffitts M.O. 1949. Zones of Pierre Formation of Colorado. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 33, p. 2011–2028.

Groot J.J., Penny J.S. 1960. Plant microfossils and age of nonmarine Cretaceous sediments of Maryland and Delaware. – Micropaleontology, 6, N 2, p. 225–236.

Groot J.J., Penny J.S., Groot C.R. 1961. Plant microfossils and age of the Raritan, Tuscaloosa and Magothy Formations of the eastern United States. – Palaeontographica. Abt. B, 108, p. 123–140.

Hagen H. 1874. On amber in North America. – Proc. Boston. Soc. Natur. Hist., 16, p. 1–7.

Hagen H.A., 1882. Fossil insects of the Dakota group. – Nature, 25, p. 265–266.

Hager M.W. 1970. Fossils in Wyoming. – Wyo. Geol. Surv. Bull., N 54, p. 1–51.

Hall J.W. 1967. Two new species of *Ariadnaeosporites*. – Pollen et spores, 9, N 3, p. 563–568.

Hall J.W. 1969. Studies on fossill Azolla. Primitive types of megaspores and massulae from the Cretaceous. – Amer. J. Bot. 56, N 10, p. 1173–1180.

Hall W.J. 1965. Geology of northwestern North Park, Colorado. – U.S.Geol. Surv. Bull., N 1188, p. 1–133.

Hamilton K.G.A. 1971. A remarkable fossil Homopteran from Canadian Cretaceus amber, representing a new family. – Canad. Entomol., 103, N 7, p. 943–946.

Handlirsch A. 1906. A new Blattoid from the Cretaceous Formation of North America. – Proc. U.S. Nat. Mus., 29, p. 655–656.

Handlirsch A. 1906–1908. Die fossilen Insecten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig: Wilhelm Engelmann Verl., p. 1–1433.

Handlirsch A. 1910. Canadian fossil insects. Insects from the Tertiary lake deposits of the southern interior of British Columbia, collected by Mr. Lawrence M. Lambe in 1906. Contrib. Canad. Palaeontol. (Canad.Geol. Surv.), 2, pt. 3, p. 93–129.

Handlirsch A. 1937. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten mit Ergänzungen und Nachträgen sowie Ausblicken auf phylogenetische, paläeogeographische und allgemein biologische Problemen. Wien: Selbstverl. Mus. p. 1–240.

Handschin E. 1926a. Revision der Collembolen des baltischen Bernsteins. – Entomol. Mitt., 15, N 2, p. 161–185.

Handschin E. 1926b. Revision der Collembolen des baltischen Bernsteins. 2. – Entomol. Mitt., 15, N 3/4, S. 211–223.

Handschin E. 1926c. Revision der Collembolen des baltischen Bernsteins. 3. – Entomol. Mitt., 15, N 5/6, S. 330–342.

Harrington B.J. 1891. On the so-called amber of Cedar Lake, N. Saskatchewan, Canada. – Amer. J. Sci., ser. 3, 42, S. 332–338.

Haupt H. 1960. Die Käfer (Coleoptera) aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales. – Geologica, 6, S. 1–168.

Haupt H. 1956. Beitrag zur Kenntnis des eozänen Arthropodenfauna des Geiseltales. – Nova acta leopold., n.F., 18, N 128, S. 3–90.

Havel J.J. 1971. The *Araucaria* forests of New Guinea and their regenerative capacity. – J. Ecol., 59, N 1, p. 203–214.

Heckel J. 1850. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Fische Osterreichs. – Denkschr. K.K. Akad. Wiss. Wien, 1, S. 201–244.

Heckel J. 1856. Beitrage zur Kennthis der fossilen Fische Österreichs. – Denkschr. K.K. Akad. Wiss. Wien, 11, S. 187–274.

Heer O. 1870. Die moicene Flora und Fauna Spitzbergens. – Kngl. svensk. vetenskaps. akad. handl., 8, N 7, S. 1–98.

Heer O. 1874. Die Kreide-Flora der Arctischen Zone, gegrundet auf die von den Schwedischen Expeditionen von 1870 und 1872 in Grönland und Spitzbergen gesammelten Pflanzen. – Kngl. svensk. vetenskapsakad. handl., 12, N 6, S. 3–138.

Heer O. 1878. Beitrage zur fossilen Flora Sibiriens und des Amurlandes. – Mem. Acad. imp. sci. S.-Petersbourg, 25, S. 1–58.

Heer O. 1882. Die Flora der Komeschichten. – Flora foss. Arctica, 6, T.2, Zürich, S.1–112.

Heer O. 1883. Die fossile Flora Grönlands. 2. Flora foss. Arctica, 7, Zürich, S.1–275.

Heie O. 1967. Studies on fossil aphids (Homoptera: Aphidoidea). – Spolia zool. Mus. haunien., 26, 1–274.

Helm O. 1892. On a new fossil, amber-like resin occuring in Burma. – Rec. Geol. Surv. India, 25, pt. 4, p. 180–181.

Helm O. 1893. Further note on Burmite, a new amber-like fossil resin from Upper Burma. – Rec. Geol. Surv. India, 26, pt 2, p. 61–64.

Helm O. 1896. Beitrage zur Kenntnis der Insekten des Bernsteins. – Schrift. Naturf. Ges. Danzig, n.F., 9 (1895), S. 220–231.

Helm O. 1899. Insekteneinschlüsse im Gedanit. – Schrift. Naturf. Ges. Danzig, n. F., 10, S. 38.

Henderson J. 1925. The origin of the Green River Formation. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 8, p. 662–668.

Hennig W. 1960. Die Dipteren-Fauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. – Beitr. Entomol., 10, N 3/4, S. 221–329.

Hennig W. 1964. Die Dipteren-Familie Sciadoceridae im baltischen Bernstein (Diptera: Cyclorrhapha Aschiza). – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 127, S. 1–10.

Hennig W. 1965. Die Acalyptratae des baltischen Bernstein und ihre Bedeutung fur die Erforschung der phylogenetischen Entwiklung dieser Dipteren-Gruppe. – Stuttgart. Beitr. Natur., N 145, S. 1–215.

Hennig W. 1966a. *Fannia scalaris* Fabricius, eine rezente Art im baltischen Bernstein? (Diptera: Muscidae). – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 150, S. 1–12.

Hennig W. 1966b. Dixidae aus dem baltischen Bernstein mit Bemerkungen über einige andere fossile Arten aus der Gruppe Culicoidea (Diptera Nematocera). – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 153, S. 1–16.

Hennig W. 1966c. Spinnenparasiten der Familie Acroceridae im baltischen Bernstein. – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 165, S. 1–21.

Hennig W. 1966d. Bombyliidae im Kopal und im baltischen Bernstein (Diptera, Brachycera). – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 1966, S. 1–20.

Hennig W. 1967a. Die sogenannten "niederen Brachycera" im baltischen Bernstein. – Stuttgart. Betr. Naturk., N 174, S. 1–5.

Hennig W. 1967b. Neue Acalyptratae aus baltischen Bernstein (Diptera V Cyclorrhapha). – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 175, S. 1–27.

Hennig W. 1967c. Therevidae aus dem baltischen Bernstein, mit einigen Bemerkungen über Asilidae und Bombyliidae (Diptera, Brachycera). – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 176, S. 1–14.

Hennig W. 1969a. Die Stammgeschichte der Insecten. Frankfurt a. M.: Waldemar Kramer Verl., S. 1–436.

Hennig W. 1969b. Neue Übersicht über die aus dem baltischen Bernstein bekannten Acalyptratae (Diptera: Cyclorrhapha). – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 209, S. 1 – 42.

Hennig W. 1970. Insektenfossilien aus der unteren Kreide. 2. Empididae (Diptera). – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 214, S. 1 – 14.

Hennig W. 1971. Insektenfossilien aus der unteren Kreide. 3. Empidiformia '("Microphorinae") aus der unteren Kreide und aus dem baltischen Bernstein; ein Vertreter der Cyclorrhapha aus der unteren Kreide. – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 232, S. 1–27.

Hennig W. 1972. Insektenfossilien aus der unteren Kreide. 4. Psychodidae (Phlebotominae), mit einer kritischen Übersicht über das phylogenetische System der Familie und die bisher beschriebenen Fossilien (Diptera). – Stuttgart. Beitr. Naturk, N 241, S. 1–69.

Hennig W. 1973. Diptera (Zweiflüger). Handbuch der Zoologie, Bd. Arthropoda, 2. Insecta. 2. Teil: Spezielles; 31. 2. Aufl., Berlin – N. Y.: Walter de Gruyter, S. 1–337.

Henriksen K.L. 1917. En Bemaerking om Tertiaeret ved Kap Dalton: Ost-Grønland. – Medded. Grønland, 56, S. 203–206.

Henriksen K.L. 1922. Eocene insects from Denmark. – Dan. geol. unders., (2) 37, p. 1–36.

Hering M. 1951. Biology of the leaf miners. Gravenhage. 420 p.

Hesse C.J. 1939. Fossil fish localities in the Green River Eocene of Wyoming. – Sci. Monthly, 48, N 2, p. 147–151.

Hislop S. 1860. On the Tertiary deposits associated with trapp rocks in the East Indies. – Quart. J. Geol. Soc. London, 16, p. 154–160.

Hollick A. 1896. A Cretaceous clay marl exposure at Cliffwood, N.J. – Trans. N.J. Acad. Sci., 16, p. 123–137.

Hollick A. 1905. The occurence and origin of amber in the Eastern United States. – Amer. Natur., 39, p. 137–145.

Hollick A. 1906. The Cretaceous flora of southern New York and New England. – U.S. Geol. Surv. Monogr., 50, p. 1–219.

Hollick A., Martin G.C. 1930. The Upper Cretaceous flora of Alaska. – Geol. Surv. Prof. Pap., 159, p. 1–116.

Hong Y. 1975. Eine neue Fossile – Sinosiricidae (Hymenoptera: Siricoidea) in West-Weichang der Provinz Hebei. – Acta Entomol. Sinica, 18, N 2, S. 234–241.

Hooley R.W. 1925. On the skeleton of *Iguanodon atherfieldensis* sp. n. from the Wealden shales of Atherfield (Isle of Wight). – Quart. J. Geol. Soc. London, 81, p. 1–60.

Hou Y.T. 1958. Jurassic and Cretaceous nonmarine ostracods of the subfamily Cyprideinae from North-Western and North-Eastern regions of China. – Mem. Inst. Palaeontol. Acad. Sinica, N 1, p. 1–103.

Houša V., Špinar Z. 1962. Senonian Conchostracans (Conchostraca) from South Bohemia. – Sbor. Ustřed. ústavu geol. Odd. paleontol. (1960), 27, p. 7–30.

Hughes N.F. 1955. Wealden plant microfossils. – Geol. Mag., 92, p. 201.

Hughes N.F. 1958. Palaeontological evidence for the age of the English Wealden. – Geol. Mag., 95, p. 41–49.

Hughes N.F. 1973. Environment of angiosperm origins. – Палинология мезофита. Труды 3 Международн. палинол. конференции. М.: Наука, с. 135–137.

Hughes N.F. 1974. Angiosperm evolution and the superfluous ulpland origin hypothesis. – Bisbal Sahni Inst. Paleobotany Spec. Publ., 1, p. 25–29.

Hughes N.F. 1976. Palaeobiology of Angiosperm origin. Cambridge, etc.: Cambridge Univ. Press, p. 1–242.

Hughes N.F., Moody-Stewart J.C. 1967. Palynological facies and correlation in the English Wealden. – Rev. palaeobot., palynol., 1, p. 259–268.

Hughes N.F., Moody-Stewart J.C. 1969. A method of stratigraphic correlation using Early Cretaceous miospores. – Palaeontology, 12, pt. 1, p. 347–358.

Hulke J.W. 1881. *Polacanthus foxi*, a large undescribed dinosaur from the Wealden Formation in the Isle of Wight. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, p. 653–659.

Hull F.M. 1945. A revisional study of the fossil Syrphidae. – Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 95, p. 249–355.

Hurd P.D., Smith R.F., Durham Y.W. 1962. The fossiliferous amber of Chiapas, Mexico. – Ciencia (Méx.), 21, N 3, p. 107–118.

Hurd P.D., Smith R.F., Usinger R.L. 1958. Cretaceous and Tertiary insects in Arctic and Mexico amber. – Proc. 10th Internat. Congr. Entomol. (Montreal 1956), 1, p. 851.

Hussakof L. 1932. The fossil fishes collected by the Central Asiatic expeditions. – Amer. Mus. Novit., N 553.

Huxley T. 1870. On *Hypsilophodon foxii*, a new dinosauran from the Wealden of the Is-

le of Wight. – Quart. J. Geol. Soc. London, 26, p. 3–12.

Illies H. 1941. Das Insekten-führende Alttertiär von Havighorst. – Z. Geschiebeforsch., 17, p. 16–24.

Illies J. 1962. Die Unterordnungen, Familien und Gattungen der Plecoptera. – Verhandl. XI. Internat. Kongr. Entomol. (Wien 1960), 3, S. 263–267.

Illies J. 1965. Phylogeny and zoogeography of the Plecoptera. – Ann. Rev. Entomol., 10, p. 117–140.

Iovino A.J., Bradley W.H. 1969. The role larval Chironomidae in the production of lacustrine corpopel in Mud Lake, Marion County, Florida. – Limnol. and Oceanogr., 14, N 6, p. 898–905.

Irish E.J.W. 1970. The Edmonton group of south-central Alberta. – Bull. Canad. Petrol.Geol., 18, N 2, p. 125–155.

Jähnichen H. E. Kahlert. 1972. Über eine mesozoische Flora aus der Mongolischen Volksrepublik. – Geologie, 21, N 8. S. 964–1001.

Janzen D.H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science, 171, N 3967, p. 203–205.

Jones R. 1860. Note on the fossil Cypridae from Nagpur. – Quart. J. Geol. Soc. London, 16, p. 186–187.

Jarzembowski E.A. 1976. Insect fossils from the Wealden of the Weald. – Proc. Geol. Assoc., 87, N 4, p. 443–446.

Kelner-Pillault S. 1970. L' ambre balte et sa faune entomologique avec description de deux apoidés nouveaux. – Ann. Soc. entomol. France, 6, N 1, p. 3–24.

Kielan-Jaworowska Z. 1974. Multituberculate succession in the Late Cretaceous of the Cobi desert (Mongolia). – Palaeontol. pol., 30, p. 23–44.

Kielan-Jaworowska Z. 1975a. Preliminary description of two new Eutherian genera from the Late Cretaceous of Mongolia. – Palaeontol. pol., 33, 5–13.

Kielan-Jaworowska Z. 1975b. Evolution of the Therian mammals in the Late Cretaceous of Asia. Pt. I. Deltatheridiidae. – Palaeontol. pol., 33. 103–131.

Kimyai A. 1970. Plant microfossils from the Raritan Formation (Cretaceous) in Long Island. – Pollen et spores, 12, N 2, 181–204.

Kinsey A.C. 1919. Fossil Cynipidae. – Psyche, 26, p. 44–49.

Kinzelbach R.K. 1970a. Eine Gängmine aus dem eozänen Ölschiefer von Messel (Insecta: Lepidoptera). – Paläont. Z., 44, S. 93–96.

Kinzelbach R.K. 1970b. Wanzen aus eozänen Ölschiefer von Messel (Insecta: Heteroptera). – Notizbl. Hess. Landesamt. Bodenforsch., 98, S. 9–18.

Kirchheimer F. 1937. Beiträge zur Kenntnis der Flora des baltischen Bernstein. I. – Bot. Centralbl. Beih. 573, S. 441–484.

Klebs R. 1886. Gastropoden im Bernstein. – Jährb. Kgl. Preuss. Geol. Landesanst. (1885), S. 366–394.

Klebs R. 1896. Cedarit, ein neues bernsteinähnliches Harz Canadas und sein Vergleich mit anderen fossilen Harzen. – Jahrb. Kgl. Preuss. Geol. Landesanstalt (1895). S. 123 – 126.

Klebs R., 1910. Über Bernsteineinschlusse in allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. – Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg, 51, S. 217–242.

Knobloch E. 1971. Pflanzenfunde aus dem böhmischen und mahrischen Cenoman. – Neues Jahrb. Geol. Päläont. Abh., 139. N 1. S. 43–56.

Knowlton F.H. 1896. American amber-producing tree. – Science, n.s., 3, p. 582–584.

Knowlton F.H. 1909. The stratigraphic relations and paleontology of the Hell Creek beds, Ceratops beds etc. – Proc. Wash. Acad. Sci., 11.

Knowlton F.H. 1923. Revision of the flora of of the Green River Formation, with descriptions of new species. – Geol. Surv. Prof. Pap., 131-F, p. 133–176.

Kobayashi T. 1954. Fossil Estherians and allied fossils. – J.Fac. Sci. Univ. Tokyo, sect. 2, pt 1.

Kobayashi T. 1959. Cretaceous of Korea and Manchuria. – Sistema Cretacica. Congr. Geol. Intern., XXe sess. (Ciudad de Mexico, 1956); Un Symposium sobre el cretacico. 2. Africa, Asia, Lejuno Oriente, p.383–392.

Koch B.E. 1963. Fossil plants from the Lower Paleocene of the Agatdal (Angmertusut) area, central Nugssuaq Peninsula, Northwest Greenland. – Medd. Grønland, 172, p. 1–120.

Koch B.E. 1964. Review of fossil floras and nonmarine deposits of West Greenland. – Bull. Geol. Soc. America, 75, N 6, p. 535 – 548.

Koch L. 1929. Stratigraphy of Greenland. – Medd. Grønland, 73, N 2, p. 1–124.

Koert W.B. 1925. Geologische Beobachtungen in Syrien und Palästina während des Feldzuges 1917/18. – Z. Dtsch.Geol. Ges., 76, S. 1–59.

Köppen W. 1931. Grundriss der Klimakunde. Berlin; Leipzig.

Kornhuber A. 1873. Über einen neuen fossilen Saurier aus Lesina. – Abh. K.K. Geol. Reichsanst. (Wien), 5, S. 75–90.

Krassilov V.A. [*Красилов*], 1973a. Upper Cretaceous staminate heads with pollen grains. – Palaeontology, 16, N 1, c.41–44.

Krassilov V.A. [*Красилов*]. 1974. Mesozoic plants and the problem of angiosperm ancestry. – Lethaia, 6, N 2, p. 163–178.

Krishnan M.S. 1973. The age of the Deccan Trapps. – Bull. Indian Nat. Sci. Acad., N 45, p. 87–94.

Kruger L. 1923. Neuroptera succinica baltica. Die im baltischen Bernstein eingeschlossenen Neuropteren des Westpreussischen Provinzialmuseums in Danzig. – Stett. entomol. Z., 84, S. 68–92.

Krumbiegel G. 1962a. Ostracodenfunde aus der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales. – Geologie, 11, N 2, S. 215–237.

Krumbiegel G. 1926b. Molluskenfunde (Gastropoda der Oberordnung Pulmonata Cuvier 1795) in der mitteleozänen Braunkohle des Geiseltales und ihre fazielle und stratigraphische Bedeutung. – Geologie, 11, N 5, S. 557–603.

Kuchler A.W. 1972. The mangrove in New Zeland. – N.Z. Geogr., 28, N 2, p. 113–129.

Kühne W.G., Kubig L., Schlüter T. 1973. Eine Micropterygide (Lepidoptera Homoneura) aus mittelcretazischem Harz Westfrankreichs. – Mitt. Dtsch. entomol. Ges., 32, S. 61–65.

Kuschel G. 1959. Un Curculionido del Cretaceo superior - primer insecto fosil de Chile. – Invest. zool. chil., 5, p. 49–54.

Laidy J. 1860. Extinct Vertebrata from the Judith River and Great Lignite Formation of Nebraska. – Trans. Amer. Phil. Soc., (2) 11, p. 139–154.

Lakhapral R.N. 1973. Tertiary floras of the Deccan Trapps country. – Bull. Indian Nat. Sci. Acad., N 45, p. 127–155.

Lambe L.M. 1902. New dinosaurian genera and species from the Belly River Series. – Contrib. Canad. Palaeontol. (Canad. Geol. Surv.), 3, pt 2, p. 25–81.

Lambe L.M. 1920. The hadrosaur *Edmontosaurus* from the Upper Cretaceous of Alberta. – Mem. Geol. Surv. Canada, 120, p. 1–79.

Lameere A., Severin G. 1897. Les insectes de Bernissart. – Ann. Soc. entomol. Belg., 41, p. 35–38.

Lammons J.M. 1970. The palynology and paleoecology of the Pierre shale (Campanian-Maestrichtian) of northwestern Kansas and environs. – Diss. Abstrs Intern., B, 30, N 7, p. 3309B.

Langenheim J.H. 1966. A botanical source of amber from Chiapas, Mexico. – Ciencia (Méx.), 24, p. 201 – 209.

Langenheim J.H. 1969. Amber: a botanical inquiry. – Science, 163, N 3872, p. 1157–1169.

Langenheim J.H., Beck C.W. 1968. Catalogue of infrared spectra of fossil resins (ambers). I. North and South America. – Harvard Univ. Bot. Mus. Leafl., 22, N 3, p. 65–120.

Langenheim J.H., Hackner B.L., Bartlett A. 1967. Mangrove pollen at the depositional site of oligo-miocene amber from Chiapas, Mexico. – Harvard Univ. Bot. Mus. Leafl., 21, N 10, p. 289–324.

Langenheim R.L., Buddhue L.D., Jelinek G. 1965. Age and occurence of the fossil resins, bacalite, kansasite and jelinite. – J. Paleontol., 39, p. 283–287.

Langenheim R.L., Smiley C.Y., Gray J. 1960. Cretaceous amber from the Arctic Coastal Plain of Alaska. – Bull. Geol. Soc. Amer., 71, p. 1345–1356.

Larsen K. 1970. A fossil turtle from the Green River Formation in Utah. – Great Basin Natur., 30, N 1, p. 13–15.

Larsson S.G. 1965. Reflections on the Baltic amber inclusions. – Entomol. Medded., 34, N 2, p. 135–142.

Larsson S.G. 1965. Palaeobiology and mode of burial of the insects of the Lower Eocene Mo-clay of Denmark. – Medd. Dansk geol. foren., 24, p. 193–209.

Leppik E.E. 1971. Paleontological evidence on the morphogenic development of flower types. – Phytomorphology, 21, N 2–3, p. 164–174.

Lewis S.E. 1970. Fossil caddisfly cases (Trichoptera) from the Cobb's Creek site (Cretaceous), near New Ulm, Minnesota. – Ann. Entomol. Soc. Amer., 63, N 6, p. 1779–1780.

Lin Q. 1976. The Jurassic fossill insects from western Liaoning. – Acta palaeontol. Sinica, 15, N 1, p. 97–118.

Linsley E.G. 1942. A review of the fossil Cerambycidae of North America. – Proc. New England Zool. Coll., 21, p. 17–42.

Liu H.T., Sut T.S., Chang K.J., Huang W.L. 1963. Lycopterid fishes from North China. – Mem. Inst. Vertebr. Palaeoantol. Palaeontropol. Acad, Sinica, N 6, p. 1–63.

Loew H. 1861. Über die Dipterenfauna des Bernsteins. – Ber. 35. Versamml. Dtsch. Naturf., S. 88–98.

Longman H.A. 1932. A new Cretaceous fish. – Mem. Queensl. Mus. (Brisbane), 10, p. 89–97.

Lundberg J.G., Case G.R. 1970. A new catfish from the Eocene Green River Formation, Wyoming. – J. Paleontol., 44, N 3, p. 451–457.

MacKay M.R. 1970. Lepidoptera in Cretaceous amber. – Science, 167, N 3917, p. 379–380.

MacLeod E.G. 1970. The Neuroptera of the Baltic amber. I. Ascalaphidae, Nymphidae and Psychopsidae. – Psyche, 77, p. 147–180.

Magdefrau K. 1957. Flechten und Moose im baltischen Bernstein. – Ber. Dtsch. bot. Ges., 70, S. 433–435.

Malicky H. 1973. Trichoptera (Köcherfliegen). – Handb. Zoologie, Bd. 4, Arthropoda, H.2, Insecta, T. 2, Spezielles, S. 1–114.

Mani M.S. 1945. Descriptions of some fossil Arthropods from India. – Indian J. Entomol., 6, p. 61–64.

Mani M.S. 1947a. Some fossil Arthropods from the Saline series in the Salt Range of the Pundjab. – Proc. Indian. Nat. Sci. Acad., 16B, N 1–4, p. 43–56.

Mani M.S. 1947b. On a fossil weevil from Nagpur, India. – Indian J. Entomol., 8, p.53–77.

Mantell G.A. 1846. Notes on the Wealden strata of the Isle of Wight, with an account of the bones of Iguanodon and other reptiles discovered at Brook Point and Sandown Bay. – Quart. J. Geol. Soc. London., 2, p. 91–96.

Marlière R. 1933. Compte rendue de l'excursion conduite le 17e juin 1933 dans le Bassin crétacé de Mons. – Bull. Soc. géol. Belg., 43, p. 177.

Marlière R. 1945. Les mers albiennes et cénomaniennes en bordure méridionale du Continent ardennais. – Bull. Soc. roy. géogr. Belg., 1.

Marlière R. 1946. Deltas wealdiens du Hinaut; sables et graviers du Thieu; argiles réfractaires d'Hautrage. – Bull. Soc. géol. Belg., 55.

Maryańska T., Osmólska H. 1975. Protoceratopsidae (Dinosauria) of Asia. – Palaentol. pol., 33, p. 133–181.

Masner L., Dessart P. 1972. Notes on Embidobiini (Scelionodae: Hymenoptera), with description of a new genus. – Canad. Entomol, 104, p. 505–510.

Matsuo H. 1970. On the Omichidani flora (Upper Cretaceous), inner side of Central Japan. – Trans. Proc. Palaeontol. Soc. Japan, n.s., N 80, p. 371–389.

Matthes H.W. 1970. Zur Paläogeographie und Stammesgeschichte der eozänen Wirbeltiere des Geiseltales. – Hercynia, n.F., 7, S. 199–249.

Matthews J.V. 1973. A preliminary list of insect fossils from the Beaufort Formation, Meighen Island, District of Franklin. – Geol. Surv. Canada Pap., 74-1, pt A, p.203–206.

McAlpine D.K. 1972. Insects and continental drift. – Austral. Natur. Hist., 17, N 8, p. 274–278.

McAlpine J.F. 1970. First record of calyptrate flies in the Mesozoic era (Diptera: Calliphoridae). – Canad. Entomol., 102, N 3, p. 342–346.

McAlpine J.F. 1973. A fossil ironomiid fly from Canadian amber (Diptera: Ironomyiidae). – Canad. Entomol., 105, N 1, p.105–111.

McAlpine J.R., Martin J.E.H. 1966. Systematics of Sciadoceridae and relatives with descriptions of two new genera and species from Canadian amber and erection of family Ironomyiidae (Diptera: Phoroidea). Canad. Entomol., 98, N 5, p. 527–544.

McAlpine J.F., Martin J.E.H. 1969. Canadian amber – a paleontological treasure-chest. – Canad. Entomol., 101, N 8, p. 819–838.

McKittrick F.A. 1964. Evolutionary studies of cockroaches. – Cornell Univ. Agric. Experiment. Station Mem., N 389, p. 1 – 197.

Meinander M. 1975. Fossil Coniopterygidae (Neuroptera). – Notulae entomol., 55, p. 53–57.

Meunier F. 1902. Un nuevo Cicadide del Kimeridgiense en el Montsech, Provincia de Lerida (Cataluña). Mem. Real Acad. Cienc. y Artes de Barcelona, – (3) 4, p. 9.

Meunier F. 1903. Nuevas contribuciones á la fauna de los Himenópteros fósiles. – Mem. Real acad. cienc. y artes Barcelona, (3)4, p. 462–465.

Meunier F. 1904a. Monographie des Cecidomyidae, Sciaridae, Mycetophilidae et Chironomidae de l'ambre de la Baltique. – Ann. Soc. sci. Bruxelles, 28, p. 13–276.

Meunier F. 1904b. Beitrag zur Fauna der Bibioniden, Simuliden und Rhyphiden des Bernsteins. – Jahrb. Kgl. Preuss. geol. Landesanst., 24, S. 391–404.

Meunier F. 1907. Monographie des Dolichopodidae de l'ambre de la Baltique. I. – Naturaliste, 29, p. 197.

Meunier F. 1908a. Monographie des Dolichopodidae de l'ambre de la Baltique. 2. – Naturaliste, 30, 7–9, 21–23, 29–30, 57–59.

Meunier F. 1908b. Monographie des Empidae de l'ambre de la Baltique. – Ann. Sci. natur., zool., 7, 81–129.

Meunier F. 1910. Les Stratiomyides de l'ambre de la Baltique. – Bull. Soc. entomol. France, p. 199–201.

Meunier F. 1914. Un blattido y una larva de Odonata del Kimeridge de la Sierra Montsech. – Mem. Real acad. cienc. y artes Barcelona, (9) 11, p. 1–8.

Meunier F. 1916. Beitrag zur Monographie der Mycetophiliden und Tipuliden des Bernsteins. – Z. Dtsch. geol. Ges., 68, S. 477–493.

Meunier F. 1921. Die Insektenreste aus dem Lutetien von Messel bei Darmstadt. – Abh. Hess. geol. Landesamt., 7, N 3, S. 1 – 16.

Meunier F. 1922. Nouvelle contribution à la monographie des Mycetophilidae (Ceroplatinae, Mycetophilinae et Sciophilinae) de l'ambre de la Baltique. – Rev. sci. Bourbonnais, N 4, p. 114–120.

Meunier F. 1923. Nouvelle contribution à la monographie des Mycetophilidae (Ceroplatinae, Mycetophilinae et Sciophilinae) de l'ambre de la Baltique. 2. – Rev. sci. Bourbonnais, N 1, p. 14–34.

Meyn L. 1876. Der Bernstein der norddeutschen Ebene auf zweiter, dritter, vierter, fünfter und sechster Lagerstätte. — Z. Dtsch. geol. Ges., 28, S. 171–198.

Middendorf A.T. [*Миддендорф А.Ф.*] 1848. Reise in den aussersten Norden und Osten Sibiriens. I. Orographie und Geognosie. St.-Petersburg, S. 1–306.

Mitchell E.G. 1908. An apparently new Protoblattoid family from the Lower Cretaceous. — Smithsonion miscell. Collect. 52, p. 85–86.

Mook C.C. 1941. A new crocodilian from the Lance formation (Prodiplocynodon langi gen. et sp. nov.) — Amer. Mus. Novit., N 1128, p. 1–5.

Morris F.K. 1936. Central Asia in Cretaceous time. — Bull. Geol. Soc. Amer., 47.

Moussa M.T. 1970. Nematode fossil trails from the Green River Formation (Eocene) in the Uinta Basin, Utah. — J. Paleontol., 44, N 2, p. 304–307.

Muesbeck C.F.W. 1963. A new Ceraphronid from Cretaceous amber (Hymenoptera, Proctotrupoidea). — J. Paleontol., 37, N 1, p. 129–130.

Müller J. 1848. Fossile Fische. — In: A.T.Middendorf. Reise in dem aussersren Norden und Osten Sibiriens. St.-Petersburg, S. 261.

Muller J. 1970. Palynological evidence on early defferentiation of angiosperms. — Miol. Rev. Cambridge Phil. Soc., 45, N 3, p. 417–450.

Mulleried F.K.G. 1942. El primer Miriapodo fosil de Mexico encontrado en el Estado de Puebla. — Anal. Inst. biol., Méx., 13, p. 711–717.

Murray A. 1860. Notes on some fossil insects from Nagpur. — Quart. J. Geol. Soc. London, 16, p. 182–185.

Nathorst A.G. 1910. Beitrage zur Geologie der Bären-Insel, Spitzbergens und des König-Karl-Landes. — Bull. Geol. Inst. Upsala, 10, 261–416.

Nemejc F. 1956. Paleobotanická studie k otácze stratigrafie ulozenin jihoceské pánve. — Sbor. Ustřed ústavu geol., 22, p. 335–367.

Noetling F. 1892. Preliminary report on the economic resources of the amber and jade mines area in Upper Burma. — Rev. Geol. Surv. India, 25, pt. 3, p. 130–135.

Noetling F. 1893. On the occurence of Burmite, a new fossil resin from Upper Burma. — Rec. Geol. Surv. India, 26, pt 1, p. 31–40.

Norris G. 1973. Palynologic criteria for recognition of the Jurassic-Cretaceous boundary in Western Europe. — Палинология мезофита. Труды 3 Международн. палинол. конференции. М.: Наука, с. 97–101.

Northrop S.A., Cockerell T.D.A. 1928. Beetles from the Fox Hills Cretaceous strata of South Dakota. — Amer. J. Sci., (5), 15, p. 28–38.

Oman P.W. 1937. Fossil Hemiptera from the Foz Hills sandstone (Cretaceous) of Colorado. — J. Paleontol., 11, N 1, p. 38.

Oriel S.S., Tracey J.L. 1970. Uppermost Cretaceous and Tertiary stratigraphy of Fossil Basin, Southwestern Wyoming. — Geol. Surv. Prof. Pap., 635, p. 1–53.

Osborn H.F. 1923. Two Lower Cretaceous dinosaurs of Mongolia. — Amer. Mus. Novit., N 95, p. 1–10.

Osborn H.F. 1924. *Psittacosaurus* and *Protiguanodon*; two Lower Cretaceous iguanodonts from Mongolia. — Amer. Mus. Novit., N 127, p. 1–16.

Owens J.P., Minard J.P., Sohl H.F. 1968. Cretaceous deltas in the nothern New Jersey Coastal Plain. — Guide book to field excursions. 40th Ann. Mtg. N.Y.State Geol. Assoc. (Flushing 1968). R.M. Finks (Ed.), p. 33–48.

Owens J.P., Sohl H.F. 1969. Shelf and deltaic paleoenvironments in the Cretaceous-Tertiary formations of the New Jersey Coastal Plain. — Geology of select. areas N.J. and east. Pennsylvania. New Brunswick; Rutgers Univ. Press, p. 235–278.

Pacltová B. 1961. Zur Frage der Gattung *Eucalyptus* in der böhmischen Kreideformation. — Preslia, 33. S. 113–129.

Pacltová B. 1965. Über den Nachweis mariner Beeinflussung des oberen Teiles der Perucer Schichten (Cenoman) in Nordböhmen. — Geologie, 14, H 7, S. 892.

Pacltová B. 1971. Palynological study of Angiospermae from the Peruc Formation (Albian-Lower Cenomanian) of Bohemia. — Sb. geol. věd., P., 13. Praha, CSAV.

Pacltová B. 1973. Evolution of angiosperm pollen of the Bohemian Upper Cretaceous and its time-correlation significance. — Палинология кайнофита. Труды 3 Международн. палинол. конференции. М.: Наука, с. 24–27.

Parker L.R. 1970. A titanothere from the Eocene Green River Formation of Utah. — Geol. Soc. Amer. Abstr. with Programs, 2, N 6. 400 p.

Parkin J. 1923. The strobilus theory of angiospermous descent. — Proc. Linn. Soc. London, 153, p. 51–64.

Parks W.A. 1933. New species of dinosaurs and turtles from the Upper Cretaceous Formations of Alberta. — Univ. Toronto Stud., Geol. Ser., N 34, p. 3–33.

Penny J.S., 1947. Studies on the conifers of the Magothy flora. — Amer. J. Bot., 34, p. 281–296.

Perkins P.L. 1970. Fossil Lake, Wyoming, and its magnificent inhabitants. – Discovery, 6, N 1, p. 33–40.

Peterson B.V. 1975 A new Cretaceous bibionid from Canadian amber (Diptera: Bibionidae). – Canad. Entomol., 107, N 7, p. 711–715.

Petrunkevitch A. 1942. Astudy of amber spiders. – Trans. Connect. Acad. Arts. Sci., 34, 119–464.

Petrunkevitch A. 1946. Fossil spiders in the collection of the American Museum of Natural History. – Amer. Mus. Novit., N 1328, p. 1–36.

Petrunkevitch A. 1950. Baltic amber spiders in the Museum of Comparative Zoology. – Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, 103, N 5, p. 259–357.

Petrunkevitch A. 1958. Amber spiders in European collections. – Trans. Connect. Acad. Arts. Sci., 41, p. 97–400.

Peus F. 1968. Über die beiden Bernstein-Flöhe (Insecta, Siphonaptera). – Paläont. Z., 42, H. 1/2, p. 62–72.

Picard M.D., High L.R. 1972. Paleoenvironmental reconstructions in an area of rapid facies change, Parachute Creek Member of Green River Formation (Eocene), Uinta Basin, Utah. – Bull. Geol. Soc. Amer., 83, N 9, p. 2689 – 2708.

Picard M.D., Thompson W.D., Williamson C.R. 1973. Petrology, geochemistry and stratigraphy of black shale facies of Green River Formation (Eocene), Uinta Basin, Utah. – Bull. Utah Geol. Miner. Surv., N 100, p. 1–52.

Ping C. 1928. Cretaceous fossil insects of China. – Palaeontol. Sinica, Ser. B, 13, fasc. 1, p. 1–48.

Piton L.E. 1940. Paléontologie du gisement eocéne de Menat (Puy-de-Dome) (flore et faune). Paris: Lechevalier, p. 1– 303.

Piton L.E., Theobald N. 1937. Les insects fossiles de Menat. – Rev. sci. natur. Auvergne, n.s., 3, p. 76–88.

Pocock S.A.J. 1962. Microfloral analysis and age determination of strata at the Jurassic–Cretaceous boundary in the Western Canada Plains. – Palaeontographica, Abt. B, III, Lief. 1–3.

Pongràcz A. 1935. Die eozäne Insektenfauna des Geiseltales. – Nova acta leopold., n. F., 2, S. 483–572.

Ponomarenko A.G. [*Пономаренко А.Г.*]. 1969. On the fossil beetles from Cretaceous strata of North Canada with the description of a new family of Archostemata. – Psyche, 76, N 3, p. 306–310.

Prakash U. 1960. A survey of the Deccan Intertrappean flora of India. – J. Paleontol., 34, p. 1027–1040.

Priesner H. 1924. Bernstein-Thysanopteren. 1. – Entomol. Mitt., 13, N 4–5, S. 130–150.

Priesner H. 1929. Bernstein-Thysanopteren. 2. – Bernstein-Forsch., 1, p. 111–138.

Priesner H. 1949. Genera Thysanopterorum. – Bull. Soc. Fouad 1er Entomol., 33, p. 31–157.

Princis K. 1960. Zur Systematik der Blattarien. – Eos, 36, N 4, p. 427–449.

Quate L.W. 1961. Fossil Psychodidae in Mexican amber (Diptera, Insecta). – J. Paleontol., 35, p. 949–951.

Ramanuiam C.G.K., Stewart W.N. 1969. Fossil woods of Taxodiaceae from the Edmonton Formation (Upper Cretaceous) of Alberta. – Canad. J. Bot., 47, N 1, p. 115–124.

Raunsgaard Pedersen K. 1968. Angiospermous leaves from the Lower Cretaceous Kome formation of Northern West Greenland. Grønlands. – Geol. unders. Rapp., 15, p. 17–18.

Ravn Y.P.Y. 1922. On the Mollusca of the Tertiary of Spitsbergen. – Results. Norsk Statsunderst. Spitsbergensekspedit., 1, 2, p. 1–28.

Raymond P.E. 1946. The genera of fossil Conchostraca – a genus of bivalved Crustaceae. – Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Col., 96, N 3.

Reid E., Chandler M.E.J. 1933. The London clay flora. – Brit. Mus. (Natur. Hist.), p. 1–561.

Reymanówna M. 1960. A Cycadeoidean stem from the Western Carpathians. – Acta palaeobot. (Kraków), 1, N 2, S. 62–64.

Reyre Y. 1973. Palynologie de Mésozoique saharien. Traitement des donnés par l'informatique et applications à la stratigraphie et à la sedimentologie. – Mém. Mus. nat. hist. natur., C 27, p. 1–284.

Rice H.M.A. 1959. Fossil Bibionidae (Diptera) from British Columbia. – Geol. Surv. Canada Bull., 55, p. 1–37.

Rice H.M.A. 1968. Two Tertiary sawflies (Hymenoptera–Tenthredinidae) from British Columbia. – Geol. Surv. Canada Pap., 67–59, p. 1–21.

Rice H.M.A. 1969. An antlion (Neuroptera) and a stonefly (Plecoptera) of Cretaceous age from Labrador, Newfoundland. – Geol. Surv. Canada Dep. Energy, Mines and Resources, Pap., 68–65, p. 1–11.

Richards W.R. 1966. Systematics of fossil aphids from Canadien amber (Homoptera: Aphididae). – Canad. Entomol., 98, N 7, 746–760.

Riek E.F. 1954. A second specimen of the dragonfly *Aeshnidiopsis flindersiensis* (Woodward, 1884) from Queensland Cretaceous. – Proc. Linn. Soc. N.S.W., 79, p. 61–62.

Riek E.F. 1970a. Lower Cretaceous fleas. – Nature, 227, N 5259, p. 746–747.

Riek E.F. 1970b. Fossil history. – In: The insects of Australia. Melbourne Univ. Press, p. 168–186.

Riek E.P. 1970c. Hymenoptera (wasps, bees, ants). In: The Insects of Australia. Melbourne Univ. Press, p. 267–959.

Riek E.P., Gill E.D. 1971. A new Xiphosurian genus from Lower Cretaceous freshwater sediments at Koonwarra, Victoria, Australia. – Palaeontology, 14, N 2, p. p. 206–210.

Roehler H.W. 1969. Stratigraphy and oil-shale deposits of Eocene rocks in the Washakie Basin. – Wyo. Geol. Assoc. Guidebook, 21st Ann. Field. Conf., p. 197–206.

Romer A.S. 1960. Explosive evolution. – Zool. Jahrb., Abt. 3, 88, N 1, S. 79–90.

Rosenkrantz A. 1942. Slagten Thyasira's geologiske Optraden. – Medd. Dansk geol. foren., 10, S. 277–278.

Ross E.S. 1956. A new genus of Embioptera from Baltic amber. – Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 25, S. 76 – 81.

Ross E.S. 1970. Biosystematics of the Embioptera. – Ann. Rev. Entomol., 15, p. 157–172.

Ross H.H. 1958. The Cretaceous caddisfly. Dolophilus praemissus Cockerell. – Proc. 10th Intern. Congr. Entomol. (Montreal, 1956), 1, p. 1–849.

Röttländer R., Mischer G. 1970. Chemische Untersuchungen an libanesischem Unterkreide-Bernstein. – Neue Jahrb. Geol. und Paläontol., Monatsh., 11, S. 668–673.

Rower C.F. 1939. Opilioniden im Bernstein – Palaeobiologica, 7, S. 1–5.

Ruffle L., Helms I. 1970. Waldsteppe und Insektenwelt im Bernstein, Beispiel aus der Bernsteinsammlung des Palaontologischen Museum. – Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-naturwiss. R., 19, N 2–3, S. 243–249.

Rundle A.J., Cooper J. 1971. Occurence of a fossil insects larva from the London clay of Herne Bay, Kent. – Proc. Geol. Assoc., 82, N 2, p. 293–295.

Russel L.S. 1967. Unionidae from the Cretaceous and Tertiary of Alberta and Montana. – J. Paleontol., 41, N 5, p. 1116–1120.

Russel D.A., Chamney T.P. 1967. Notes on the biostratigraphy of dinosaurian and microfossil faunas in the Edmonton Formation (Cretaceous), Alberta. – Canada Nat. Mus. Natur. Hist., 35, p. 1–22.

Sahni A. 1972a. Community structure of Campanian (Upper Cretaceous) vertebrates from the Judith River Formation in north-central Montana, USA. – Proc. Intern. Paleontol. Union. Internat. Geol. Congr. 23rd Sess. (Czechoslovakia, 1968). Evolut., Ostracoda, Paleoecol. and Paleobiogeogr., other subj. Warszawa, p. 339–343.

Sahni A. 1972b. The vertebrata fauna of Judith River Formation, Montana. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 147, N 6, p. 321–412.

Sahni B. 1934. The Deccan Traps: are they Cretaceous or Tertiary? – Curr. Sci., 3(4), p. 134–136.

Salt G. 1931. Three bees from Baltic amber. – Bernstein-Forsch., 2, p. 136–147.

Saunders W.B., Mapes R.H., Carpenter F.M., Elsik W.C. 1974. Fossiliferous amber from the Eocene (Claiborne) of the Gulf Coastal Plain. – Bull. Geol. Soc. Amer., 85, p. 979–984.

Schaeffer B. 1970. Mesozoic fishes and climate. – Proc. N. Amer. Paleontol. Conv. (Chicago, 1969), pt D, p. 376–388.

Schaeffer B., Mangus M. 1965. Fossil lakes from the Eocene. – Natur. History, 74, N 10, p. 10–21.

Schaufuss L.W. 1890a. System-Schema der Pselaphiden, ein Blick in die Vorzeit, in die Gegenwart und die Zukunft. – Tijdschr. entomol., 33, S. 101–162.

Schauffuss L.W. 1890b. Scydmaeniden des baltischen Bernsteins. – Nunquam otiosus, 9, S. 561–586.

Schedl K.E. 1947. Die Borkenkafer des baltischen Bernsteins. – Zbl. Gesamtgeb. Entomol., 2, S. 12–45.

Scheibnerová V. 1971. Implications of deep sea drilling in the Atlantic for studies in Australia and New Zealand – some new views on Cretacepus and Cainozoic palaeogeography and biostratigraphy. – Search, 2, N 7, p. 251–254.

Schlee D. 1970. Insektenfossilien aus der unteren Kreide. I. Verwandtschaftsforschung an fossilen und rezenten Aleyrodina. – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 213, S. 1-72.

Schlee D. 1975. Das Problem der Podonominae-Monophylie: Fossilendiagnose und Chironomidae-Phylogenetik (Diptera). – Entomol. Germanica, 1, S. 316–351.

Schlee D., Dietrich H.-G. 1970. Insektenführender Bernstein aus der Unterkreide des Libanon. – Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Monatsh., N 1, S. 40–50.

Schlinger E.I. 1974. Continental drift, *Nothofagus*, and some ecologically associated insects. – Ann. Rev. Entomol., 19, p. 323–343.

Schlüter T. 1974. Kritisches zum Nachweis von Schmetterlingsschuppen aus einem fossilen Harz der mittleren Kreide Nordwestfrankreich. – Entomol. Z., 84, N 23, S. 253–256.

Schlüter T. 1975. Nachweis verschiedener Insecta-Ordines in einem mittelkretazischen Harz Nordwestfrankreichs. – Entomol. Germanica, 1, N 2, S. 151–161.

Schlüter T., Kuhne W.G. 1975. Die einseitige Trübung von Harzinklusen – ein Indis gleicher Bildungsumstande. – Entomol. Germanica, 1, N 3/4; 308–315.

Schubert K. Neue Untersuchungen über Bau und Leben der Bernsteinkiefern (*Pinus succinifera* Conw. emend.). – Beih. Geol. Jahrb. Niedersachs. Landesanst. Bodenforsch., 45.

Schweitzer H.-Y. 1974. Die "Tertiären" Koniferen Spitzbergens. – Palaeontographica, Abt. B, 149, Lief. 1–4, S. 1–89.

Scott R.A., Barghoorn E.S., Leopold E.B. 1960. How old are the angiosperms? – Amer. Sci., 258A, p. 284–299.

Scudder S.H. 1878. An account of some insects of an unusual interest from the Tertiary rocks of Colorado and Wyoming. – Bull. U.S. Geol. Surv. Terr., 4, N2, p.519–543.

Scudder S.H. 1890. The Tertiary insects of North America. – Rept. U.S. Geol.Surv. Terr., 13, p. 11–734.

Scudder S.H. 1892. Canadian fossil insects. 2. The Coleoptera hitherto found fossil in Canada. – Contrib. Canad. Paleontol. (Canad.Geol. Surv.), 2, p. 27–56.

Sears J.D., Bradley W.H. 1924. Relations of the Wasatch and Green River Formations in northwestern Colorado and southern Wyoming with notes on oil shale in the Green River Formation. – Geol. Surv. Prof. Pap., 132-F, p. 93–107.

Sellnick M. 1918. Die Oribatiden der Bernsteinsammlung der Universität Königsberg i. Pr. – Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg, 59, S. 21–42.

Sellnick M. 1931. Milben im Bernstein. – Bernstein-Forsch., 2, p. 148–180.

Semaka A. 1970. Einige fossile Pflanzen aus der Koreanischen Volksdemokratischen Republic. – Z. Geol., 19, N 4, S. 456–468.

Seward A.C. 1894. Wealden flora. Catalogue of the Mesozoic plants in the Department of Geology, British Museum, 1, Thallophyta. – Brit. Mus. (Natur. Hist.), London, p. 1–179.

Seward A.C. 1895. Wealden flora. Catalogue of the Mesozoic plants in the Department of Geology, British Museum, 2, Gymnospermae. – Brit. Mus. (Natur. Hist.), London, p. 1–259.

Seward A.C. 1901. La flore wealdienne de Bernissart. – Mém. Mus. Roy. hist. natur. Belg., 1, N 1, p. 1–25.

Seward A.C. 1925. Notes sur la flora crétacique du Groenland. – Livre jubil. Soc. géol. Belg., 1, pt 1, p. 228–263.

Seward A.C. 1926. The Cretaceous plant-bearing rocks of Western Greenland. – Phil. Trans. Roy. Soc. London B, N 215B, p. 57–174.

Seward A.C., Conway V.M. 1935. Additional Cretaceous plants from Western Greenland. – Kugl. Svensk. Vetenskapsakad. Handl., ser. 3, 15, N 3, p. 1–51.

Seward A.C., Holttum R.E. 1924. Tertiary plants from Mull. Tertiary and Post-Tertiary geology of Mull, Loch Aline and Oban. – Mem. Geol. Surv. Scotland, p. 67–90.

Sharov A.G. (Шаров) 1966. Basic Arthropodan stock. with special reference to Insects. Oxford; London, Pergamon Press, 271 p.

Shelford R. 1910. On a collection of Blattidae preserved in amber, from Prussia. – J. Linn. Soc. London, 30, p. 336–355.

Shelford R. 1911. The British Museum collection of Blattidae enclosed in amber. – J. Linn. Soc. London, 32, p. 59–69.

Shepard C.U. 1870. On ambrosine, a new organic mineral substance. – Rural Carolinian, 1, p. 311.

Silvestri F. 1913. Thysanuren des baltischen Bernstein. – Schrift. phys.-ökon, Ges. Königsberg, 53, S. 42–66.

Simpson J.B. 1961. The Tertiary pollen-flora of Mull and Ardnamurchan. – Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 64, N 16, p. 421–464.

Sirkin L.A. 1974. Palynology and stratigraphy of Cretaceous strata in Long Island, New York, Block Island, Rhode Island. – J. Res. U.S. Geol. Surv., 2, N 4, p. 431–440.

Skalski A.W. 1973a. Studies on the Lepidoptera from fossil resins 4. *Tortricidorsis inclusa* gen et. spec. nov. from. the Baltic amber (Lepidoptera, Tortricidae). – Dtsch. entomol. Z., n.F., 20, N 4-5, S.339–344.

Skalski A.W. 1973. Uwagi o motylach z żywic kopalnych. – Polskie Pismo entomol., 43, S. 647–654.

Sloan R.E. 1964. The Cretaceous system in Minnesota. Univ. Minnesota Press, p. 1–183.

Smiley C.J. 1966. Cretaceous floras from Kuk River area, Alaska: Stratigraphic and climatic interpretations. – Bull. Geol. Soc. Amer., 71, p. 1–14.

Smithers C.N. 1967. A catalogue of the Psocoptera of the World. – Austral. Zool., 14, N 1, p. 1–145.

Snow C.B. 1970. Stratigraphy of basal sandstones in the Green River Formation, Northeast Piaceance Basin, Rio Blanco Country, Colorado. – Mountain Geol., 7, N 1, p. 3–32.

Spangler W.B., Peterson J.J. 1950. Geology of the Atlantic Coastal Plain in New Jersey, Delaware, Maryland and Virginia. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol., 34, p.1–99.

Speden I.G. 1970. The Type Fox Hills Formation, Cretaceous (Maestrichtian), South Dakota. 2. Systematics of the Bivalvia. – Peabody Mus. Natur. Hist. Bull., p. 1–224.

Spilman T.J. 1971. Fossil *Stichtoptychus* and *Cryptorama* in Mexican amber (Coleoptera: Anobiidae). – Univ. Calif. Publ. Entomol., 63, N 2, p. 87–89.

Srivastava S.K. 1967. Palynology of Late Cretaceous mammal beds at Scollard, Alberta (Canada). – Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 3, N 1, p. 133–150.

Srivastava S.K. 1970. Pollen biostratigraphy and paleoecology of Edmonton Formation (Maestrichtian), Alberta, Canada. – Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 7, N 3.

Srivastava S.K. 1975. Maestrichtian microspore assemblages from the interbasaltic lignites of Mull, Scotland. – Palaeontographica, Abt. B, 150, Lief. 5–6, p. 125–156.

Stach J. 1972. Owady bezskrzydłe (Apterygota) bursztynu bałtyckiego. – Przegląd zool., 16, N 4, 416–420.

Stagner W.L. 1941. The paleogeopgraphy of the eastern part of the Uinta Basin during Uinta B (Eocene) time. – Ann. Carnegie Mus., 28, p. 273–309.

Stanley E.A. 1965. Upper Cretaceous and Paleocene plant microfossils and Paleocene Dinoflagellates and Hystrichosphaerids from northwestern Dakota. – Bull. Amer. Paleontol., 48, N 222.

Stanley E.A. 1967. Cretaceous pollen and spore assemblages from northern Alaska. – Palaeophytic and Mesophytic Palynology. 2nd Internat. Conf. Palynol. (Utrecht, 1966). – Rev. Palaeobot. and Palynol., 1, N 1–4 (Spec. vol.), p. 229–234.

Stanton T.W. 1920. Shorter contributions to general geology. The fauna of the Cannonball marine member of the Lance Formation. – Geol. Surv. Prof. Pap., 128-A.

Starý P. 1973. A revision of fossil Aphidiidae (Hymenoptera). – Annotat. zool. et bot. (Bratislava), N 87, p. 1–22.

Stebbins G.L. 1965. The probable growth habit of the earliest flowering plants. – Ann. Missouri Bot. Garden, 52, p. 457–468.

Steffan A.W. 1968. Elektraphididae, Aphidinorum nova familia e sucino baltico (Insecta: Homoptera: Phylloxeroidea). – Zool. Jahrb. Abt. 3, 95, N 1–2, S. 1–15.

Sternberg C.M. 1932. Two new theropod dinosaurs from the Belly River Formations of Alberta. – Canad. Field Natur., 46, p. 99–105.

Sternberg C.M. 1949. The Edmonton fauna and description of a new Triceratops from the Upper Edmonton member. – Bull. Nat. Mus. Canada, N 113, p. 33–46.

Storer J.E., Johnson H. 1974. *Ischyrhiza* (Chondrichthyes: Pristidae) from the Upper Cretaceous Foremost Formation (Campanian) of Alberta. – Canad. J. Earth Sci., 11, N 5, p. 712–715.

zur Strassen R. 1973. Fossile Fransenflüger aus mesozoischem Bernstein des Libanon (Insecta: Thysanoptera). – Stuttgart. Beitr. Naturk., N 256, S. 1–51.

Straw R.M. 1972. A Markow model for pollinator constancy and competition. – Amer. Natur., 106, N 951, p. 597–620.

Stuckenberg B.R. 1974. A new genus and two new species of Athericidae (Diptera) in Baltic amber. – Ann. Natal Mus., 22, N 1, p. 275–288.

Štys P. 1964. Thaumastellidae – a new family of Pentatomoid Heteroptera. – Časop. Čs. Spol. entomol., 61, N 3, 238–253.

Štys P. 1969. Revision of fossil and pseudofossil Enicocephalidae (Heteroptera). – Acta entomol. bohemoslov., 66, N 6, p. 352–365.

Štys P. 1973. Cephalic anatomy of Clypostemmatinae (Heteroptera, Notonectidae). – Acta entomol. bohemoslov., 70, N 3, p. 142–143.

Sulimsky A. 1975. Macrocephalosauridae and Polyglyphanodontidae (Sauria) from the Late Cretaceous of Mongolia. Results Polish-Mongolian Palaeont. Exped., pt 6. – Palaeontol. Pol., 33, p. 25–102.

Szafer W. 1969. Kwiaty i zwierzeta. Warszawa, Państw. Wydaw. Naukowe, s. 1–387.

Takai F. 1943. A monograph on the Lycopterid fishes from the Mesozoic of Eastern Asia. – J. Fac. Sci. Tokyo Univ., Sec. 11, 6, pt. 11, p. 207–270.

Talent J.A. 1965. A new species of Conchostracan from the Lower Cretaceous of Victoria. – Proc. Roy. Soc. Victoria, 79, p. 197–203.

Talent J.A., Duncan P.M., Handby P.L. 1966. Early Cretaceous feathers from Victoria. – Emu, 66, p. 81–86.

Teskey H.J. 1971. A new soldier fly from Canadian amber (Diptera: Stratiomyidae). – Canad. Entomol., 103, N 12, p. 1659–1661.

Teixeira C. 1954. La flora fossile des calcaires lithographiques de Santa Maria de Meya (Lérida, Espane). – Bol. Soc. Geol. Portugal, 12, p. 139–152.

Tidwell W.D., Medlyn D.A., Thayn G.F. 1973. Three new species of Palmoxylon from the Eocene Green River Formation, Wyoming. – Great Basin Natur., 33, N 2, p. 61–76.

Tillyard R.J. 1917. Mesozoic insects of Queensland. N 2. The fossil dragonfly *Aeschnidiopsis (Aeschna) flindersiensis* Woodward from the Rolling Downs (Cretaceous) Series. – Proc. Linn. Soc. N.S.W., 42, pt 3, p. 676–692.

Tixier B. 1971–1972. Le "grés de base" Crétacé du Liban: étude stratigraphique et sédimentoloque. – Notes et mém. Moyen-Orient, 12, N 2, p. 137–215.

Townes H. 1973a. Two Ichneumonids (Hymenoptera) from the Early Cretaceous. – Proc.

Entomol. Soc. Wash., 75, N 2, p. 216–239.

Townes H. 1973b. Three Tryphonine Ichneumonids from Cretaceous amber (Hymenoptera). – Proc. Entomol. Soc. Wash., 75, N 3, p. 282–287.

Traquair R.H. 1911. Les poissons wealdiens de Bernissart. – Mém. Mus. roy. hist. natur. Belg., p. 1–64.

Troost G. 1812. Description of a variety of amber, and of a fossil substance supposed to be the nest of an insect discovered at Cape Sable, Magothy River, Ann Arundel County, Maryland. – Amer. J. Sci., 3, p. 58.

Tschudy B.D. 1973. Palynology of the Upper Campanian (Cretaceous) Judith River Formation, North-central Motana. – Geol. Surv. Prof. Pap., 770, p. 1–65.

Uéno M. 1935. A fossil insect nypmp from Jehol. – Rept. First Sci. Exped. Manchoukuo, Sect. 2, pt. 2, p. 1–8.

Ulmer G. 1912. Die Trichopteren des baltischen Bernsteins. – Beitr. Naturk. Preuss., 10, S. 1–380.

Usher J. 1954. Brown "coal" in the Labrador Trough. – Geol. Assoc. Canada, Proc., 6(2), p. 99–101.

Usinger R.L., Smith R.F. 1957. Arctic amber. – Pacif. Discovery, 10, N 2, p. 15–19.

Velenovsky J. 1882. Die Flora der böhmischen Kreideformation. 1. Beitr. Paläontol. Österreich-Ungarns, 2, N 2, S. 8–32.

Velenovsky J. 1883. Die Flora der böhmischen Kreideformation. 2. Beitr. Paläontol. Österreich-Ungarns, 3, N 1, S. 1–22.

Velenovsky J. 1884. Die Flora der böhmischen Kreideformation. 3. Beitr. Paläontol. Österreich-Ungarns, 4, N 1, S. 1–14.

Velenovsky J. 1885. Die Flora der böhmischen Kreideformation. 4. Beitr. Paläontol. Österreich-Ungarns, 5, N 1, S. 1–14.

Velenovsky J. 1887. Neue Beitrage zur Kenntnis der Pflanzen des böhmischen Cenomans. – SB Kgl. Böhm. Ges. Wiss., S. 632–645.

Velenovsky J. 1888. Die Färne der böhmischen Kreideformation. – Abh. K. Böhm. Ges. Wiss., 7, Folge, 2, S. 1–32.

Velenovsky J. 1889. Kvetene Ceskeho cenomanu. – Abh. Böhm. Ges. Wiss., 3, S. 1–75.

Velenovsky J., Vinklář L. 1926. Flora cretacea bohemiae. – Rozpr. Statniho Geol. Ustav. ČR, 1, 1–54.

Velenovsky J., Vinklář L. 1927. Flora cretacea bohemiae 2. – Rozpr. Statniho Geol. Ústav. ČR, 2, 1–51.

Velenovsky J., Vinklář L. 1928. Flora Cretacea Bohemiae. – Rozpr. Statniho Geol. Ustav. ČR, 3, p. 1–31.

Velenovsky J., Vinklář L. 1931. Flora Cretacea Bohemiae. – Rozpr. Statniho. Geol. Ustav. ČR, 4, 1–112.

Venables E.M. 1963. The London clay of Bognor Regis. – Proc. Geol. Assoc., 73, p. 245–271.

Venables E.M., Taylor H.E. 1962–1963. An insects fauna of the London clay. – Proc. Geol. Assoc., 73, N 3, p. 273–279.

Vidal L.M. 1902. Nota sobre la presencia del tramo Kimmeridgense en el Montsech (Lerida) y hallazgo de un betracio en sus hiladas. – Mem. Real acad. cienc. artes Barcelona, (3) 4, p. 263–274.

Vidal L.M. 1917. Geologia del Montsech. – Junta Sci. nat. Barcelona An., p. 115–128.

Voigt E. 1937. Ein fossiler Seitenwurm (*Gordius teniufibrosus*) aus der eozänen Brankohle des Geiseltales bei Halle (Saale). – Nova acta leopold., n.F., 5, S. 351–360.

Voigt E. 1938. Fossile Muskulatur aus der Braunkohle des Geiseltales. – Umschau, 35, S. 1–4.

Voigt E. 1957. Ein parasitischer Nematode in fossiler Coleopteren-Musculatur aus der eozänen Braunkohle des Geiseltales bei Halle (Saale). – Paläont. Z., 31, H. 1/2, S. 35–39.

Vokes H.E. 1961. Geography and geology of Maryland. – Maryland Geol. Surv. Bull., 19, p. 1–243.

Vonderbank K. 1970. Geologie und Fauna der Tertiaren Ablagerungen Zentral-Spitzbergens. – Norsk polarinst. skr., 153, S. 1–119.

Waage K.M. 1961. The Fox Hills Formation in its type area, central South Dakota. – Symp. on Late Rocks. Wyoming Geol. Assoc. Guidebook 16th Ann. Conf., p. 229–240.

Waage K.M. 1968. The Type Fox Hills Formation, Cretaceous (Maestrichtian), South Dakota. 1. Stratigraphy and palaeoenivronment. – Peabody Mus. Natur. Hist. Bull., 27, p. 1–175.

Ward L.E. 1886. Synopsis of the flora of the Laramie proup. – U.S. Geol. Surv., Ann. Rept. 6.

Wasmann E.J. 1929. Die Paussiden des baltischen Bernsteins und die Stammgeschichte der Paussiden. – Bernstein-Forsch., 1, S. 1–111.

Watson T. 1969. A revision of the English Wealden flora. 1. Charales - Ginkgoales. – Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.), Geol., 17, N 5.

Weidner H. 1955. Die Bernstein-Termiten der Sammlung des Geologischen Staatsinstituts Hamburg. – Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 24, S. 55–74.

Weidner H. 1956. Die Bernstein-Heuschrecken (Saltatoria) der Sammlung des Geologischen Staatsinstitut Hamburg (Orthopteroidea). – Mitt. Geol. Staatsinst. Hamburg, 25, S. 82–103.

Weidner H. 1958. Einiger interessante Insektenlarven aus der Bernsteininklusen-Sam-

mlung des Geologischen Staatsinstituts Hamburg (Odonata, Coleoptera, Megaloptera, Plannipennia). – Mitt.Geol. Staatsinst. Hamburg, 27, S. 50 – 68.

Weimer R.J. 1973. A guide to Uppermost Cretaceous stratigraphy, central Front Range, Colorado: deltaic sedimentation, growth faulting and early Laramide crustal movement. – Mountain Geol., 10, N 3, p. 53–105.

Welles S.P., Bump J.D. 1949. *Alzadasaurus pembertoni,* a new Elasmosaur from the Upper Cretaceous of South Dakota. – J. Paleontol., 23, N 5, p. 521–535.

Wenz W. 1932. Land und Suss wassermollusken aus der eozänen Brankohle des Geiseltales. – Paläontol. Z., 14, H. 1/4, S. 31–37.

Westwood J.O. 1854. Contributions to fossil entomology. – Quart. J. Geol. Soc. London, 10, p. 378–396.

Whalley P.E.S. 1976. Lower Cretaceous Lepidoptera. – Nature, 266, N 5602, p. 526.

Wheeler W.M. 1915. The ants of the Baltic amber. – Schrift. phys.-ökon. Ges. Königsberg, 55, S. 1–142.

White C.A. 1883. New molluscan forms from the Laramie and Green River Groups, with discussion of some associated forms heretofore known. – Proc. U.S. Nat. Mus., 5, p. 94–99.

Whitycombe C.L. 1925. Some aspects of the biology and morphology of the Neuroptera, with special reference to the immature stages and their possible phylogenetic significance. – Trans. Roy. Entomol. Soc. London (1924), p. 303–411.

Williams R.M. 1968. Redescriptions of two termites from Burmese amber. – J. Natur. Hist., 2, N 4, p. 547–551.

Wilson E.O. 1971. The insect societies. – Cambridge, Harvard Univ. Press, p. 1–548.

Wilson E.O., Carpenter F.M., Brown W.L. 1967. The first Mesozoic ants, with the description of a new subfamily. – Psyche, 74, p. 1–19.

Wiman C. 1929. Die Kreide-Dinosaurier aus Shantung. – Palaeontol. Sinica, C, 6, fasc. 1, p. 1–67.

Winchester D.E. 1923. Oil shale in the Rocky Mountauns. – U.S. Geol. Surv. Bull., N 796, p. 1–168.

Wolfe J.A., Pakiser H.M. 1971. Stratigraphic interpretations of some Cretaceous microfossil floras of the Middle Atlantic States. – Geol. Surv. Prof. Pap., 750-B, p. B35–B47.

Woodring W.P. 1960. Paleoecologic dissonance, Astarte and Nipa in the early London clay. – Amer. J. Sci., 258A, p. 1–418.

Woodward H. 1884. On the wing of a Neuropterous insect from the Cretaceous limestone of Flinders River, North Queensland, Australia. – Geol. Mag., n.s., 1, N 8, p. 337–339.

Wooley T.A. 1971. Fossil Oribatid mites in amber from Chiapas, Mexico (Acarina: Oribatei–Cryptostigmata). – Univ. Calif. Publ. Entomol., 63, N 2, p. 91–99.

Wootton R.J. 1972. The evolution of insects in fresh water ecosystems. – In: Essays in hydrobiology. R.B. Clark and R.J. Wootton (Eds). Univ. Exeter, p. 69–82.

Wygodzinsky P., Stys P. 1970. A new genus of Aenictopecheine bugs from the Holarctic (Enicocephalidae, Hemiptera). – Amer. Mus. Novit., N 3411, p. 1–17.

Yoshimoto C.M. 1975. Cretaceous Chalcidoid fossils from Canadian amber. – Canad. Entomol., 107, N 5, p. 499–529.

Young C.C. 1958. The dinosaurian remains of Laiyang, Shantung. – Palaeont. Sinica, n.s., C, N 16, p. 63–138.

Youmg C.C 1959. On a new fossil egg from Laiyang, Shantung. – Vertebr. Palasiatica, 3, p. 34–35.

Zahalka C. 1915. Die westböhmische Kreide und die Kreide im östlichen Bassin de Paris. – Jahrb. Geol. Reichesanst., 65, H. 1–2.

Zang R. 1905. Über Coleoptera Lamellicornia aus dem baltischen Bernstein. – S.B. Ges. Naturf. Berlin, S. 197–205.

Zang R. 1905. Über Coleptera Longicornia aus der Berendtschen Bernsteinsammlung. – S.B. Ges. Naturf. Berlin, S. 232–245.

Zeuner F. 1937. Descriptions of new genera and species of fossil Saltatoria (Orth.). – Proc. Roy. Entomol. Soc. London B, 6, p. 154–159.

Zeuner F.E. 1939. Fossil Orthoptera Ensifera. London, British Mus. (Natur. Hist.), p. 1–321.

Zeuner F.E. 1941. The Eocene insects of the Ardtun beds, Isle of Mull, Scotland. – Ann. and Mag. Natur. Hist., (11) 7, p. 82–100.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ. 3

Часть I. ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ ТРАХЕЙНЫХ И ХЕЛИЦЕРОВЫХ МЕЛА И НИЖНЕГО ПАЛЕОГЕНА. 6

Глава 1. Нижний мел. . . . . –
Европа. . . . . –
Африка. 11
Азия. 12
Северная Америка. 61
Австралия. 62

Глава 2. Фауны спорного (альб–сеноман) возраста . 65
Азия. . . . . –
Северная Америка. 69

Глава 3. Верхний мел. 72
Европа. . . . . –
Азия. 76
Северная Америка. 95
Южная Америка. 103

Глава 4. Палеоцен – эоцен 105
Европа. . . . . –
Азия. 111
Северная Америка. 121

Часть II. РАЗВИТИЕ И СМЕНА ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ 1 126

Глава 1. Энтомофауна основных хроностратиграфических подразделений (ярусов и отделов) мела и кайнозоя. 130

Глава 2. Некоторые синэкологические аспекты эволюции и биогеографии насекомых мела и кайнозоя. 139

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. 167

ЛИТЕРАТУРА. 168

Владимир Васильевич
Жерихин

РАЗВИТИЕ И СМЕНА МЕЛОВЫХ И КАЙНОЗОЙСКИХ
ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ
(трахейные и хелицеровые)

Труды
Палеонтологического института,
том 165

Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор издательства
Д.В. Петрова
Технический редактор
Л.А. Куликова

ИБ № 7345

Подписано к печати 21.11.78. Т – 17029
Формат 70 x 108 1/16. Бумага офс. № 1
Усл.печ.л. 17,5. Уч.-изд.л. 19,7
Тираж 850 экз. Тип. зак. 969.
Цена 3 руб.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука",
117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94[а]
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12