

Agric. Hokkaido Imp. Univ., Suppl. 20, 1929, 357 p. 75. Schwarz E. H. L. The descent of the Octopoda, a contribution to a more natural classification. — J. mar. Zool. Microscop., 1894, v. 1, N 4, p. 87—92. 76. Shrock R. R., Twenhofel W. H. Principles of invertebrate paleontology. NY, 1953, 816 p. 77. Steenstrup J. The cephalopod papers of Japetus Steenstrup. Copenhagen, 1962, 330 p. 78. Steinmann G. Beiträge zur Stammesgeschichte der Cephalopoden. — Ztschr. Indukt. Abst. Vererb., 1925, Bd 36, N 3—4, S. 350—416. 79. Stolley E. Die Systematik der Belemniten. — Jahresh. Niedersächs. Geol. Verein, 1919, Bd 11, 59 S. 80. Sweet W. C. Cephalopoda — General features. — In: Treatise of Invertebrate Paleontology, Pt. K, v. 3. Lawrence, 1964, p. K4—K13. 81. Teichert C. Major features of cephalopod evolution. — Spec. Publ. Dept Geol. Univ. Kansas, N 2, 1967, p. 162—210. 82. Termier H., Termier G. Les Prebelemnitida: un nouvel ordre des Céphalopodes. — Ann. Soc. Geol. Nord, 1971, v. 90, N 3, p. 109—112. 83. Thiele J. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Bd 3. Jena, 1934, S. 779—1022. 84. Thore S. Investigation on the «Dana» Octopoda, 1. — Dana-Rept, N 33, 1949, 85 p. 85. Vérany J.-B. Mollusques méditerranéens... Pt. 1. Céphalopodes de la Méditerranée. Gênes, 1851, 132 p. 41 pl. 86. Verrill A. E. Report on the cephalopods of the Northeastern coast of America. — Rep. U. S. Comm. Fish., 1882, v. 7, p. 211—455. 87. Voss G. L. Present status and new trends in cephalopod systematics. Appendix: Classification of recent Cephalopoda. — Symp. Zool. Soc. London, 1977, N 38, p. 49—60, 575—579. 88. Yochelson E. L. An alternative approach to the interpretation of the phylogeny of ancient mollusks. — Malacologia, 1978, v. 17, N 2, p. 165—191. 89. Young J. Z. Brain, behaviour and evolution of cephalopods. — Symp. Zool. Soc. London, 1977, N 38, p. 377—434. 90. Young R. E., Roper C. F. E. The Batoteuthidae, a new family of squid from Antarctic waters. — Antarctic Res. Ser., 1968, v. 11, p. 185—202. 91. Zeiss A. Weichteile ectocochleater paläozoischer Cephalopoden in Röntgenaufnahmen und ihre paläontologische Bedeutung. — Paläontol. Ztschr., 1969, Bd 43, N 1—2, S. 13—27.

Поступила в редакцию
25.06.81

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. ГЕОЛ., 1982, Т. 57, ВЫП. 4

УДК 565.72:551.762.1 (571.17.53+574.31)

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ЮРСКИХ ВЕСНЯНОК *MESOLEUCTRA GRACILIS* *BR., REDT., GANGL. И PLATYPERLA* *PLATYPODA BR., REDT., GANGL.* И ИХ СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Н. Д. Синиченко

Личинки юрских веснянок *Mesoleuctra gracilis* Br., Redt., Gangl. и *Platyperla platypoda* Br., Redt., Gangl. впервые описаны в 1889 г. из местонахождения Усть-Балей [18], отложения которого относят к нижней юре. Первоначальные краткие описания иллюстрированы мелкими схематичными рисунками; родовые и видовые характеристики не были дифференцированы, не определена и семейственная принадлежность этих родов. Более поздние упоминания этих видов в крупных сводках не сопровождалась переизучением и переописаниями [11, 16]. В работе А. Г. Шарова [16] приводятся оригинальные изображения *M. gracilis* и *P. platypoda*, основанные на новых материалах, и даны краткие диагнозы родов.

Систематическое положение изучаемых видов до сих пор оставалось неопределенным. Г. Г. Мартинсон [9] указывал *Mesoleuctra* в составе семейства Leuctridae, ссылаясь на определения О. М. Мартыновой, А. Г. Шаров [16] считал их веснянками неясного систематического положения. Дж. Иллис [20] относил оба вида к семейству Taeniopterygidae, А. П. Расницын [11] не определял их точнее, чем до инфраотряда Nemougotorpha (*Euholognatha* по системе П. Цвика [21]).

Сложность проблемы их систематического положения связана с тем, что систематика и филогения современных веснянок построены в основном на имагинальных признаках [11, 20—22], а имаго *M. gracilis* и *P. platypoda* до сих пор не обнаружены.

Необходимость изучения этих давно известных веснянок обусловлена их частой встречаемостью в юрских отложениях. Как правило, сборы *M. gracilis* и *P. platypoda* многочисленны и часто оба вида встречаются совместно. В некоторых случаях, когда общий объем сборов невелик, веснянки (обычно *Mesoleuctra*) оказываются единственными насекомыми в местонахождении (обычно в кернах скважин), но при большем объеме сборов вместе с ними всегда обнаруживаются и другие насекомые.

В настоящей статье приводятся подробные переописания личинок *M. gracilis* и *P. platypoda*, впервые определяется их положение внутри отряда Perlida и обсуждается их стратиграфическое распространение.

Типовой материал, по-видимому, не сохранился, но обширные коллекции из типового местонахождения не оставляют сомнений в правильности отнесения наших данных к этим видам.

Изучаемые виды причисляют к разным подотрядам (в настоящей статье принимается система высших таксонов, предложенная А. П. Расницыным [11]). *Mesoleuctra* принадлежит к подотряду Nemourina, надсемейству Nemouroidea и семейству Notonemouridae, внутри которого устанавливается новое подсемейство *Mesoleuctrinae* subfam. nov.; все остальные нотонемуриды объединяются в подсемейство *Notonemourinae* status nov. *Platyperla* отнесена к подотряду Perlina и инфраотряду Perlomorpha, где для него выделяется новое монотипическое семейство *Platyperlidae* fam. nov.

Семейство Notonemouridae Ricker, 1973

Подсемейство Mesoleuctrinae Sinitshenkova, subfam. nov.

Диагноз. Личинка. Голова небольшая, узкая. Антенны нитевидные, почти равны длине тела. Мандибулы с широким основанием и широким молярным краем, на вершине несут острые зубцы. Максиллярные щупики длинные, с широким концевым члеником. Ноги длинные тонкие, второй членик лапок самый короткий, третий — самый длинный, но короче первого и второго, вместе взятых; на лапках по два небольших острых коготка. На передних и средних лапках первый членик лишь немного длиннее второго, на задних лапках он вдвое (иногда более) длиннее второго.

Переднегрудь небольшая, с широко закругленными углами, немного шире головы. Крыловые зачатки длинные, расходящиеся в стороны, причем задние под большим углом к оси тела, чем передние. Жабры отсутствуют. Длина брюшка более чем вдвое превышает длину грудного отдела. Длина первых и последних сегментов брюшка меньше, чем длина средних. Гениталии личинок развиты сильно, как у имаго современных *Notonemourinae*, при этом у самца парапрокты удлинненные, субгенитальная пластинка очень длинная и узкая, у самок удлинненного яйцевода нет. Церки длинные, по длине почти равны телу. Имаго неизвестно.

Состав подсемейства. Один род *Mesoleuctra* Br., Redt., Gangl.; из нижней юры Сибири и Западной Монголии.

Сравнение. Новое подсемейство отличается от всех других представителей *Notonemouridae* узкой головой, более длинными и узкими ногами (особенно бедрами), сильным развитием гениталий у личинок,

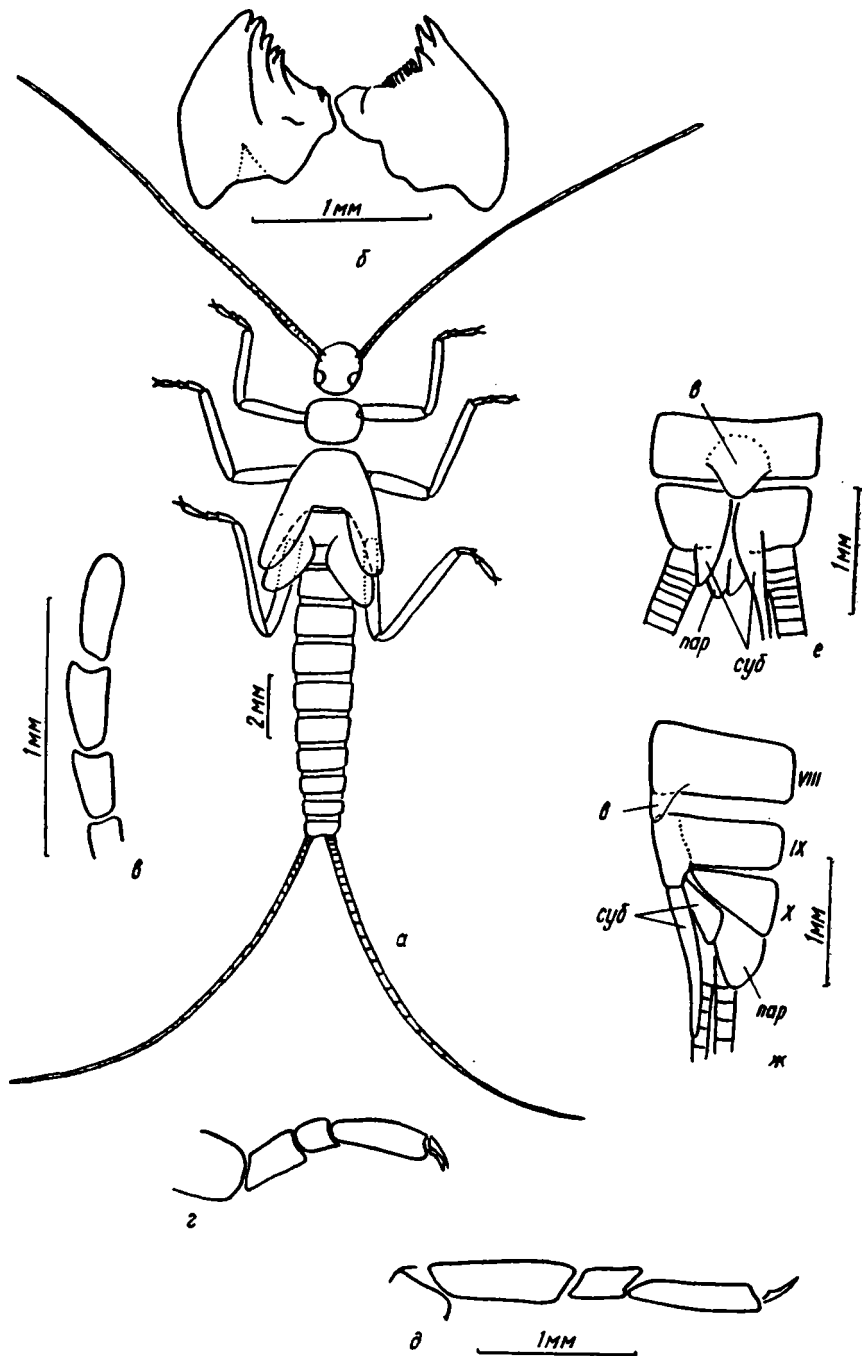


Рис. 1. *Mesoleuctra gracilis* Br., Redt., Gangl.: а — реконструкция личинки; б — экз. № 1670/316, мандибулы; в — экз. № 515/76, максиллярный шупик; г, д — экз. № 515/80: г — передняя нога, д — задняя нога; е — экз. № 1670/348, гениталии самца с вентральной стороны; ж — экз. № 515/80, гениталии самца сбоку; правый берег р. Ангары ниже устья р. Балея и д. Усть-Балей; нижняя юра, устьбалейский горизонт. Обозначения: суб. — субгенитальная пластинка, пар. — парапрокты, в. — вентральный вырост

отсутствием удлинённого яйцеклада у самок. Почти от всех современных нотонемурид (кроме *Notonemoura Tillyard*) отличается также косо расположенными крыловыми чехлами личинок.

З а м е ч а н и я. *Mesoleuctra* включена в семейство *Notonemouridae* на основании отсутствия жабер, наличия длинной субгенитальной пластинки у самцов и длинных брюшных сегментов. Поскольку у личинок самцов *Mesoleuctra* хорошо виден вырост субгенитальной пластинки, а у личинок самок того же возраста никаких выростов на конце брюшка нет, следует предполагать, что яйцеклада у самок не было.

По мнению П. Цвика [22], монофилия семейства *Notonemouridae* еще не доказана окончательно. Это семейство может представлять собой конгломерат линий, отошедших от основного ствола *Nemouridae*, которые в разное время и разными путями попали в Южное полушарие и здесь претерпели дальнейшее развитие. Не исключена возможность конвергенции признаков, на основании которых различные формы объединяются в одно семейство. Однако высокое своеобразие некоторых из этих признаков (сильно удлинённая субгенитальная пластинка самца и у *Notonemourinae* яйцеклад самки) позволяет оперировать рассматриваемым семейством как естественным, по крайней мере, пока обратное не доказано.

Сходство *Mesoleuctra* с современными *Notonemouridae* указывает на существование в прошлом в Северном полушарии ветвей, по меньшей мере более близких к *Notonemouridae*, чем к *Nemouridae*; однако оно не проливает света на происхождение нотонемурид. Для решения этого вопроса необходимо изучение ископаемых веснянок южных континентов, которое сейчас только начинается.

Личинки современных *Nemouroidea* — фитофаги и детритофаги, они имеют характерное строение ротовых органов: почти квадратную верхнюю губу, хорошо развитые мандибулы с широкой молярной частью, широкие членики длинных максиллярных и лабиальных щупиков [19]. Подобное строение ротовых органов имеет и *M. gracilis* (рис. 1, а—в), что позволяет сделать вывод о растительном составе ее пищи.

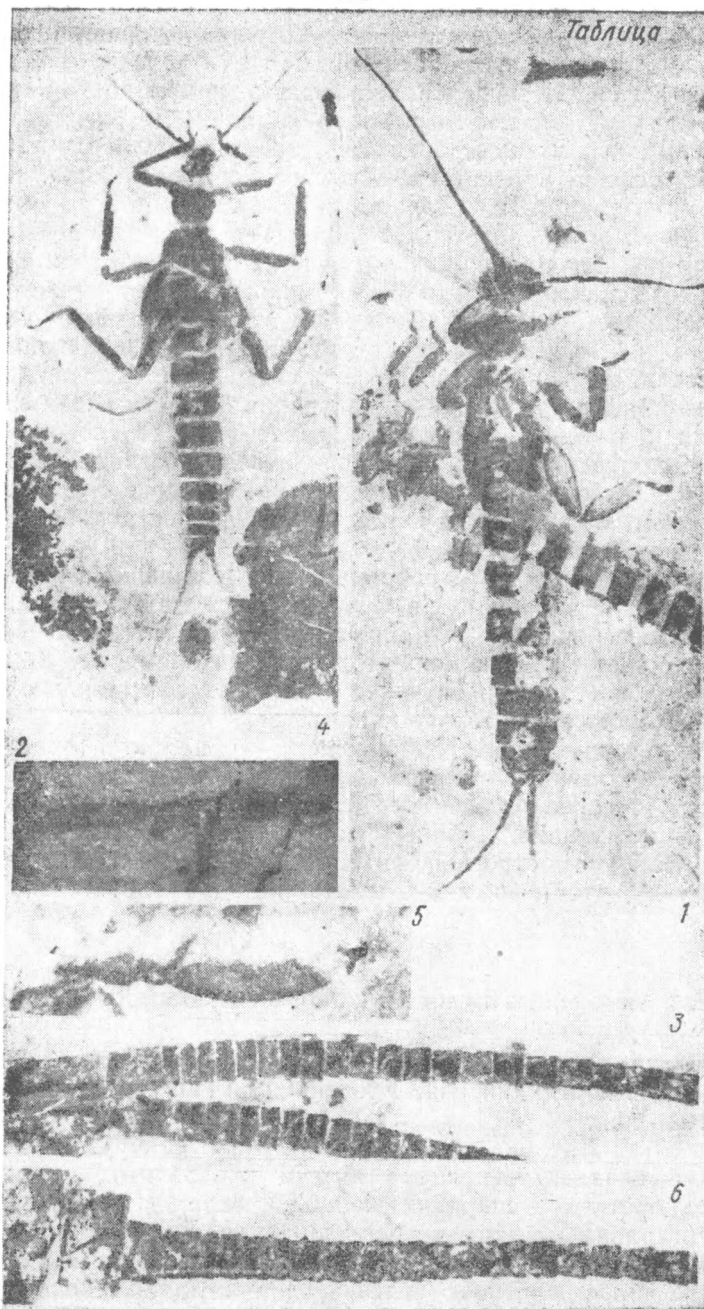
Род *Mesoleuctra* Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889

Типовой вид — *M. gracilis* Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer; нижняя юра; Карагандинский, Кузнецкий и Иркутский бассейны, Западная Монголия.

Д и а г н о з. Личинка. Голова с выпуклым закругленным задним краем. Два базальных членика антенн квадратные, затем следуют несколько коротких и широких члеников, вершина предыдущего членика почти равна по ширине основанию последующего. Длина мандибул немного превышает их ширину. Тело не покрыто волосками. Бедро немного шире и короче голени, длина лапки около 1/2 длины бедра. Длина переднегруди почти равна ее ширине. Зачатки задних крыльев заметно шире передних, по длине они одинаковые. Базальные членики церков почти квадратные, в вершинной трети их длина в 2—3 раза превышает ширину. Парапрокты с сильно суженной вершиной.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

З а м е ч а н и я. При описании современных веснянок не приводится подробное описание строения антенн и церков, как это изложено выше. В процессе изучения юрских веснянок нами были отмечены серьезные различия в строении именно этих структур, которые часто хорошо



Фиг. 1—3. *Mesoleuctra gracilis* Br., Redt., Gangl., 1889; 1 — экз. № 1670/310 ($\times 3, 6$); 2 — экз. № 515/80, задняя лапка ($\times 25$); 3 — экз. № 515/80, антенны ($\times 35$)

Фиг. 4—6. *Platyperla platypoda* Br., Redt., Gangl., 1889; 4 — экз. № 2375/5 ($\times 5$); 5 — экз. № 2375/4, задняя лапка ($\times 34$); 6 — экз. 2375/5, антенна ($\times 28$).

Все изображенные экземпляры происходят из местонахождения на правом берегу р. Ангары ниже устья р. Балея и д. Усть-Балей; нижняя юра, присаянская свита, устьбалецкий горизонт

видны на ископаемом материале. Поэтому целесообразно описание антенн и церков у ископаемых веснянок, что может облегчить в дальнейшем идентификацию материала плохой сохранности.

Mesoleuctra gracilis Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889

Табл. I, фиг. 1—3

Описание. Личинка (рис. 1). Длина головы немного превышает ее ширину. Второй членик максиллярных щупиков немного длиннее остальных, базальный шире остальных в вершинной части. На мандибулах хорошо заметно продольное ребро. Длина бедер в 4—5 раз превышает ширину, длина голеней в 8—9 раз больше их ширины. На передних и средних лапках длина третьего членика немного меньше первого и второго, вместе взятых, на задних лапках первый членик почти равен третьему, а второй почти вдвое короче.

Передний край переднегруди немного уже заднего. Ширина передних крыловых чехлов в базальной части почти вдвое меньше ширины задних. Субгенитальная пластинка самца, отходящая от девятого стернита, примерно на треть своей длины выступает назад за десятый стернит, состоит из двух асимметричных частей. Посередине заднего края восьмого стернита хорошо заметен мягкий, слабо склеротизованный вентральный вырост, по-видимому, гомолог вентрального пузырька. Парапрокты треугольные, длинные. Церки на вершине часто загнуты кверху. Передние ноги примерно втрое, средние в 2,5 раза, задние вдвое короче тела.

Размеры в мм: длина тела 15—18, длина церков 14—10, длина антенн 11—13.

Замечания. Остатки *M. gracilis* из дубовской свиты Карагандинского бассейна принимались ранее за три новых для науки вида [2].

Распространение. Нижняя юра, устьбалецкий горизонт и его аналоги; Карагандинский, Кузнецкий и Иркутский бассейны, Западная Монголия.

Материал. Карагандинский бассейн (дубовская свита): Казахстан, Карагандинская обл., Верхне-Сокурская мульда Карагандинского угольного бассейна, скв. 62, гл. 27, ПИН № 1391/1; 2; скв. 21, гл. 329 м, ПИН № 1419/2. Кузнецкий бассейн и прилегающие территории: Кемеровская обл. (абашевская свита), Ленинский р-н, скв. 1-0-31 у д. Роднички, ПИН № 1844/1, ПИН № 1068/16а; Новокузнецкий р-н, левый берег р. Томи ниже д. Черный Этап, ПИН № 1842/1; 12 экз. из кол. ПИН № 1068, поисковая канава № 7, ниже д. Черный Этап; 2 км выше с. Лягушье, канавы 76, 81, 82, более 500 экз. из кол. ПИН № 2245; ниже д. Черный Этап, 6 экз. из кол. ПИН № 2386; правый берег р. Черемзы, скв. 21, гл. 112,0—117,4 м, ПИН № 2009/1—4. Ленинский р-н, скв. 32 у д. Юрта, гл. 34,8 м, ПИН № 1843/4,5. Иркутский бассейн: Иркутская обл. (присяянская свита), Олонковский р-н, правый берег р. Ангары ниже устья р. Балей и д. Усть-Балей, 167 экз. из кол. ПИН № 722, 1604, 1670, 515; Тулунский р-н, левый берег р. Ии у д. Владимировка, около 400 экз. плохой сохранности из кол. ПИН № 1487, 1669, 1558, 508; правый берег р. Ангары в 2 км от с. Жилкино, ПИН № 458/11—14. Западная Монголия (жаргалантская свита): Кобдосский аймак, юго-восточные предгорья хр. Джергаланту, около 80 экз. плохой сохранности, сильно деформированных растяжением, из кол. ПИН № 3793.

Диагноз. Личинка. Голова расширена у заднего края, к переднему постепенно суживается. Антенны длинные, четковидные, их базальный членик крупный. Верхняя губа поперечная, концевой членик максиллярного щупика почти вдвое уже предыдущего. Мандибулы с острыми зубцами на вершине, концевой членик лабиального щупика значительно короче и уже предыдущего. Бедрa и голени короткие и очень широкие; первые два членика лапок короткие, причем первый немного длиннее второго, третий членик длиннее первых двух, вместе взятых. Коготки длинные, заостренные на вершине. Переднегрудь поперечная, крыловые зачатки длинные, задние значительно шире передних, расположены под углом к продольной оси тела. Все тело густо покрыто короткими волосками. Брюшко почти вдвое длиннее грудного отдела, тергиты брюшка довольно длинные, II—IV слегка длиннее остальных. Парaproкты широкие, черки длинные, немного короче тела. Жабры отсутствуют. Имаго неизвестно.

Состав семейства. Один род *Platyperla* Br., Redt., Gangl.; из нижней юры Сибири.

Сравнение. От всех известных семейств веснянок отличается короткими и широкими бедрами и голеними.

Замечания. Личинки перломорфных веснянок иногда бывают растительноядными, но чаще всего это неспецифические хищники, поедающие придонный зоопланктон, мелких личинок хирономид, поденок, ручейников, двукрылых, реже других веснянок и молодь мелких ракообразных [10, 22]. В строении ротовых органов хищных веснянок характерны поперечная верхняя губа, суженные мандибулы с редуцированной молярной частью, короткие максиллярные и лабиальные щупики с тонкими концевыми члениками [19]. У *Platyperla* верхняя губа поперечная, мандибулы еще довольно широкие и максиллярные щупики с широкими члениками, но уже явно выражена тенденция к суживанию мандибул и утончению концевых члеников максиллярного щупика, на лабиальных щупиках утончение концевого членика хорошо выражено. Мандибулы *Platyperla* были, вероятно, слабо склеротизованы, на отпечатках они обычно сильно сматы и рассмотреть их не удастся. У *Mesoleuctra*, наоборот, они часто хорошо видны, их контуры довольно четкие, даже когда остальная часть личинки плохо сохранилась. Все это свидетельствует о том, что личинки *Platyperla* были хищными или со смешанным питанием, но при явном преобладании хищничества.

Необычное строение ног *Platyperla* заставляет подозревать, что она отличалась от всех современных веснянок либо характером локомоции, либо предпочитаемым типом субстрата, либо способом охоты. Ноги *Platyperla* едва ли могли служить для удерживания добычи, но можно предположить, что они использовались для кратковременного плавания при поиске добычи (среди личинок современных веснянок пловцов нет). Другое возможное объяснение — ползание личинки по мягкому илу; при этом уплощенные ноги могли препятствовать погружению личинки в субстрат. Илстых участков дна современные веснянки также обычно избегают. Поэтому можно предполагать, что *Platyperlidae* существенно экологически отличались от всех известных представителей отряда.

Типовой вид — *P. platypoda* Br., Redt., Gangl.; нижняя юра Карагандинского, Кузнецкого и Иркутского бассейнов.

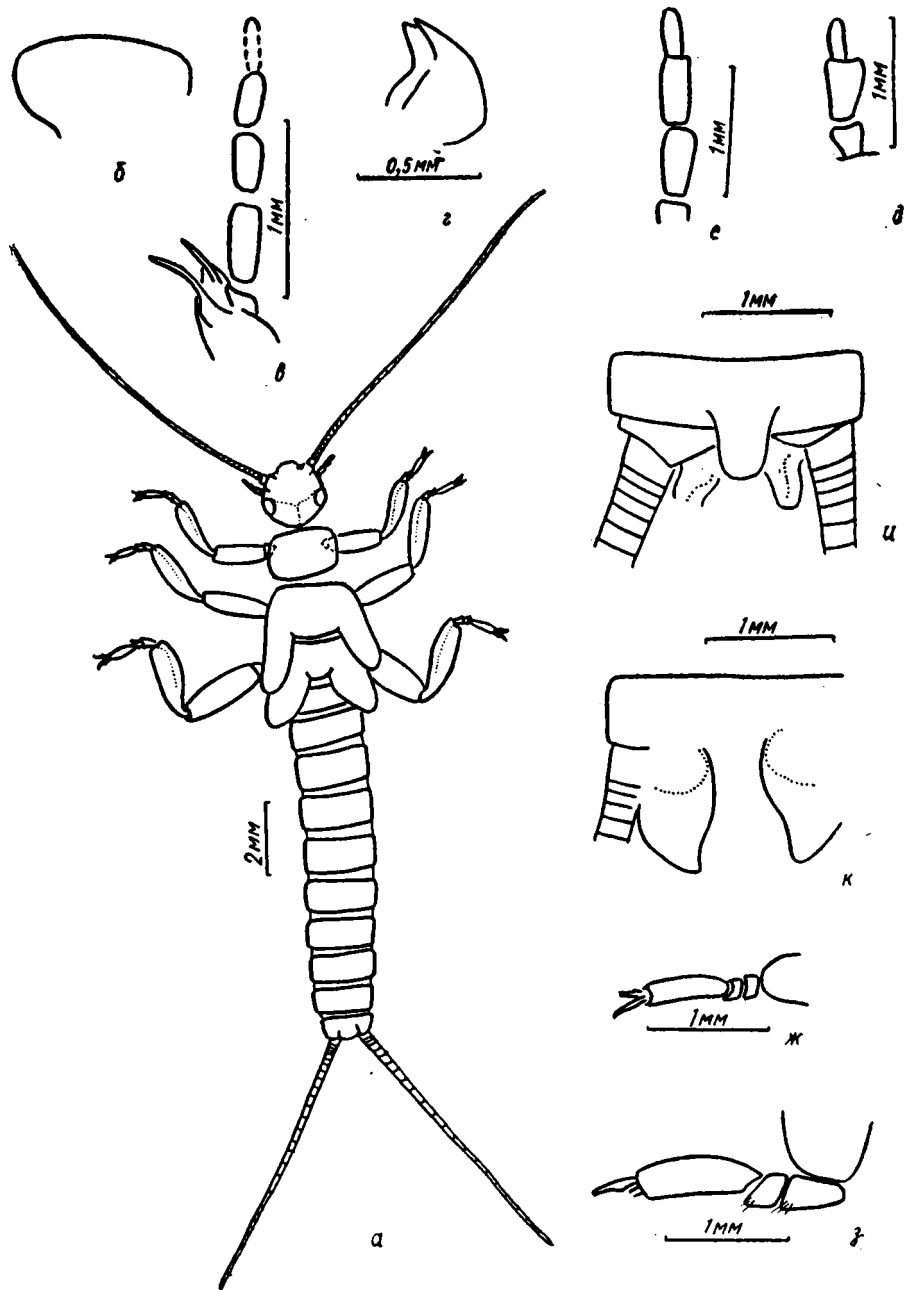


Рис. 2. *Platyperla platypoda* Br., Redt., Gangl.: а — реконструкция личинки; б, в — экз. № 1670/235: б — верхняя губа, в — максилла; г, д — экз. № 2375/5: г — мандибула, д — нижнегубной щупик; е — экз. № 1670/235, максиллярный щупик; ж, з — экз. № 2375/4: ж — передняя лапка, з — задняя лапка; и — экз. № 1670/33, гентитали самца; к — экз. № 1670/236, гентитали самки; местонахождение то же самое, что на рис. 1

Диагноз. Личинка. Задний край головы выпуклый; вершина предыдущего членика антенн заметно шире основания последующего. Переднегрудь с закругленными углами, шире головы. Коготки почти в 4 раза короче концевой членика лапок. На вершине задних бедер короткий острый шип. Парапрокты крупные, бобовидные, суженные на вершине. В основании церки состоят из коротких члеников, длина которых в 4 раза меньше ширины, в вершинной трети церков длина члеников в 4—5 раз превышает ширину.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. В коллекциях ПИН имеется несколько образцов из Тургайской впадины (Кушмурун) с отпечатками другого неопisanного вида *Platyperla* [11].

Platyperla platypoda Brauer, Redtenbacher, Ganglbauer, 1889

Табл. I, фиг. 4—6

Описание. Личинка (рис. 2). Наибольшая ширина головы немного превышает ее длину. Три базальных членика максиллярного щупика почти одинаковой длины и ширины, цилиндрические, узкий концевой членик немного короче предыдущего. Второй членик лабиальных щупиков самый короткий, третий самый длинный, расширенный на вершине. Передние ноги в 5 раз, средние в 4, задние в 3,5 раза короче тела. Передние и средние лапки почти вдвое длиннее голеней, задняя почти в 1,5 раза. Задний край переднегруды слегка и плавно выпуклый, передний прямой, немного уже заднего. Парапрокты суживаются к вершине, на внутреннем крае у вершины с неглубокой выемкой.

Размеры в мм: длина тела 14,5—22,5, у единственного полного остатка (экз. № 2375/5) длина тела 17,5, длина антенн 9,0, длина церков 9,0.

Замечания. В работе З. С. Цадер и С. К. Батяевой [15] со ссылкой на определения Г. Р. Колосницыной *P. platypoda* указывалась из отложений верхней части терсюкской свиты Чусовитинской мульды Кузбасса. В коллекциях ПИН среди насекомых из терсюкской свиты, в том числе из Чусовитинского профиля скважин, остатки *P. platypoda* не обнаружены, и ее присутствие в терсюкской свите сомнительно.

Распространение. Нижняя юра, дубовская, абашевская и устьбалейская свиты соответственно Карагандинского, Кузнецкого и Иркутского бассейнов.

Материал¹. Карагандинский бассейн, Караганда, ПИН № 1419/3, ПИН № 1391/3. Кузнецкий бассейн: с. Лягушье, 20 экз. из кол. ПИН № 2245; д. Черный Этап, 25 экз. из кол. ПИН № 2386; д. Юрта, ПИН № 1843/2, 1843/3. Иркутский бассейн: д. Усть-Балей, 87 экз. из кол. ПИН. № 722, 1604, 1670, 515.

Стратиграфическое распространение *M. gracilis* и *P. platypoda*

Лишь очень немногие виды ископаемых насекомых известны со сколько-нибудь обширной территории; в подавляющем большинстве случаев каждый вид известен из одного местонахождения или, самое

¹ Поскольку материал по этому виду происходит из тех же местонахождений, что и *M. gracilis*, подробные сведения о местонахождениях здесь не приводятся.

большее, из отложений одной свиты, что связано с огромным разнообразием насекомых и их обычно мозаичным распределением в ландшафтах. Исключение составляют некоторые виды водных насекомых, массовые находки которых в ископаемом состоянии объясняются их обитанием в тех же бассейнах, в которых накапливались насекомоносные отложения: аллохтонные виды водных насекомых никогда не встречаются в захоронениях в сколько-нибудь значительном количестве. Среди известных сейчас ископаемых насекомых с широким географическим распространением подавляющее большинство обладает и широким стратиграфическим диапазоном, охватывающим, по-видимому, отложения нескольких ярусов. Так, поденка *Ephemeropsis trisetalis* Eichwald встречается в различных горизонтах неокома, стрекоза *Nemegoscopus baissicus* Pritykina — в различных горизонтах неокома и, возможно, в апте, а распространение водного жука *Coptoclava longipoda* Ping охватывает, вероятно, весь нижний мел; среди юрских насекомых жук *Stygeonectes jurassicus* Popomarenko известен как из нижне-, так и из средне- или даже верхнеюрских отложений.

M. gracilis и *P. platypoda* в этом отношении, по-видимому, составляют исключение. Все отложения, в которых они обнаружены, приблизительно одновозрастны. Дубовская свита Карагандинского бассейна и жаргалантская свита Западной Монголии сопоставляются с присаянской свитой Иркутского бассейна [7, 14]. Абашевская свита Кузнецкого бассейна также может сопоставляться с присаянской [4]. Однако палеоботаники [1, 13] склонны считать ее несколько более древней и сопоставлять с устьбалеийской подсвитой присаянской свиты нижнюю часть осиновской свиты. Отложения различных свит юры в Кузбассе литологически сходны и, по-видимому, накапливались в сходных условиях, а потому вряд ли сильно различаются в тафономическом отношении. Однако *M. gracilis* и *P. platypoda* встречаются исключительно в абашевской свите, отсутствуют в вышележащих осиновской и терсюкской (хотя в двух последних обнаружены остатки других насекомых). Поэтому нам кажется более правдоподобным сопоставление с присаянской именно абашевской свиты. Поскольку отложения различных свит юры Кузбасса очень сходны по литологическим признакам, их расчленение в значительной степени базируется на комплексах органических остатков. Нам представляется возможным считать *M. gracilis* и *P. platypoda* одними из важнейших руководящих форм отложений абашевской свиты.

В сопредельных районах *M. gracilis* и *P. platypoda* также не встречаются ни в более молодых, ни в более древних отложениях, образовавшихся в сходной обстановке и содержащих остатки насекомых (угленосная средняя юра Канско-Ачинского бассейна, рэт-лейасовая коркинская серия Челябинской области). Правда, сборы насекомых из этих районов невелики, но *M. gracilis* принадлежит к числу наиболее массовых и хорошо заметных форм и легко обнаруживается даже при случайных сборах.

Таким образом, есть веские основания считать, что как *M. gracilis*, так и *P. platypoda* обладают узким стратиграфическим диапазоном в пределах устьбалеийского горизонта, в понимании Ю. В. Тесленко [13], или катынадырского биостратиграфического горизонта, в понимании Ч. М. Колесникова [7]. В сочетании с широким географическим распространением и массовой встречаемостью это делает названные виды одними из наиболее ценных в стратиграфическом отношении ископаемых насекомых. Однако если *P. platypoda* очень легко узнается по характерному облику, то более обычная *M. gracilis* габитуально сход-

на со многими другими ископаемыми веснянками и легко может с ними смешиваться. Предпринятая нами ревизия материала и новый, существенно уточненный диагноз вида помогут, как мы надеемся, избежать повторения подобных ошибок в будущем.

Поскольку характерный устьбалейский комплекс ископаемых нигде не встречается в переслаивании с морскими или с радиометрически датированными толщами, его возраст установлен не вполне надежно: одни авторы относят его к средней [1], другие — к концу ранней юры [13], причем данная точка зрения в последнее время, пожалуй, преобладает. В этом отношении наш материал не дает каких-либо новых указаний, и мы, следуя большинству авторов, относим устьбалейский комплекс к концу ранней юры.

Некоторые другие виды водных насекомых также могут считаться в той или иной степени характерными для отложений устьбалейского горизонта; однако они обладают либо менее широким географическим распространением (как жук *Liadytes longulus* Ponomarenko), либо более широким стратиграфическим диапазоном (как уже упоминавшийся *Stygeonectes jurassicus*), либо встречаются в меньшем числе местонахождений (как поденки *Mesobaetis sibiricus* Br., Redt., Gangl., *Mesoneta antiqua* Br., Redt., Gangl. и *Mesoneta* sp. n.). Правда, географическое распространение перечисленных видов поденок, особенно обоих видов *Mesoneta*, еще шире, чем у *M. gracilis*; они встречаются в некоторых юрских местонахождениях к востоку от Байкала и позволяют сопоставить с устьбалейскими также отложения ичегуйской свиты Бурятии, где *M. gracilis* замещена другими видами веснянок. Подробнее этот вопрос предполагается осветить в особой статье.

Экология и биология *M. gracilis* и *P. platypoda*

Хотя оба вида широко распространены, но *P. platypoda* повсюду встречается реже, чем *M. gracilis*, а в некоторых местонахождениях вообще отсутствует. Так, в коллекциях веснянок из Джергаланту (около 100 экземпляров) и из Ии (свыше 400 экземпляров) она не обнаружена; вероятно, более узкое распространение *P. platypoda* связано с какими-то причинами экологического порядка, но не с обеспеченностью пищей или конкуренцией с другими хищниками, поскольку общий состав фауны в Ие и Усть-Балее очень сходен. Естественными врагами веснянок могли бы быть рыбы, но их остатки встречаются и в юре Кузбасса, и в Усть-Балее [17], так что пресс хищников также не объясняет распределения по местонахождениям *P. platypoda*.

Совершенно загадочным представляется отсутствие во всех местонахождениях с *M. gracilis* и *P. platypoda* остатков имаго веснянок, которых можно было бы хотя бы предположительно отождествить с этими видами; однако в Лягушьем и в Ие встречаются мелкие имаго веснянок, с которыми не удается ассоциировать каких-либо личинок. В связи с этим интересно, что имаго поденок в этих местонахождениях также отсутствуют (но найдены в Забайкалье). Более того, среди личинок *M. gracilis* и *P. platypoda* нет ни одного остатка личинки с темными крыловыми чехлами, т. е. готовой к вылету имаго (как опять-таки и среди поденок из тех же местонахождений). На светлом фоне породы черные крыловые чехлы должны были бы хорошо выделяться, как зачастую и бывает в других местонахождениях. Можно было бы предположить у этих веснянок неотению, при которой крылатое имаго вообще отсутствовало, а размножающаяся стадия морфо-

логически соответствовала последнему нимфальному возрасту. Это тем более вероятно, что и *M. gracilis* и *P. platypoda* обладают необычайно развитыми для личинок гениталиями. Однако, во-первых, случаев неотении среди современных веснянок не известно, а во-вторых, переход к неотении нескольких различных и неродственных друг другу видов (притом не только среди веснянок, но, возможно, и среди поденок) и объяснить и допустить трудно.

Обращает на себя внимание значительное фациальное сходство отложений, содержащих остатки *M. gracilis* и *P. platypoda*. Повсюду эти веснянки встречены в угленосных толщах, накопившихся в более или менее обширных межгорных впадинах в условиях частично заболоченных речных долин [2, 3, 8]. При этом остатки веснянок всегда приурочены к наиболее тонкозернистым отложениям (алевролитам и аргиллитам), пользующимся довольно ограниченным распространением и образующим линзовидные тела различного (обычно небольшого) объема. По-видимому, эти линзы тонкозернистых осадков образовались в условиях небольших пойменных озер и стариц. Другие наиболее массовые насекомые устьбалецкого комплекса обладают менее узкой фациальной приуроченностью; так, *Stygeonectes jurassicus* и устьбалецкие поденки, как уже упоминалось, встречены в туфогенных отложениях ичетуйской свиты Забайкалья, образовавшихся в иной обстановке в пределах зоны активного вулканизма [12].

Само по себе массовое присутствие веснянок в отложениях озерного генезиса также представляет интерес, на что уже обращалось внимание в литературе [5, 6]. Современные веснянки очень окисфильны и в большинстве стоячих водоемов вообще не встречаются; массовое присутствие остатков веснянок в отложениях юрских озер Н. С. Калугина и В. В. Жерихин [6] склонны объяснять специфическим химизмом воды и особым, не имеющим аналогов в современности типом тропности этих водоемов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вахромеев В. А. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. М., 1964, 263 с.
2. Воронцов В. В. Строение и условия образования нижнемезозойской угленосной толщи Карагандинского бассейна. М.—Л., 1965, 140 с.
3. Жемчужников Ю. А. Разрез юрских угленосных отложений по Ангаре.—Изв. Геол. ком., 1925, т. 44, № 6, с. 699—718.
4. Звонарев И. Н. Юрская система. Кузнецкий бассейн.—В кн.: Геология СССР. Западная Сибирь. Т. 54, ч. 1. М., 1967, с. 298—307.
5. Калугина Н. С. Насекомые в водных экосистемах прошлого.—В кн.: Историческое развитие класса насекомых. М., 1980, с. 224—240.
6. Калугина Н. С., Жерихин В. В. Изменение лимнофауны насекомых в мезозое и кайнозое и их экологическая интерпретация.—В кн.: Тез. докл. IV Всесоюз. симпоз. по истории озер. История озер в мезозое, палеогене и неогене. Л., 1975, т. 1, с. 55—61.
7. Колесников Ч. М. Система, стратиграфическое распределение и зоогеография мезозойских двустворчатых моллюсков СССР.—В кн.: Лимнобиос древних озерных бассейнов Евразии. Л., 1980, с. 9—65.
8. Лебедев И. В. Мезозой Кузнецкой котловины.—В кн.: Вopr. геологии Кузбасса, т. 1. М., 1956, с. 221—233.
9. Мартинсон Г. Г. К вопросу о возрасте мезозойских континентальных отложений юга Сибирской платформы.—Сов. геология, 1960, № 8, с. 126—131.
10. Николаева Е. А. О жизненном цикле *Kamimuria luteicauda* Klapálek (Plescoptera) в р. Кедровой.—В кн.: Пресноводная фауна заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1977, с. 53—63.
11. Расницын А. П. Отряд Perlida Latreille, 1802. Веснянки.—В кн.: Историч. развитие класса насекомых. М., 1980, с. 154—160.
12. Скобло В. М. Ископаемые озера в юрских вулканогенных толщах Зап. Забайкалья.—В кн.: Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М., 1968, с. 9—21.
13. Тесленко Ю. В. Стратиграфия и флора юрских отложений Зап. и Юж. Сибири и Тувы. М., 1970, 270 с.
14. Филиппова И. Б., Девяткин Е. В., Буфф А. А. и др. Юрская система. Северо-Западная Монголия и Прихубсугулье.—В кн.: Геол. Монгольской Народной Республики. Т. 1. Стратиграфия. М., 1973, с. 393—400.
15. Цадер З. С., Батяева С. К. Литология и стратиграфия тарба-

ганской серии северной части Центр. района Кузбасса (Чусовитинская мульда).— В кн.: Новые данные по геол. и полезным ископаемым Зап. Сибири. Томск, 1977, вып. 12, с. 14—19. 16. Шаров А. Г. Отряд Plecoptera. Веснянки.— В кн.: Основы палеонтологии. Членистоногие, трахейные и хелицеровые. М., 1962, с. 134—138. 17. Яковлев В. Н. Ихтиофауна мезозойских озер Сибири.— В кн.: Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М., 1966, с. 189—202. 18. Brauer F., Redtenbacher G., Ganglbauer L. Fossile Insekten aus der Juraformation Ost-Sibiriens.— Mém. Acad. Imp. Sci. St.-P., 1889, ser. 7, t. 36, N 15, p. 1—22. 19. Brinck P. Studies on swedish stoneflies (Plecoptera).— Opusc. Ent. Lund, 1949, Suppl. XI, 250 p. 20. Illies J. Phylogeny and Zoogeography of the Plecoptera.— Ann. Rev. Entom., 1965, vol. 10, p. 117—140. 21. Zwick P. Insecta: Plecoptera. Phylogenetisches System und Katalog.— Das Tierreich, Berlin, 1973, Bd 94, S. 1—32, 465 S. 22. Zwick P. 6. Überordnung Plecopteroidea (Perloidea) mit der einzigen Ordnung: 7. Ordnung Plecoptera (Steinfliegen).— Handb. der Zool., 1980, Bd 4(2), N 26, 115 S.

Поступила в редакцию
15.06.80

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. ГЕОЛ., 1982, Т. 57, ВЫП. 4

СОДЕРЖАНИЕ

Милановский Е. Е. Рифтовая зона Рио-Гранде в Северной Америке и ее тектоническая позиция	3
Блинов В. Ф. Проблема эволюции гидросферы и расширение Земли	17
Антипов М. П. Тектоника осадочного чехла западной и центральной частей дна Японского моря	29
Басенция Ш. А., Коган Л. И., Свистунов Ю. И., Шлезингер А. Е., Яншин А. Л. Тектоника зоны сочленения Мало-Антильской островной дуги и ложа Атлантического океана по сейсмическим данным	40
Симкин Г. С. Тектонические покровы и серпентинитовый меланж острова Карагинского (Восточная Камчатка)	55
Еремеев В. В., Жарков С. М., Тимофеев П. П., Удинцев Г. Б., Шарипов Э. Э. Осадочный чехол Бискайского бассейна	59
Коновалов В. П., Пояркова Э. Н. Актеонелловые слои Дальнего Востока и их значение для региональной и межрегиональной корреляции мела	65
Вознесенская Т. А., Дергунов А. Б. Строение и тектоническое положение среднекембрийско-тремадокских отложений Западной Монголии	79
Гапон О. И., Колесников С. Ф., Пирумова Л. Г., Рыбакова Н. О. Новые данные о плиоценовых отложениях полуострова Святой Нос (Северная Якутия)	95
Неспис К. Н. Принципы систематики современных головоногих моллюсков	99
Синиченкова Н. Д. Систематическое положение юрских веснянок <i>Meso-leuctra gracilis</i> Br., Redt., Gangl. и <i>Platyperla platypoda</i> Br., Redt., Gangl. и их стратиграфическое распространение	112
Квет Р. Планетарные равноудаленные разрывные системы и их значение (на примерах из гидрогеологии)	124
<i>Хроника</i> о деятельности геологических секций Московского общества испытателей природы	132
<i>Авторефераты</i>	134