

Флора в преддверии пермо-триасового кризиса

С.В.Наугольных

С полевых исследований начинается для палеонтолога путь в далекое прошлое Земли — например, в конец пермского периода, последнего в палеозойской эре, отдаленного от современности четвертью с лишним миллиарда лет.

Пласты каменной соли и гипса; окаменелые стволы диких деревьев в древних рудниках, заложенных уральскими рудокопами в медистых песчаниках; хищный оскал иностранцевии, готовящейся к прыжку на шиповато-бугристую спину парейазавра, — вот наиболее яркие ассоциации, связанные с пермским периодом. Они всплывают в сознании каждого, кто интересуется историей нашей планеты. Но ведь и растительный мир в пермском периоде, особенно в его заключительных фазах, испытал немало драматических преобразований, приведших к новому флористическому облику в триасовом периоде мезозойской эры.

Однако как именно проходила смена палеозойской биоты на мезозойскую, ученые продолжают спорить. Одни считают, что переход от палеозоя к мезозою был постепенным, медленным по масштабам геологического времени. Другие склоняются



Сергей Владимирович Наугольных, доктор геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник Геологического института РАН. Область научных интересов — стратиграфия пермской системы, палеофитогеография, палеоэкология, эволюция древней растительности. Постоянный автор «Природы».

к более быстрым изменениям, охватившим к тому же весь земной шар. Особенно много вопросов возникает об эволюции наземной растительности на рубеже перми и триаса.

Такой разброс мнений обусловлен, в первую очередь, исключительно редкой встречаемостью пограничных пермо-

триасовых* отложений, охарактеризованных остатками наземных растений. Но есть счастли-

* Такое написание, принятое в палеонтологической литературе, приводится по настоянию автора. По правилам орфографии (см. словарь Б.З.Букчиной и Л.П. Калакуцкой «Слитно или раздельно»; 1982 г.) следует писать пермско-триасовый.

вое исключение из этого правила — Вязниковский разрез.

Вязниковская флора

На Русской платформе, как считалось ранее, непосредственно на рубеж перми и триаса приходилось стратиграфическое несогласие, разрыв в осадконакоплении не менее чем в один-два яруса [1]. По этой причине флоры, существовавшие в данном регионе в конце позднепермской эпохи, известны не были.

Судя по результатам исследований последних лет, на самом деле такой разрыв есть не во всех верхнепермских разрезах на Русской платформе. Более того, там, где надтатарские отложения сохранились, в них обнаружены богатые комплексы органических остатков. Вязниковский разрез оказался в этом отношении наиболее представительным.

Непосредственно в черте старинного русского города Вязники, что на живописном правом берегу Клязьмы, в обрыве цокольной речной террасы выходят на дневную поверхность отложения, относящиеся к концу пермского периода, завершающего палеозойскую эру.

В сероватых тонкослоистых аргиллитах озерного и пойменного происхождения встречаются многочисленные и разнообразные растительные остатки. Среди вязниковских растений есть представители почти всех крупных групп, характерных для флор, существовавших на Земле в конце палеозоя. Это многочисленные хвощевидные (или членистостебельные), папоротники нескольких родов, разнообразные птеридоспермы*, предпологаемые родственники гинкговых, а также хвойные. Нередко вместе с листьями и побегами встречаются репро-

дуктивные органы как споровых, так и голосеменных растений. Сохранность остатков часто столь великолепна, что их можно изучать с помощью самых современных методов. Например, образцы с фрагментами неповрежденной кутикулы после обработки в окислителях и последующей промывки удаётся исследовать и в обычном оптическом микроскопе, и в люминесцентном, и в электронном сканирующем.

На фрагментах листьев пурсонгии (*Pursongia* sp. nov.), пельтаспермового птеридосперма, в сканирующем микроскопе хорошо видны устьяца. Они окружены мощными «воротниками» из кутина (подобного воску вещества), а устьичные щели глубоко погружены под поверхность эпидермиса (первичной покровной ткани) и прикрыты папиллами. Такое строение свойственно ксероморфным растениям, именно у них вырабатываются приспособления, которые предохраняют от излишних потерь влаги в засушливом климате.

Среди высших растений вязниковской флоры есть еще один интересный пельтаспермовый птеридосперм. Его перистые листья (вайи), отпечатки которых обнаружены в местонахождении Соковка, тоже прекрасно сохранились. С них удалось получить препараты кутикулы и изучить ее строение в оптическом и электронном сканирующем микроскопах. В результате оказалось, что по признакам строения эпидермиса этот птеридосперм очень похож на другое пельтаспермовое растение — лепидоптерис (*Lepidopteris martinsii*). Этот вид характерен для отложений цехштейна (верхняя пермь) Западной Европы и Северного Китая. Однако, в отличие от типичных представителей рода *Lepidopteris*, у вязниковского растения не сложноперистые листья, а простоперистые. Только у наиболее развитых листьев намечались сегменты второго порядка.

Кроме того, в основании перьев вязниковского родственника *L. martinsii* имелись своеобразные треугольные лопасти, которые не встречаются у других растений этой группы. Своеобразие морфологии птеридосперма из Соковки заставляет обособить его в новый род, название которого созвучно названию разреза — *Vjaznikopteris* (его описание еще находится в печати). Уменьшение порядка перистости у вязникоптериса скорее всего возникло в ответ на аридизацию климата в конце пермского периода. О хорошей приспособленности к засушливым условиям произрастания свидетельствуют и признаки строения эпидермиса.

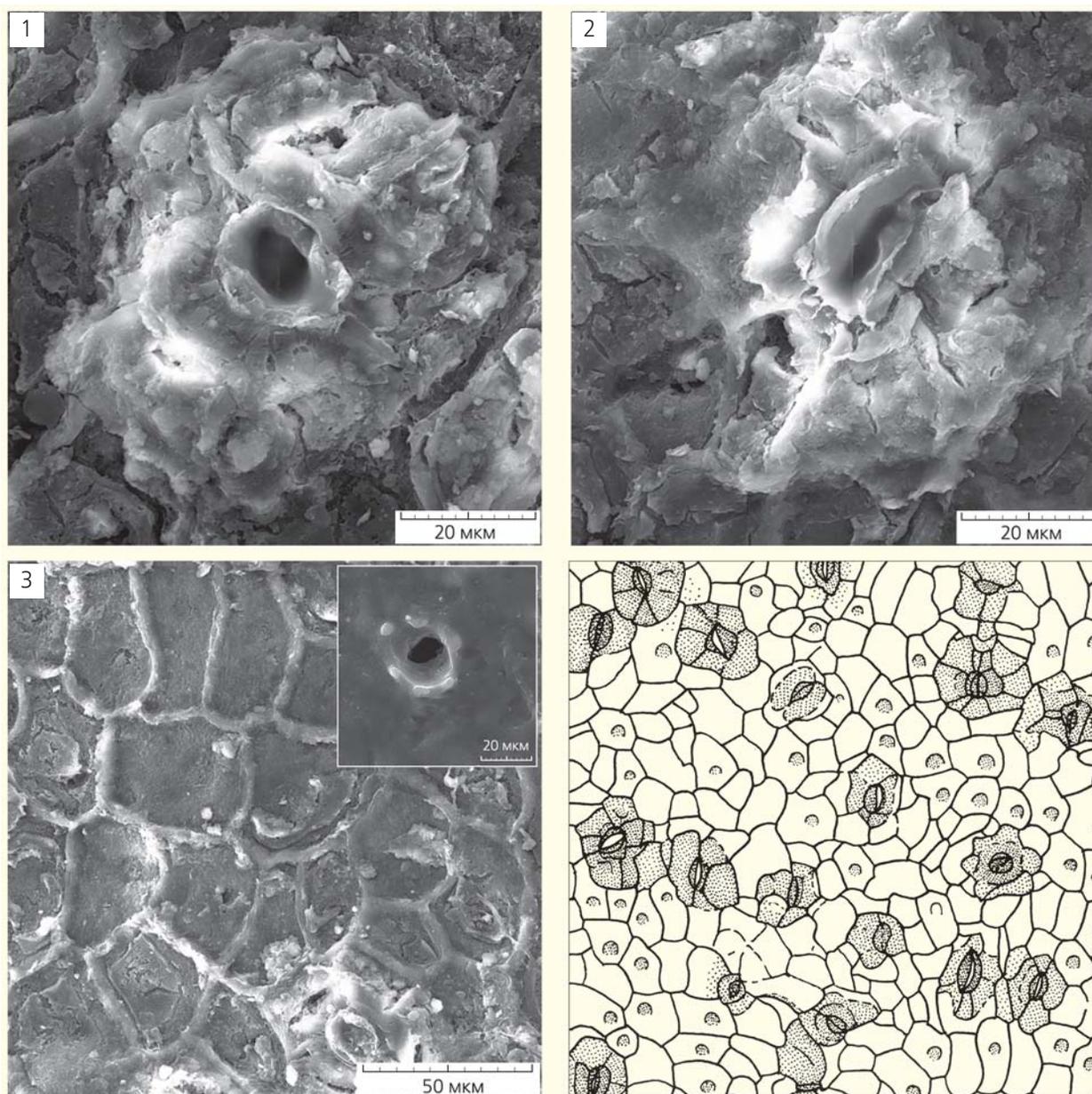
Вместе с листьями вязникоптериса в Соковке найдены и репродуктивные органы, возможно, принадлежавшие тому же материнскому растению. Это головчатые и кистевидные собрания семенных дисков, к нижней поверхности которых при жизни растения должны были прикрепляться семена. В Соковке они обнаружены в одном слое с репродуктивными органами, но, к сожалению, не прикрепленными естественным образом. Строение эпидермиса дисков и эпидермиса листьев вязникоптериса оказалось очень близким, что подтверждает версию о прижизненной связи этих органов.

Многие растения вязниковской флоры сходны с видами из верхнепермских отложений европейского цехштейна.

Обширные палеоботанические коллекции, собранные в Вязниках, дают основание по-новому взглянуть на переход наземной растительности от пермского периода к триасовому.

Вязниковская флора может многое сказать о состоянии растительности этого региона в преддверии пермо-триасового биосферного кризиса. Таксономическое разнообразие этой флоры значительно ниже, чем более древней «татаринской», но в то же время превосходит

* Об этой группе высших растений см.: Наугольных С.В. Птеридоспермы — растения с первыми настоящими семенами // Природа. 1998. №10. С.21—32.



Микрофотография эпидермиса и прорисовка фрагмента кутикулы листьев пурсонгии (сканирующий электронный микроскоп). Остатки этого пельтаспермового птеридосперма из вязниковского флористического комплекса (местонахождение Балымотиха) настолько хорошо сохранились, что под микроскопом удается увидеть клеточное строение кутикулы и эпидермиса. Вокруг устьица (1) на внутренней стороне кутикулы видны мощные «воротники» из кутина, которые обычно образуются у ксероморфных растений. Устьичная щель глубоко погружена под поверхность эпидермиса (2) — для защиты от некомпенсируемых потерь влаги в засушливом климате. Препятствуют излишнему испарению воды и многочисленные папиллы (3, на врезке — светлые овалы), которые прикрывают устьичную щель. Все эти приспособления к аридным условиям видны и на прорисовке.

разнообразие раннетриасовой флоры (в которой преобладали плевромейевые). Это указывает на то, что сокращение таксономического разнообразия в наземных экосистемах началось

много раньше границы перми и триаса.

Если сравнить обобщенный облик позднепалеозойской и мезозойской флор, легко понять, что их развитие представляет

собой два самостоятельных этапа (причем глобального характера) в эволюции наземных растений. В позднем палеозое в экваториальном поясе (Евразии и Катазии) доминировали ка-

ламостахиевые, сфенофилловые, лепидокарповые, кордаиты. В нотальной области (Гондване) преобладали диктиоптеридиевые (или глоссоптеридиевые), в бореальной области (Ангариде) — войновские и черновицкие. Ни одной из этих групп уже не было в триасе, если не считать единичных и плохо документированных находок, не подкрепленных данными о кутикулярном строении и типе сопутствующих репродуктивных органов.

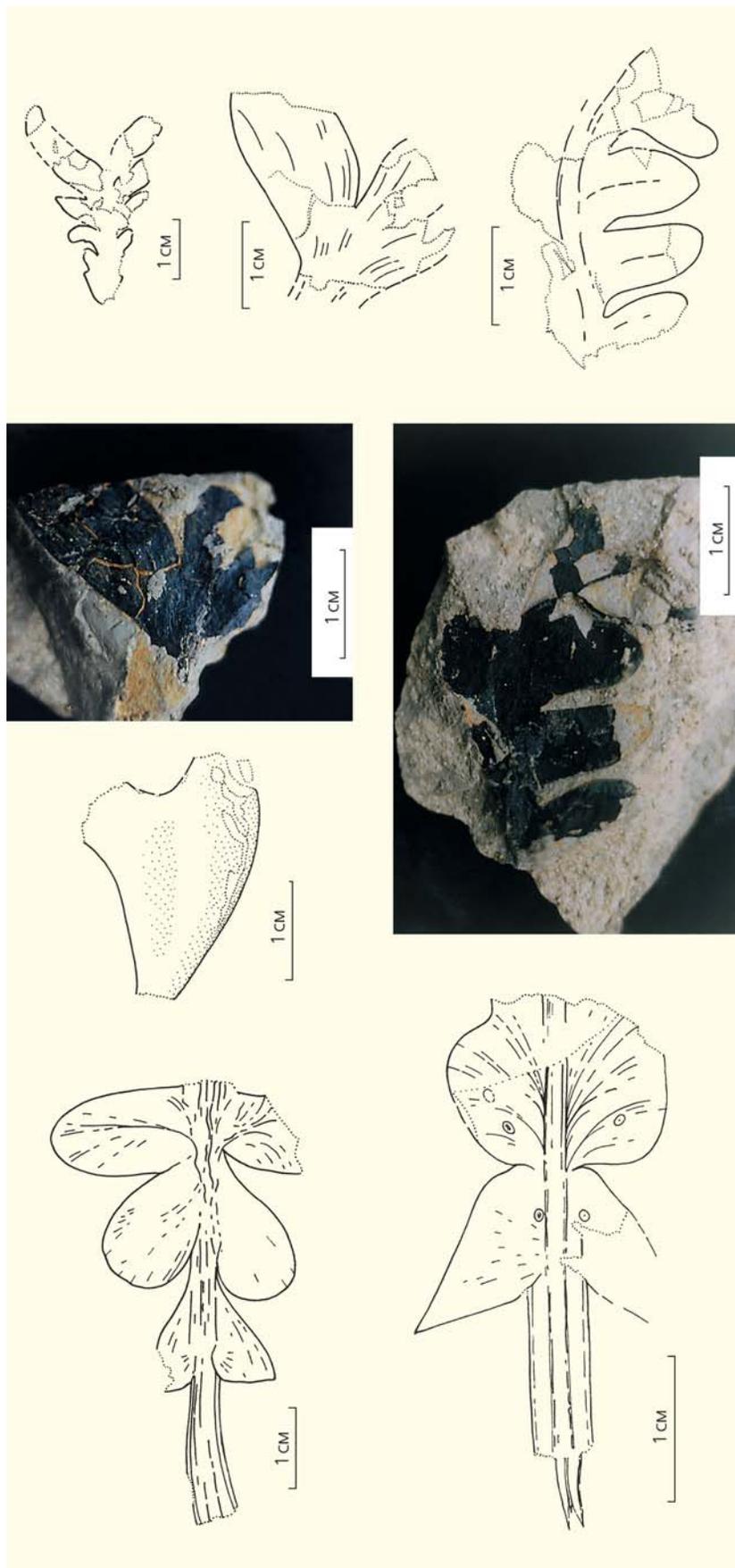
Вязниковская флора занимает промежуточное положение между типичными пермскими и триасовыми флорами. В ее составе есть элементы, на основе которых можно проводить межрегиональные корреляции. Поэтому вязниковский флористический комплекс представляется исключительно важным для реконструкции перехода от палеофита к мезофиту на Русской платформе. Что касается рубежа, который обозначает качественное обновление наземной флоры, то, по моему мнению, он совпадает с границей перми и триаса.

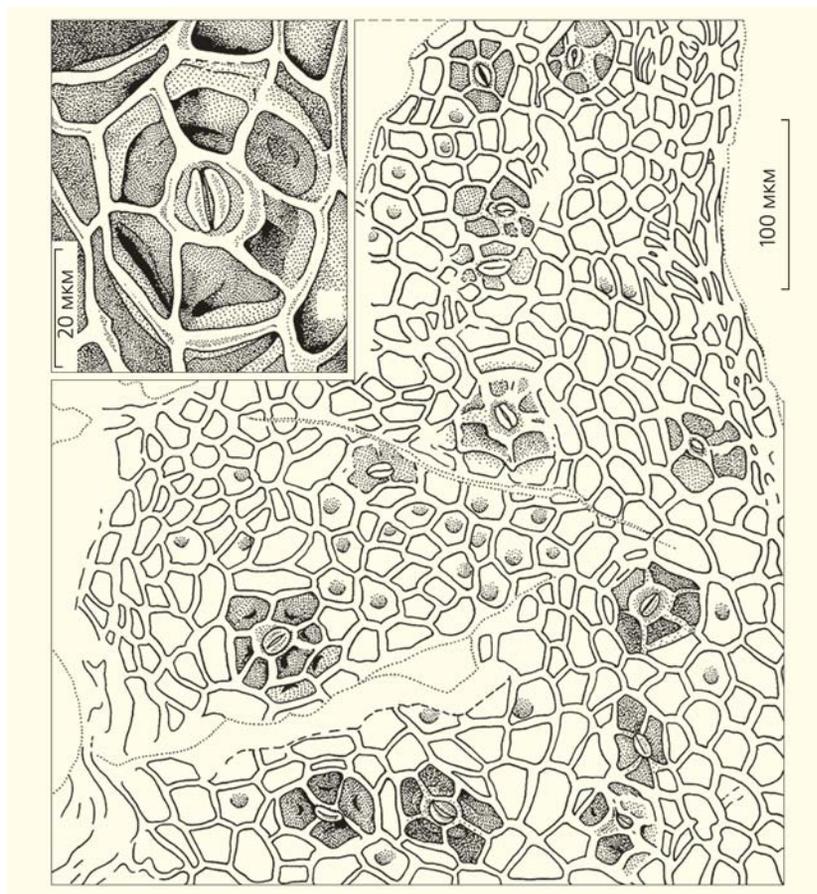
Анализ пермо-триасовой биотической перестройки безусловно должен включать обсуждение многих факторов. Но из-за вынужденной краткости журнальной статьи остановлюсь только на некоторых аспектах перехода от перми к триасу — на эволюции высших растений.

Эволюционные преобразования высших растений

Растения, появившиеся и эволюционировавшие в течение палеофита*, можно разделить на три неформальных группы, используя в качестве критерия их судьбу на границе перми и триаса.

* Термин «палеофит» здесь соответствует этапу эволюции растительного покрова Земли в течение девона, карбона и перми. Тогда господствовали высшие споровые растения и древние голосеменные.





Вайи вязникоптериса. На прорисовках (левая часть рисунка) хорошо видна морфологическая особенность этого вязниковского пельтаспермового птеридосперма (местонахождение Соковка) — простоперистость. Вверху (слева направо): почти целая слабо развитая вайя с ланцетовидными перышками в приверхушечной части и укороченными перышками в базальной; апикальная часть вайи с парноперистой верхушкой; средняя часть простоперистого листа. Внизу: перышко с двулопастной верхушкой; нижняя часть вайи с сохранившимся черешком и первыми сегментами (с этого экземпляра получены препараты кутикулы); такая же часть листа с сегментами почти треугольной формы (округлые рубцы на перышках, возможно, связаны с грибковой инфекцией). В середине приведены фотографии остатков, заключенных в породе. У более древних — раннепермских — растений этой группы листья были сложноперистыми. У вязниковских потомков число порядков перистости сокращено — очевидный ответ на аридизацию климата.

На правой части рисунка дана кутикула листа лепидоптериса, на врезке — строение устьица (вид с внутренней стороны).

Первая группа — это растения типичных палеофитных семейств и порядков, вымершие в перми. В триасе эти таксоны или совсем отсутствуют, или известны по единичным находкам, достоверность которых нередко сомнительна. Из палео-

фитных порядков — это сфенофилловые, каламитовые (или каламостахиевые), лепидокарповые, кордаитовые, войновские. К палеофитным семействам относятся черновиевые из хвощевидных и несколько семейств птеридоспермов.

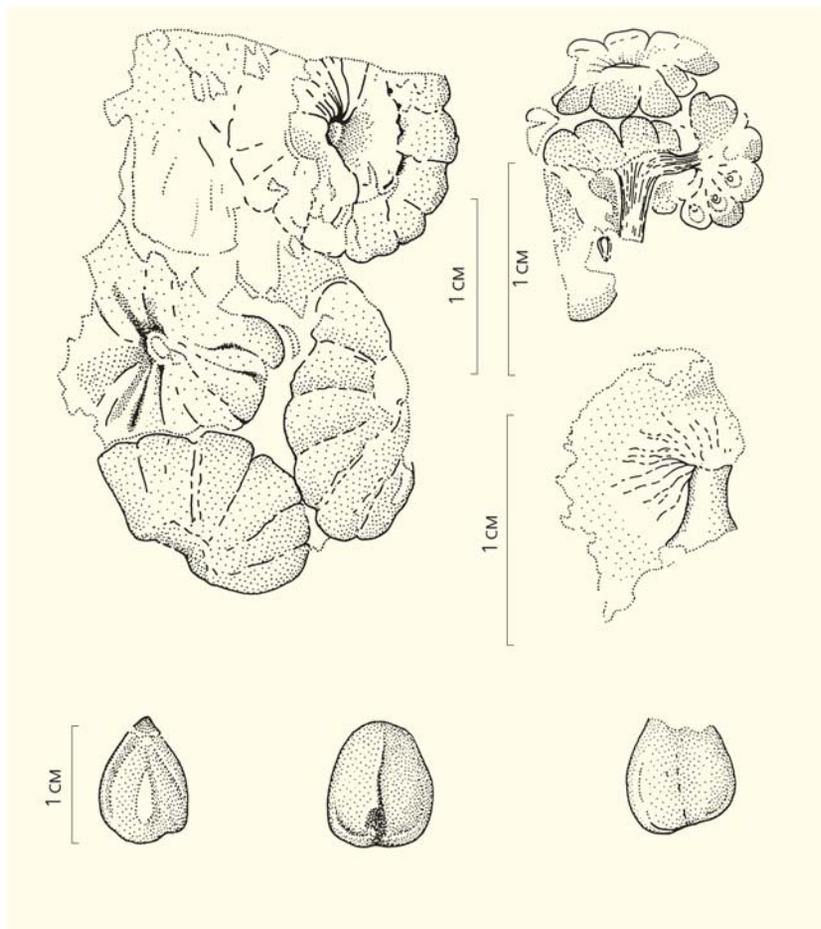
Вторую группу составят растения, широко распространенные в палеофите. Несмотря на значительное сокращение численности и разнообразия на границе перми и триаса, они продолжали существовать в мезофите* и даже дожили в качестве «живых ископаемых» до настоящего времени. Пример тому — мараттиевые папоротники.

И, наконец, к третьей группе следует отнести растения тех таксонов, которые возникли еще в палеофите, но настоящего расцвета достигли только в мезофите. Это ряд семейств лептоспорангиатных папоротников, гинкговые, мезофитные птеридоспермы и хвойные. Все они появились в конце палеозоя, но активно дивергировали только после пермо-триасового кризиса, когда освободились экологические ниши, занятые растениями палеофитных семейств.

Особое место в пермо-триасовой истории наземной растительности занимают два семейства плауновидных порядка изозетовых (*Isoetales*) — плевромейевые (*Pleuromeiaceae*) и изозетовые (*Isoetaceae*). Традиционно считается, что плевромейевые появились в раннем триасе, а изозетовые несколько позже [2, 3].

Г.Потонье в 1904 г. высказал гипотезу происхождения изозетовых от плевромейевых посредством постепенной редукции вегетативной сферы. Эта гипотеза поддерживалась и в более поздних работах, посвященных плевромейевым [4, 5]. Однако сейчас выяснилось, что настоящие плевромейевые существовали по меньшей мере с конца ранней перми [6–8]. Представители же рода *Isoetes*, практически не отличавшиеся морфологически от современных шильников, описаны из самых низов триаса Австралии [9] и Тунгусской синеклизы.

* Мезофитом традиционно считается этап развития флоры, сменивший палеофит и соответствующий триасу, юре и раннему мелу. В мезофите господствовали голосеменные.



Семенные органы вязнокопериса и семена, возможно, принадлежавшие ему же (местонахождение Соковка). Женские репродуктивные органы этого растения образованы несколькими семеносными дисками, расположенными в виде кистевидного (слева) или головчатого собрания; семеносный диск с разрушенным краем щитка (справа); отдельные семена (внизу приведены фотографии заключенных в породе семян), возможно, этого же птеридосперма. Семена прикреплялись к нижней поверхности дисков, и в Вязниках встречаются вместе с ними, но пока не обнаружены в естественном соединении.

На протяжении пермо-триасового этапа своей истории плевромейевые и изоэтовые давали внезапные всплески численности. Об этом свидетельствуют, например, окаменелости в соликамском горизонте уфимского яруса и в индско-оленекских отложениях. Такие эпизоды массового появления были всегда сопряжены с резким уменьшением разнообразия в других группах высших растений. Эти наблюдения позволили предположить, что монодоминантные сообщества плевромейевых следует рассматривать как пионерные, возникающие после кризисных событий [10–13]. По сути такие сообщества маркируют флористические кризисы.

Итак, на границе перми и триаса резко меняются количественные соотношения между разными таксонами высших растений. А кроме того, растения тех групп, которые эту границу пересекли, претерпели важные морфологические преобразования, причем в них наметились некоторые закономерности. Так, на ранних этапах эволюции хвощеобразных, гинкговых и цикадофитов отчетливо проявляется олигомеризация репродуктивных органов, уменьшение количества продуцируемых фруктификаций и диаспор, т.е. единиц рассеяния — спор, семян. Это, на мой взгляд, однозначно указывает на повышение эффективности репродуктивных механизмов у некоторых из тех растений, которым удалось преодолеть рубеж между пермью и триасом.

Климат и палеопочвы

Каким же был климат во время перехода от палеофита к мезофиту?

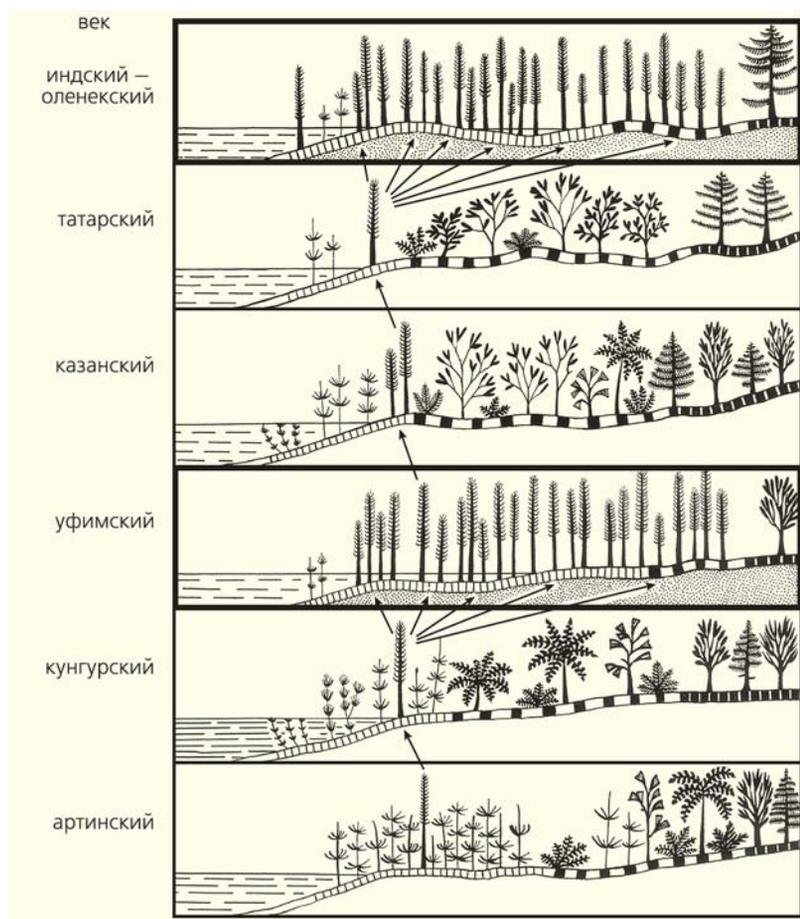
Сейчас многие считают, что в течение пермского периода нарастала аридизация климата. Она сопровождалась сокращением влажных экотопов и за-

вершилась прекращением углеобразования в раннем триасе. Аналитический обзор доказательств — прежде всего литологических и седиментологических — этой аридизации приведен в недавно опубликованной монографии «Климат в эпохи крупных биосферных перестроек» (ред. М.А.Семихатов и Н.М.Чумаков. 2004). Чтобы не повторяться, остановлюсь только на тех данных, которые получены при изучении палеопочв перми и нижнего триаса Русской платформы и Приуралья.

В отложениях этого региона горизонты палеопочв встречаются довольно часто: в бассейне рек Сухоны и Малой Северной Двины, Вятки и Ветлуги, в Поволжье и Прикамье. В последние годы изучение палеопочв стало заметно активнее, появилось много новых публикаций, все время поступают новые данные. Исследования палеопочв, безусловно, имеют большое будущее и еще многое помогут узнать и о климате, и о растительности позднeperмской эпохи.

Все разнообразие пермo-триасовых палеопочв Русской платформы и Приуралья можно свести к трем-четырем дефинитивным (строго установленным) типам. Это такыры, кальциевые литосоли, карбонатные панцири (каличе), элювиально-иллювиальные глейсоли. Для каждого типа имеется свой современный аналог, по распространению которого и условиям образования можно узнать и о климате далекого прошлого.

Такыры образуются, как известно, на глинистых породах — после временного переувлажнения и последующего высыхания. Существуют они в бессточных котловинах аридных и семиаридных областей на всех материках, за исключением Антарктиды. Современные аналоги пермских элювиально-иллювиальных глейсолей палеопочв Европейской России — коричневые почвы Средиземноморья, красно-бурые субаридные и коричневые карбонатные



Изменение растительности Русской платформы и Приуралья от артинского века раннепермской эпохи к индскому и оленекскому векам раннетриасовой эпохи. Периоды постепенного повышения таксономического разнообразия высших растений прерываются кризисами (обведены черными рамками) — его катастрофическим сокращением. В кризисные эпизоды доминантными становятся растения с повышенной экологической устойчивостью, которые прежде занимали незаметное положение в растительных сообществах. После резкого изменения природных условий (например, при аридизации климата) высокоспециализированные растения вымирают, не успевая приспособиться к новым условиям. Их экологические оппоненты (на пермo-триасовом рубеже это плевромейевые) получают преимущества и образуют монодоминантные сообщества.

ксеросоли Австралии. Карбонатные панцири (калькреды и каличе), сходные с соответствующими типами пермских палеопочв, в наши дни образуются в Северной Африке и некоторых районах на юге Европы (в Испании). Иными словами, все это почвы отнюдь не гумидных климатических условий. Следовательно, данные по палеопочвам подтверждают тен-

денцию аридизации климата в течение позднeperмской эпохи.

Кризис

Благодаря вязниковской флоре, занимающей пограничное положение в эволюционном ряду от пермских к триасовым флорам данного региона, можно дополнить существую-



Вязниковский семиаридный ландшафт в позднепермскую эпоху. Несмотря на общие засушливые условия, тогда существовали не только ксерофильные растения, но и гигрофильные. Они произрастали в непосредственной близости от водоемов — как временных, так и постоянных. Из гигрофильных (мезогигрофильных) растений здесь показаны членистостебельные *Neocalamites* cf. *mansfeldicus* (1), папоротники и пельтаспермовые птеридоспермы (2), *Pursongia* sp. nov. (3); из ксерофильных — хвойные (4; *Ullmannia* sp.). Иногда среди пыльцы преобладают споры именно гигрофильных растений (поскольку они произрастали недалеко от мест, где накапливались осадки), создавая впечатление «гигрофильного» облика растительности. Вблизи водоемов обитал наиболее древний из известных к настоящему времени архозавров — *Archosaurus rossicus*.



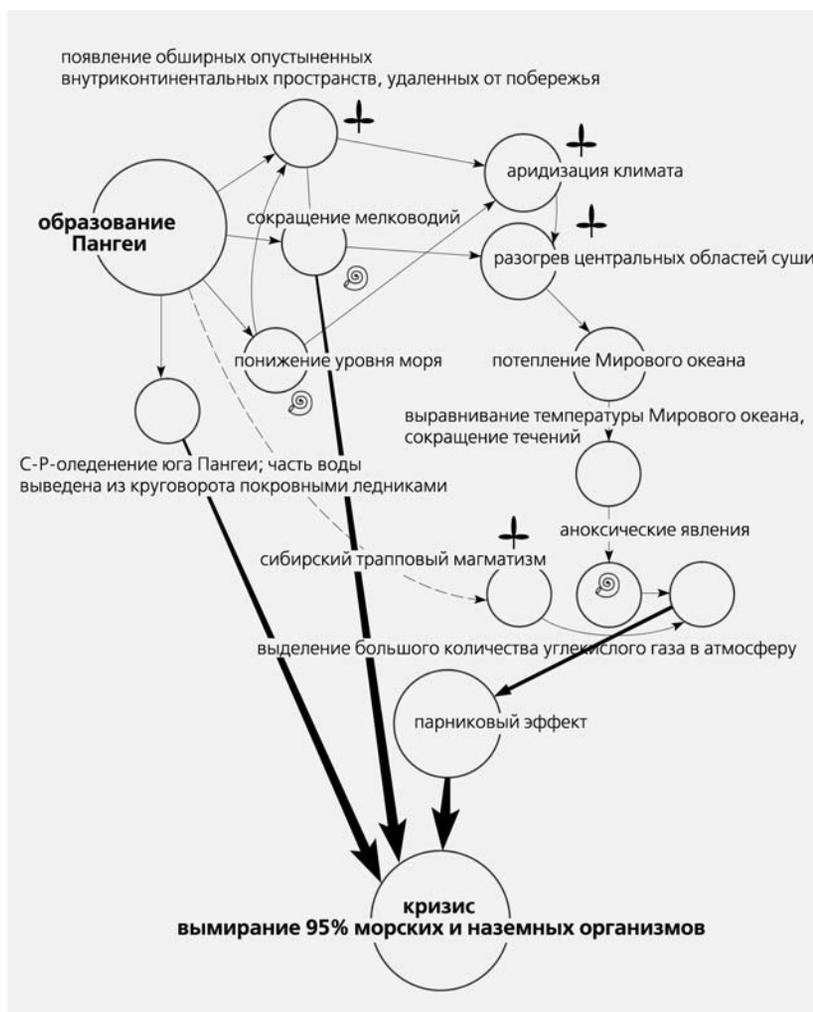
Окаменелости раннетриасового плауновидного растения *Pleuromeia rossica*. Сверху вниз: побег (справа) и стробил (в поперечном сечении) плевромейи; ризофоры с прикрепленными корнями и только со следами от них в виде округлых рубцов. Сохранность корней указывает на то, что плевромейя была захоронена недалеко от места произрастания.

щие представления о пермо-триасовой биосферной перестройке.

По существующим представлениям, для кризисных событий в эволюции как наземных, так и морских организмов на рубеже палеозойской и мезозойской эр наиболее значимы аноксические явления в океане. Они вызвали выделение большого количества углекислого газа в атмосферу и обусловили парниковый эффект, который проявился на границе перми и триаса. Одновременно с парниковым эффектом активизировался сибирский трапповый вулканизм. Однако на снижении продуктивности, общей редукции наземных экосистем не в меньшей степени сказалось общее иссушение климата, спровоцированное появлением обширных опустыненных внутриконтинентальных пространств после образования пермской Пангеи. Как уже отмечено, вязниковская флора беднее видами, чем более древний «татаринский» комплекс, и более разнообразна, чем сменившая ее плевромейевая флора. Раннетриасовые растительные сообщества с доминирующими плевромейевыми, распространенные в начале мезозоя во многих регионах земного шара, однозначно рассматриваются как пионерные [13]. С этих растений началось восстановление растительности после пермо-триасового кризиса.

Итак, преобразование биоты на рубеже перми и триаса связано с разными процессами. К ним можно отнести:

- образование Пангеи;
- сокращение площади мелководных внутриконтинентальных морских бассейнов и уменьшение протяженности береговой линии;
- аридизацию климата и образование больших опустыненных пространств во внутренних регионах Пангеи;
- формирование гиперсоленых лагун и эвапоритовых бассейнов;



Возможный ход событий, приведших к пермо-триасовой биотической перестройке. Знаком трилистника отмечены факторы, особенно повлиявшие на изменение наземной растительности, символами в виде спиральных раковин — факторы, изменившие морскую биоту. Толчком к кризису могло послужить образование суперконтинента Пангеи, объединившей все материковые плиты пермского времени. Далее сказалось влияние факторов, связанных с аридизацией климата, а также частично сопряженных с ними во времени других изменений окружающей среды. Совместное действие этих факторов привело к «триггерному» эффекту: количество перешло в качество и разразился невиданный по охвату биосферный кризис. С-Р (карбон-пермское)-оледенение.

- сибирский трапповый магматизм;
- аноксические явления в Мировом океане.

Все это указывает на то, что пермо-триасовый кризис был поэтапным и охватил целые экосистемы. Переход от палеофита к мезофиту так же, как и пермо-триасовая перестройка в целом,

не был одноактным событием, вызванным единственной причиной, будь то трапповый магматизм или аноксические явления в Мировом океане. Но, безусловно, переход не был и постепенным, плавным. На мой взгляд, преобразования на рубеже палеозойской и мезозойской эр были ступенчатыми и имели

комплексный, экосистемный характер.

Остается добавить, что, конечно же, далеко не все загадки и головоломки перехода от

пермской к триасовой растительности разгаданы. Возможно, пройдут еще многие и многие годы, прежде чем большинство растений пермского и три-

асового периодов будут найдены, описаны и достоверно реконструированы. Может быть, в этом увлекательном деле примут участие и читатели. ■

Работа выполнена при государственной поддержке молодых российских докторов наук грантом президента Российской Федерации (МД-1703. 2005.5) — «Изучение эволюции наземной растительности на рубеже палеозоя и мезозоя»; программой №25 фундаментальных исследований Президиума РАН «Сравнительный анализ причинно-следственных связей и факторов глобальных биосферных перестроек в фанерозое»; Государственной программой исследований научных школ Российской Федерации (грант НШ-372.2006.5), а также научной программой Госконтракта №25 «Факторы эволюции биосферы».

Литература

1. Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы / Ред. В.Р.Лозовский, Н.К.Есаулова. М., 1998.
2. Криштофович А.Н. Палеоботаника. 4-е исправленное и дополненное издание. Л., 1957.
3. Мейен С.В. Основы палеоботаники. М., 1987.
4. Magdefrau K. // Beih. Botan. Zbl. 1931. Bd.48. Abt.2. H.1.
5. Нейбург М.Ф. Pleuromeia Corda из нижнетриасовых отложений Русской платформы // Тр. Геол.института РАН. Вып 550. М., 1960. С. 65—90.
6. Наугольных С.В. // Палеонтол. журн. 1994. №4. С.131—136.
7. Наугольных С.В. // Палеонтол. журн. 2001. №2. С.97—102.
8. Naugolnykh S.V., Zavalova N.E. // Palaeobotanist. 2004. V.53. P.21—33.
9. Retallack G.J. // Journal of Paleontology. 1997. V.71. №3. P.500—521.
10. Наугольных С.В. Экологическая катастрофа в пермском периоде? // Природа. 1992. №4. С.64—66.
11. Наугольных С.В. Экологические кризисы в истории ангарской растительности // Геология и полезные ископаемые Западного Урала. Пермь, 2000. С.121—126.
12. Naugolnykh S.V. Subangaraland: Permian palaeocommunities and their succession // The Sixth Conference of International Organisation of Palaeobotany. China, 2000. Qinhua angdao of Hebei. 2000. P.93—94.
13. Grauvogel-Stamm L. Pleuromeia sternbergii (Munster) Corda, eine charakteristische Pflanze des deutschen Buntsandsteins // Trias. Eine ganz andere Welt. Munchen, 1999. S.271—282.

Когда температура воды в океане превышает 28°C, содержащийся в ней кадмий угнетает метаболизм устриц, что ведет к их массовой гибели. Такой факт выявила биолог Ж.Лэнниг (J.Lannig; Университет Шарлотты, штат Северная Каролина, США), изучавшая устриц *Crassostrea virginica*. Концентрация кадмия в океанской воде независимо от его происхождения — природного или промышленного — очень мала. Но устрицы фильтруют воду и накапливают этот тяжелый металл в своей мускулатуре, а механизм его выведения из организма у них отсутствует. Science et Vie. 2005. №1057. P.42 (Франция).

Генетический анализ почти 360 разновидностей дикорастущего и селекционного картофеля, проведенный сотрудниками Висконсинского университета (США) под руководством Д.Спунера (D.Spooner), показал, что все современные виды этого корнеплода имеют одного общего предка, произраставшего на юге Перу. Ранее считалось, что в Южной Америке, где картофель выращивают уже более 7000 лет, было окультурено несколько его диких видов. Sciences et Avenir. 2005. №705. P.38 (Франция).

Английские специалисты на протяжении 10 лет наблюдали колонию редкого для Велико-

британии вида летучих мышей — большого подковоноса (*Rhinolophus ferrumequinum*). Изучение родственных связей и генетический анализ особей показали, что самки предпочитают каждый раз спариваться с одним и тем же самцом, самцы же выбирают себе в партнерши самок одной материнской линии (приходящихся друг другу матерями, дочерьми, бабушками, сестрами), избегая каким-то образом собственных дочерей и внуков. По мнению исследователей, такое репродуктивное поведение способствует укреплению социальных связей внутри колонии. Terre Sauvage. 2005. №211. P.57 (Франция).