СОВРЕМЕННАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ: КЛАССИЧЕСКИЕ И НОВЕЙШИЕ МЕТОДЫ – 2006.
М.: ПИН РАН, 2006. С. 27-32

УДК 56.016:630;453(571.55)

СВИДЕТЕЛЬСТВА ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И РАСТЕНИЙ ИЗ МЕЗОЗОЯ АЗИИ

© 2006 г. Д.В. Василенко, Е.В. Карасев

Палеонтологический институт РАН
e-mail: lab@palaeoentomolog.ru

В статье рассмотрены вопросы стратиграфического распространения в мезозое следов взаимодействия наземных членистоногих с растениями. В частности, изучены материалы, происходящие из юрских – палеогеновых отложений Азии. Установлено, что вблизи мел-палеогеновой границы изменений в характере взаимоотношений между насекомыми и растениями не наблюдается. Этот вывод основан на исследовании представительного материала из меловых и палеогеновых отложений бассейна р. Амур.

Взаимоотношения наземных членистоногих и растений в геологическом прошлом в последнее время привлекают все большее внимание исследователей. Палеозойские и кайнозойские свидетельства этих взаимоотношений в виде различных образований на листьях растений, таких как ископаемые галлы, мины, погрызы и яйцекладки, сейчас активно изучаются за рубежом, однако они практически не изучены в мезозое Азии. Подобные исследования на территории Азии особенно важны, так как именно здесь имеются многочисленные местонахождения мелового возраста, т. е. того времени, когда появились и распространились покрытосеменные растения и началось формирование биосферы современного типа.

Мезозойская история взаимодействия членистоногих и растений представляется особенно интересной на фоне предшествующего и последующего ее этапов. Так, в палеозое погрызы и галлы, в основном на листьях птеридоспермов и папоротников, распространены довольно широко. В кайнозое повреждения и новообразования современного типа встречаются на листьях растений (в основном покрытосеменных) почти повсеместно. Для создания наиболее полной картины мезозойской истории свидетельств взаимодействия членистоногих и растений остановимся подробнее на пермских следах.

Типичным видом повреждений листьев пермских растений, судя по имеющимся публикациям, являются механические повреждения тканей листа – краевые объедания, «оконные» проедания, реже скелетизация листьев (Beck, Labandeira, 1998; Labandeira, 1998, 2002; Beattie, 2005). Бóльшая часть поврежденных листьев известна из нижнепермских отложений, где встречаются поврежденные листья Gigantopteridales, Glossopteridales, Peltaspermales, Cycadales и Cordaitales (Labandeira, 1998). Немногочисленные находки позднепермских следов питания растениями встречены пока только на листьях Glossopteridales.

Галлы на пермских растениях известны только из северодвинских отложений Вологодской области (Василенко, 2006а); в отложениях каменноугольной и триасовой систем галлы встречаются чаще (Labandeira, Phillips, 1996; Labandeira, 2002).

Поскольку пищевая привлекательность и, зачастую, морфологическая форма повреждений и новообразований (галлов) контролируется, в основном, самим растением (толщиной кутикулы, биохимическими особенностями), то рассмотрение стратигра-

фического распространения следов питания растениями невозможно в отрыве от эволюции самих растений. Из представителей палеофитной флоры в конце перми исчезают гигантоптериды и кордаитантовые. Пельтаспермовые появляются в начале перми, исчезают в конце триаса. На смену вымершим палеозойским семействам плауновидных (лепидокарповым, сигилляриевым) и хвойных (лебахиевым, бурадиевым) приходят плевромейевые, вольциевые и хейролепидиевые (гирмерелловые). В начале мезозоя появляются гинкговые, цикадовые и беннеттитовые, которые затем будут представлять мезофитную флору.

Из триасовых отложений описаны следы питания (погрызы) на листьях хвойных, гинкговых, цикадовых, папоротников, галлы на листьях и стеблях вольциевых и хвойных, многочисленные яйцекладки и даже мины на хвойных (Rozefelds, Sobbe, 1987; Graufogel-Stamm, Kelber, 1996; Scott et al., 2004).

Ситуация заметно изменяется в юре. Из литературы известны в основном только юрские следы, оставленные насекомыми в древесине. Информация о повреждениях или новообразованиях на листьях юрских и раннемеловых растений встречается крайне редко (Пономаренко, 1998; Labandeira, 2002), что небезосновательно создавало впечатление резкого снижения интенсивности и самих взаимоотношений между наземными членистоногими и растениями.

Благодаря целенаправленным работам в последние годы нам удалось изучить богатые коллекции растительных остатков с повреждениями (погрызы, галлы, яйцекладки) из двух местонахождений. Одно из них – Солюкта II (нижняя–средняя юра Киргизии; табл. III, фиг. 12), коллекция хранится в Ботаническом институте РАН (БИН); второе – Черновские Копи (верхняя юра Забайкалья; табл. III, фиг. 6, 8), основная часть коллекции поврежденных листьев хранится в Палеонтологическом институте РАН (ПИН). Повреждения и новообразования из Забайкалья представлены галлами, погрызами и яйцекладками на хвойных и гинкговых (Василенко, 2005, 2006б). Несмотря на то, что эти местонахождения разновозрастные и географически сильно удалены друг от друга, некоторые новообразования на листьях из них практически идентичны. Наиболее вероятное объяснение этому заключается в одинаковом (на родовом уровне) таксономическом составе флоры и в сходных реконструируемых климатических условиях.

Проведенные А.П. Расницыным и В.А. Красиловым (2000) исследования пищеварительных трактов некоторых насекомых из верхнеюрского местонахождения Каратау (Казахстан) в трех случаях показали наличие в них фрагментов листовых тканей Brachyphyllum или Pagiophyllum с кутикулярными признаками Hirmerellaceae. Эти растения относятся к группе хвойноподобных проангиоспермов – возможно, предков покрытосеменных. По мнению Расницына и Красилова, столь активное воздействие насекомых, возможно, способствовало эволюции гирмерелловых в направлении покрытосемянности. Фрагменты листьев обнаружены в кишечниках двух обособленных групп насекомых и представляли, видимо, редкие в юре случаи специализации (Расницын, Красилов, 2000). Пыльца Classopollis, ассоциируемая с гирмерелловыми, также употреблялась в пищу юрскими насекомыми (Krassilov et al., 1997). Повреждения на самих листьях из этого местонахождения в палеоботанических коллекциях нам обнаружить пока не удалось. В некоторых юрских местонахождениях Киргизии (Туюк-Су, Кара-Тюбе, Сай-Тераҟлик) и Армении (Джерманис), богатые коллекции растительных остатков из которых хранятся в БИН, удалось обнаружить только единичные следы питания на листьях хвойных. Повреждения в таких случаях почти всегда представляют собой небольшие полукруглые выемки, подчеркнутые по контуру разрастанием ткани реакции.

В 2006 г. от Т.А. Травиной (БИН) были получены препараты растительных кутикул гинкговых из Усть-Балея (нижняя–средняя юра) Иркутской области с множеством мелких, хорошо оформленных галлов, по меньшей мере, трех морфологических типов (табл. III, фиг. 1–3). По сообщению Травиной,

на листьях из других местонахождений Иркутского бассейна галлы отсутствуют.

Нами предпринимались попытки найти повреждения листовых пластинок юрских папоротников из нескольких чрезвычайно обильных монотаксонных захоронений Кавказа и Забайкалья, однако обнаружить их нам не удалось. Принимая во внимание частые находки поврежденных палеозойских и триасовых папоротников, при их, вероятно, меньшей пищевой привлекательности, можно предположить изменение пищевого поведения фитофагов в юре, либо исчезновение в это время некоего таксона фитофагов с узкой пищевой специализацией. Однако специальное изучение этого вопроса и анализ палеоэнтомофаун нами пока не проводились.

В меловых отложениях Азии, до массового распространения покрытосеменных растений и их доминирования в ориктоценозах, следы взаимодействий членистоногих и растений встречаются крайне редко. Это может объясняться и тем, что целенаправленные поиски повреждений на листьях из нижнемеловых отложений пока не проводились. Но даже те количественно скудные данные, которыми мы располагаем, представляются довольно интересными. Нам известны находки листьев с повреждениями в двух местонахождениях. Одно из них – р. Тырма [низы мела Дальнего Востока, препарат листовой пластинки с погрызом (табл. III, фиг. 5), любезно предоставлен для изучения Красиловым], другое – г. Сельбухра (сеноман Крыма, колл. Красилова, хранится в Биолого-почвенном институте ДВО РАН). Из этих местонахождений известны единичные следы питания на папоротниках. В сеномане Крыма в захоронениях кроме папоротников присутствуют беннеттиты, цикадофиты, хвойные и архаичные покрытосеменные (Красилов, 1984), большая часть которых имеет высокую пищевую ценность, однако повреждения на них не обнаружены.

Ситуация кардинально меняется в позднем мелу. В туронских местонахождениях Кзыл-Жар [Казахстан, колл. ПИН и Государственного геологического музея им. Вернадского (ГГМ)] и р. Кас (Чулымо-Енисейская впадина, колл. БИН), в ориктоценозах которых доминируют покрытосеменные растения, на них встречены практически все типы повреждений растений, известных из кайнозоя.

Очень интересные данные получены при целенаправленном изучении ряда пограничных мел–палеогеновых местонахождений

Таблица 1. Мезозойская история взаимодействий наземных членистоногих и растений

Время	Краткая характеристика следов взаимодействия наземных членистоногих и растений
Маастрихт–даний (граница мела и палеогена), даний	Взаимодействия аналогичны предыдущему интервалу; какие-либо существенные изменения вблизи мел-палеогеновой границы отсутствуют
Мел (после массового распространения покрытосеменных)	Разнообразные и многочисленные повреждения на листьях покрытосеменных и хвойных встречаются практически в любых обильных фитоориктоценозах
Мел (до массового распространения покрытосеменных)	Крайне редко встречаются следы объедания (погрызы) листьев папоротников (возможно, объясняется недостатком данных)
Юра	Повреждения и новообразования на листьях хвойных и гинкговых многочисленны, но довольно однообразны в некоторых местонахождениях, в других не встречаются совсем, либо присутствуют единичные погрызы на хвойных (возможно, это связано с узкими экологическими требованиями фитофагов и их небольшим разнообразием)
Триас	Многочисленные следы питания (погрызы) на листьях хвойных, гинкговых, цикадовых, папоротниках, галлы на листьях и стеблях вольциевых и других хвойных, многочисленные яйцекладки на хвойных (кормовые растения, типы повреждений и частота их встречаемости сходны с таковыми из палеозоя)

на листьях из других местонахождений Иркутского бассейна галлы отсутствуют.

Нами предпринимались попытки найти повреждения листовых пластинок юрских папоротников из нескольких чрезвычайно обильных монотаксонных захоронений Кавказа и Забайкалья, однако обнаружить их нам не удалось. Принимая во внимание частые находки поврежденных палеозойских и триасовых папоротников, при их, вероятно, меньшей пищевой привлекательности, можно предположить изменение пищевого поведения фитофагов в юре, либо исчезновение в это время некоего таксона фитофагов с узкой пищевой специализацией. Однако специальное изучение этого вопроса и анализ палеоэнтомофаун нами пока не проводились.

В меловых отложениях Азии, до массового распространения покрытосеменных растений и их доминирования в ориктоценозах, следы взаимодействий членистоногих и растений встречаются крайне редко. Это может объясняться и тем, что целенаправленные поиски повреждений на листьях из нижнемеловых отложений пока не проводились. Но даже те количественно скудные данные, которыми мы располагаем, представляются довольно интересными. Нам известны находки листьев с повреждениями в двух местонахождениях. Одно из них – р. Тырма [низы мела Дальнего Востока, препарат листовой пластинки с погрызом (табл. III, фиг. 5), любезно предоставлен для изучения Красиловым], другое – г. Сельбухра (сеноман Крыма, колл. Красилова, хранится в Биолого-почвенном институте ДВО РАН). Из этих местонахождений известны единичные следы питания на папоротниках. В сеномане Крыма в захоронениях кроме папоротников присутствуют беннеттиты, цикадофиты, хвойные и архаичные покрытосеменные (Красилов, 1984), большая часть которых имеет высокую пищевую ценность, однако повреждения на них не обнаружены.

Ситуация кардинально меняется в позднем мелу. В туронских местонахождениях Кзыл-Жар [Казахстан, колл. ПИН и Государственного геологического музея им. Вернадского (ГГМ)] и р. Кас (Чулымо-Енисейская впадина, колл. БИН), в ориктоценозах которых доминируют покрытосеменные растения, на них встречены практически все типы повреждений растений, известных из кайнозоя.

Очень интересные данные получены при целенаправленном изучении ряда пограничных мел–палеогеновых местонахождений

Таблица 1. Мезозойская история взаимодействий наземных членистоногих и растений

Время	Краткая характеристика следов взаимодействия наземных членистоногих и растений
Маастрихт–даний (граница мела и палеогена), даний	Взаимодействия аналогичны предыдущему интервалу; какие-либо существенные изменения вблизи мел-палеогеновой границы отсутствуют
Мел (после массового распространения покрытосеменных)	Разнообразные и многочисленные повреждения на листьях покрытосеменных и хвойных встречаются практически в любых обильных фитоориктоценозах
Мел (до массового распространения покрытосеменных)	Крайне редко встречаются следы объедания (погрызы) листьев папоротников (возможно, объясняется недостатком данных)
Юра	Повреждения и новообразования на листьях хвойных и гинкговых многочисленны, но довольно однообразны в некоторых местонахождениях, в других не встречаются совсем, либо присутствуют единичные погрызы на хвойных (возможно, это связано с узкими экологическими требованиями фитофагов и их небольшим разнообразием)
Триас	Многочисленные следы питания (погрызы) на листьях хвойных, гинкговых, цикадовых, папоротниках, галлы на листьях и стеблях вольциевых и других хвойных, многочисленные яйцекладки на хвойных (кормовые растения, типы повреждений и частота их встречаемости сходны с таковыми из палеозоя)

Приамурья в 2005 г. Была собрана коллекция растительных остатков с повреждениями и новообразованиями из следующих местонахождений: т. 1808 (сантон), Удурчукан (т. 16, кампан), Архаро-Богучан, Белая Гора, г. Плоская (верхи маастрихта – низы дания), карьеры «Пионерский» и «Прогресс» (даний). На листьях хвойных и покрытосеменных растений из этих местонахождений обнаружены многочисленные повреждения тканей листьев (следы внешнего объедания – погрызы, «оконные» проедания, в том числе на листьях водных растений, мины), разнообразные патологические новообразования на листьях (галлы), а также специфические следы размножения насекомых – яйцекладки на листьях водных растений (табл. III, фиг. 4, 7, 9–11, 13).

Предварительная обработка коллекции показала отсутствие каких-либо существенных изменений следов взаимодействия наземных членистоногих и растений на границе мела и палеогена. Это согласуется и с данными по эволюции насекомых, которым приписывается бóльшая часть таких повреждений. Так, основной перелом в эволюции насекомых приходится не на границу мела и палеогена, а, скорее, на конец раннего мела, т. е. на принимаемую большинством ботаников границу мезофита и кайнофита (Жерихин, 1980).

На имеющемся у нас материале из стратиграфического интервала нижняя юра – нижний палеоген эмпирически прослеживается одна закономерность: практически в любых фитоориктоценозах, содержащих многочисленные линейные листья (иглы) хвойных (в юре Pityophyllum, а в мелу и низах палеогена – Taxodium), на них присутствует один тип повреждения (полукруглые выемки), причем частота встречаемости таких повреждений практически не меняется, находясь в пределах 1–5 % от числа неповрежденных листьев. При этом остальные типы повреждений, особенно галлы и мины, и особенно на покрытосеменных, довольно изменчивы и локализованы географически даже в одновозрастных местонахождениях.

Мезозойская история взаимодействий наземных членистоногих и растений по имеющимся у нас данным обобщенно представлена в табл. 1.

Работа поддержана Программой Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василенко Д.В. Повреждения мезозойских растений Черновских Копей (Забайкалье) // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С. 54–59.

Василенко Д.В. Повреждения растений из верхнепермских отложений по р. Сухоне // Палеонтол. журн. 2006а (в печати).

Василенко Д.В. Краевые повреждения листьев хвойных и гинкговых из мезозоя Забайкалья // Палеонтол. журн. 2006б. № 3. С. 53-55.

Жерихин В.В. Класс Insecta. Насекомые // Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1980. С. 40–97.

Красилов В.А. Альб-сеноманская флора междуречья Качи и Бодрака (Крым) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир. Отд. геол. 1984. Т. 59. Вып. 4. С. 104–112.

Пономаренко А.Г. Палеобиология ангиоспермизации // Палеонтол. журн. 1998. № 4. С. 3–10.

Расницын А.П., Красилов В.А. Первое подтверждение филлофагии домеловых насекомых: листовые ткани в кишечнике верхнеюрских насекомых из Южного Казахстана // Палеонтол. журн. 2000. № 3. С. 73–81.

Beattie R.G. A palaeoenvironmental and palaeoecological reconstruction of the Upper Permian insect beds at Belmont, New South Wales, Australia // Abstr. 3 Int. Congr. Palaeoentomol. Pretoria, South Africa. 2005. P. 13.

Beck A.L., Labandeira C.C. Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas // Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 1998. V. 142. P. 139–173.

Graufogel-Stamm L., Kelber K.-P. Plant-insect interactions and coevolution during the Triassic in western Europe // Paleontol. Lombardia. Nuov. Ser. 1996. V. 5. P. 5–23.

Krassilov V.A., Zherikhin V.V., Rasnitsyn A.P. Classopollis in the gut of Jurassic insects // Palaeontology. 1997. V. 40. Pt 4. P. 1095–1101.

Labandeira C. Early history of arthropod and vascular plants associations // Ann. Rev. Earth Planet. Sci. 1998. V. 26. P. 329–377.

Labandeira C. The history of associations between plants and animals // History of plant-animal interactions. Oxford: Blackwell Science, 2002. 313 p.

Labandeira C.C., Phillips T.D. A Carboniferous insect gall: insight into early ecologic history of the Holometabola // Proc. Nation. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 8470–8474.

Rozefelds A.C., Sobbe I. Problematic insect leaf mines from the Upper Triassic Ipswich Coal Measures of southeastern Queensland, Australia // Alcheringa. 1987. V. 11. P. 51–57.

Scott A.C., Anderson J.M., Anderson H.M. Evidence of plant-insect interactions in the Upper Triassic Molteno Formation of South Africa // J. Geol. Soc. London. 2004. V. 161. P. 401–410.

Terrestrial arthropods and plants interactions – the evidences from Mesozoic of Asia

D.V. Vasilenko, E.V. Karasev

The aspect of stratigraphic distribution of plant-insect interactions during the Mesozoic is considered in the paper. The Jurassic – Paleogene evidences of plant-insect interactions from Asia are studied. It is found out, that types of plant-insect interactions remained unchanged near the Cretaceous-Paleogene boundary. This conclusion is based on representative material from the Cretaceous and Paleogene deposits of the Amur River basin.

Объяснение к таблице III

Фиг. 1. Кутикула Eretmophyllum с галлом; экз. БИН, № 1653л/18-1 (× 50); Иркутский бассейн, нижняя–средняя юра.

Фиг. 2. Кутикула Sphenobaiera vigentis с галлом, экз. БИН, № 2406/14м (× 150); Иркутский бассейн, нижняя–средняя юра.

Фиг. 3. Кутикула Eretmophyllum с галлом, экз. БИН, № 1653л/18-2 (× 70); Иркутский бассейн, нижняя–средняя юра.

Фиг. 4. Кутикула Taxodium с галлом; экз. ПИН, № 5142/1 (× 140), СЭМ; Приамурье, маастрихт–даний.

Фиг. 5. Кутикула Saginopteris с погрызом; экз. без номера из колл. В.А. Красилова (× 12); Дальний Восток, р. Тырма, нижний мел.

Фиг. 6. Яйцекладка Paleoovoidus rectus Vasilenko, 2005 на листе Pityophyllum; экз. ПИН, № 4626/464 (× 5); Забайкалье, верхняя юра – нижний мел.

Фиг. 7. Погрызы на листе Trochodendroides; экз. ПИН, № 5141/2 (× 3); Приамурье, даний.

Фиг. 8. Галлы Paleogallus zherichini Vasilenko, 2005 на листе Desmiophyllum; экз. ПИН, № 4626/467 (× 5); Забайкалье, верхняя юра – нижний мел.

Фиг. 9. Галлы на листе покрытосеменного растения; экз. ПИН, № 5141/3 (× 5); Приамурье, маастрихт–даний.

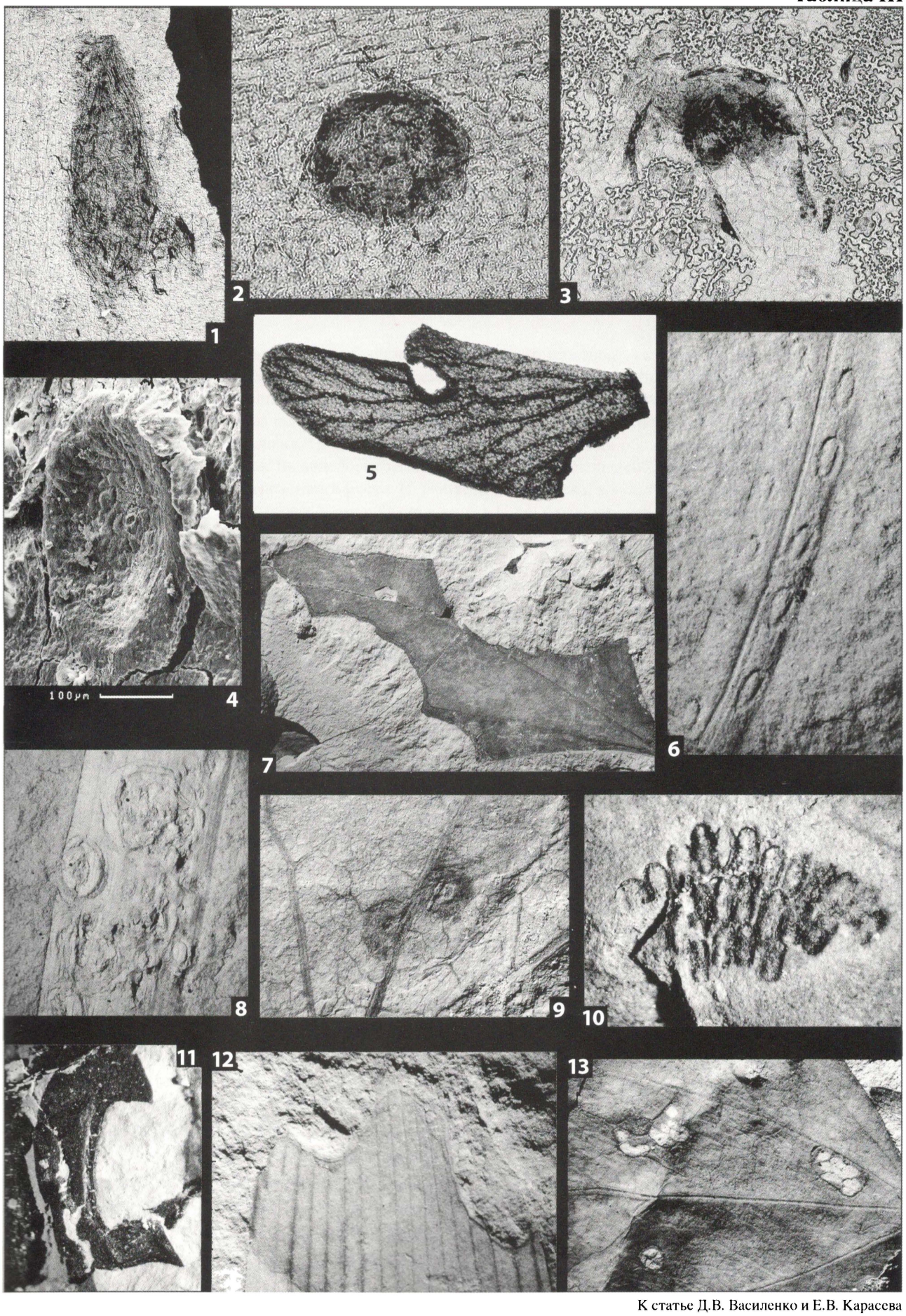
Фиг. 10. Яйцекладка на листе Quereuxia; экз. ПИН, № 5140/1 (× 10); Приамурье, кампан.

Фиг. 11. Погрыз на листе Taxodium; экз. ПИН, № 5142/2 (× 12); Приамурье, маастрихт–даний.

Фиг. 12. Погрыз на листе Ginkgo, экз. БИН, № 1074-81а-б (× 5); Киргизия, нижняя–средняя юра.

Фиг. 13. Мины на листе Trochodendroides; экз. ПИН, № 5141/1 (× 3); Приамурье, даний.

Таблица III



К статье Д.В. Василенко и Е.В. Карасева