ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1982 № 4

УДК 561.4:565.793(551.763.12)

КРАСИЛОВ В. А., РАСНИЦЫН А. П.

УНИКАЛЬНАЯ НАХОДКА: ПЫЛЬЦА В КИШЕЧНИКЕ РАННЕМЕЛОВЫХ ПИЛИЛЬЩИКОВ

В кишечнике перепончатокрылых семейства Xyelidae из нижнемеловых отложений Байсы в Забайкалье обнаружена хорошо сохранившаяся пыльца (Alisporites alimentosus Krassilov, sp. nov. у Anthoxyela anthophaga A. Rasnitsyn, sp. nov.; Pinuspollenites entomophilus Krassilov, sp. nov. у Spathoxyela pinicola A. Rasnitsyn, sp. nov.; Vitimipollis edulis Krassilov, gen. et sp. nov. у Ceroxyela dolichocera A. Rasn.). Обсуждается палеоэкологическое значение этих находок.

История взаимоотношений между насекомыми и растениями представляет большой интерес для познания механизмов эволюции. В палеонтологической летописи мы находим прямые свидетельства их взаимодействия в виде различных повреждений на листьях и других органах, растительных остатков в копролитах и т. п. Косвенные данные по морфологии ископаемых насекомых и растений вместе с данными по питанию и пищевым адаптациям современных насекомых позволяют с определенной степенью детальности реконструировать эти связи и проследить их вглубь эволюционной истории обеих групп [4, 10]. При этом обнаруживается, в частности, что по меньшей мере с конца раннего карбона живые растения, в первую очередь их генеративные ткани, составляли важную часть диеты насекомых (питание мертвыми частями растений, вероятно, возникло еще раньше). Более того, со становлением фитэмбриофагии скорее всего было связано происхождение полета у насекомых и соответственно возникновение подкласса крылатых насекомых (Scarabaeona = Pterygota), а с различными видоизменениями этого способа питания — многие этапы диверсификации подкласса (становление и в той или иной мере дальнейшая эволюция когорт Cimiciformes и Scarabaeiformes = Holometabola, их надотрядов и отрядов Hypoperlida, Dictyoneuridea = Palaeodictyopteroidea, Psocida, Thripida, Cimicida = Hemiptera, Palaeomanteida = Miomoptera, Vespida = Hymenoptera и др.). Другие ныне очень широко распространенные способы питания насекомых на растениях геологически гораздо моложе: высасывание вегетативных частей растений возникло, вероятно, в конце перми (у цикадок: Cimicida, Cicadina), а поедание зеленых частей растений сколько-нибудь широко распространилось, по-видимому, только в середине мелового периода.

Почти столь же долго связи насекомых с растениями оставались односторонними (как фитофагия насекомых), их симбиоз в форме опыления растений насекомыми смог возникнуть только после появления обоеполых стробилов и получил широкое распространение, по-видимому, только в поздней юре.

Все эти новые данные весьма интересны и важны, но они страдают одним существенным недостатком: почти всегда остается неизвестным, какими именно видами растений питался данный вид насекомого и какие насекомые повреждали данный вид растений. Единственное известное нам относительно точное указание такого рода — питание диктионевридового насекомого Tchirkovea guttata Zal. семенами типа Samaropsis, предположительно ассоциируемых с кордаитами семейства руфлориевых ([14], идентификация насекомого Н. Д. Синиченковой [11], принадлежность семян согласно устному сообщению С. В. Мейена).

Пути конкретизации наших знаний о связях насекомых с растениями прошлого указывают новые уникальные находки, сделанные в нижнеме-

ловом местонахождении Байса в Забайкалье, где на трех отпечатках пилильщиков семейства Xyelidae в области различных отделов кишечника сохранились комки съеденной ими пыльцы. Пыльца отличается от дисперсной лучшей сохранностью и на каждом отпечатке принадлежит одному виду растений. Поэтому находки оказались важными не только для палеоэкологии растений и насекомых, но и для палинотаксономии, позволяя детально исследовать изменчивость больших одновидовых серий пыльцевых зерен.

Байсинские отложения благодаря обилию и разнообразию содержащихся в них остатков водных и наземных организмов представляют многообещающий объект для палеоэкологических исследований. Одно из самых богатых не только в Забайкалье, но и во всей Восточной Азии местонахождение Байса приурочено к отложениям зазинской свиты на левом берегу р. Витим, выше устья его левого притока — ручья Нахолонда. Здесь на гранитах фундамента залегает грубообломочная толща — брекчии, конгломераты с прослоями гравелитов и песчаников, переходящая выше по разрезу в ритмичное чередование песчаников, алевролитов, бумажных сланцев (обогащенных органическим веществом тонкослоистых алевропелитов) и озерных мергелей. Редкие остатки — домики ручейников, наземные насекомые, рыбы, обрывки растений — встречаются по всему разрезу, но основная масса биофоссилий хорошей сохранности сосредоточена в мергелях, мощность которых обычно не превышает 50 см. Самый насыщенный слой 31, в котором найдены отпечатки Spathoxyela pinicola sp. nov. и Ceroxyela dolichocera A. Rasn. с пыльцой, находится в нижней части разреза во второй (снизу) циклотеме над конгломератовой толщей. Заметно менее продуктивен слой 4, расположенный в верхней части разреза (12-я циклотема). Здесь найден третий отпечаток с пыльцой, принадлежащей Anthoxyela anthophaga sp. nov. Макроостатки растений, собранные палеоэнтомологами в 1969 г., были изучены В. А. Вахрамеевым, который описал новый род беннеттитов Vitimia и единственный лист двудольного Dicotylophyllum, происходящий из верхней части разреза [1]. В 1979 г. в результате совместной работы палеоэнтомологов и палеоботаников коллекция растений значительно пополнилась. Байсинская флора состоит в основном из голосеменных, папоротники и хвощи очень редки. Количественно доминируют хвойные Podozamites (побеги и отдельные листья), Elatides (побеги и шишки), Schizolepis и Pseudolarix (в основном шишечные чешуи и семена).

Из гинкговых в слое 31 встречена Baiera. Обычны чекановскиевые — Phoenicopsis по всему разрезу и Czekanowskia — в отдельных слоях. Беннеттиты и хвойные из группы Brachyphyllum очень редки. Одно из самых обильных ископаемых — опушенные диаспоры, напоминающие семянки осоковых. Анализ встречаемости с учетом транспортабельности органов (побеги или летучки) и их сохранности дает представление об облике растительности. Здесь мы ограничимся самой общей ее характеристикой. Берега озера, очевидно, были покрыты осокоподобными растениями и подозамитовыми кустарниками, окружающие склоны — хвойным лесом из сосновых Schizolepis и Pseudolarix с примесью Phoenicopsis и немногочисленными беннеттитами на прогалинах. Czekanowskia и Elatides, возможно, доминировали в локальных группировках на переувлажненных почвах.

Энтомофауна Байсы очень богата и разнообразна [3]. По составу большинства групп она носит типично позднемезозойский характер и, подобно другим энтомофаунам неокома, сохраняет преемственность с позднеюрскими фаунами, хотя в некоторых случаях (ручейники, перепончатокрылые) отличия от юрских фаун глубокие из-за доминирования групп, более характерных для позднего мела и кайнозоя. Состав насекомых обнаруживает закономерные изменения по разрезу байсинского обнажения, причем значительная часть различий допускает интерпретацию как результат климатических изменений: относительно прохладный климат на начальном и конечном этапах осадконакопления и более теплый в промежутке [2, 3, 7, 10, 12]. Остатки пилильщиков с пыльцой происходят из отложений обоих менее термофильных этапов, что объясняется относи-

тельной холодолюбивостью ксиелид (современные виды распространены преимущественно в холодной и умеренной зонах и в горах Голарктики) и как следствие редкостью их остатков в средней части байсинского разреза [7, 10].

Возраст зазинской свиты по палеоэнтомологическим данным оценивается как неокомский и предпочтительно нижненеокомский [3, 13]. Другие группы животных и макроостатки растений также указывают на неоком (некоторые — на нижний или на верхний неоком, см. [1]). Правда, учитывая находку здесь пыльцы покрытосеменных Asteropollis asteroides Hedlund et Norris, в других местах, кроме Монголии, неизвестной ранее альба, В. А. Вахрамеев и И. З. Котова повышают возраст зазинской свиты до баррема — апта [1]. Однако перед лицом этого противоречия предположение об относительно раннем (в неокоме) появлении покрытосеменных в Центральной Азии представляется более оправданным, чем допущение аптского возраста всей остальной биоты, типично неокомской по своему составу. Богатая энтомофауна местонахождения Бон-Цаган в Монголии, которой приписывают баррем-аптский возраст, хотя сохраняет преемственность с зазинской, явственно моложе ее [3, 10, 13].

Как уже упоминалось, в кишечнике каждого вида (и экземпляра) пилильщиков обнаружена пыльца своего и при этом только одного вида растений. Современные ксиелиды обычно не обнаруживают четкой связи с определенными растениями при имагинальном питании (в отличие от личиночного) и предпочитают кормиться на растениях, таксономически далеких от кормового растения их личинок. Они обычно поедают зрелую пыльцу, а личинки — незрелую, так что в период активности имаго кормовые растения личинок еще не цветут и имаго кормиться на них не может. Поэтому одновидовой состав пыльцы в кишечнике сам по себе не указывает на пищевую специализацию имаго меловых ксиелид. Он вполне мог быть следствием индивидуального стереотипа активности питания, известного для многих современных насекомых-опылителей (см., например, [20]). Впрочем, это объяснение, как будет видно из дальнейшего, приложимо не ко всем случаям.

Рассмотрим теперь подробнее содержимое кишечника трех раннемеловых ксиелид. У Anthoxyela anthophaga пыльцевой комок расположен в задней части средней кишки (на уровне шестого-седьмого и задней части пятого брюшных сегментов; табл. XI, фиг. 2; рис. 6). Извлечено 120 пыльцевых зерен. Они погружены в углистую массу, заполняющую кишечник, неслипшиеся, мало изменчивые по форме и размерам, с довольно толстой экзиной и хорошо развитым проростковым аппаратом. По-видимому, это зрелая пыльца. Она выглядит свежей и сохранила объемность. Поверхность не минерализована, с хорошо выраженной скульптурой. По классификации для дисперсной пыльцы ее можно отнести к роду Alisporites. Ботаническая принадлежность пыльцы такого типа точно не установлена. Автор рода Л. Догерти считал Alisporites пыльцой кейтониевых или птеридоспермов [17]. Того же мнения придерживались Дж. Джансониус, выполнивший ревизию рода [18], и большинство последующих авторов. Тем не менее в последние годы пыльца Alisporites была извлечена из микростробилов (Williostrobus cordiformis Grauv.-Stamm), вне сомнения принадлежащих хвойным и найденных вместе с женскими шишками Schizolepis (в нижнемеловых отложениях Забайкалья и Монголии — также с Pseudolarix). По мнению В. А. Красилова, род Schizolepis, появившийся в триасе,— наиболее вероятный продуцент пыльцы Alisporites. Ранние формы Pseudolarix, связанные переходами со Schizolepis, могли продуцировать пыльцу того же типа. Для решения этого вопроса нужны дополнительные материалы по микростробилам с пыльцой.

A. anthophaga вместе со вторым видом этого рода (Anthoxyela baissensis A. Rasn. [9]) является древнейшим представителем трибы Macroxyelini. Два других рода трибы Macroxyela Kby и Megaxyela Ashm. представлены в современной фауне Неарктики и Восточной Палеарктики (Megaxyela также в олигоцене Неарктики [24]) и характеризуются необычным для ксиелид характером питания личинок, поедающих листья покрытосе-

менных (соответственно Ulmaceae и Juglandaceae). Появление трибы в палеонтологической летописи практически одновременно с покрытосеменными растениями (байсинские покрытосеменные — одни из древнейших) позволяет предположить, что уже личинки Anthoxyela питались покрытосеменными, в частности произраставшими здесь двудольными [1].

Имагинальное питание Macroxyela (выедание почек двудольных деревьев) также необычно для ксиелид, но у более примитивного рода Megaxyela имаго зарегистрировано на цветках [21]. Поскольку большинство современных ксиелид — неспециализированные потребители пыльцы, то же самое можно предположить для Anthoxyela, с той разницей, что, обитая в биоценозах с доминированием голосеменных, они вынуждены были, судя по нашей находке, поедать их пыльцу.

У Spathoxyela pinicola пыльца находится в пищеводе и, по-видимому, в задней кишке (в основном на уровне седьмого-восьмого сегментов; табл. XI, фиг. 1; рис. 5). В пищеводе она образует плотный комок удлиненной формы из нескольких сотен зерен. Пыльцевые зерна сильно слиплись, и их трудно разделить. От комка было отделено 60 зерен.

Пыльца относительно мелкая, с тонкой экзиной, по-видимому, не вполне зрелая. Она выглядит свежей и сохранила объем. Как видно из приведенного ниже описания, морфологические признаки этой пыльцы указывают на ее принадлежность Pinus или какому-либо близкому сосне вымершему роду. Достоверных остатков сосны в нашей палеоботанической коллекции нет. По всей вероятности, она не играла существенной роли в растительном покрове. В то же время присутствие пыльцы в пищеводе насекомого указывает, что его смерть наступила практически сразу после питания, из чего можно заключить, что сосна росла вблизи берега байсинского озера. Отсутствие остатков сосны, следовательно, обусловлено не тафономическими причинами, а действительной редкостью этих растений.

S. pinicola подобно A. anthophaga — второй вид рода, известного только из Байсы [6]. Spathoxyela относится к трибе Xyelini и весьма близка роду Xyela (известен с мела, из той же Байсы, ныне распространен по всей Голарктике). Современные Xyela развиваются в мужских шишках сосны, где питаются незрелой пыльцой (один вызывает галлы на молодых побегах сосны [23]), взрослые поедают зрелую пыльцу различных покрытосеменных растений [16]. Поскольку в кишечнике S. pinicola содержится незрелая пыльца сосны, можно предположить, что пищевая специализация ее личинки могла не отличаться от таковой Xyela, но имаго, вероятно, кормилось на тех же растениях, на которые откладывала яйца.

У Ceroxyela dolichocera большое скопление пыльцы — несколько сотен зерен — сохранилось в зобе, на уровне четвертого — пятого сегментов брюшка (табл. XII, фиг. 8). Отсюда извлечено 150 зерен. Пыльца в зобе расположена слоями, причем во внутренних слоях она настолько сильно слиплась, что разделить ее уже не удается. Пыльцевые зерна довольно сильно уплощены и минерализованы, вероятно, в результате проникновения минерализующих растворов в разрывы кутикулы. Небольшие скопления пыльцы обнаружены в средней и задней кишке (соответственно пятый и девятый сегменты). Здесь пыльца также сильно слипшаяся. Несмотря на значительную изменчивость, принадлежность всей пыльцы одному виду растений не вызывает сомнений, так как все морфологические варианты связаны переходными формами.

Можно предположить, что этот пилильщик поедал пыльцу разной степени зрелости.

Морфологически пыльца весьма своеобразна, и о ее ботанической принадлежности пока можно высказать лишь самые общие соображения.

В нижнемеловых отложениях Монголии недавно были найдены микростробилы типа Darneya в ассоциации с Podozamites и его женскими шишками Swedenborgia. Извлеченная из микроспорангиев пыльца, правда не вполне зрелая, напоминает найденную в кишечнике C. dolichocera. Предположение о питании Ceroxyela на Podozamites кажется правдоподобным, так как это хвойное, судя по обилию листьев и побегов, играло важ-

ную роль в прибрежных растительных сообществах. C. dolichocera принадлежит к обособленной монотипической трибе подсемейства Macroxyelinae, современные представители которого связаны как с покрытосеменными (Macroxyelini), так и с голосеменными растениями (Xyeleciini). Поэтому трудно судить о том, где развивались личинки Ceroxyela. Косвенные соображения, основанные на сходстве с S. pinicola по признаку питания незрелой пыльцой и на совпадении обособленности Ceroxyela от современных ксилид, а Podozamites — от современных голосеменных, указывают на возможность питания личинок Ceroxyela на том же растении. Однако обоснованность этого предположения пока очень невелика.

ОПИСАНИЕ ПЫЛЬЦЫ

Пыльцевые зерна изучены в световом и сканирующем электронном микроскопах. Световая микроскопия незаменима при изучении альвеолярной инфраструктуры. Фотографии ячеек трех уровней и соответственно трех размерных категорий были получены с помощью иммерсионного объектива (в настоящей статье полностью иллюстрировать этот признак не удалось из-за ограниченного числа фототаблиц). Электроскан дает неоспоримые преимущества при изучении скульптуры экзины и позволяет исправить некоторые ошибки световых микроскопистов: например, бугорки располагаются на наружной, а не на внутренней стороне лептомы, как полагали Л. А. Куприянова и М. В. Литвинцева [5]. Использование электроскана показало, что признаки дистальной межмешковой площадки имеют очень большое значение для палинологической систематики [15]. Поскольку в отечественной литературе нет соответствующего описательного термина, мы предлагаем называть эту площадку *щитком* в отличие от проксимальной утолщенной площадки — щита (в англоязычных работах соответственно cappula и capra).

Поскольку весь описываемый материал происходит из одного местонахождения, здесь и далее в описаниях опущен раздел «Распространение». Материал хранится в Биолого-почвенном институте Дальневосточного научного центра АН СССР (БПИ) во Владивостоке и в Палеонтологическом институте АН СССР, коллекция № 3064.

Род Alisporites Daugherty, 1941, emend. Jansonius, 1971

Alisporites alimentosus Krassilov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 3–5

Название вида alimentosus *лат.*— питательный.

Голотип — БПИ, № 3064/1911-1; Забайкалье, р. Витим, местонахождение Байса; нижний мел, зазинская свита.

Описание. Пыльцевые зерна двухмешковые, гаплоксильного типа или с незначительно перетянутыми у основания мешками. В экваториальном положении контур щита плавно переходит в контур мешка, проксимальное прикрепление мешка выше экватора. Щит эллиптический, умеренно выпуклый, неравномерно утолщен. Мешки полусферические, расправлены в экваториальной плоскости или незначительно сдвинуты на дистальную сторону. В полярном положении зерна эллиптические или округло-эллиптические, в экваториальном почковидные, тело трапециевидное. Ширина зерна 75—92 (85) мкм, длина мешка равна или почти равна длине тела — около 62 мкм, высота тела около 47 мкм, высота щита над мешками 12,5 мкм. Щиток (дистальная межмешковая площадка) довольно широкий, 20—30 мкм, слегка вогнутый, нечетко отграниченный от мешков, с узкой бороздой, пересекающей всю дистальную сторону и достигающей щита (ее окончания видны с проксимальной стороны как желобки на краю щита). Края борозды на всем протяжении или лишь на отдельных участках могут быть окаймлены складками сэкзины (рис. 1). В других случаях края борозды нечеткие и она различима главным обра-

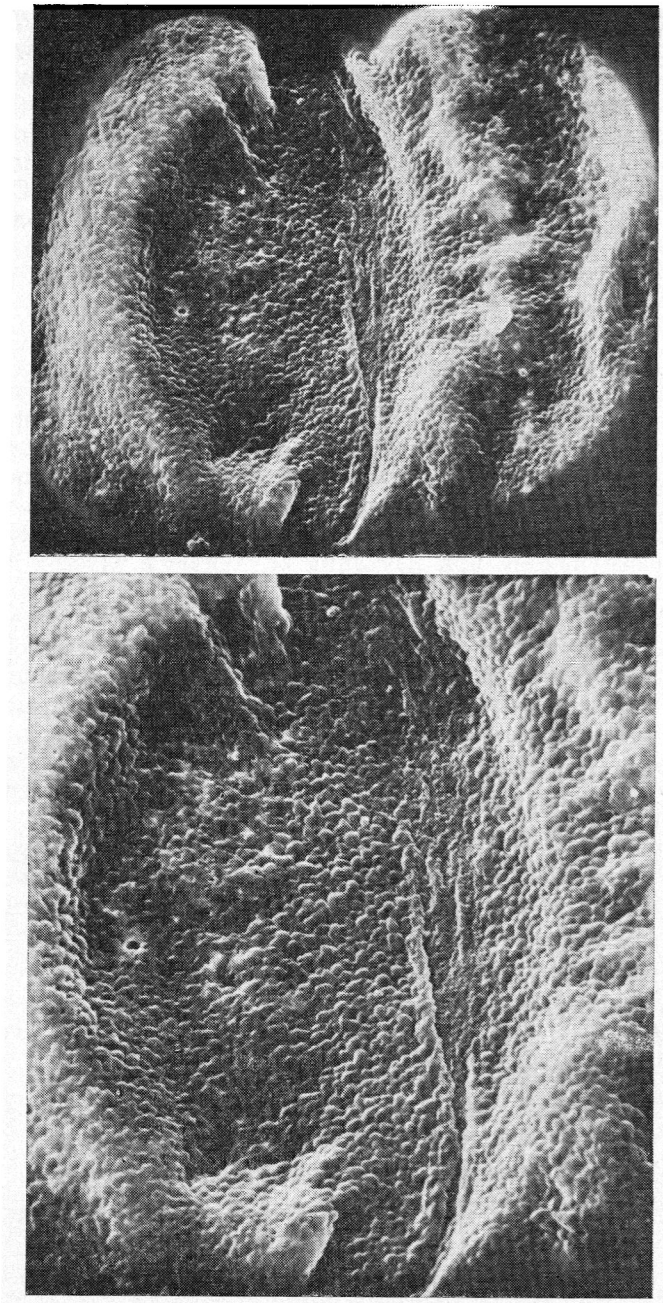


Рис. 1. Alisporites alimentosus Krassilov, sp. nov.; экз. № 3064/1911 СЭМ, дистальная сторона (×1400) и щиток (внизу) с бугорчатой скульптурой и складками сэкзины по краям борозды (×3000); Забайкалье, Байса; нижний мел

зом по шероховатой скульптуре проростковой мембраны, резко контрастирующей с бугорчатопапиллозной скульптурой щитка. Экзина толстая, на обеих сторонах бугорчатая. На щите и щитке бугорки выпуклые, переходящие в папиллы, на мешках сглаженные (рис. 2). Основания мешков пересечены пологими складками. В инфраструктуре мешков различимы крупные ячейки неправильной формы, 6—7 мкм, средние — округло-многоугольные неравной величины и верхние округлые, около 3 мкм.

Сравнение. От близких видов по пыльце Alisporites opii Daugherty и A. bilateralis Rouse [18, 22] отличается хорошо выраженной бугорчатой папиллозной скульптурой экзины.

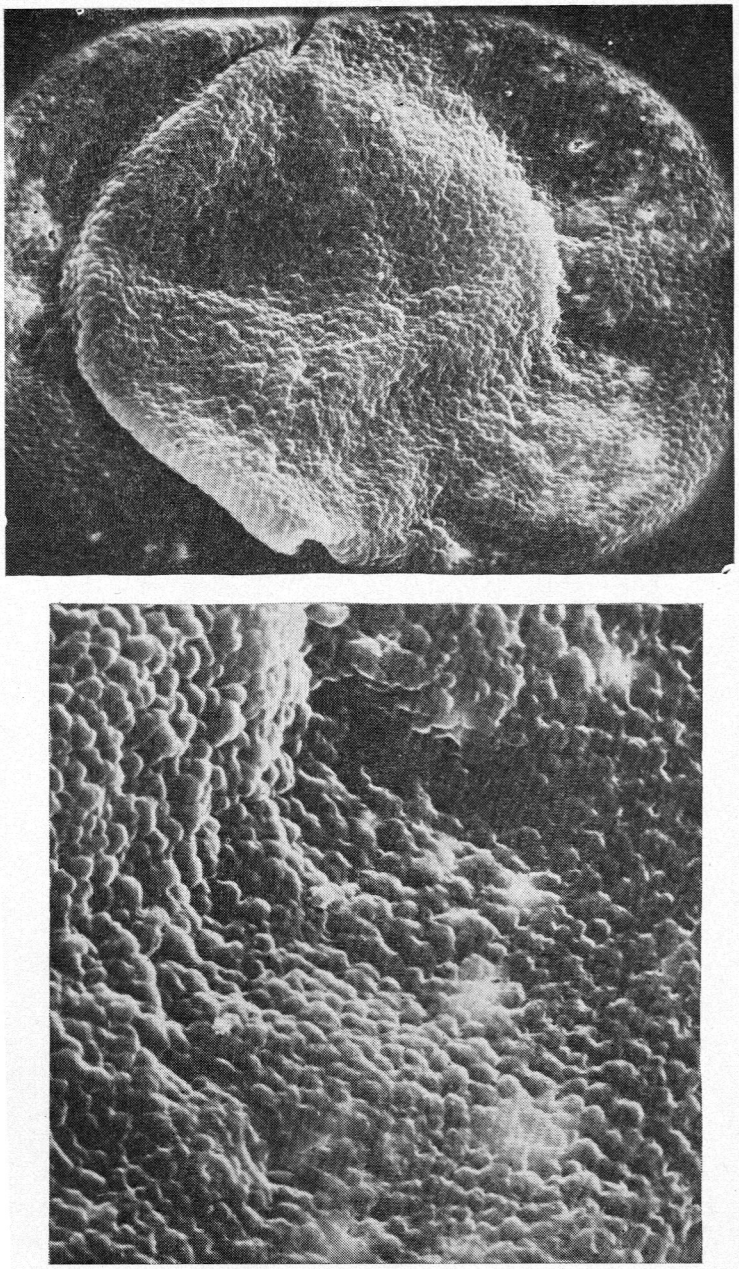


Рис. 2. Alisporites alimentosus Krassilov, sp. nov.; экз. № 3064/1911 СЭМ, проксимальная сторона (×1800) и (внизу) скульптура на границе щита (слева) и мешка (×5000); Забайкалье, Байса; нижний мел

Замечания. По скульптуре щитка и проростковой мембраны эта меловая пыльца сопоставима с современной Picea sitchensis (Bongard) Carriere [15], но, в отличие от пыльцы ели, мешки не смещены (или лишь незначительно смещены) на дистальную сторону, а расположены в экваториальной плоскости, как у Alisporites. До сих пор не было единого мнения относительно развития борозды у Alisporites. Дж. Джансониус [18] описал у типового вида борозду, подчеркнутую складками экзины. Это приблизительно совпадает с одним из вариантов проявления борозды у описываемых зерен. Инфраретикулум мешков грубее, чем у других Alisporites, и больше напоминает Falcisporites Leschik emend. Klaus. Гра-

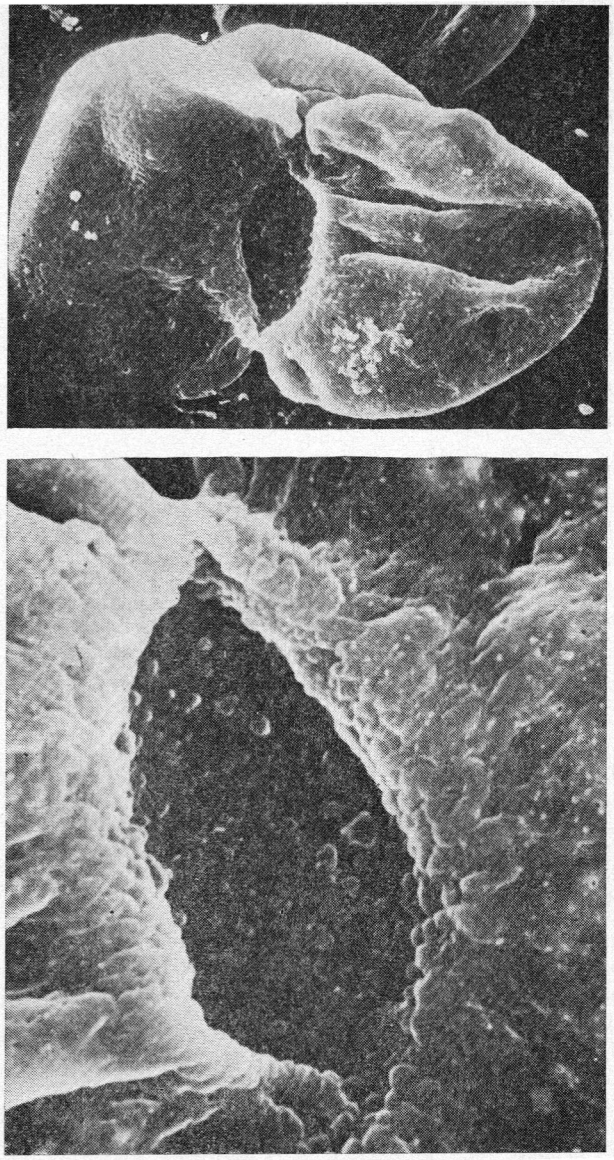


Рис. 3. Pinuspollenites entomophilus Krassilov, sp. nov.; экз. № 3064/1926 СЭМ, дистальная сторона (×2000) и (внизу) лептома с бугорками (×6000); Забайкалье, Байса; нижний мел

ница между этими родами представляется нам размытой. Джансониус отмечает более четкое ограничение щитка у Falcisporites.

Материал. 120 зерен, извлеченных из кишечника пилильщика.

Род Pinuspollenites Raatz, 1938, ex Potonie, 1958

Pinuspollenites entomophilus Krassilov, sp. nov.

Табл. XII, фиг. 1–6

Название вида entomophilus *лат.*— энтомофильный.

Голотип — БПИ, № 3064/1926-1; Забайкалье, р. Витим, местонахождение Байса; нижний мел, зазинская свита.

Описание. Пыльцевые зерна двухмешковые, в полярном положении эллиптические, в экваториальном почковидные. Экваториальный контур

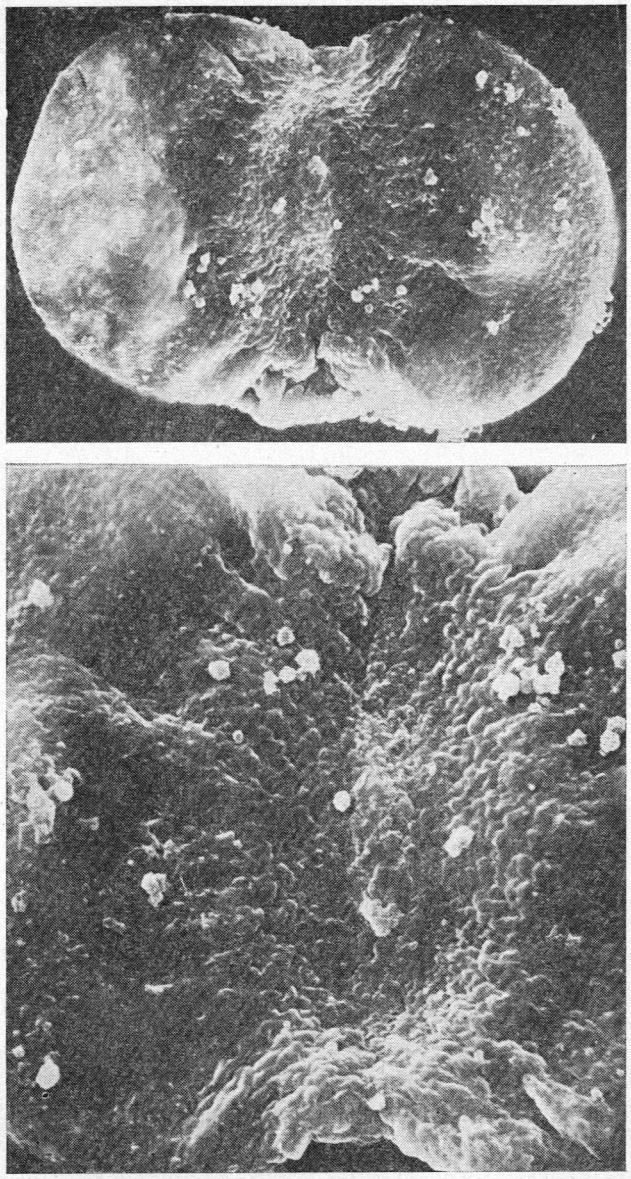


Рис. 4. Vitimipollis edulis Krassilov, sp. nov.; экз. № 3064/1927 СЭМ, дистальная сторона двухмешкового зерна (×1400) и (внизу) щиток с бугорчатой скульптурой и зачаточной бороздой (×3000); Забайкалье, Байса; нижний мел

тела эллиптический или округло-трапециевидный. Щит округло-эллиптический, выпуклый, в центре вдавленный. Мешки полусферические, незначительно перетянутые у основания, смещенные на дистальную сторону, свисающие или загнутые кверху. Щиток (межмешковая площадка) плоский или вогнутый, с хорошо выраженной лептомой. Очертания лептомы эллиптические, с заостренными концами. Ширина зерна 60—65 мкм, ширина мешка 25—30 мкм, длина зерна 40 мкм, высота 26—28 мкм, высота щита над мешками 10—12 мкм, ширина борозды 12 мкм.

Экзина тонкая. Поверхность щита волнистая, шероховатая, по краю сглаженно-бугорчатая. На мешках при большом увеличении заметна точечная перфорация. Щиток вокруг лептомы утолщен и скульптирован низкими округлыми бугорками. Краевые утолщения щитка вокруг лептомы с низкими округлыми бугорками. На лептоме видны многочисленные (не менее 50) бугорки различной формы и размеров (рис. 3). В ин-

фраструктуре мешков различимы два уровня ячеек — многоугольные, около 5 мкм и округло-многоугольные, около 3 мкм в поперечнике.

Сравнение. Эти зерна совмещают признаки пыльцы различных видов сосен. Обычно различают диплоксильный тип пыльцы с перетянутыми у основания мешками и слабоскульптированным щитком и гаплоксильный с широким прикреплением мешков и более отчетливыми бугорчатыми краевыми утолщениями щитка [15]. Описываемый вид по этим признакам напоминает Pinus monophylla Torrey: мешки у основания слегка перетянуты и скульптура щитка несколько сглаженная, но все же более развитая, чем у диплоксильных сосен.

Среди дисперсной пыльцы наиболее сходна с Pinuspollenites parvus Norton из верхнего мела Северной Америки [19], но у нее скульптура щита мелкоямчатая.

Материал. 60 зерен из кишечника пилильщика.

Род Vitimipollis Krassilov, gen. nov.

Название рода от р. Витим.

Типовой вид — Vitimipollis edulis sp. nov.; нижний мел; Забайкалье.

Диагноз. Пыльцевые зерна одно- и двухмешковые, шириной до 100 мкм, с более или менее сильно редуцированными дистальным и латеральными сочленениями лопастей. Мешки (лопасти мешка) короче тела, смещены на дистальную сторону. Щит округлый, сильновыпуклый, шероховатый или сглаженно-ямчатый. Щиток (если выражен) нечетко ограниченный, микробугорчатый. Лептома очень узкая, короче щитка.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Одномешковый вариант этих своеобразных пыльцевых зерен сопоставим с палеозойскими — раннемезозойскими Vesicaspora Schemel и Potonieisporites Bharadwaj, особенно с их бисаккоидными (т. е. одномешковыми, имеющими вид двухмешковых из-за перетяжек между лопастями мешка) видами, такими как Vesicaspora jansoniusii Jain, Potonieisporites raniganjensis Kar или P. bisaccoides Kar, Kieser et Jain. Они, однако, не переходят в двухмешковые и, кроме того, имеют рудиментарный монолетный рубец на щите. У пыльцы из спорангиев Cyatonanthus описано переходное одно-двухмешковое строение, но эта пыльца в несколько раз мельче описываемой и имеет хорошо развитую борозду. Сопоставимые по очертаниям двухмешковые зерна относят к инфратурме Podocarpiditi Potonié, Thomson et Thiergart. Среди них Platysaccus Naumova и Cuneatisporites Leschik отличаются ясно выраженными диплоксильным строением и четко ограниченным щитком, Klausipollenites Jansonius — серповидными мешками и очень широким щитком. В инфратурме Pinosacciti (Erdtman) Potonié сходен лишь род Satsangisaccites Bharadwaj et Srivastava, но у него выражена борозда, пересекающая весь щиток. Дефектные зерна нового рода с редуцированными мешками напоми-

---

Объяснение к таблице XI

Фиг. 1. Spathoxyela pinicola A. Rasnitsyn, sp. nov.; голотип № 3064/1926 (×9,6).

Фиг. 2. Anthoxyela anthophaga A. Rasnitsyn, sp. nov.; голотип № 3064/1911 (×4,7).

Фиг. 3–5. Alisporites alimentosus Krassilov, sp. nov. из кишечника Anthoxyela anthophaga A. Rasnitsyn, sp. nov.: 3 – голотип № 3064/1911-1, наклонно-полярное положение (×600); 4 – экз. № 3064/1911-4, виден контур щита (×600); 5 – экз. № 3064/1911-4, крупные ячейки инфраструктуры мешка (×1200).

Фиг. 6–9. Vitimipollis edulis Krassilov, sp. nov. из кишечника Ceroxyela dolichocera A. Rasn. (×600): 6 – экз. № 3064/1927-2, двухмешковое зерно; 7 – экз. № 3064/1927-2, зерно с полукольцевым мешком; 8 – голотип № 3064/1927-1, зерно с кольцевым мешком; 9 – экз. № 3064/1927-2, зерно с неполностью обособленными лопастями мешка.

Все изображенные экземпляры происходят из Забайкалья, местонахождение Байса; нижний мел.

нают протосаккатные Minutosaccus Mädler, Cedripites Wodehouse и другие роды. Отметим, что все эти морфотипы изучены преимущественно в световом микроскопе и признаки щитка у них не всегда ясны.

Vitimipollis edulis Krassilov, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 6—9; табл. XII, фиг. 7

Название вида edulis *лат.*— съедобный.

Голотип — БПИ, № 3064/1927-1; Забайкалье, р. Витим, местонахождение Байса; нижний мел, зазинская свита.

Описание. Большей частью зерна имеют гаплоксильный облик и выглядят как двухмешковые с нечетко обособленными мешками. Однако в полярном положении соединения между мешками заметны по ту или другую сторону щита, а у многих экземпляров щит окружен кольцевым мешком. В экваториальном положении видно соединение мешков (лопастей) на дистальной стороне. Такие зерна могут быть описаны как одномешковые, с двухлопастным (благодаря экваториальным и дистальному пережимам) мешком, сильно смещенным на дистальную сторону. Переход к двухмешковому строению связан с редукцией соединений между лопастями. При этом в экваториальном положении линия прикрепления мешка размытая, неровная, с неправильной формы выступами. Дистальное соединение лопастей также может быть в различной степени редуцировано, иногда пересечено продольной складкой. Встречаются аномальные зерна с широким дистальным соединением, образующим полукольцевой мешок с едва намеченными лопастями. Другой вариант аномальных зерен с недоразвитым мешком характеризуется очень короткими, широко расставленными, дистально свисающими лопастями.

В полярном положении контур зерна эллиптический, в экваториальном эллиптический, реже почковидный. Щит округлый, выпуклый, значительно утолщен. В экваториальном положении щит плавно переходит в мешок, проксимальное прикрепление мешка немного выше экватора, у зерен с недоразвитым мешком — ниже экватора. Ширина зерна 62—100 (87) мкм, длина в среднем 60 мкм, высота 45 мкм. Лопасти мешка, как правило, короче и ниже тела. Высота щита над мешком 10—12 мкм. Экзина щита шероховатая, экзина мешка почти гладкая или мелкоямчатая. У зерен с дистально прерванным мешком нечетко ограниченная межмешковая площадка бугорчатая, бугорки округлые, сливающиеся, вдоль средней линии стертые — здесь намечается зачаточная лептома (рис. 4). Инфраретикулум развит на теле зерна (мелкие ячейки) и на мешках, где различимы три слоя ячеек: нижние около 4 мкм в поперечнике, неправильной формы, с извилистыми стенками, частично несомкнутые, средние — неправильно-многоугольные, верхние — округло-многоугольные, около 2 мкм.

Материал. 150 зерен из зоба пилильщика.

Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–6. Pinuspollenites entomophilus Krassilov, sp. nov. из кишечника Spathoxyela pinicola A. Rasnitsyn, sp. nov.: 1 — голотип № 3064/1926-1, полярное положение (×600); 2, 3 – экз. № 3064/1926 СЭМ, зерна в полярном и экваториальном положении (×2000); 4 – тот же экземпляр, бугорчатая скульптура краевых утолщений щитка (×6000); 5, 6 – экз. № 3064/1926-2, зерна в экваториальном положении (×600).

Фиг. 7. Vitimipollis edulis Krassilov, sp. nov. из кишечника Ceroxyela dolichocera A. Rasn.; экз. № 3064/1927 СЭМ, зерно с кольцевым мешком (×1400).

Фиг. 8. Ceroxyela dolichocera A. Rasn.; голотип № 3064/1927, скопление пыльцы показано стрелкой.

Все изображенные экземпляры происходят из Забайкалья, местонахождение Байса; нижний мел.

ОПИСАНИЕ НАСЕКОМЫХ

СЕМЕЙСТВО XYELIDAE NEWMAN, 1834

ПОДСЕМЕЙСТВО XYELINAE NEWMAN, 1834

Триба Xyelini Newman, 1834

Род Spathoxyela A. Rasnitsyn, 1969

Spathoxyela pinicola A. Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1

Название вида от pinicolus *лат.*— живущий на сосне.

Голотип — ПИН, № 3064/1926; Забайкалье, р. Витим, местонахождение Байса; нижний мел, зазинская свита.

Описание (рис. 5). Окраска темная, антенны (кроме первого-второго члеников), вершина бедер и, вероятно, голени и лапки светлые. Третий членик антенн короткий (короче половины ширины головы) и довольно толстый, жгутик длиннее его, но короче чем первый-третий членики вместе, число члеников жгутика неизвестно. В переднем крыле RS+M длиннее первого отрезка M и приблизительно равной длины с первым отрезком RS, ячейка 2r вдвое длиннее ширины. В заднем крыле M между m-cu и 3r-m немного длиннее последней, cu-a немного дистальнее середины ячейки mcu. Ножны яйцеклада в 2,5 раза короче переднего крыла,

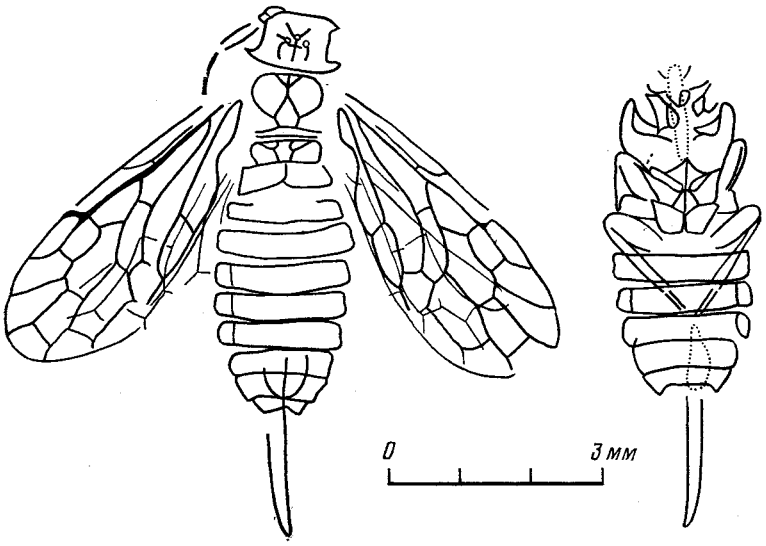


Рис. 5. Spathoxyela pinicola A. Rasnitsyn, sp. nov.; голотип № 3064/1926; Забайкалье, Байса; нижний мел. Скопления пыльцы показаны точками

постепенно и асимметрично сужены к вершине, с выпуклым верхним и едва вогнутым нижним краем.

Размеры в мм: длина тела с яйцекладом 7,5, переднего крыла 4,8, ножен яйцеклада 1,9.

Биология. Насекомое питалось пыльцой сосны (Pinuspollenites entomophilus sp. nov.), извлекавшейся из спорангиев, по-видимому, на разных стадиях зрелости.

Сравнение. От S. fossilis A. Rasn. отличается длинной RS+M и более коротким, постепенно и асимметрично суженным к вершине яйцекладом.

Материал. Голотип.

ПОДСЕМЕЙСТВО MACROXYELINAE ASHMEAD, 1898

Триба Macroxyelini Ashmead, 1898

Род Anthoxyela A. Rasnitsyn, 1977

Anthoxyela anthophaga A. Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 2

Название вида от anthophagus *лат.*— цветоядный.

Голотип — ПИН, № 3064/1911; Забайкалье, р. Витим, местонахождение Байса; нижний мел, зазинская свита.

Описание (рис. 6). Окраска темная, ноги светлые, бедра с темной продольной полосой, задние голени с темным основанием и слегка затемненной вершиной. Голова удлиненная. Третий членик антенн узкий и длинный (длиннее ширины головы), жгутик короче его, не менее чем 13-члениковый, базальные его членики слабоудлиненные, дистальные слабопоперечные. Грудь пунктированная. Ноги тонкие и длинные. В переднем крыле задняя ветвь SC короткая, первые отрезки RS и M приблизительно равной длины, ячейки крыла сравнительно узкие. В заднем крыле m-cu перед серединой ячейки 3rm, cu-a за серединой ячейки mcu. Ножны яйцеклада с симметричной коротко оттянутой вершиной, более чем вдвое длиннее ширины, наиболее широкие перед серединой, вдвое короче задней голени.

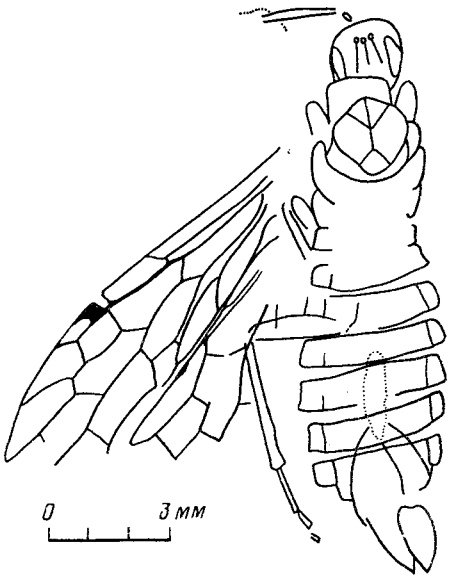


Рис. 6. Anthoxyela anthophaga A. Rasnitsyn, sp. nov.; голотип № 3064/1911; Забайкалье, Байса; нижний мел

Размеры в мм: длина тела с яйцекладом — 14, переднего крыла — 11, ножен яйцеклада — 2,0.

Биология. Взрослое насекомое питалось зрелой пыльцой Alisporites alimentosus sp. nov., извлекая ее из спорангиев хвойных Schizolepis или Pseudolarix.

Сравнение. От A. baissensis A. Rasn. отличается более короткими задней ветвью SC и первым отрезком RS и более узкими ячейками переднего крыла.

Материал. Голотип.

ЛИТЕРАТУРА

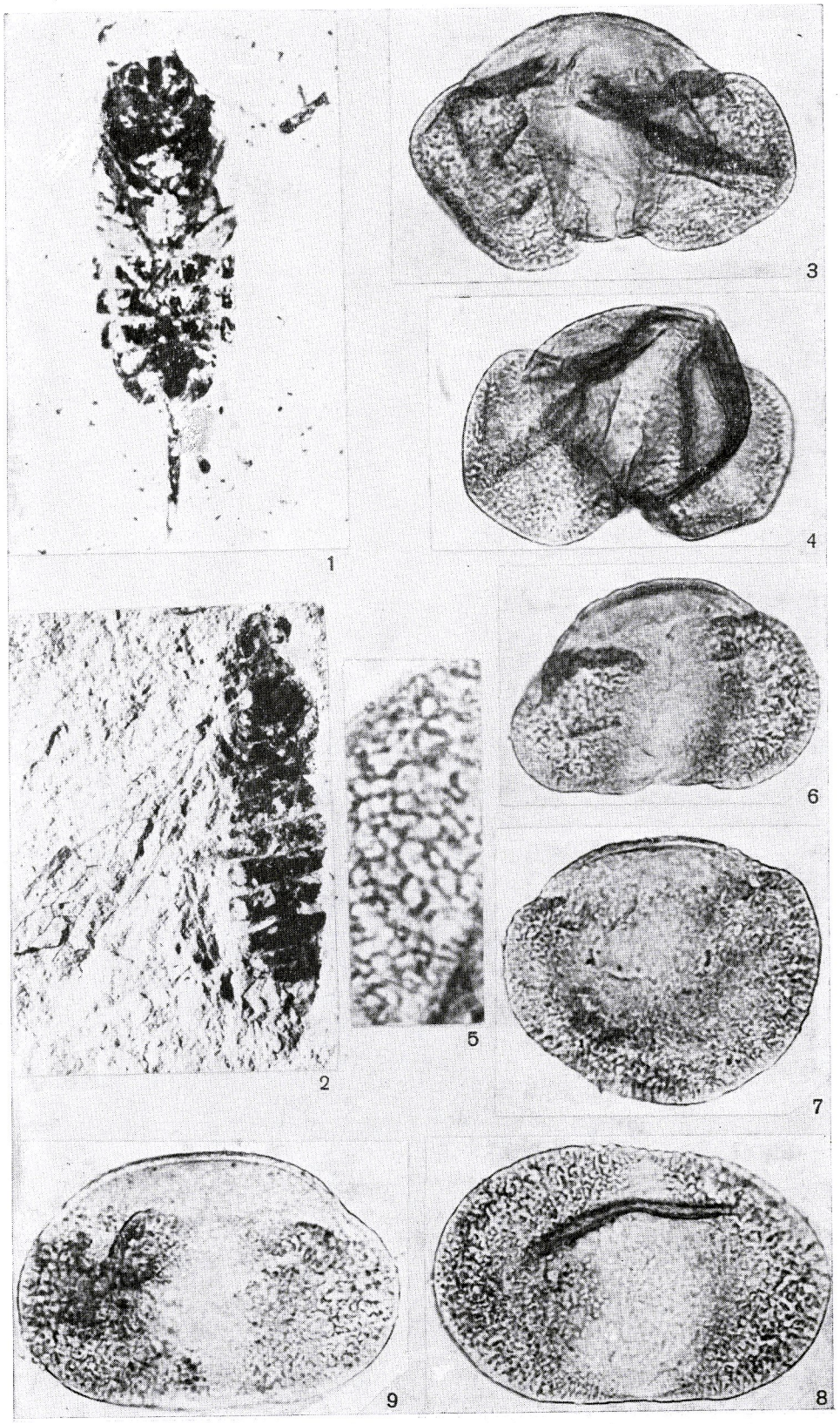
1. *Вахрамеев В. А., Котова И. З.* Древнейшие покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнего мела Забайкалья.— Палеонтол. ж., 1977, № 4, с. 101–109.
2. *Вишнякова В. Н.* О реликтовых сеноедах (Insecta, Psocoptera) мезозойской фауны.— Палеонтол. ж., 1976, № 2, с. 76–84.
3. *Жерихин В. В.* Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые).— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука, 1978, т. 165. 200 с.
4. Историческое развитие класса насекомых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука, 1980, т. 175. 270 с.
5. *Куприянова Л. А., Литвинцева М. В.* Группа Cembra рода Pinus, ее объем и связи по палинологическим данным.— Ботан. ж., 1974, т. 59, № 5, с. 630–644.
6. *Расницын А. П.* К познанию биологии, системы и филогенеза пилильщиков подсемейства Xyelinae (Hymenoptera, Xyelidae).— Polsk. Pismo Entomol., 1965, t. 35, № 12, S. 483–519.
7. *Расницын А. П.* Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука, 1969, т. 123. 196 с.
8. *Расницын А. П.* О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota.— Ж. общ. биол., 1976, т. 37, № 4, с. 543–555.

9. *Расницын А. П.* Новые перепончатокрылые из юры и мела Азии.— Палеонтол. ж., 1977, № 3, с. 98–108.
10. *Расницын А. П.* Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука, 1980, т. 174. 192 с.
11. *Синиченкова Н. Д.* Новое семейство палеодиктиоптер из карбона Сибири.— Палеонтол. ж., 1979, № 2, с. 71—89.
12. *Сукачева И. Д.* Мезозойские ручейники (Trichoptera) Забайкалья.— Палеонтол. ж., 1968, № 2, с. 59—75.
13. *Сукачева И. Д.* Историческое развитие ручейников.— Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. М.: Наука, 1982, т. 197. 115 с.
14. *Шаров А. Г.* Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер.— Докл. на 24-м Ежегодн. чтении памяти Н. А. Холодковского. Л.: Наука, 1973, с. 49—63.
15. *Bagnell C. R.* Species distinction among pollen grains of Abies, Picea, and Pinus in the Rocky Mountain area (a scanning electron study).— Rev. Palaeobot. Palynol., 1975, v. 19, p. 203—220.
16. *Burdick D. J.* A taxonomic and biological study of the genus Xyela Dalman in North America.— Univ. Calif. Publ. Entomol., 1961, v. 17, № 3, p. 285—356.
17. *Daugherty L. H.* The Upper Triassic flora of Arizona.— Publ. Carnegie Inst. Contr. Paleont., 1941, v. 526, p. 1—108.
18. *Jansonius J.* Emended diagnosis of Alisporites Daugherty 1941.— Pollen et Spores, 1971, v. 13, p. 349—357.
19. *Norton N. J., Hall J. M.* Palynology of the Upper Cretaceous and Lower Tertiary in the type locality of the Hall Creek Formation, Montana, USA.— Palaeontographica, 1969, B. 125, Abt. B, S. 1—64.
20. *Raw A.* Pollen preference in three Osmia species (Hymenoptera).— Oikos, 1974, v. 25, p. 54—60.
21. *Ross H. H.* The hymenopterous family Xyelidae in North America.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1932, v. 25, № 1, p. 153—169.
22. *Rouse G. E.* Plant microfossils from Kotenay coal-measures strata of British Columbia.— Micropalaeontology, 1959, v. 8, p. 187—218.
23. *Smith D. R.* A review of the larvae of Xyelidae, with notes on the family classification (Hymenoptera).— Ann. Entomol. Soc. Amer., 1970, v. 60, № 2, p. 376—384.
24. *Zhelochovtzev A. N., Rasnitsyn A. P.* On some Tertiary sawflies (Hymenoptera, Symphyta) from Colorado.— Psyche, 1972, v. 79, № 4, p. 315—327.

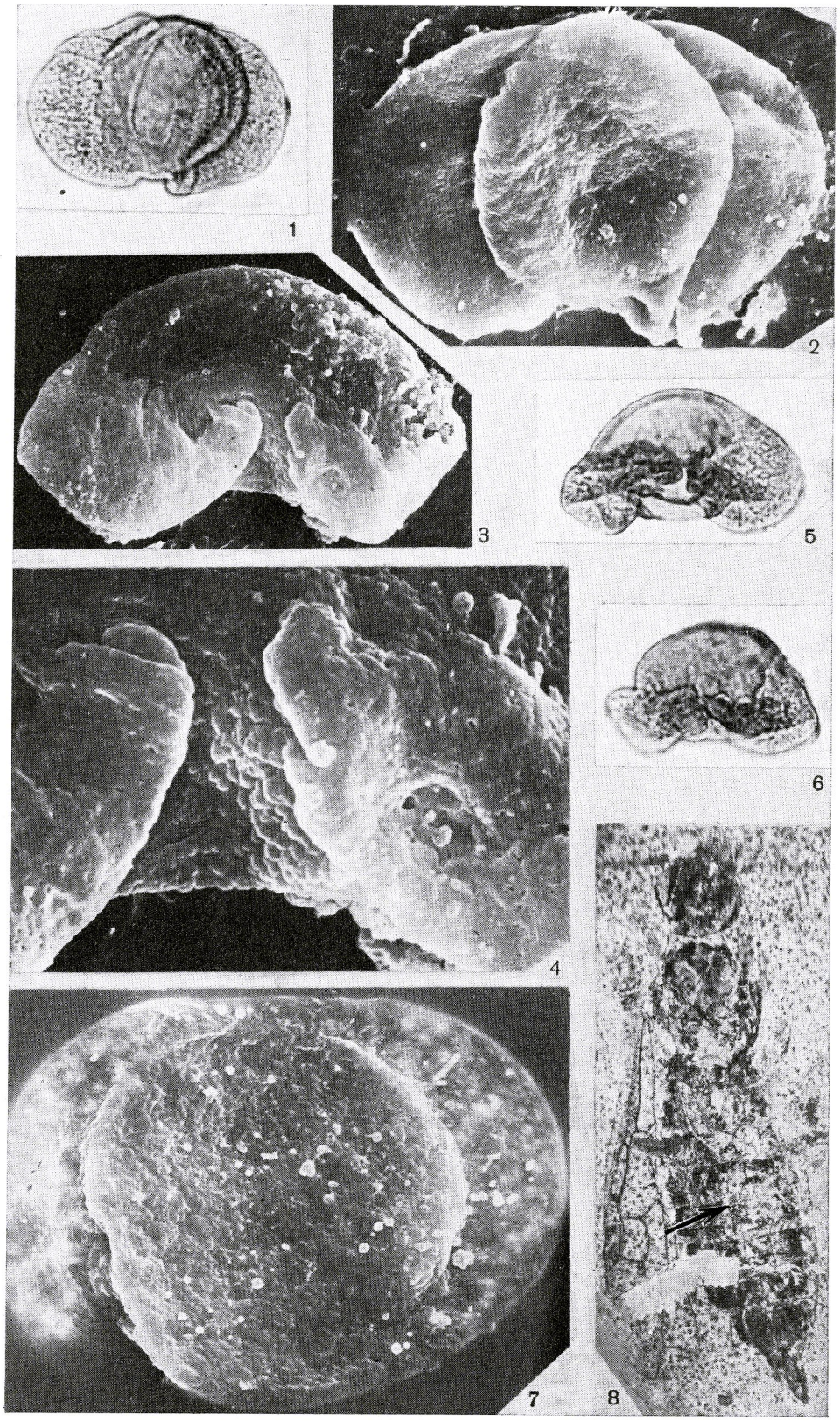
Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
Академии наук СССР
Владивосток

Палеонтологический институт
Академии наук СССР

Поступила в редакцию
24.VII.1981



Палеонтологический журнал, № 4 (ст. Красилова, Расницына)



Палеонтологический журнал, № 4 (ст. Красилова, Расницына)