ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 1996, № 3, с. 119–124

УДК 561.4:565.7(551.736.1)

ПЕРВАЯ НАХОДКА ПЫЛЬЦЫ В КИШЕЧНИКЕ НИЖНЕПЕРМСКИХ НАСЕКОМЫХ

© 1996 г. А. П. Расницын, В. А. Красилов

Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию 02.06.95 г.

Впервые обнаружена пыльца, сохранившаяся в кишечнике Idelopsocus diradiatus A. Rasnitsyn, sp. nov. (Hypoperlida, Hypoperlidae) и Tschekardaenigma pollinivorum A. Rasnitsyn, sp. nov. (Insecta incertae sedis) из кунгура Урала. В скоплении пыльцевых зерен преобладает стриатная пыльца двух формальных родов, Lunatisporites и Protohaploxypinus, принадлежащих хвойным и/или птеридоспермам. Дисперсная пыльца этих родов широко распространена в пермских отложениях как северного, так и южного полушарий. Оба рода относятся к протосаккатному типу, что может указывать на первичную функцию мешков, связанную с коэволюцией растений и насекомых-палинофагов.

Сравнительно недавно стали известны первые прямые палеонтологические свидетельства питания насекомых пыльцой древних растений. Это были отпечатки низших перепончатокрылых семейства Xyelidae из раннего мела Забайкалья, в кишечнике которых находилась хорошо сохранившаяся пыльца, съеденная ими незадолго до их гибели и захоронения (Красилов, Расницын, 1982). Анализ пыльцевых комков позволил не только установить конкретные источники питания конкретных видов насекомых, но и уточнить масштаб разнообразия пыльца, продуцируемой одним растением. Позже стали известны другие аналогичные находки из нижнего мела Бразилии (Caldas et al., 1989) и эоцена Германия (Lutz, 1990, 1993).

Сейчас пыльца обнаружена уже в кишечнике палеозойских насекомых, в частности, происходящих из знаменитого кунгурского местонахождения Чекарда на Урале. Первая такая находка была сделана С.В. Мейеном и передана в Лабораторию артропод ПИН РАН незадолго до его смерти, но из-за плохой сохранности насекомого не была должным образом изучена. Специальные поиски других таких образцов в коллекции насекомых из Чекарды, предпринятые В.А. Красиловым и Д.Е. Щербаковым (ПИН РАН), оказались успешными. Результаты изучения первых двух таких образцов, включая найденный С.В. Мейеном, представлены ниже.

Настоящая работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований, грант № 95-04-11105.

ОТРЯД HYPOPERLIDA

СЕМЕЙСТВО HYPOPERLIDAE MARTYNOV, 1928

Род Idelopsocus G. Zalessky, 1929

Dinopsocus: Martynov, 1928, с 40 (типовой вид D. arcuatus Martynov, 1928) (not Banks, 1920).

Idelopsocus: Zalessky, 1929, с. 17 (типовой вид I. tartaricus G. Zalessky, 1929).

Martynopsocus: Karny, 1930, с. 446 (nom. nov. pro Dinopsocus).

Hypoperlopsis: Zalessky, 1948, с. 1042 (типовой вид H. splendens G. Zalessky, 1948).

Объем и признаки рода принимаются согласно Щербакову (Shcherbakov, 1995). Кроме перечисленных выше типовых и описываемого ниже нового вида в состав рода включается недавно описанный Martynopsocus levis Novokshonov, 1995 (Новокшонов, 1955).

Idelopsocus diradiatus Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1

Название вида diradiatus *лат.* – с двумя радиусами (по двуветвистому RS).

Голотип – ПИН, № 1700/3296; Пермская обл., Суксунский р-н, левый берег р. Сылва близ устья р. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита.

Описание (рис. 1). Антенны 16-членниковые, щетинковидные, умеренно короткие, из сильно удлиненных члеников. Глаза большие, наличник короткий, выпуклый, мандибулы короткие, губные(?) щупики короткие, их последний членик едва удлиненный, не крупнее предыдущего. Переднеспинка умеренно короткая (приблизительно вдвое короче головы). Ноги умеренно короткие, бедра и голени более или менее параллельносторонние, приблизительно одинаковой толщины, голени без мощных шпор. Лапки тонкие, короткие (передние и средние короче соответствующих голеней, задние почти равной длины с ними), 1–4-й членики более или менее цилиндрические, удлиненные (4-й едва удлиненный), косо срезанные на вершине, с дорзальным субапикальным положением дистального сочленения, 5-й членик вздут,

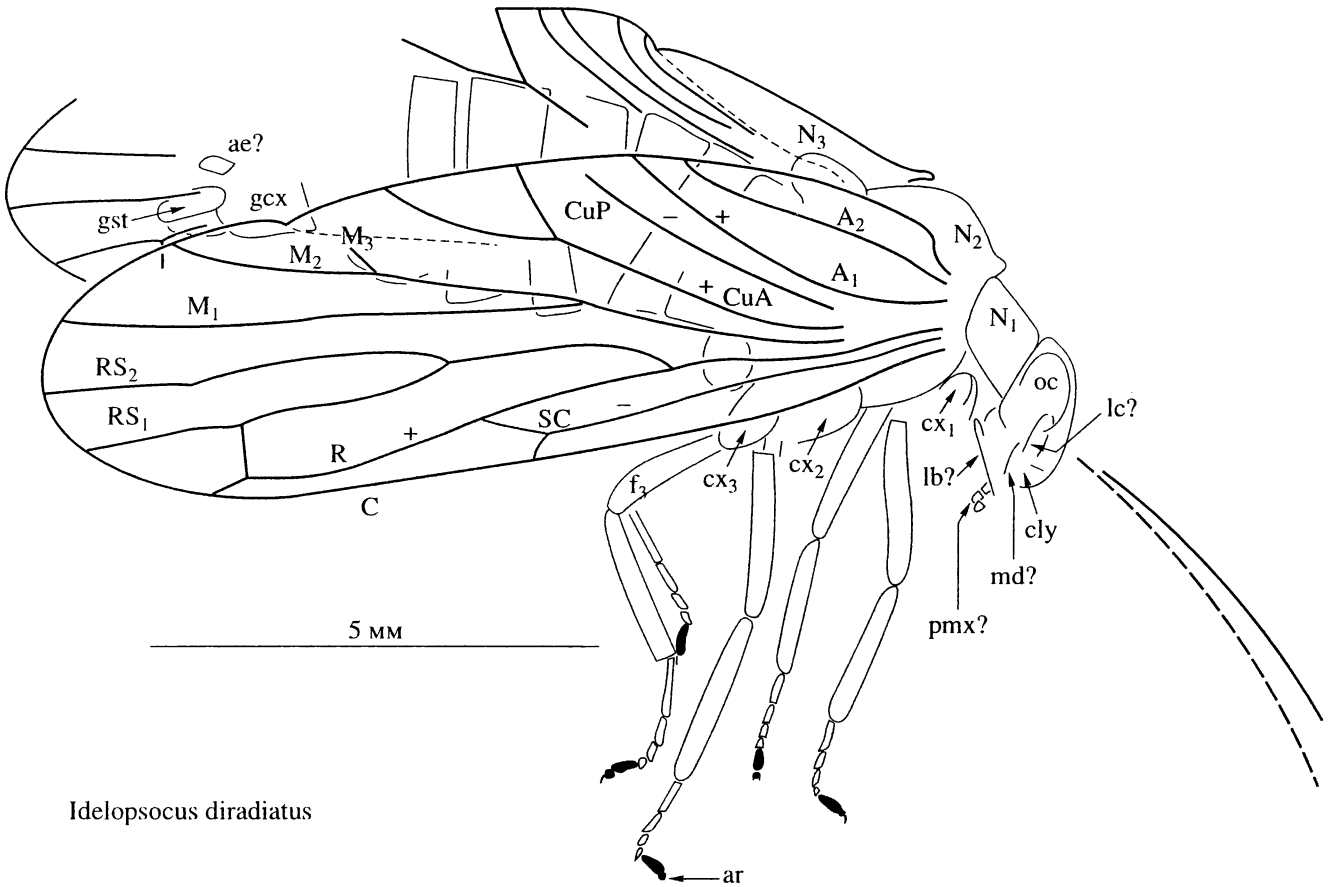


Рис. 1. Idelopsocus diradiatus Rasnitsyn, sp. nov.; голотип ПИН, № 1700/3296. Обозначения к рис. 1. 2: ae – эдеагус, ar – аролиум, cly – наличник, cx – тазик, f – бедро, gcx – гонококса, gsty – гоностиль, lb – нижняя губа, lc – лациния, md – мандибула, N – нотум (передне-, средне- и заднеспинка), pmx – нижнегубной щупик. Обозначения жилок стандартные. Пунктиром показаны смятые участки крыла.

длиннее двух предыдущих вместе или, задний, приблизительно равной длины с ними, с большим аролием и тонкими, слабо изогнутыми коготками. В переднем крыле RS с единственным длинным развилком, развилок M_{2+3} широкий, A, возможно, отсутствует. Гениталии самца с большими, апикально округленными гонококсами, параллельносторонними гоностилями с округленным основанием и вершиной, почти равными по длине, но более чем вдвое более узкими, чем гонококсы, сочлененными с ними дорзоапикально. Окраска тела и антенн темная (у паратипа светлее, особенно переднеспинка, голова и антенны), ноги, кроме тазиков и последнего членика лапки, светлые.

Размеры, мм: длина тела – 10.0, антенны – около 5, переднего крыла – 10.0, переднего бедра – 1.7, передней голени – 1.6, передней лапки – 1.1, задней голени – 1.1, задней лапки – 1.5.

Сравнение. Отличается от других видов рода двуветвистым RS, кроме того, от I. arcuatus (Mart.) и I. splendens (G. Zal.) широким развилком M_{2+3}, от I. levis (Novokshonov, 1995) comb. nov., крупными размерами, короткими, толстыми ногами и длинными члениками жгутика (если Новокшонов (1995) правильно оценил их размеры).

Замечания. Палинофагия давно предполагалась для Hyporeridae на основании ротового аппарата, сходного с таковым сеноедов по наличию сильной, палочковидной, свободной лацинии (Расницын, 1980а; 1980б). Более того, именно эта особенность гипоперлид, чье положение ранее оставалось загадочным (ср. Carpenter, 1992), позволило найти им место в системе. Для Hyporerlidae (в широком смысле, вместе с Ampelipteridae в понимании Щербакова (Shcherbakov, 1995)) была предложена роль предковой группы высших Cimiciformes (прежние Paraneoptera, включавшие равнокрылых, полужесткокрылых и сеноедообразных в широком смысле, включая трипсов). Далее был предложен переход от способа питания гипоперлид через пищевые адаптации Synomaloptilidae и Strephocladidae (их признаки указывают на способность выгрызать содержимое семезачатков голосеменных) к пищевым адаптациям палеодиктиоптероидов (Dictyoneuridea). Для этих

насекомых уже была показана способность высасывать незрелые семезачатки с помощью их мощного хоботка (Шаров, 1973). Ключевое положение гипоперлид и их новых неожиданных родичей в системе сделало необходимым выделить для них вместе с Synomaloptilidae, Strephocladidae и хуже изученными Perielytridae новый отряд Hyoperlida (Расницын, 1980а, 1980б). Приведенные здесь данные по содержимому кишечника I. diradiatus подтверждают нашу гипотезу.

Материал. Кроме голотипа паратип ПИН, № 1700/3280 из того же местонахождения.

Insecta incertae sedis

Род Tshekardaenigma Rasnitsyn, gen. nov.

Название рода от местонахождения Чекарда и aenigma *греч.* – загадка.

Типовой вид – T. pollinivorum sp. nov.

Диагноз. Размеры умеренно мелкие (длина тела и крыла порядка 10 мм). Жилкование умеренно бедное, без ясного чередования вогнутых и выпуклых жилок в радиомедиальной области, судя по слабой зигзагообразности жилок, с многочисленными, но не сохранившимися поперечными. В переднем крыле костальное поле умеренно узкое, RS отходит далеко перед серединой крыла. В заднем крыле костальное поле узкое, в дистальной части расширяющееся, SC заходит в расширенную область. RS отходит на уровне первой четверти крыла, не более чем с тремя-четырьмя ветвями. M, по-видимому, двуветвистая, передняя ветвь короткой поперечной подтянута к RS (возможно, слита с задней ветвью RS), основание M не сохранилось. CuA выпуклая, ветвистая перед серединой крыла, передняя ветвь очень длинная, почти продолжает направление ствола, задняя, видимо, очень короткая и почти перпендикулярна ей. За CuA сохранились две короткие простые жилки, вогнутая и выпуклая, очевидно, CuP и A. Анальная лопасть, если развита, вероятно, небольшая. Ноги с очень крупными задними и небольшими передними и средними тазиками, средние и задние ноги тонкие, умеренно длинные, с длинными вертлугами, длинными пятичленниковыми лапками с маленькими коготками и небольшим аролием. Брюшко цилиндрическое, узкое, видимых сегментов не менее девяти, придатки не сохранились.

Видовой состав. Типовой вид.

Замечания. Плохая сохранность (не сохранились голова, верхняя сторона груди, придатки брюшка, почти все переднее и часть заднего крыла) и необычное сочетание доступных для изучения признаков не позволяет точно определить положение ископаемого в системе крылатых насекомых. Отсутствие чередующихся вогнутых и выпуклых жилок в радиомедиальной области исключает из рассмотрения стрекоз (Libellulones), поденок (Ephemeriformes) и палеодиктиоптероидов (Dictyoneuridea). Среди гриллоновых (Gryllones) пятичлениковые лапки свойственны только протоблаттодам (Eoblattida), тараканам (Blattida), прямокрылым (Gryllida) и гриллоблаттидовым (Grylloblattida). Однако протоблаттоды характеризуются очень богатым жилкованием, тараканы обладают уплощенным широким телом и также совершенно иным жилкованием, прямокрылые – прыгательными задними ногами с утолщенными в основании задними бедрами, а для задних крыльев гриллоблаттидовых характерны, хотя и не без исключений, мощная вогнутая CuA и широкая анальная лопасть. Среди Cimiciformes пятичлениковые лапки исключают из рассмотрения высшие группы (сеноедообразных и полужесткокрылых, т.е. бывших Paraneoptera). Два оставшиеся надотряда, Caloneuridea и Hypoperlidea, также мало соответствуют признакам обсуждаемого насекомого, так как два отряда калоневридовых, Caloneurid и Blattinopseida, обладают совершенно иным планом жилкования и внешним обликом. Гипоперлидовые – довольно разнородная группа, но из двух ее подотрядов Hypoperlina отличается задним крылом с вогнутой CuA и очень базальным основанием RS, а Strephocladina – крупными размерами и мощными прицепными ногами; обособленному семейству Perielytridae свойственна покровнокрылость. Остаются насекомые с полным превращением (Scarabaeiformes), для которых пятичлениковые лапки весьма характерны. Из них сразу исключаются жуки (Scarabaeida) с их покровными передними крыльями и перепончатокрылые (Vespida) с совершенно иным планом жилкования. У Palaeomanteida в заднем крыле SC не бывает столь длинной, CuA вогнута, а RS отходит в основании крыла. Наконец, пермские мекоптероиды (Papilionidea) и сетчатокрылообразные (Myrmeleontidea) обладают суммарно гораздо более богатыми системами RS и M, либо (Jurinida) совершенно иной, легко опознаваемой схемой жилкования. Нельзя исключить идентичности описываемой формы с каким-либо плохо описанным пермским насекомым, но ее таксономическое положение до находки более полного отпечатка остается неясным.

Tshekardaenigma pollinivorum Rasnitsyn, sp. nov

Табл. XIII, фиг. 2

Название вида от pollinivorus *лат.* – пожирающий пыльцу.

Голотип – ПИН, № 1700/4915; Пермская обл., Суксунский р-н, левый берег р. Сылва близ устья р. Чекарда; нижняя пермь, кунгурский ярус, кошелевская свита.

Описание (рис. 2). Окраска более или менее равномерная.

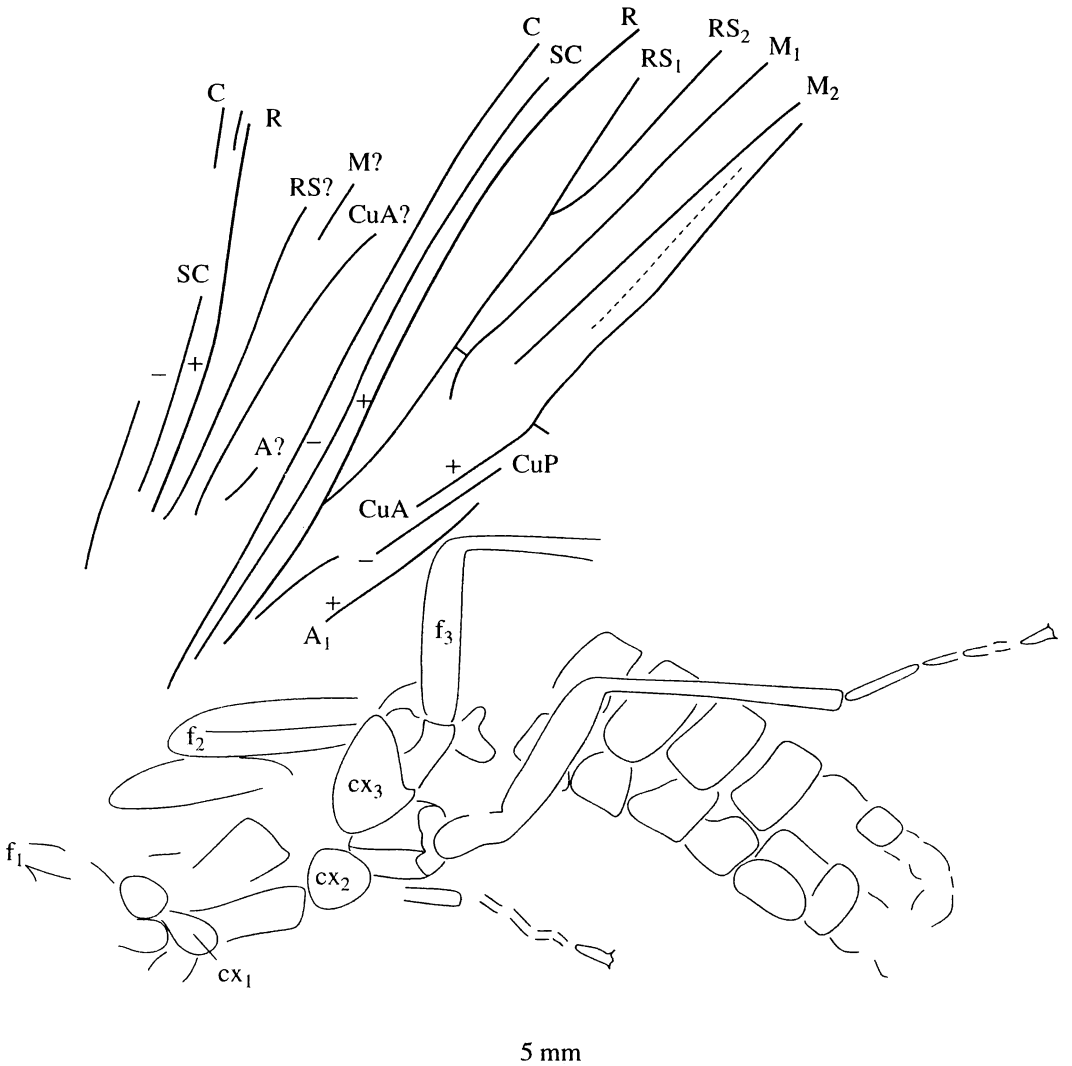


Рис. 2. Tshekardaenigma pollinivorum Rasnitsyn, sp. nov.; голотип ПИН, № 1700/4915.

Размеры, мм: длина тела без головы – около 10, заднего крыла – не менее 11, заднего бедра – 2.0, голени – 2.6, лапки – 2.4.

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

Голотип I. diradiatus содержит крупный комок пыльцы в окончании пищевого тракта. Комок состоит из нескольких десятков слипшихся пыльцевых зерен. В результате мацерации выделены хорошо сохранившиеся стриатные двумешковые зерна, составляющие основную массу пыльцы. По формальной классификации они принадлежат двум форм-родам по пыльце – Lunatisporites Leschik emend. Madler и Protohaploxypinus Samoilovich emend. Murbey (рис. 3, табл. XIII, фиг. 3, 4).

Оба рода включают пыльцу гаплоксилоноидного или слабо диплоксилоноидного типов, экваториально эллиптическую, с корпусом округло-эллиптических очертаний, отчетливо отграниченным от мешков, которые почти полностью охватывают корпус и нередко соединяются латерально. Расщепленные мешки обнаруживают протосаккатную структуру, с ветвящимися радиальными элементами эндосэкзины, соединяющими их с корпусом. Проксимальный щит разделен на доли (тении), ориентированные по длинной оси зерна, иногда несколько косо по отношению к ней, протягивающиеся вдоль всей длины щита или выклинивающиеся. Формальные разделительные признаки связаны с числом тений и характером разделяющих их борозд (Foster, 1979).

У обнаруженных нами зерен Lunatisporites обычно четыре основные тении и две короткие дополнительные. Борозды глубокие, с расходящимися краями, образующие щель, в которую впячивается эндоэкзина. В отличие от них зерна

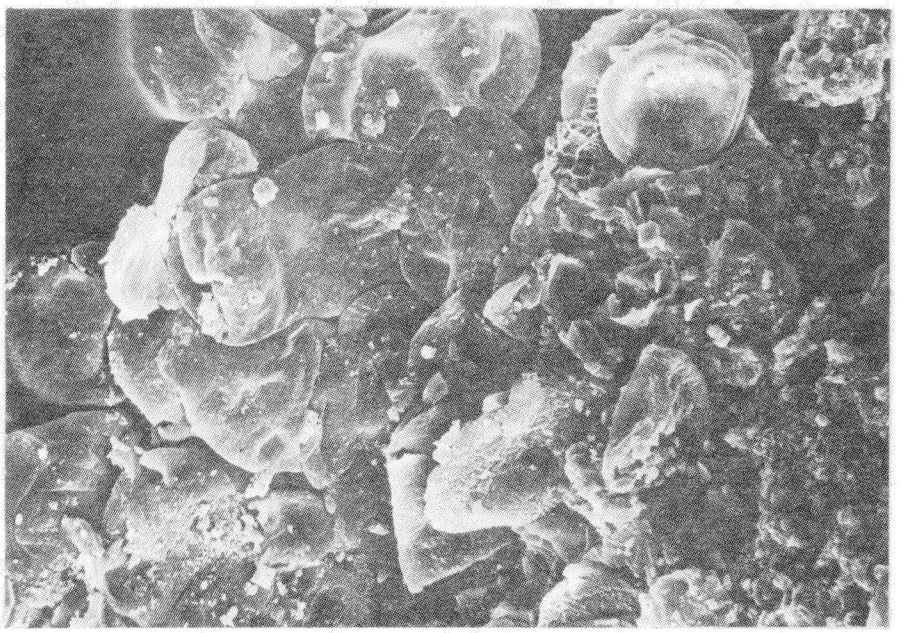


Рис. 3. Пыльцевой комок из кишечника Idelopsocus diradiatus, СЭМ (×700).

Protohaploxypinus имеют более шести (до восьми) тений, разделенных относительно узкими бороздами. В результате разрушения тектума обнажается сетчатый инфратектальный слой.

В желудке голотипа T. pollinivorum также обнаружено скопление хуже сохранившейся стриатной пыльцы.

Имеющиеся данные о систематическом положении указанных типов стриатной пыльцы сводятся к следующему. Зерна типа Lunatisporites извлечены из пыльцевых шишек Ulmannia (Clement-Westernof, 1974), широко распространенного в северном полушарии рода, обычно относимого к хвойным. В то же время они обычны в пермских отложениях южного полушария, где ульманния не встречается. Пыльца одного из видов Arberiella, пыльцевых органов глоссоптерид, относится к Protohaploxypinus (Zavada, 1991), что не означает ее исключительную принадлежность к этой, преимущественно южной, группе голосеменных растений.

Кроме них в пыльцевом комке содержатся единичные стриатные зерна диплоксилоноидного типа, а также костатные зерна типа Praecolpatites, сближаемые с гнетовыми.

Таким образом, насекомое до своей гибели успело посетить несколько, по-видимому, росших неподалеку друг от друга растений. По мере накопления такого рода данных их можно будет использовать для реконструкций растительности. Наиболее обильным источником пыльцы были хвойные и (или) птеридоспермы, возможно, предки гнетовых, продуцировавших стриатную пыльцу. Судя по обилию дисперсной пыльцы этого типа, они относились к доминантам пермской растительности обоих полушарий.

У протосаккоидной пыльцы образование мешков, по-видимому, не связано с ветропылением. Хотя питание этой пыльцой пермских насекомых не доказывает насекомоопыления, оно позволяет по-новому оценить значение протосаккуса как приспособления для увеличения объема пыльцы в процессе коэволюции растений и насекомых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Залесский Ю.М. О новых насекомых из пермских отложений бассейнов рек Камы, Вятки и Белой // Тр. О-ва естествоисп. при Казанск. ун-те. 1929. Т. 52. С. 1–30.

Залесский Ю.М. О новой веснянке из пермских отложений Урала // Докл. АН СССР. 1948. Т. 60. С. 1041–1043.

Красилов В.А., Расницын А.П. Уникальная находка: пыльца в кишечнике раннемеловых пилильщиков // Палеонтол. журн. 1982. № 4. С. 83–96.

Новокшонов В.Г. Новые гипоперлиды (Insecta, Hyporperlida) из нижней перми Чекарды (Пермская область) // Вестн. Пермск. ун-та. Сер. Биол. 1995. Вып. 1. С. 179–183.

Расницын А.П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1980а. Т. 174. 192 с.

Расницын А.П. Отряд Hyporperlida Martynov, 1928 // Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980б. С. 41–43. (Тр. Палентол. ин-та АН СССР. Т. 175).

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.

Caldas E.B., Martins-Neto R.G., Lima Filho F.P. Afropollis sp. (pollen) no trato intestinal de vespa (Hymenoptera: Apocrita [sic!]: Xyelidae) no Cretaceo da Bacia do Araripe // Atas Simposio de Geologia do Nordeste, 13, Fortaleza, 1989. Fortaleza. SBG. 1989. P. 195.

Carpenter F.M. Treatise on invertebrate paleontology. Part R. Arthropoda 4. Vol. 3, 4. Superclass Hexapoda. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas, Geol. Soc. of America and Univ. of Kansas, 1992. 655 pp.

Clement-Westernof J. A. In situ pollen from gymnospermous cone of the Upper Permian of the Italian Alps – a preliminary account // Rev. Palaeobot. Palynol. 1974. Vol. 17. P. 65–73.

Foster C.B. Permian plant microfossils of the Blair Athol coal measures, Barlaba coal measures, and basal Rewan Formation of Quinsland // Geol. Surv. Quinsl. Publ. 1979. V. 372. P. 1–224.

Karny H.H. Zur Systematik der Orthopteroiden Insekten // Treubia. 1930. Bd 12. S. 207–210, 431–461.

Lutz H. Systematische und palökologische Untersuchungen an Insekten aus dem Mittel-Eozän der Grube Messel bei Darmstadt // Cour. Forsch.-Inst. Senkenberg. 1990. Bd 124. 165 S.

Lutz H. Eckfeldapis electrspoides nov. gen. n. sp., eine "Honigbiene" aus dem Mittel-Eozän des "Eckfelder Maares" bei Manderscheid-Eifel, Deutschland (Hymenoptera: Apidae, Apinae) // Mainzer naturwiss. Archiv. 1993. Bd 31. S. 177–199.

Martynov A.V. Permian fossil insects of North-East Europe // Тр. Геол. музея АН СССР. 1928. Т. 4. С. 1–118.

Shcherbakov D.E. A new genus of Paleozoic order Hypoperlida // Russ. Entomol. J. 1995. V. 3. P. 33–36.

Zavada M.S. The ultrastructure of pollen found in the dispersed sporangia of Arberiella (Glossopteridaceae) // Bot. Gaz. 1991. V. 152. P. 248–255.

First Finding of Pollen in Intestines of Lower Permian Insects

A. P. Rasnitsyn, V. A. Krassilov

Two new species of insects, *Idelopsocus diradiatus* A. Rasnitsyn, sp. nov. and *Tschekardaenigma pollinivorum* A. Rasnitsyn, sp. nov. from the Lower Permian (Kungurian) Tschekarda locality in Urals contain taeniate pollen grains. The former species belong into Hypoperlidae, a family of putative (presently confirmed) pollen feeders ancestral to bark-lice, bugs, plant-hoppers and related groups of modern insects. The affinities of the latter species remain obscure. The prevailing pollen types are *Lunatisporites* and *Protohaploxypinus* belonging to *Ulmannia*-like conifers and/or pteridosperms. The both types are protosaccate. It is suggested that protosacci and taeniae increasing the grain volume might develop in relation to the plant – insect coevolution. The association of different pollen types in the intestine might evidence a rapid succesion of visits to plants growing side by side thus giving some idea of the plant community structure.

Key words: Lower Permian, Urals, coevolution, gymnosperms, insects, palaeoecology, pollen.

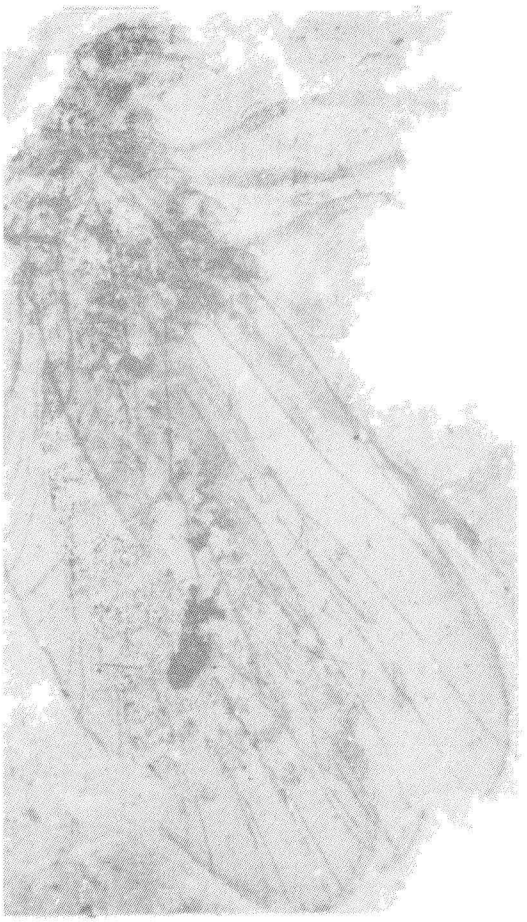
Объяснение к таблице XIII

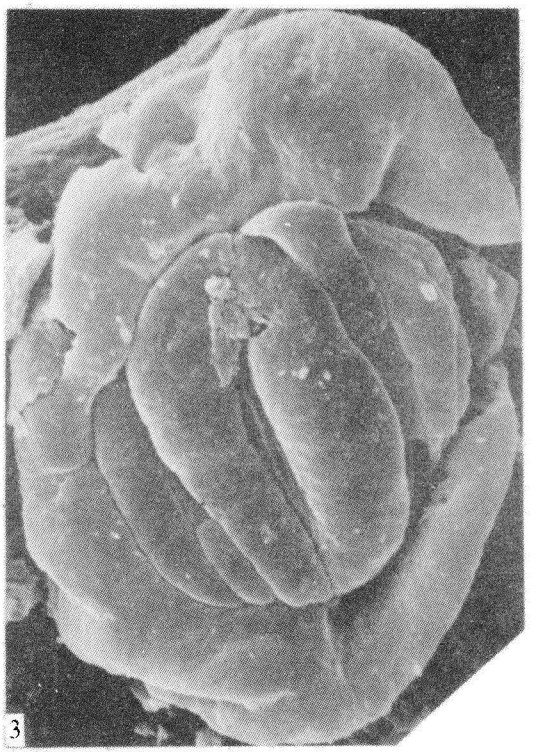
Фиг. 1. Idelopsocus diradiatus Rasnitsyn, sp. nov.; голотип ПИН, № 1700/3296 (×9.8).

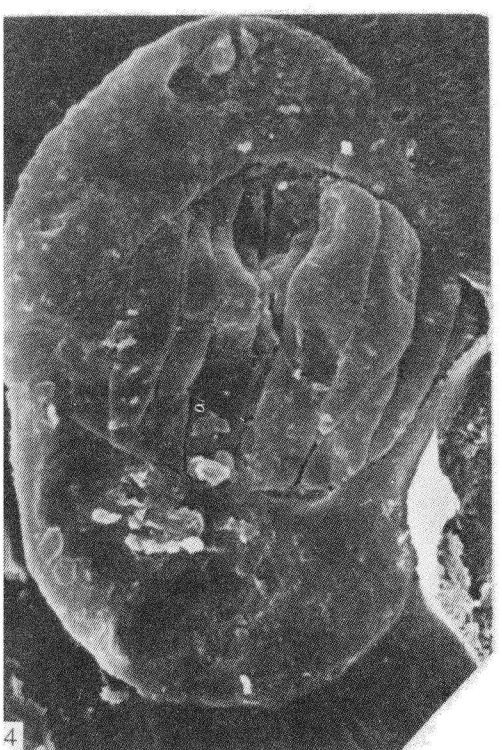
Фиг. 2. Tshekardaenigma pollinivorum Rasnitsyn, sp. nov.; голотип ПИН, № 1700/4915 (×8.2).

Фиг. 3. Lunatisporites sp., пыльцевое зерно из кишечника Idelopsocus diradiatus, СЭМ (×1700).

Фиг. Protohaploxypinus sp., пыльцевое зерно из кишечника Idelopsocus diradiatus, СЭМ (×1450).




3


a
4

2