

УДК 561.4:565.736(470.13)

ПЕРВАЯ ЭНДОФИТНАЯ ЯЙЦЕКЛАДКА НАСЕКОМОГО НА ЛИСТЕ PHYLLADODERMA (PELTASPERMOPSIDA: CARDIOLEPIDACEAE) ИЗ ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ПЕЧОРСКОГО БАСЕЙНА

© 2020 г. Д. В. Василенко^{a, b, *}, Е. В. Карасев^{a, c, **}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

^cКазанский федеральный университет, Казань, Россия

*e-mail: vasilenko@paleo.ru

**e-mail: karasev@paleo.ru

Поступила в редакцию 25.12.2019 г.

После доработки 21.01.2020 г.

Принята к публикации 21.01.2020 г.

В формальной системе описана первая эндофитная яйцекладка насекомого из верхней перми Печорского бассейна (тальбейская свита, северодвинский–вятский ярус). *Paleoovoidus krassilovi* sp. nov. — кладка линейного типа, размещена на листе *Phylladoderma arberi* Zalesky, 1913 двумя параллельными разнонаправленными рядами, является, вероятно, результатом деятельности стрекоз. Ранее из этих же отложений и на этих же листьях описаны проколы кутикулы, вероятно, являющиеся следами питания мелких и/или молодых нимф палеодиктиоптероидов. Насекомые из тальбейской свиты до сих пор неизвестны, однако свидетельства взаимодействий насекомых и растений позволяют реконструировать сбалансированный палеоэнтомокомплекс, включающий фитофагов (палеодиктиоптероидов) и хищников (стрекоз).

Ключевые слова: свидетельства взаимодействий насекомых и растений, эндофитные яйцекладки, пермь, печорский бассейн, новый вид

DOI: 10.31857/S0031031X20040157

ВВЕДЕНИЕ

Древнейшие эндофитные яйцекладки насекомых известны из верхнего карбона, где их находки пока еще очень немногочисленны (Bethoux et al., 2004; Laab, Hoff, 2014). Из пермских отложений описано несколько большее число форм, но все же и для перми это достаточно редкие палеонтологические объекты. Большая часть эндофитных яйцекладок на листьях растений связывается с репродуктивной деятельностью стрекоз (Vasilenko, Rasnitsyn, 2007). С территории России палеозойские эндофитные яйцекладки описаны пока только из местонахождения Исады (северодвинский ярус верхней перми, Вологодская обл.), где они представлены одной кладкой дугообразной формы (Василенко, 2011; Aristov et al., 2013).

Описываемые в настоящей работе эндофитные яйцекладки происходят из местонахождения Адзья. Из этих же слоев ранее описаны проколы кутикулы листьев *Phylladoderma arberi* Zalesky, 1913, вероятно, являющиеся следами питания мелких и/или молодых нимф палеодиктиоптероидов, питавшихся мезофиллом (Василенко и др.,

2014). На некоторых листьях эти проколы соседствуют с яйцекладками, но пока нет никаких оснований каким-либо образом связывать их друг с другом.

Авторы благодарны М.С. Игнатову (ГБС РАН) за переданный материал по *Phylladoderma*, исследование которого позволило выявить описываемые здесь яйцекладки, а также А.П. Расницыну (ПИН РАН) за прочтение рукописи и ценные замечания. Работа поддержана проектами РФФИ №№ 19-04-00046 и 18-04-00322.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран М.С. Игнатовым, И.А. Игнатьевым и Ю.В. Мосейчик в 2011 г. из обн. 29А (Чернов, 1932) из филладодермовой толщи в верхней части тальбейской свиты (печорская серия) по правому берегу в среднем течении р. Адзья (Печорский бассейн). Хорошо сохранившиеся фитолеймы целых листьев изучались без предварительной обработки, а часть из них подвергалась мацерации по стандартной методике путем последовательного помещения сначала в

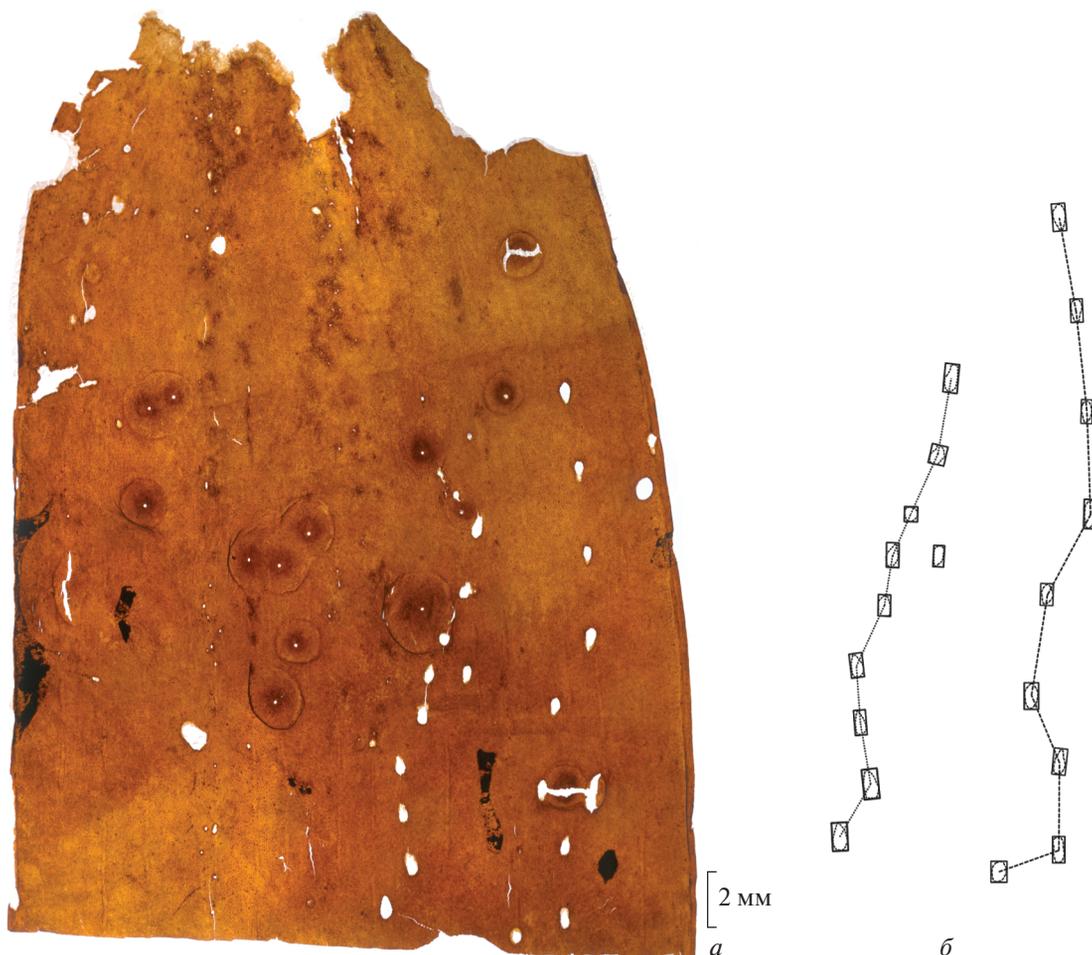


Рис. 1. Эндофитная яйцекладка *Paleovoidus krassilovi* sp. nov. на листе *Phylladoderma* из местонахождения Адзъва (северодвинский–вятский ярус перми Печорского бассейна), голотип ПИН, № 5483/4: общий вид листа с кладкой (а) и схематичное изображение двух цепочек кладки (б).

азотную кислоту, затем в раствор гидроксида калия. При изучении материала использовались световые стереомикроскопы Leica M165C и Zeiss Axioplan 2. Изображения получены при помощи камеры Leica DFC-420 и СЭМ Vega Tescan с детектором BSE.

При таксономическом описании эндофитных яйцекладок мы придерживаемся принципов и подходов, опубликованных ранее (Василенко, 2005, 2008, 2011; Маслова и др., 2016).

Коллекция № 5483 хранится в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН).

ОПИСАНИЕ МАТЕРИАЛА

СЕМЕЙСТВО PALEOVOIDIDAE VASILENKO, 2005

Род *Paleovoidus* Vasilenko, 2005

Paleovoidus krassilovi Vasilenko et Karasev, sp. nov.

В и д н а з в а н в честь палеонтолога В.А. Кра-силова.

Г о л о т и п – ПИН, № 5483/4, две цепочки эн-дофитных яйцекладок на листе *Phylladoderma ar-beri* (Zalesky) Neuburg, 1960; Печорский бассейн, гряда Чернышева, правый берег в среднем тече-нии р. Адзъва, обн. 29А; северодвинский–вят-ский ярус перми; филладодермовая толща в верх-ней части тальбейской свиты.

О п и с а н и е (рис. 1, а). Кладка линейной формы из овальных элементов среднего размера, расположена вблизи края листовой пластинки на нижней стороне листа. Ориентирована вдоль длинной оси листа. Цепочка слабоизвилистая. Элементы в кладке расположены неплотно. Разреженность более выражена в правой цепочке и менее – в левой. В пределах одной цепочки эле-менты расположены примерно на одинаковом расстоянии друг от друга с небольшими вариаци-ями (рис. 2). Некоторые элементы кладки отчет-ливо яйцевидной формы.

Р а з м е р ы в м м: наибольшая наблюдаемая длина кладки около 20 (разреженная правая це-

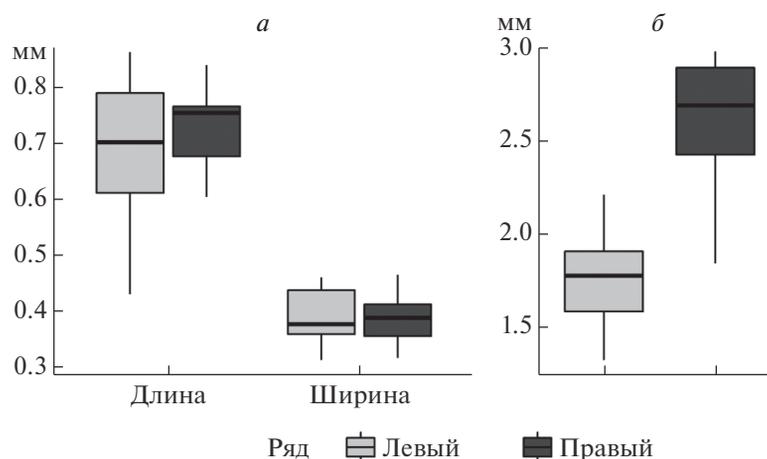


Рис. 2. Размерные характеристики отдельных элементов кладки *Paleovoidus krassilovi* sp. nov. (а) и расстояния между ними (б).

почка из 8 элементов) и около 15 (более плотная левая цепочка из 9 элементов). Длины отдельных элементов кладки, их ширина и расстояние между ними указаны на рис. 2.

З а м е ч а н и я. Новый вид по расположению элементов в кладке наиболее похож на *P. rectus* Vasilenko, отличаясь от него размерами отдельных элементов, а также расстояниями между ними. От других известных видов *P. krassilovi* sp. nov. отличается линейной формой кладки. На листе присутствуют две параллельные кладки. Судя по ориентации яйцевидных элементов, эти две кладки разнонаправленные. Вполне вероятно, что они могут принадлежать одной особи, по крайней мере очевидно, что обе цепочки следует относить к одному формальному виду, несмотря на небольшие различия в размерных характеристиках (в особенности, расстояния между элементами). Вариабельность таких признаков, как длина и ширина отдельных элементов, а также расстояния между ними показана на рис. 2. Из этого следует, что расстояние между элементами кладки отличается в двух цепочках, в то же время длина отдельных элементов достаточно стабильна в обеих цепочках, укладываясь в пределы вариабельности.

М а т е р и а л. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ

В связи с тем, что количество описанных формальных видов пока еще относительно невелико, род *Paleovoidus* имеет достаточно широкий диагноз и охватывает почти все известные образования, интерпретируемые как эндофитные яйцевидные кладки на листьях, состоящие из некрупных элементов. В будущем, возможно, будет необхо-

димо выделить из рода *Paleovoidus* отдельные таксоны родового уровня для кладок различной формы (хаотической, дугообразной, линейной), но на данной стадии изученности делать это преждевременно. Применительно к имеющемуся у нас материалу мы в целом принимаем представления Л. Сарзетти с соавт. (Sarzetti et al., 2009), в особенности, касающиеся уточнения диагноза рода *Paleovoidus*.

Описанный в настоящей статье материал из Адзвы имеет уникальную сохранность. Из-за того, что листья с яйцевидными кладками представлены не отпечатками в породе, а практически целыми, легко отделяемыми от вмещающей породы листовыми пластинками с прекрасно сохранившейся кутикулой, а также, вероятно, в связи с тем, что все яйца в кладках оказались захоронены после выхода личинок (либо при фоссилизации яйцевые оболочки не сохранились), кладка имеет вид линейной расположенных отверстий, в целом соответствующих по форме и размеру яйцам. Эти отверстия не заполнены породой и не образуют слепков, как это часто бывает на отпечатках. Однако их нельзя назвать и следами (в англоязычной литературе scars) в том значении, когда под этим понимаются повреждения листа, которые имеют специфическую вытянуто-ромбическую форму, часто с заостренными краями по длинной оси — как бы залеченные надрезы тканей листа. Такие следы встречаются на листьях палеозойских растений, иногда на листьях голосеменных в мезозое, но редки на покрытосеменных (вероятно, из-за их относительно мягких и тонких листьев). Они характеризуются крайне нестабильными размерами, по которым затруднительно судить о размере яйца, но расположением на листе и относительно друг друга соответствуют исходной кладке. Таким образом, это скорее следы

надразов от яйцеклада, нежели остатки самой яйцекладки. В нашем же случае мы имеем дело со следами иного типа. Эти отверстия, судя по всему, практически полностью идентичны самим яйцам. Они характеризуются достаточно стабильными размерами и в некоторых случаях даже заметной яйцевидной формой.

Новый формальный вид эндофитных яйцекладок представляет собой еще одно уникальное свидетельство репродуктивной деятельности насекомых (вероятно, стрекоз) для поздней перми. Наравне с описанными ранее из этого же местонахождения проколами тканей (следами сосания) листьев *Phylladoderma*, яйцекладки позволяют реконструировать достаточно сбалансированный и разнообразный состав палеоэнтомофауны, включающий, по косвенным данным, сосущих фитофагов (вероятно, палеодиктиоптероидов) и, возможно, стрекоз — активных хищников, кормовая база которых состоит, в основном, из других насекомых (как водных — для личинок, так и наземных — для имаго). С высокой вероятностью можно ожидать, что такой ориктоценоз должен включать и остатки насекомых, однако их находки из указанных отложений пока неизвестны, возможно, в силу тафономических причин или недостаточных сборов. Необходимо отметить, что в бассейне р. Адзвы из печорской серии насекомые известны пока только из существенно более древней рудницкой подсвиты лекворкутской свиты, которую относят к кунгурскому ярусу. Все известные оттуда насекомые принадлежат отряду *Reculida*, семействам *Geinitziidae* (Aristov, 2004) и *Lemmatophoridae* (Д.С. Аристов, устн. сообщ., 06.12.2019).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Василенко Д.В.* Повреждения мезозойских растений Черновских Копей (Забайкалье) // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С. 54–59.
- Василенко Д.В.* Кладки яиц насекомых на листьях плавающих растений *Quegexia* из верхнего мела Приамурья // Палеонтол. журн. 2008. № 5. С. 60–66.
- Василенко Д.В.* Первая находка эндофитной яйцекладки насекомого в татарских отложениях европейской части России // Палеонтол. журн. 2011. № 3. С. 93–94.
- Василенко Д.В., Шербаков Д.Е., Карасев Е.В.* Биоповреждения листьев *Phylladoderma* из верхней перми печорского бассейна // Палеонтол. журн. 2014. № 4. С. 105–108.
- Маслова Н.П., Василенко Д.В., Кодрул Т.М.* Исследование фитопатологии ископаемых растений: новые данные, вопросы классификации // Палеонтол. журн. 2016. № 2. С. 97–104.
- Чернов А.А.* Стратиграфия и тектоника угольного района р. Адзвы в Печорском крае по исследованиям 1929 г. // Изв. ВГРО. 1932. Т. 51. № 70. С. 1039–1051.
- Aristov D.S.* The fauna of grylloblattid insects (*Grylloblattida*) from the end of the Late Permian to the first half of the Triassic // *Paleontol. J.* 2004. V. 38. № 5. P. 517–521.
- Aristov D.S., Bashkuev A.S., Golubev V.K. et al.* Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia // *Paleontol. J.* 2013. V. 47. № 7. P. 641–832.
- Bethoux O., Galtier J., Nel A.* Earliest evidence of insect endophytic oviposition // *PALAIOS.* 2004. V. 19. P. 408–413.
- Laaf M., Hoff C.* The earliest evidence of damselfly-like endophytic oviposition in the fossil record // *Lethaia.* 2014. V. 48. № 1. P. 115–124.
- Sarzetti L.C., Labandeira C.C., Muzon J. et al.* Odonatan endophytic oviposition from the Eocene of Patagonia: the ichnogenus *Paleoovoidus* and implications for behavioral stasis // *J. Paleontol.* 2009. V. 83. № 3. P. 431–447.
- Vasilenko D.V., Rasnitsyn A.P.* Fossil ovipositions of dragonflies: review and interpretation // *Paleontol. J.* 2007. V. 41. № 11. P. 1156–1161.

First Insect Endophytic Oviposition on *Phylladoderma* (Peltaspermopsida: Cardiolepidaceae) Leaf from Upper Permian of Pechora Basin

D. V. Vasilenko, E. V. Karasev

The first endophytic oviposition from the Upper Permian of Pechora Basin (Talbeyskaya Formation, Severodvinian–Vyatkian) is described in a formal system. *Paleoovoidus krassilovi* sp. nov.—linear oviposition is laid on the leaf of *Phylladoderma arberi* Zalessky, 1913 in two oppositely directed rows, and was most probably produced by odonatan insect. Earlier, from the same deposits were described the piercing-and-sucking punctures on the cuticle of *Phylladoderma* leaves, resulted presumably by small and/or young palaeodictyopteroid nymphs fed on mesophyll. Insect remains from the Talbeyskaya Formation are still unknown, but fossil records of plant-insect interactions indicate an existence of well-balanced insect community, which included sucking phytophages (palaeodictyopteroids) and predators (odonatans).

Keywords: Evidence of plant-insect interactions, endophytic oviposition, Permian, Pechora basin, new species