

---

# ПАЛЕОЭКОЛОГИЯ. ПАЛЕОФИТОЦЕНОЛОГИЯ. ЭКОСТРАТИГРАФИЯ

---

## На грани между палеоботаникой и палеоэнтомологией – ископаемые повреждения растений насекомыми

Д.В. Василенко<sup>1</sup>, Д.Е. Щербаков<sup>2</sup>

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, 117647, Москва, Профсоюзная ул., 123  
<sup>1</sup> damageplant@mail.ru, <sup>2</sup> dshh@narod.ru

Ископаемые свидетельства взаимодействий насекомых и растений, впервые описанные во второй половине XIX столетия [Brongniart, 1877; Scudder, 1890, 1895], долгое время оставались экзотическими для палеонтологов объектами и изучались в основном по случайным находкам. Целенаправленное исследование биоповреждений растений в последние десятилетия показало, что они не редки в палеонтологической летописи и более того, подвержены историческим изменениям, расшифровка которых дает много нового для понимания сопряженной эволюции насекомых и растений – двух ключевых компонентов наземных экосистем [Labandeira, 2013].

Ископаемые биоповреждения растений описываются как ихнотаксоны по правилам Международного кодекса зоологической номенклатуры, для них устанавливаются ихнороды и ихновиды. На меловом материале предложена претендующая на полноту, но не лишенная недостатков система биоповреждений [Krassilov et al., 2008]. Принципы и подходы к построению формальной системы биоповреждений предлагались и обсуждались нами ранее [Василенко, 2005, 2006, 2007, 2008] и, по крайней мере, в части классификации эндофитных яйцекладок и следов питания, нашли поддержку в научном сообществе [Sarzetti et al., 2009; Jarzembowski, 2012]. Известны случаи, когда структуры, ранее описанные палеоботаниками, оказывались проходящими скорее по ведомству палеоэнтомологов. Например, выяснилось, что считающиеся характерными для микроспор «*Discinispora*» отверстия – это следы питания насекомых, получившие название *Circulipuncturites* [Wang et al., 2009]. «Семена» на *Padgettia* оказались галлами *Ovofoligallites*, а само это растение – одним из видов *Odontopteris* [Stull et al., 2013].

В ископаемом состоянии легко распознаются следы питания грызущих фитофагов – погрызы (в том числе проедания и скелетизация листьев, проедания семян), мины (ходы или обитаемые полости в толще листовой пластинки или стебля), ходы в древесине, – а также галлы (патологические разрастания тканей растения как реакция на раздражение) и яйцекладки на листьях и стеблях. Значительно реже обнаруживаются следы питания сосущих фитофагов – проколы на листьях, стеблях и семенах, поскольку они имеют малые или микроскопические размеры.

Древнейшие находки повреждений на листьях известны из среднего карбона. Наиболее многочисленные следы питания листьями – краевые объедания и проедания листьев папоротниковидных растений. Их довольно частая встречаемость в ориктоценозах, а также отсутствие выраженного каллюса по контуру повреждения позволили предположить, что эти повреждения были сделаны многоножками и другими членистоногими на уже опавших вайях, которые могли долго сохраняться живыми [Пономаренко, 2006]. Вызывает сомнения принадлежность насекомым и галлов в рахисах папоротников – единственного типа галла, описанного из карбона [Labandeira, Phillips, 1996b].

Предполагаемые эндофитные яйцекладки на стеблях *Calamites* [Bethoux et al., 2004] совсем не похожи на другие известные повреждения этого типа. Нами в позднем карбоне найдены гораздо более типичные эндофитные яйцекладки, для них тоже характерен очень большой размер яиц, и принадлежат они, вероятно, стрекозам или палеодиктиоптерам (табл. XI, фиг. 1, 2). В перми в кунгурских отложениях все еще встречаются гигантские эндофитные яйцекладки, но в северодвинских и вятских повреждениях этого типа

приобретают современный облик [Василенко, 2011].

К концу перми уже встречаются почти все современные типы биоповреждений. Очень разнообразны и многочисленны следы питания на листьях, подчеркнутые четкой каллюсовой тканью (табл. XI, фиг. 3). Однако еще довольно редки галлы (табл. XI, фиг. 4), а мины представлены только одним морфологическим типом – локальными минами. Отнесение последних к минам насекомых пока не достоверно, возможно, они вызваны деятельностью бактерий. Наиболее повреждаемыми в перми растениями являются пельтаспермовые, значительно реже хвойные.

В триасе продолжается увеличение повреждаемости растений. Значительно возрастает число следов питания, причем они встречаются уже на самых разных растениях. Увеличивается и количество эндофитных яйцекладок на листьях. Галлы по-прежнему встречаются довольно редко и не отличаются разнообразием [Scott et al., 2004]. В триасе впервые появляются настоящие змеевидные мины на листьях [Meller et al., 2009], причем минеры явно предпочитают не папоротниковидные, а голосеменные растения.

В юре и нижнем мелу, до массового появления в захоронениях покрытосеменных, общая повреждаемость растений снижается, а разнообразие биоповреждений практически сводится к двум-трем формам для каждого типа. В захоронениях значительно увеличивается доля галлов на хвойных и гинкговых, но есть некоторые основания считать эти галлы не принадлежащими насекомым, например грибными. Яйцекладки также найдены только на голосеменных и представлены одной или двумя устойчивыми формами [van Konijnenburg-van Cittert, Schmeißner, 1999; Василенко, 2005] (табл. XI, фиг. 5). В зависимости от сохранности встречаются либо рубцы на листьях, либо сами упорядоченно расположенные яйца. Доля следов питания (погрызов и проеданий) по сравнению с триасом существенно уменьшается. На листьях хвойных и гинкговых присутствуют только повреждения края листовой пластинки, подчеркнутые плотным валиком раневой ткани [Василенко, 2006] (табл. XI, фиг. 6, 7).

В неоком-сеноманских отложениях, когда в захоронениях уже начинают преобладать покрытосеменные, наблюдается общий спад повреждаемости листьев. Здесь встречаются только однотипные повреждения папоротников. Но начиная с турона уже повсеместно и с большой частотой повреждаются листья различных покрытосеменных растений. Появляются многие современные морфологические типы галлов (табл. XI,

фиг. 12), змеевидные мины (табл. XI, фиг. 11) и конечно, многочисленные погрызы и проедания листьев, в том числе скелетизация. Характерной особенностью этого этапа является существенное снижение повреждаемости листьев голосеменных растений, причем формы этих повреждений практически не изменились с юры. Из кампана Приамурья описаны первые экзофитные яйцекладки насекомых на плавающих листьях *Quereuxia* [Василенко, 2008] (табл. XI, фиг. 8). Из кампана США описаны и древнейшие экзофитные кладки на листьях наземных растений, не отличающиеся строением от яиц современных бабочек семейства Noctuidae [Gall, Tiffney, 1983].

В кайнозое сохраняется послетуронский высокий уровень повреждаемости, а морфологическое разнообразие повреждений увеличивается незначительно. В захоронениях возрастает доля эндофитных яйцекладок, уже не отличимых от кладок современных стрекоз подотряда Zygoptera [Hellmund, Hellmund, 2002].

Ходы в древесине, как и повреждения на зеленых частях растений, известны начиная с каменноугольного периода, но карбоновые ходы имеют мелкие размеры и по всей вероятности принадлежат панцирным клещам [Cichan, Taylor, 1982]. Древнейшие ходы в древесине, приписываемые насекомым (жукам), обнаружены в средней перми [Weaver et al., 1997], и некоторые из них почти наверняка проделаны личинками жуков семейства Pergmocupedidae [Наугольных, Пономаренко, 2010]. Такой тип повреждений мог появиться еще раньше, в начале перми, поскольку ксиломицетофагия считается исходным типом питания для личинок жуков [Ponomarenko, 2002]. Из позднего триаса описаны ходы разнообразных личинок жуков и их куколочные колыбельки в коре и древесине [Walker, 1938; Ash, Savidge, 2004; Tapanila, Roberts, 2012]. В раннем мелу найдены ходы в древесине, вероятно принадлежащие короедам [Jarzembowski, 1990], а в позднем – ходы поистине исполинского короеда, превышавшего размерами любого из ныне живущих сородичей [Петров, 2013].

Считается, что в отличие от мезозоя и кайнозоя в палеозое сосущие насекомые-фитофаги численно преобладали над грызущими [Пономаренко, 2006] – вначале это были палеодиктиоптероиды, с конца ранней перми их постепенно замещают в среднем более мелкие по размеру равнокрылые с более тонким хоботком, а также миниатюрные трипсы. В карбоне и ранней перми найдены очень крупные, до 1 мм в диаметре, проколы семян и мегаспор [Шаров, 1973; Scott, Taylor, 1983; Shcherbakov et al., 2009], принадлежащие палеодиктиоптерам и родственным им

группам (табл. XI, фиг. 10). Эти насекомые высасывали не только генеративные органы растений – в рахисах карбонового древовидного папоротника описаны проколы диаметром около 0,5 мм, достигающие флоэмы и ксилемы [Labandeira, Phillips, 1996a].

В верхней перми Печорского бассейна на кутикуле листьев *Phylladoderma arberi* Zalessky, emend. Neuburg нами обнаружены многочисленные проколы диаметром около 120 мкм (табл. XI, фиг. 9). Будучи сравнительно крупными, эти проколы не связаны со следами жилок и окружены кольцевым ореолом, что отличает их от проколов современных равнокрылых. Возможно, эти повреждения принадлежат сравнительно мелким или молодым нимфам палеодиктиоптероидов, питавшимся мезофиллом мясистых листьев филладодерм. Мелкие проколы диаметром 40–60 мкм на микроспорах раннепермских прогимноспермов – вероятные следы питания древнейших

трипсов Lophioneuridae [Wang et al., 2009]. Проколы еще меньшего диаметра, сделанные на семенах гнетофитов равнокрылыми или растительной клопами, описаны из раннего мела Израиля [Krassilov et al., 2004].

Таким образом, история почти всех ныне существующих типов повреждений растений насекомыми прослеживается в глубь времен до перми, а в большинстве случаев и до карбона. Некоторые повреждения, например палеозойские яйцекладки или ходы поздне мелового короеда, были гораздо крупнее, чем их современные аналоги, но в остальном разнообразии биоповреждений геологического прошлого не выходит за рамки современного.

Работа поддержана грантами РФФИ 11-04-01712, 13-04-01839 и грантом Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых (МК-6619.2013.4).

## Литература

- Василенко Д.В. Повреждения мезозойских растений Черновских Копей (Забайкалье) // Палеонтол. журн. – 2005. – №6. – С. 54–59.
- Василенко Д.В. Краевые повреждения листьев хвойных и гинкговых из мезозоя Забайкалья // Палеонтол. журн. – 2006. – №3. – С. 53–55.
- Василенко Д.В. Повреждения растений из верхнепермских отложений по р. Сухоне // Палеонтол. журн. – 2007. – №2. – С. 87–90.
- 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.
- Наугольных С.В., Пономаренко А.Г. Предполагаемые следы питания жуков в древесине кониферофита из казанского яруса Прикамья // Палеонтол. журн. – 2010. – №4. – С. 105–110.
- Петров А.В. Новый ихнотаксон *Megascolytinus zherikhini* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) из поздне меловых отложений Монголии // Палеонтол. журн. – 2013 (в печати).
- Пономаренко А.Г. Эволюция фитофагии // Эволюция биосферы и биоразнообразия. К 70-летию А.Ю. Розанова. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. – С. 257–270.
- Шаров А.Г. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер // Чтения памяти Н.А. Холодковского. – Л.: Наука, 1973. – С. 49–63.
- Ash S.R., Savidge R.A. The bark of the Late Triassic *Araucarioxylon arizonicum* tree from Petrified Forest National Park, Arizona // IAWA Journal. – 2004. – Vol. 25. – P. 349–368.
- Bethoux O., Galtier J., Nel A. Earliest evidence of insect endophytic oviposition // Palaios. – 2004. – Vol. 19. – P. 408–413.
- Brongniart C. Note sur des perforations observees dans deux morceaux de bois fossile // Ann. Soc. Entomol. France. – 1877. – 5 ser. – P. 215–220.
- Cichan C.A., Taylor T.N. Wood borings in *Premnoxylon*: Plant–animal interactions in the Carboniferous // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. – 1982. – Vol. 39. – P. 123–127.
- Gall L.F., Tiffney B.H. A fossil noctuid moth egg from the Late Cretaceous of Eastern North America // Science. – 1983. – Vol. 219. – P. 507–508.
- Hellmund M., Hellmund W. Erster Nachweis von Kleinlibellene Eilogen (Insecta, Zygoptera, Lestidae) in der mitteleozänen Braunkohle des ehemaligen Tagebaues Müheln, Bfd. Neumark-Nord (Geiseltal, Sachsen-Anhalt, Deutschland) // Hallesches Jahrb. Geowiss. – 2002. – Vol. 24. – P. 47–55.
- Jarzewowski E.A. A boring beetle from the Wealden of the Weald // Boucot A.J. (ed.) Evolutionary Paleobiology of Behavior and Coevolution. – Amsterdam: Elsevier, 1990. – P. 373–376.
- Jarzewowski E.A. The oldest plant-insect interaction in Croatia: Carboniferous evidence // Geologia Croatica. – 2012. – Vol. 65. – P. 387–392.
- Krassilov V., Lewy Z., Nevo E. Controversial fruit-like remains from the Lower Cretaceous of the Middle East // Cretac. Res. – 2004. – Vol. 25. – P. 697–707.
- Krassilov V., Silantjeva N., Lewy Z. Traumas on fossil leaves from the Cretaceous of Israel // Plant–Arthropod Interactions in the Early Angiosperm History. Evidence from the Cretaceous of Israel / Krassilov V., Rasnitsyn A. (eds.). – Sofia: Pensoft, 2008. – P. 1–187.
- Labandeira C.C. Deep-time patterns of tissue consumption by terrestrial arthropod herbivores // Naturwissenschaften. – 2013. – Vol. 100. – P. 355–364.
- Labandeira C.C., Phillips T.L. Insect fluid-feeding on Upper Pennsylvanian tree ferns (Palaeodictyoptera, Marattiales) and the early history of the piercing-and-sucking functional feeding group // Annals Entomol. Soc. America. – 1996a. – Vol. 89. – P. 157–183.

- Labandeira C.C., Phillips T.L.* Carboniferous insect gall: insight into early ecologic history of the Holometabola // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1996b. – Vol. 93. – P. 8470–8474.
- Meller B., Ponomarenko A.G., Vasilenko D.V., Fischer T.C., Aschauer B.* First beetle elytra, abdomen (Coleoptera) and a mine trace from Lunz (Carnian, Late Triassic, Lunz-am-See, Austria) and their taphonomical and evolutionary aspects // Palaeontology. – 2011. – Vol. 54. – P. 97–110.
- Ponomarenko A.G.* Order Coleoptera Linné, 1758 // History of Insects / *Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J.* (eds.). – Dordrecht: Kluwer, 2002. – P. 164–176.
- Sarzetti L.C., Labandeira C.C., Muzon J., Wilf P., Cuneo R., Johnson K.R., Genise G.F.* Odonatan endophytic oviposition from the Eocene of Patagonia: The ichnogenus *Paleoovoidus* and implications for behavioral stasis // J. Paleont. – 2012. – Vol. 83. – P. 431–447.
- 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. – Vol. 161. – P. 401–410.
- Scott A.C., Taylor T.N.* Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous // Bot. Rev. – 1983. – Vol. 49. – P. 259–307.
- Scudder S.H.* The Tertiary insects of North America // Report of the U.S. Geological Survey of the Territories. – 1890. – Vol. 13. – P. 1–734.
- Scudder S.H.* The Coleoptera hitherto found fossil in Canada // Contribution to Canadian Paleontology. Vol. 2. Pt. 1. – Ottawa: Geological Survey of Canada, 1895. – P. 27–56.
- Shcherbakov D.E., Makarkin V.N., Aristov D.S., Vasilenko D.V.* Permian insects from the Russky Island, South Primorye // Russ. Entomol. J. – 2009. – Vol. 18. – P. 7–16.
- Stull G.W., Labandeira C.C., Dimichele W.A., Chaney D.S.* The "seeds" on *Padgettia readi* are insect galls: Reassignment of the plant to *Odontopteris*, the gall to *Ovo-foligallites* n. gen., and the evolutionary implications thereof // J. Paleontol. – 2013. – Vol. 87. – P. 217–231.
- Tapanila L., Roberts E.M.* The earliest evidence of holometabolous insect pupation in conifer wood // PLoS ONE. – 2012. – Vol. 7. – e31668. – doi:10.1371/journal.pone.0031668
- van Konijnenburg-van Cittert J.H.A., Schmeißner S.* Fossil insect eggs on Lower Jurassic plant remains from Bavaria (Germany) // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. – 1999. – Vol. 152. – P. 215–223.
- Vasilenko D.V., Rasnitsyn A.P.* Fossil ovipositions of dragonflies: review and interpretation // Paleontol. J. – 2007. – Vol. 41. – P. 1156–1161.
- Walker M.V.* Evidence of Triassic insects in the Petrified Forest National Monument, Arizona // Proc. US Nat. Mus. – 1938. – Vol. 85. – P. 137–141.
- Wang J., Labandeira C.C., Zhang G., Bek J., Pfefferkorn H.* Permian *Circulipuncturites discinisporensis* Labandeira, Wang, Zhang, Bek et Pfefferkorn gen. et spec. nov. (formerly *Discinisporensis*) from China, an ichnotaxon of a punch-and-sucking insect on Noeggerathiales spores // Rev. Palaeobot. Palynol. – 2009. – Vol. 156. – P. 277–282.
- Weaver L., McLoughlin S., Drinnan A.N.* Fossil woods from the Upper Permian Bainmedart Coal Measures, northern Prince Charles Mountains, East Antarctica // AGSO J. Austral. Geol. Geophysics. – 1997. – Vol. 16. – P. 655–676.

## Объяснение к фототаблице

### Таблица XI

Фиг. 1, 2. Эндофитные яйцекладки на листьях *Cordaites* spp., Изыхские Копи, Хакасия, верхний карбон: 1 – ПИН №5384/131, 2 – ПИН №5384/132.

Фиг. 3. След питания на листе *Tatarina* sp., ПИН №3840/2402, Исады, Вологодская обл., верхняя пермь.

Фиг. 4. Галлы на листе *Tatarina* sp., ПИН №3321/15; Исады, Вологодская обл., верхняя пермь.

Фиг. 5. Эндофитные яйцекладки на листьях *Pityophyllum* sp., ПИН №4626/481; Черновские Копи, Забайкалье, нижний мел.

Фиг. 6, 7. Следы питания на листьях *Pityophyllum* sp., Черновские Копи, Забайкалье, нижний мел: 6 – ПИН №4626/479, 7 – ПИН №4626/481.

Фиг. 8. Эндофитная яйцекладка на листе *Quereuxia* sp., ПИН № 5140/2; Удурчукан, Приамурье, верхний мел.

Фиг. 9. Лист *Phylladoderma arberi* Zalesky, emend. Neuburg с проколами, окруженными кольцевым ореолом, ПИН № 5483/2; Адзья, Печорский бассейн, верхняя пермь.

Фиг. 10. Прокол семени кордаита, ПИН №3115/303; Чуня, Тунгусский бассейн, верхний карбон.

Фиг. 11. Мина на листе покрытосеменного растения, ПИН № 2383/209; Кзыл-Джар, Казахстан, верхний мел.

Фиг. 12. Приуроченные к жилке галлы на листе *Platanus* sp., ПИН №2055/336; Архара, Приамурье, палеоцен.

Длина масштабной линейки для фиг. 9 – 2 мм, для остальных – 5 мм.



