

ОБЩАЯ
БИОЛОГИЯ

УДК 561:56.07

ПЫЛЬЦА В ЖЕЛУДКЕ ИСКОПАЕМЫХ НАСЕКОМЫХ
КАК СВИДЕТЕЛЬСТВО КОЭВОЛЮЦИИ

© 1997 г. В. А. Красилов, В. В. Жерихин, А. П. Расницын

Представлено академиком Б.С. Соколовым 29.04.96 г.

Поступило 06.05.96 г.

Давно высказывалось предположение о том, что взаимодействие насекомых и растений – важнейший фактор их эволюции. Однако лишь недавно появились палеонтологические свидетельства, позволяющие исследовать процесс коэволюции на конкретном историческом материале. Нами разработан метод извлечения растительных остатков из желудков ископаемых насекомых путем мацерации их содержимого и последующего изучения с помощью электронной микроскопии. Извлеченные этим методом растительные объекты – листовые кутикулы, пыльцевые зерна – в ряде случаев обладают уникальной сохранностью, позволяющей исследовать микроструктурные признаки, недоступные изучению другими методами. Полученные данные могут быть использованы для реконструкции функциональной структуры экосистем геологического прошлого, характера питания отдельных групп вымерших насекомых и использования ими растительной продукции. Сохранение в желудке насекомого остатков разных видов растений свидетельствует об их совместном произрастании в пределах кормовой территории. С помощью такого рода данных удастся восстановить элементы пространственной структуры растительных сообществ.

Материал для изучения отобран из обширной коллекции лаборатории членистоногих Палеонтологического института РАН, насчитывающей несколько тысяч экземпляров из отложений различного возраста, от карбона до плейстоцена. В результате впервые показано широкое распространение палинофагии в нескольких группах вымерших насекомых пермского – раннемелового возраста. Удалось извлечь мешковую, большей частью протосаккатную пыльцу из желудков раннемеловых ксиелид Забайкалья [7]. Основной компонент питания трех видов насекомых из пермских отложений Приуралья (Чекарда) составляла стриатная пыльца, характерная для

пермских и триасовых отложений и принадлежащая глоссоптеридам, пельтаспермам и древним хвойным. На основании этих данных мы выдвигаем гипотезу, связывающую конвергентное формирование и параллельное развитие стриатных морфотипов крупной протосаккатной пыльцы в пределах Субангариды и Гондваны и соответствующего преобразования женской репродуктивной сферы семенных растений с развитием насекомоопыления.

Изучение насекомых из богатейшего местонахождения верхнеюрской флоры и фауны Михайловка (Аулие), хребет Каратау, Южный Казахстан [2, 6], увенчалось находкой пыльцы *Classopollis* в желудке прямокрылых из двух видов *Aboilus*, древнего представителя семейства *Prophalangopsidae* (Ensifera, Orthoptera), весьма обычного в каратауском ориктоценозе. В настоящее время из Каратау описано 12 видов этого рода [3]. Они хорошо различаются по строению стридуляционного аппарата самцов, а видовая принадлежность самок устанавливается по размерам и рисунку передних крыльев. Исследованные экземпляры 2904/1675 и 2997/317 представляют собой хорошо сохранившиеся остатки самок, из которых одна отнесена к *A. amplus* Gorochov (ПИН, № 2904/16756), другая (ПИН, № 2904/1675) по признакам крыла (три неполные темные поперечные перевязи в дистальной трети и многочисленные мелкие пятна в остальной части) напоминает *A. dilutus* Gorochov, но отличается в деталях и значительно крупнее (длина переднего крыла 65 мм против 48.5 у *A. dilutus*). Род относится к семейству, богато представленному в позднем мезозое и сохранившемуся в качестве бедной видами реликтовой группы в современной фауне. Подсемейство *Aboilinae*, распространенное в средней юре – раннем мелу Евразии от Центральной Европы до Японии, полностью вымерло. Внешне *Aboilinae* очень напоминали современных кузнечиковых (*Tettigoniidae*), чьими вероятными предками они являются [4]. Судя по габитуальным особенностям, они были, вероятно, обитателями кустарниковой и древесной растительности [8].

До сих пор кузнечиковых не относили к числу палинофагов, хотя специальные исследования [5] показали, что пыльца составляет от 10 до 100% всего объема пищи, содержащейся в зобе или кишечнике 80 из 100 особей, принадлежащих различным подсемействам. Такое широкое распространение палинофагии может свидетельствовать о ее древности как специальной пищевой адаптации кузнечиковых, что подтверждается нашими данными.

Содержимое желудков представителей обоих видов почти полностью состоит из пыльцы *Classopollis* (рис. 1), собранной в крупные комки. Пыльцевые зерна уплощенно-эллипсоидальные, почти дисковидные, различной степени зрелости. Зрелые зерна в среднем 22–24 мкм (до 25.5 мкм), незрелые 15–18 мкм по длинной оси. Экваториальный поясик шириной 3.5 мкм окружает корпус зерна как кольцевой мешок и отделен от него щелевидной римулой. Проксимальный тетрадный рубец имеет треугольную форму и в ряде случаев покрыт мембраной с мелкими рассеянными гранулами. В области рубца развиты экзинные нити, удерживающие зерна в тетраде. Дистальная покровидная структура снабжена мембраной, пронизанной тончайшими микропорами. Покровный слой оболочки пыльцевого зерна местами нарушен, обнаруживая инфраструктуру, состоящую из булавовидных и конусовидных столбиков, сливающихся в неправильные ячейки. Строение этих зерен типично для *Classopollis* [10], однако такие признаки, как поровая мембрана дистальной апертуры и зернистая мембрана тетрадного рубца, обнаружены впервые. Показано также, что элементы, относимые к скульптуре зерен, в действительности принадлежат инфраструктуре, различимой в сканирующем электронном микроскопе под тонким покровом. Эти данные заставляют пересмотреть видовую диагностику *Classopollis*. Зерна из желудков *Aboilus* сопоставимы с дисперсными *C. bussonii* Reyre и *C. noelii* Reyre [9].

Значение этой находки в первую очередь состоит в том, что *Classopollis* – широко распространенный в мезозое морфотип пыльцевых зерен с признаками покрытосеменных – в последние годы привлекает большой интерес как объект фитоистратиграфических, палеоклиматологических и филогенетических исследований [1]. Это первая появившаяся в эпоху безраздельного господства дистально-однобороздного морфотипа, обычного среди голосеменных, пыльца с поровой и кольцевой апертурами, стриатной экваториальной зоной и столбчатой инфраструктурой, характерной для цветковых растений и функционально связанной с механизмом репродуктивной самонесовместимости. Находки этой пыльцы в спорангиях показали ее принадлежность вымершей мезозойской группе гирмерелловых (“хейролепидиевых”), тради-

ционно относимой к хвойным. Однако изученное одним из авторов строение женских стробилов, как и палинологические признаки, позволяет выделить их в качестве особой ветви гнетифитов. В результате существенно меняется представление о мезозойской растительности, в составе которой, наряду с хвойными, гинкговыми и цикадофитами, ведущую роль играли ксероморфного облика чешуелистные гнетифиты, представленные в ископаемом состоянии массой отделившихся листьев, опадающих, как у эфедр, зеленых веточек, а также купул с крыловидными выростами, служивших для распространения семян. Своеобразная пыльца, по видимому, прорастала на поверхности купул, не попадая в пыльцевую камеру.

В юре гирмерелловые были распространены от экватора до 50° с.ш., почти не заходя в зону листопадных феникопсисовых лесов. Установившееся в литературе представление о *Classopollis* как индикаторе аридного или семиаридного климата плохо согласуется с тафономическими данными. Эта пыльца наиболее обильна – до 80% палинологических спектров – в прибрежно-морских отложениях. Находки крупных насекомых с еще хорошо сохранившимся содержимым желудков в мергелях Каратау свидетельствуют о непосредственной близости их местообитаний к береговой линии, что хорошо согласуется с обилием остатков гирмерелловых, стволы которых нередко сохраняются в прижизненном положении. Эти данные показывают, что ксероморфизм гирмерелловых, обычно связываемый с сухим климатом, в действительности объясняется их вхождением в литоральные сообщества побережий морей и карбонатных озер, которым свойственны приспособления к физиологической сухости. Гармомегатные структуры их пыльцы скорее связаны с переносом насекомыми, чем с климатом.

Наши данные о питании насекомых пыльцой *Classopollis* согласуются с высокой пыльцевой продуктивностью гирмерелловых и их реконструкцией как доминирующего компонента прибрежных формаций. Крупные прямокрылые, перелетающие на небольшие расстояния, переносили большие массы пыльцы, которые в течение длительного времени находились в воздушной среде. В этой связи находят объяснение такие особенности *Classopollis*, как распространение в тетрадах и редукция экваториального мешка, превращенного в гармомегатный (регулирующий объем зерна) поясик. Вместе с тем возникла необходимость в защите развивающихся семян, развитии их сомкнутого купулярного покрова и экстраординарном прорастании пыльцы. Гирмерелловые в силу этого эволюционировали в направлении покрытосемянности. Это направление возникло в историческом развитии мезозойских

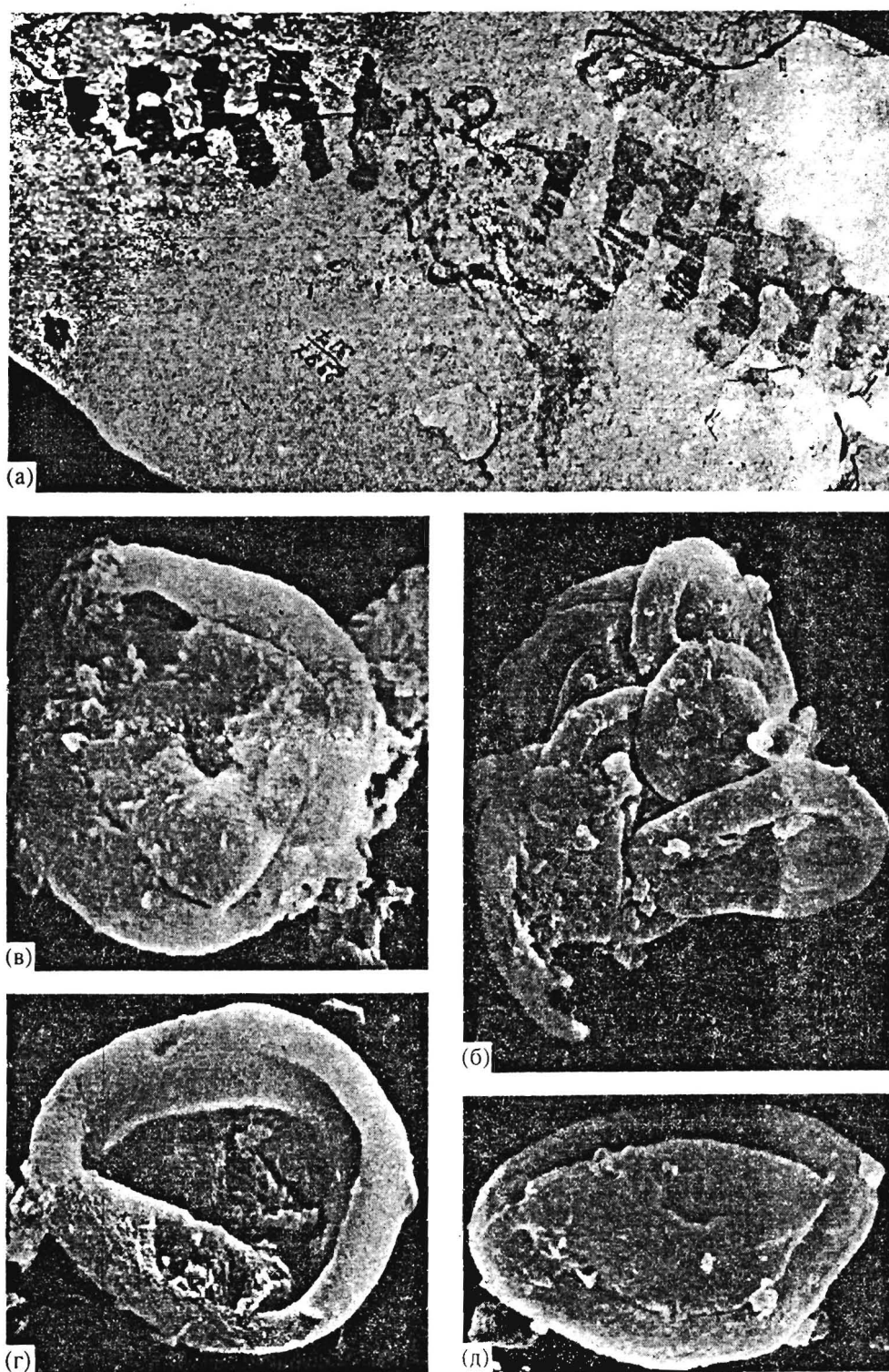


Рис. 1. Пыльца из желудка ископаемого насекомого: а – *Aboilus amplus* Gorochov из верхней юры Каратау (ПИН, экз. № 2997/317) с пылью в желудке (1х); б – комок пыльцевых зерен *Classopollis*, скан. 1700х; в–д – отдельные пыльцевые зерна в проксимальном и дистальном положении, скан. 3000х.

растений как продукт коэволюции и поддерживалось в результате взаимодействия с насекомыми, вовлекая различные компоненты пионерных сообществ.

Таким образом, получены первые документальные подтверждения участия насекомых в формировании крупных групп высших растений и развитии основных признаков покрытосемянности.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вахрамеев В.А. // Сов. геология. 1980. № 8. С. 48-56.
2. Геккер Р.Ф. // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1948. Т. 15. С. 1-110.
3. Горохов А.В. В кн.: Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 145-190.
4. Горохов А.В. Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). СПб.: Наука, 1995. 224 с.
5. Гринфельд Э.К. Происхождение антофилии у насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 186 с.
6. Долуденко М.П., Орловская Э.Р. Юрская флора Каратау. М.: Наука, 1976. 262 с.
7. Красилов В.А., Расницын А.П. // Палеонтол. журн. 1982. № 4. С. 83-91.
8. Шаров А.Г. // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1968. Т. 118.
9. Reyre Y. // Palaeontology. V. 13. P. 302-322.
10. Taylor T.N., Alvin K.L. // J. Bot. 1984. V. 71. P. 575-587.