

УДК 565.751:551.763

ДЫХАТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА И БИОЛОГИЯ РАННЕМЕЛОВОГО ИСКОПАЕМОГО SAUROPHTHIRUS LONGIPES PONOMARENKO, 1976 (INSECTA, ?APHANIPTERA, SAUROPHTHIROIDEA STAT. NOV.)

© 2017 г. А. П. Расницын^{a, *}, О. Д. Стрельникова^{b, **}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

^bМосковский педагогический государственный университет, Институт биологии и химии, Москва

*e-mail: alex.rasnitsyn@gmail.com

**e-mail: ol.strelnikova@mail.ru

Поступила в редакцию 06.04.2016 г.

Принята к печати 16.04.2016 г.

По изученным остаткам самок *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976 дается характеристика новых деталей их внутреннего строения. Описывается трахейная система, которая представлена тремя парами широких продольных стволов, открывающихся двумя парами дыхалец: крупными между передне- и среднеспинкой и очень крупными на вершине восьмого сегмента брюшка. Девятый и последующие сегменты способны далеко отгибаться вниз, освобождая дыхальца. В целом это свидетельствует о водном дыхании и заставляет модифицировать прежнюю гипотезу о паразитизме *Saurophthirus* на крыловой мембране птерозавров. Предполагается, что самка осуществляла гонотрофический цикл: единовременное получение порции крови, достаточной для созревания крупной партии яиц, затем уход в воду как безопасное место для переваривания и созревания яиц, далее яйцекладка и новый выход из воды на растения для подкарауливания птерозавра, барражирующего над водой в поисках рыбы, и затем новый акт кровососания. Семейства *Saurophthiridae*, *Pseudopulicidae* и *Tarwiniidae* объединены в надсемейство *Saurophthiroidea* Ponomarenko, 1986, stat. nov.

DOI: 10.7868/S0031031X17020143

ВВЕДЕНИЕ

А.Г. Пономаренко (1976) описал найденное в Байсе (неоком, вероятно, баррем Забайкалья; Zherikhin et al., 1999) в единственном экземпляре необычное бескрылое насекомое *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976, в котором, несмотря на серьезные отличия (крупное, не сжатое с боков тело, длинные антенны, длинные, слабые, не прыгательные ноги, мягкое брюшко), усмотрел сходство с блохами. Одной из причин такого определения было сходство с другим загадочным насекомым *Tarwinia australis* Riek, 1970, незадолго до того описанным также из нижнего мела (апта) Кунварры в Австралии и также сближаемого с блохами (предположительно в качестве паразита каких-то волосатых животных) (Riek, 1970). Другое важное соображение, на которое обратил внимание Пономаренко, — сочетание колюще-сосущего хоботка и других свидетельств паразитического, кровососущего образа жизни (мягкое раздувающееся брюшко, прицепные ноги) с гомотомной грудью. Это исключало родство с двукрылыми, основной альтернативой для кровососов среди насекомых (поскольку родство с вшами и другими *Paraneoptera* исключается пятичлениковыми лапками заврофтируса). Оставалось только сближение со скорпионницами и в осо-

бенности с их потомками — блохами. Далее Пономаренко отмечает сходство ископаемого с различными паразитами, живущими на перепонке крыльев летучих мышей (очень длинные, “циркульные” прицепные ноги) и, учитывая крупные размеры ископаемого (порядка 12 мм), предполагает, что это был кровососущий паразит летающих ящеров. Так 40 лет назад началась история мезозойских “блох”, к сегодняшнему дню собравшая уже значительную литературу (см. ниже).

Особое семейство для *Saurophthirus* было установлено только через десять лет (Пономаренко, 1986), в связи с описанием рода *Saurophthiroides* Ponomarenko, 1986 из нижнего мела Западной Монголии, впоследствии оказавшегося представителем внешне сходной, но далекой и тоже загадочной группы *Chresmodidae* (Rasnitsyn, Quicke, 2002, с. 256, 366). Упомянутый там же (Rasnitsyn, Quicke, 2002, с. 242) *Saurophthirus* sp. из нижнемелового местонахождения Семен в Забайкалье также основан на находке представителя *Chresmodidae*.

Позже было представлено описание еще одного вида бескрылого насекомого *Strashila incredibilis* Rasnitsyn, 1992, на этот раз из нижней или средней юры (местонахождение Могзон в Забайкалье). Сходство нового вида с *S. longipes* и

T. australis по таким признакам, как антенны, укороченные по сравнению с большинством свободноживущих насекомых, колюще-сосущий ротовой аппарат, слабая склеротизация брюшка и удлиненные конечности, было принято как свидетельство родства с ними и сходного образа жизни (Rasnitsyn, 1992). В дальнейшем *S. incredibilis* и его родичей, найденных в средней юре Китая (Vršanský et al., 2010; Huang et al., 2013) исключили из “древних блох” и отнесли к отряду двукрылых (Huang et al., 2013). Это отнесение подтверждается консолидированным грудным отделом этих насекомых, чего не было видно на первом описанном отпечатке. Так что при дальнейшем сравнении заврофтироидов *Strashilidae* учитываться не будут.

Три рода мезозойских “блох”, близких к *Saurophthirus*, были описаны из Северо-Восточного Китая (пров. Внутренняя Монголия). Это *Pseudopulex* Gao et al., 2012, *Hadropsylla* Huang et al., 2013 и *Tyrannopsylla* Huang et al., 2013 (Gao et al., 2012, 2013, 2014; Huang et al., 2012, 2013; Huang, 2015). Из среднеюрских отложений формации Цзюлоншань (Jiulongshan Fm) происходят *Pseudopulex jurassicus* Gao, Shih et Ren, 2012, *P. wangi* Huang, Engel, Cai et Nel, 2013 и *Hadropsylla sinica* Huang, Engel, Cai et Nel, 2013, а *Pseudopulex magnus* Gao, Shih et Ren, 2012, *P. tanlan* Gao, Shih, Rasnitsyn et Ren, 2014 и *Tyrannopsylla beipiaoensis* Huang, Engel, Cai et Nel, 2013 — из нижнемеловой формации Исянь (Yixian Fm). Отсюда же описан и *Saurophthirus exquisitus* Gao, Shih, Rasnitsyn et Ren, 2013, второй вид рода, ранее известного только из Забайкалья.

По совокупности признаков мезозойские “блохи” были разделены на семейства *Saurophthiridae* Ponomarenko, 1986, *Pseudopulicidae* Gao, Shih et Ren, 2012 и *Tarwiniidae* Huang, Engel, Cai et Nel, 2013 (Пономаренко, 1986; Gao et al., 2012; Huang et al., 2013). Ввиду их несомненного сходства и, очевидно, также родства представляется необходимым объединение их в самостоятельное надсемейство *Saurophthiroidea* Ponomarenko, 1986, stat. nov., что позволит обойтись без нечеткой формулировки “мезозойские ‘блохи’”. Из трех семейств заврофтироидов *Pseudopulicidae* распространены в Китае и известны со средней юры до раннего мела, *Saurophthiridae* найдены только в нижнем мелу, но распространены шире — в Китае и Сибири (Забайкалье), а для *Tarwiniidae* существует единственная находка в нижнем мелу Австралии. *Saurophthiridae* отличаются от других семейств цилиндрическим (не веретеновидным) телом самки, сравнительно коротким хоботком, мягким брюшком самки с почти утраченной внешней сегментацией и длинными полувтянутыми гениталиями самца. Соответственно *Pseudopulicidae* характеризуются веретеновидным телом самки, мощным хоботком, более явственной сегментацией брюшка самки и короткими, широ-

кими не втяжными гениталиями самца. *Tarwiniidae*, известные по единственному отпечатку самца, отличаются от обоих предыдущих семейств слегка сжатым с боков телом, густой щеткой волосков на вершине и по внешнему краю голени и короткими втяжными гениталиями. Дополнительно тарвиния характеризуется сравнительно слабо измененной головной капсулой и свободными челюстными щупиками, а также мощными передними тазиками и бедрами, тогда как у двух других семейств голова шлемовидная (сужена к вершине, где расположены маленькие глаза и где крепятся антенны), а щупики постоянно прилегают к хоботку. Анализ морфологии трех семейств, проведенный Гао с соавторами (Gao et al., 2014), позволил сделать вывод, что раньше всех в этой группе обособились тарвинии, сохранившие относительно примитивное строение головной капсулы и щупиков, но специализированные по строению ног и, возможно, гениталий. Из двух других семейств псевдопулициды примитивны по менее дифференцированному опушению, четкой сегментации брюшка у самки и наружным, не удлиненным гениталиям самца, но более продвинуты по щупикам, более тесно ассоциированным со стилетами хоботка. Напротив, заврофтириды специализированы по глубокой дифференциации опушения и утрате ясной сегментации брюшка самки, по особенно тонким и длинным ногам и по очень длинным, частично втяжным гениталиям самца. Предполагаемые Хуан и др. (Huang et al., 2012) происхождение заврофтироидов общим корнем с хоботными скорпионницами семейства *Apieuretopsyichidae* и монофилия современных блох непосредственно с *Saurophthiridae* представляются нам недостаточно обоснованными, но обсуждение этих вопросов выходит за рамки данной работы.

Таким образом, за последние 40 лет представления о заврофтироидах кардинально изменились. На данный момент описано девять видов (*Pseudopulex jurassicus*, *P. magnus*, *P. tanlan*, *P. wangi*, *Hadropsylla sinica*, *Tyrannopsylla beipiaoensis*, *Tarwinia australis*, *Saurophthirus longipes*, *S. exquisitus*), относящихся к трем семействам (*Saurophthiridae*, *Pseudopulicidae* и *Tarwiniidae*). Из них три вида происходят из среднеюрской формации Цзюлоншань в Китае (*P. jurassicus*, *P. wangi* и *H. sinica*), четыре из китайской нижнемеловой формации Исянь (*P. tanlan*, *P. magnus*, *T. beipiaoensis* и *S. exquisitus*) и по одному из нижнемеловых зазинской свиты Забайкалья (*S. longipes*) и ископаемых слоев Кунварры в Австралии (*T. australis*). Среднеюрские виды входят в состав так называемой биоты Яньляо (Yanliao), известной пока только с территории С.-В. Китая; раннемеловые виды Китая и Сибири представляют гораздо более широко распространенную биоту Жэхэ (Jehol), обильно представленную и в Монголии (Huang, 2015). Положение австралийской Кунварры в этом плане

обособленное и пока точнее не идентифицированное.

Общие тенденции в эволюции надсемейства *Saurophthiroidae* выделить трудно, поскольку для каждого из трех его семейств характерны специализации в разных направлениях. Наиболее специализированы, несомненно, заврофтириды: псевдопулициды и тарвинии в разных отношениях более примитивны (см. выше). Если же сопоставить надсемейство с современными блохами, эволюционная тенденция блох в целом становится совершенно очевидной. Это уменьшение размеров тела, его латеральное сплющивание и полная склеротизация брюшка, превращение прицепных ног в прыгательные (их укорочение, расширение, усиление мускулатуры и вооружения, сближение тазиков к средней линии тела), сильное укорочение антенн, дальнейшая редукция глаз, развитие сложных систем ктенидиев для фиксации в волосяном или перьевом покрове хозяев, уменьшение и интернализация мужских гениталий.

Причиной постановки настоящей работы стало обнаружение остатков крупных трахей у самок *Saurophthirus longipes* (см. ниже), что плохо сочетается с первоначальной гипотезой об образе жизни завроптероидов. Авторы почти всех публикаций сходятся во мнении о паразитизме описанных насекомых на позвоночных, чаще на летающих ящерах, о чем свидетельствует строение их ротового аппарата и конечностей. Однако наличие гипертрофированных трахейных стволов, как у личинок водных жуков, свидетельствует о необходимости в запасании кислорода и в целом о возможности водного образа жизни. Эта гипотеза тем более привлекательна, что она может объяснить нечастые, но все же регулярные ископаемые находки заврофтироидов, которые парадоксальны сами по себе. Дело в том, что бескрылые насекомые, не связанные с водоемами, по тафономическим причинам редко захораниваются в осадочных отложениях (Жерихин и др., 2008). А эктопаразиты позвоночных редко сохраняются даже в янтарях, не говоря уже об осадочных отложениях. Тем не менее, заврофтироиды представлены в коллекциях не одним десятком отпечатков (только *S. longipes* теперь известен по 15 экз.) с обширной территории, охватывающей Сибирь, Китай и Австралию, что составляет одну из многих загадок, связанных с этой удивительной группой насекомых.

Нашей целью были изучение трахейной системы *S. longipes* как способа лучше понять биологию заврофтироидов, и попытка разрешить связанные с этими насекомыми тафономические и экологические противоречия. Новые данные по другим аспектам строения *S. longipes* будут представлены в последующих публикациях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для этой работы послужили отпечатки *Saurophthirus longipes*, хранящиеся в Лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А. Борисяка (ПИН) РАН в Москве и происходящие из нижнемеловых (возможно, барремских) отложений зазинской свиты местонахождения Байса в верховьях р. Витим Восточного Забайкалья. Это отложения узкого и глубокого озера в межгорной впадине Витимского вулканического плато, часто карбонатные (известняки, мергели), местами битуминозные, а также алевролиты, песчаники, конгломераты (Скобло, Лямина, 1990; Zherikhin et al., 1999). В Байсе найдены остатки не менее 195 семейств крылатых насекомых, относящихся к 25 отрядам. Многие из них автохтонны (50–80 видов обитателей Байсинского озера) и часто более нигде не встречаются. Доминирующими группами являются двукрылые, поденки, стрекозы, жуки и полужесткокрылые. Среди водных личинок особенно обильны комары *Chaoboridae* (“коретры”), поденки *Ephemeroptera melanurus* Cockerell, стрекозы *Hemerostoma baissicus* Pritykina и жуки *Coptoclava longipoda* Ping, а также домики личинок ручейников. Среди других ископаемых встречаются перья птиц, неопределимые кости тетрапод, остатки рыб, моллюсков, рачков и растений, окаменелая древесина (Zherikhin et al., 1999).

Из общего числа 15 экз. *S. longipes*, хранящихся в колл. ПИН РАН, для работы были отобраны шесть отпечатков самок: ПИН, №№ 3064/1898 (голотип), 2381, 2378, 2380, 2383 и 4210/6965. Образцы были изучены под микроскопом МПС-2 без спирта и под 95%-м спиртом и сфотографированы под биноклем Leica M165C с помощью камеры Leica DFC 420. Соединение фотографий проводилось в программах Helicon Focus 5.1.28 и Kolor Autopano Giga 3.0.5. Контрастирование фотографий проводилось в программах Adobe Photoshop CS6 и FastStone Image Viewer 5.5. Фотографии высокого разрешения получены при помощи сканирующего микроскопа TESCAN/Vega XMU Кабинета приборной аналитики ПИН РАН (BSE Detector). Рисунки по фотографиям сделаны в программе CorelDraw X3. При необходимости производилось дополнительное препарирование образцов с помощью препаровальных игл, сделанных из заточенного круглого или трехгранного надфиля.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На изученных экземплярах (рис. 1–5) были обнаружены три пары хорошо развитых широких продольных трахейных стволов, тесно сближенных в два блока общей шириной приблизительно 0.3 ширины брюшка каждый, которые лежат дорсо-латерально и открываются на восьмом сегменте одной парой крупных дыхалец. Во многих слу-



Рис. 1. *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976, голотип ПИН, № 3064/1898, общий вид (фото D. Grimaldi).

чаях сохранились спиральные утолщения трахей (тенидии) (рис. 2). Чаще видны только два ствола, скрывающие третий. Рострально трахеи, сужаясь, прослеживаются до среднегрудных дыхалец, которые идентифицированы предположительно: если идентификация корректна, то эти дыхальца

тоже велики. Стволы в блоках без видимых соединений (анастомозов), лежат в основном параллельно, лишь иногда изгибаясь и переплетаясь. В одном случае хорошо видна широкая поперечная комиссура, соединяющая задние дыхальца и проходящая дорсально по границе восьмого и девя-

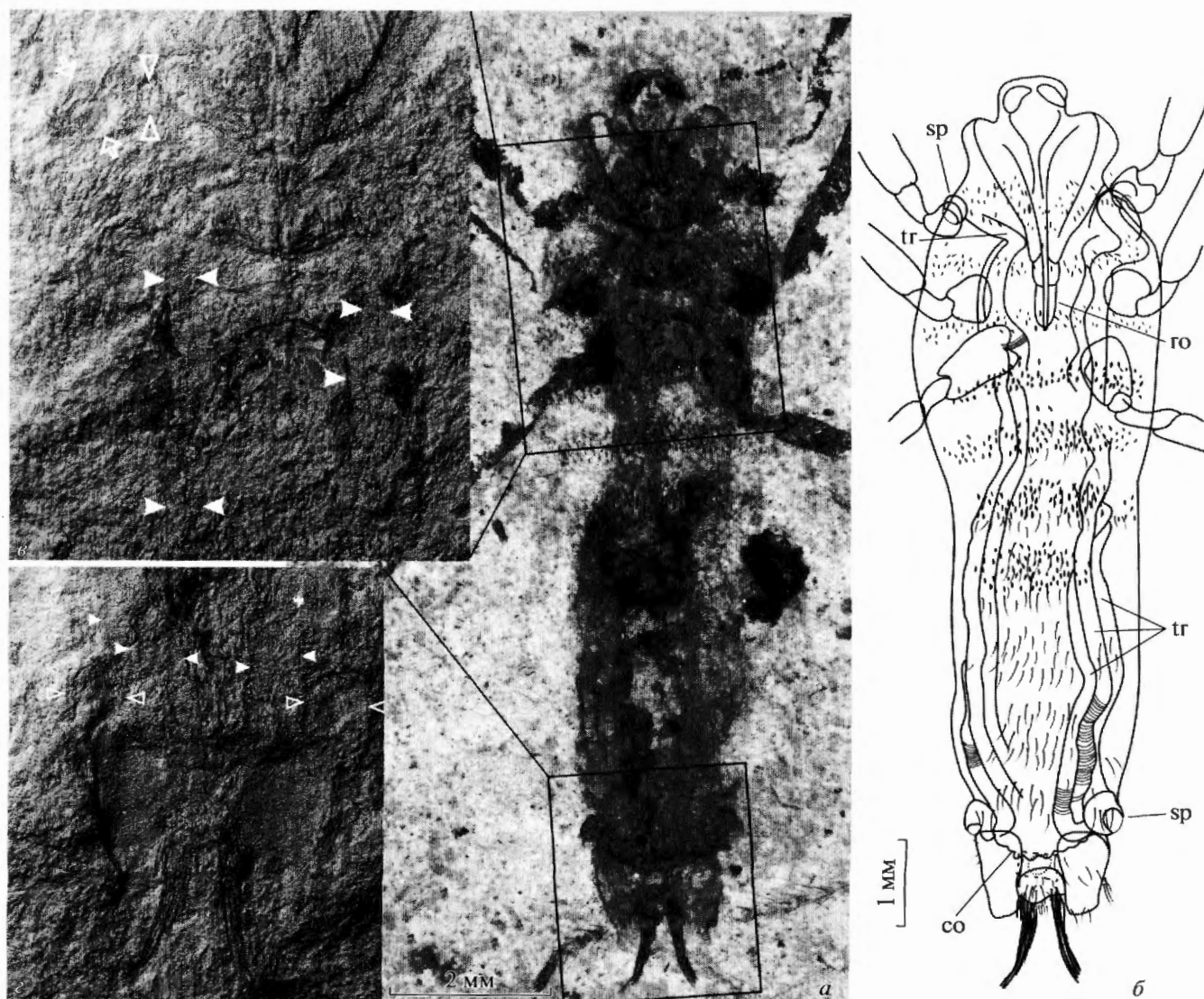


Рис. 2. *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976, голотип ПИН, № 3064/1898: а – фото, б – интерпретация трахейной системы, в, г – SEM фото передней и задней части тела. Обозначения здесь и далее, если не сказано иначе: стрелки – передний тазик, сплошные треугольники – трахейные стволы, полые треугольники – дыхальца; сп – комиссура, со – воротничок, го – хоботок, sp – дыхальце, tr – трахейный ствол.

того сегментов (рис. 4). Другие трахеи, отходящие от продольных стволов (возможно, поперечные комиссуры или висцеральные трахеи) видны редко (рис. 3, 5). Их расположение, по-видимому, метамерно: в известных случаях они отходят каудальнее сегментарных полос шипиков, которые располагаются ровными поперечными рядами по спинной стороне грудных и первых четырех брюшных сегментов. Трахейные стволы могут образовывать петли и загибы около дыхалец (рис. 2, 4).

С дыхательной функцией предположительно связана толстая складка (воротничок) мягкой мембраны на границе мягкой восьмого и склеротизованного девятого тергитов (рис. 2, 4), вероят-

но, растягивающаяся при отгибании девятого сегмента для освобождения дыхалец (см. ниже).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как известно (см., например, Wigglesworth, 1935; Шванвич, 1949; Тыщенко, 1986), дыхательная система насекомых представлена трахеями, открывающимися в исходном варианте в десять пар дыхалец, расположенных по бокам средне- и заднегруди и восьми первых сегментов брюшка (голопневстическая трахейная система). В типичном случае от каждого дыхальца отходит короткая трахея, которая дает начало трем другим поперечным, идущим дорсально, вентрально и медиально. С функцией соединения поперечных

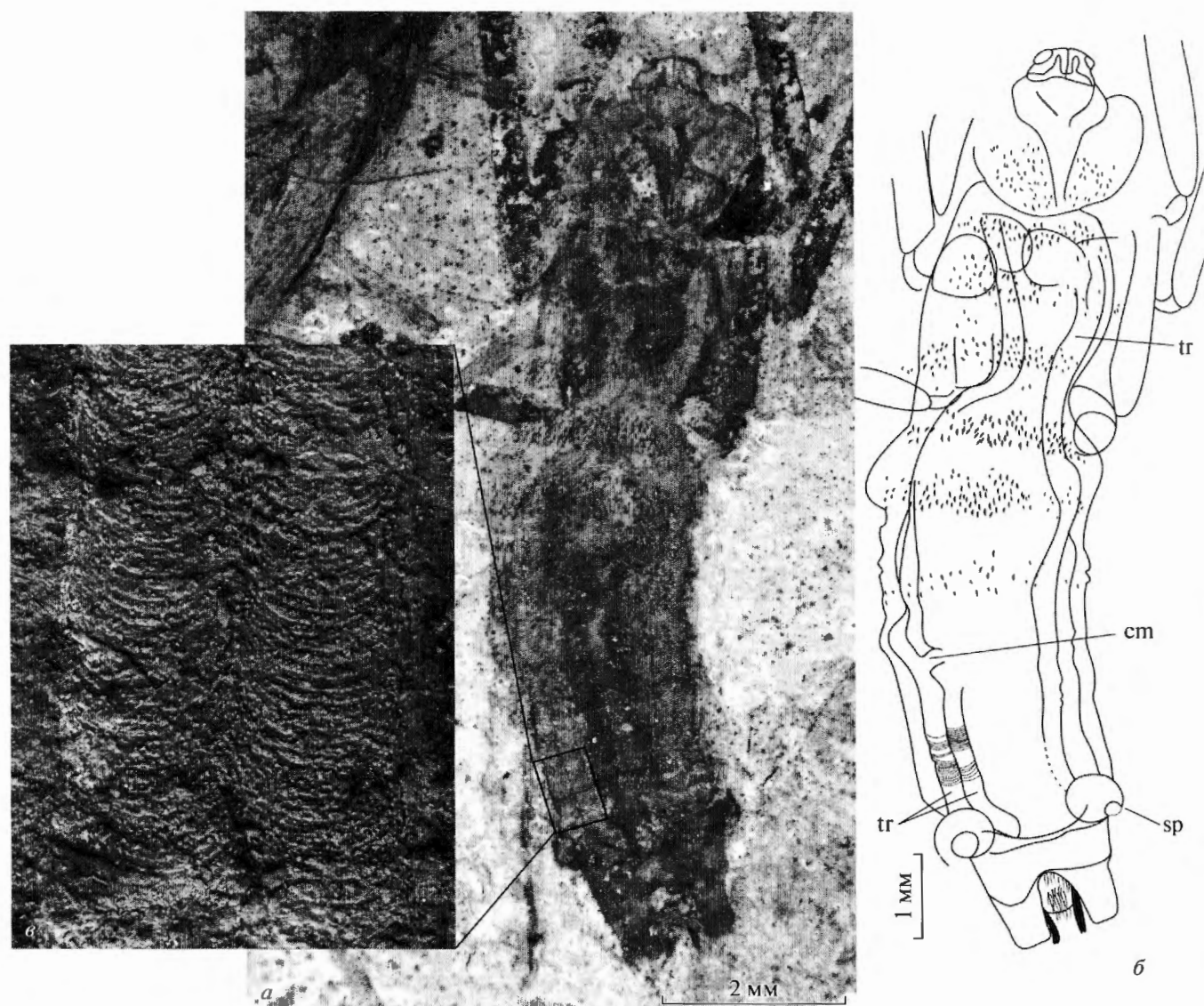


Рис. 3. *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976, экз. ПИН, № 4210/6965: а – фото, б – интерпретация трахейной системы, в – SEM фото участка двух трахейных стволов.

трахей развиваются парные продольные стволы – дорсальные, латеральные и вентральные. В каждом сегменте от главных стволов отходят и ветвятся второстепенные трахеи, от которых далее отходят трахеолы, поставляющие кислород непосредственно к клеткам. Часто количество дыхалец меньше десяти; например, у многих личинок двукрылых они имеются лишь на среднегруди и на восьмом сегменте брюшка (амфипневстическая) или только на восьмом сегменте брюшка (метапневстическая трахейная система). Если трахейная система вовсе не содержит открытых дыхалец, она называется замкнутой (апневстической). Строение дыхалец изменчиво: они могут быть простыми (отверстие с замыкательным аппаратом) и сложными (помимо обычного отверстия имеется атриум, предохраняющий трахеи от

заливания водой, попадания паразитов и пыли) (Захваткин, 2001).

У блох (рис. 6) вдоль тела с каждой стороны тянется по два продольных трахейных ствола, расположенных в груди и сближенных в брюшке: судя по их положению в груди, это латеральный и вентральный стволы. Трахейные стволы открываются в дыхальца на средне- и заднегруди и на восьми сегментах брюшка, и в каждом сегменте отсылают вверх и вниз поперечные дорсальные и вентральные комиссуры. У скорпионниц, других предполагаемых современных родственников *Saurophthiroidea*, дыхательная система организована сходным образом (Setty, 1940) и также характеризуется полным набором дыхалец (средне- и заднегрудные и восемь пар брюшных).

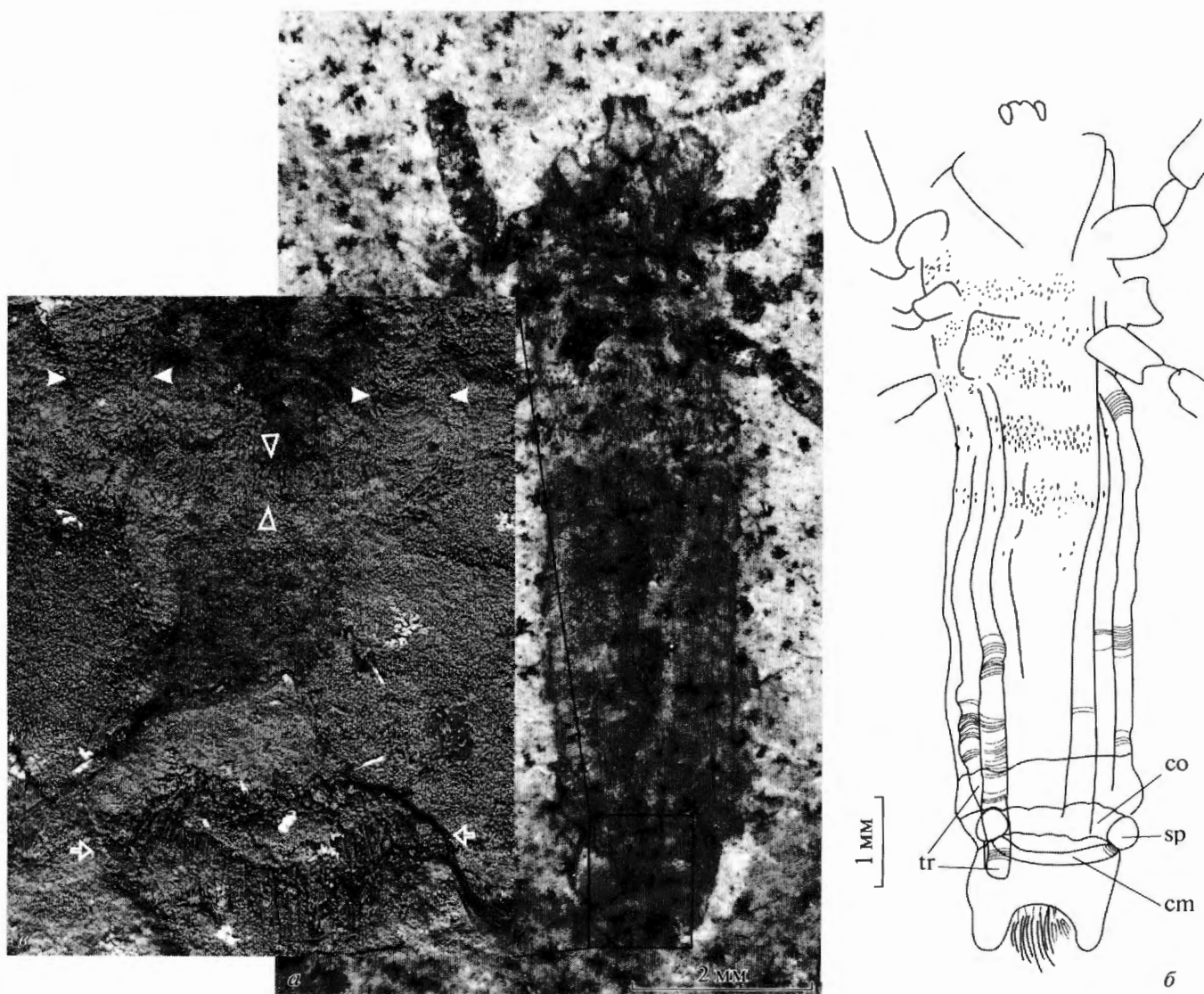


Рис. 4. *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976, экз. ПИН, № 3064/2381, а — фото, б — интерпретация трахейной системы, в — SEM фото вершины брюшка с задней комиссурой. Обозначения: стрелки — анальный гребень, остальные — как на рис. 1.

Трахейная система *S. longipes* (рис. 7) оказалась гораздо более специализированной, чем у современных скорпионниц и блох, и (по крайней мере, по числу дыхалец) чем у *Pseudopulicidae* с их десятью парами крупных дыхалец (Huang et al., 2013, рис. 1а). У *S. longipes* (и у других заврофтирид; рис. 8) трахейная система, по-видимому, амфипневстическая (если не метапневстическая, см. выше), с очень крупной задней парой дыхалец, т.е. в этом отношении она подобна таковой у многих личинок двукрылых. Важную специализацию представляет наличие с каждой стороны тела по блоку из трех сильно расширенных трахейных стволов, что, по-видимому, вообще не имеет аналогий у насекомых, хотя сами по себе три продольных трахейных ствола — это прими-

тивный признак. Тройной блок трахей мог образоваться путем смещения вентральных и латеральных продольных стволов вверх к дорсальному стволу.

Единственный известный нам функциональный аналог описанной дыхательной системы — это огромные продольные трахейные стволы у метапневстических водных личинок жуков, например, у современных и вымерших жуков-плавунцов и их родичей (рис. 9). У личинок плавунцов дыхательная система представлена парой одиночных (не тройных) расширенных продольных стволов, которые на первых личиночных стадиях открываются единственной парой дыхалец на восьмом сегменте брюшка, и лишь на последних стадиях открывается полный набор дыхалец

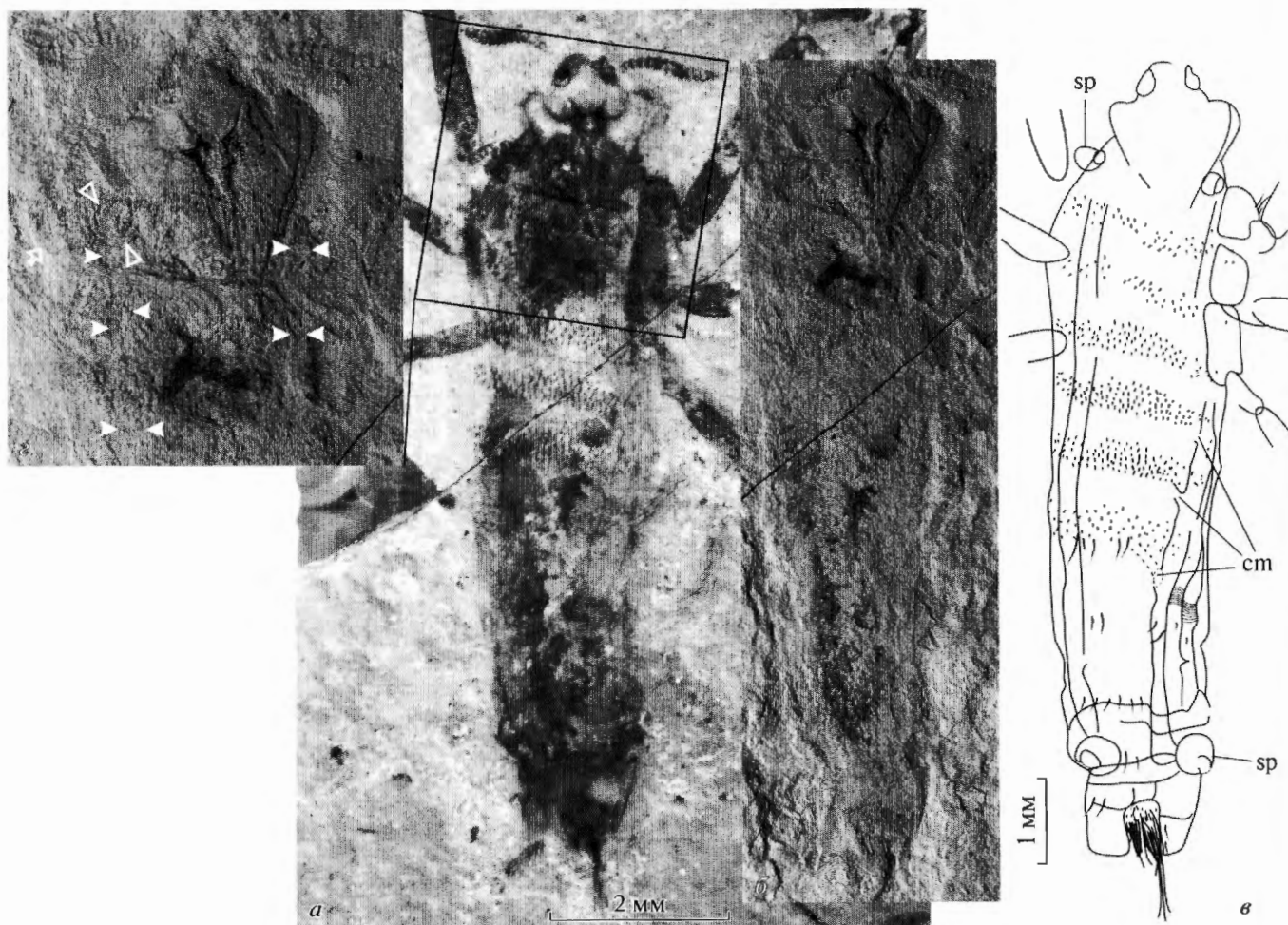


Рис. 5. *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976, экз. ПИН, № 3063/2378: а – фото, б – SEM фото, в – интерпретация трахейной системы, г – SEM фото головы и груди.

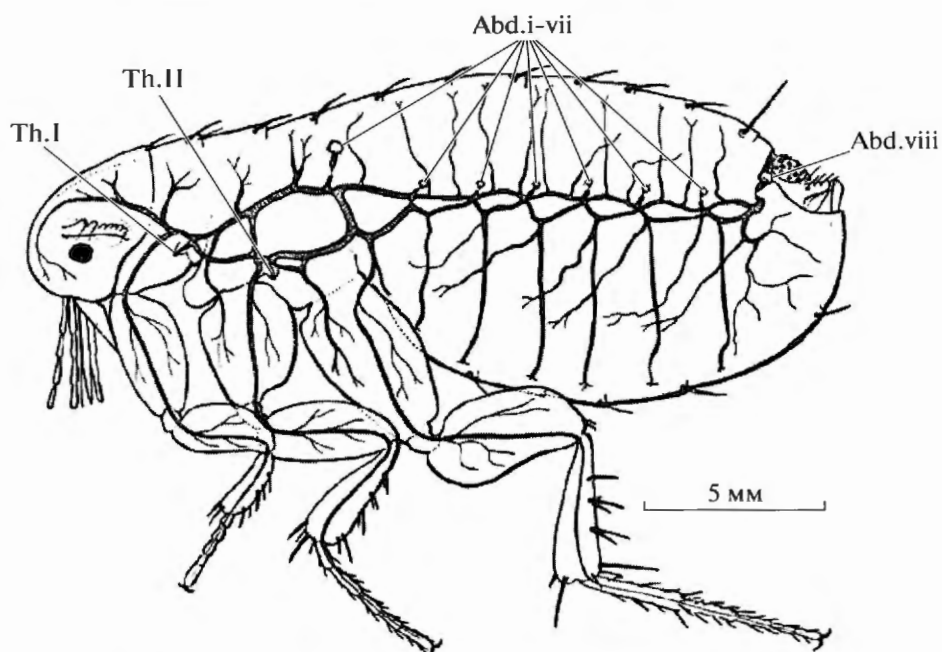


Рис. 6. Трахейная система блохи *Xenopsylla* (по Wigglesworth, 1935). Обозначения: Th.I, Th.II – средне- и заднегрудное дыхальца, Abd.i-vii, Abd.viii – брюшные дыхальца 1-го–8-го сегментов.

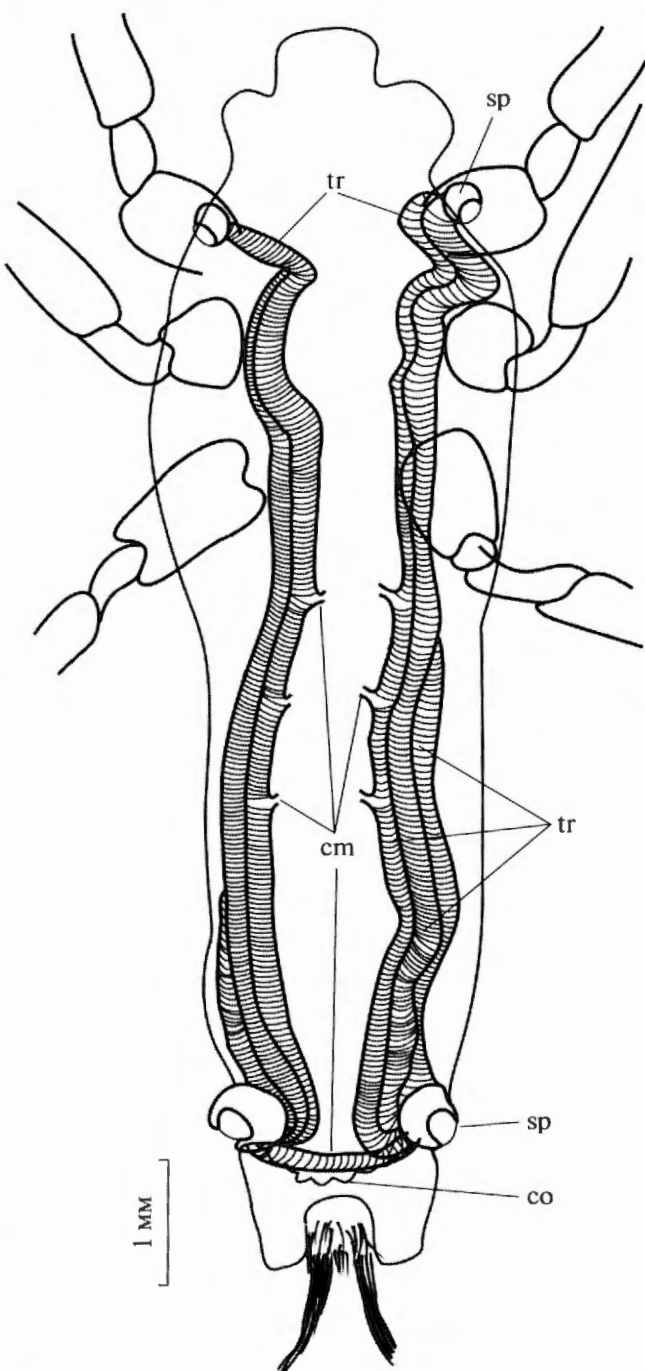


Рис. 7. *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976, схема организации трахейной системы.

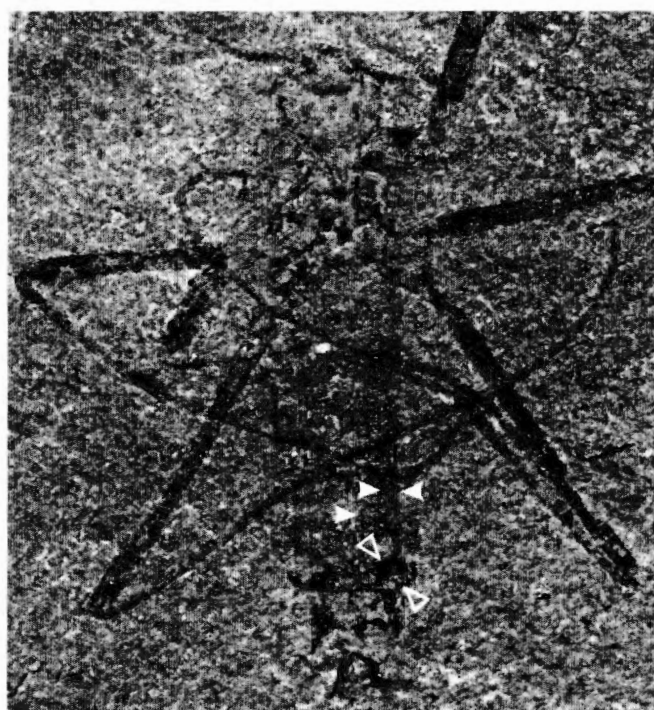


Рис. 8. Дыхальца и трахейные стволы *Saurophthirus exquisitus* Gao, Shih, Rasnitsyn et Ren, 2013 (по Gao et al., 2013, рис. 2B, с изменениями). Сплошные треугольники — трахейные стволы, полые треугольники — дыхальце.

нок этого жука две толстые трахеи ($1/3$ от ширины тергита каждая) тянутся вдоль всего тела и резко сужаются при впадении в дыхальца на восьмом брюшном сегменте (рис. 9). Дыхальца среднегруди и первых семи брюшных сегментов закрыты, и на отпечатках имеют вид зернышек, а на восьмом сегменте стигмы увеличены в 2–3 раза по отношению к остальным (Пономаренко, 1961). Подобное строение дыхательной системы было описано и для трех самых древних находок других личинок семейства Coptoclavidae (Prokin et al., 2013), но, в отличие от *C. longipoda*, у них просматривается среднегрудное дыхальце.

Важен механизм дыхания личинок плавунцов: подплывая к поверхности воды, они отгибают вершину брюшка, открывая дыхальца. При этом отогнутая вершина брюшка фиксируется на пленке поверхностного натяжения, позволяя личинке свободно висеть в процессе дыхания, а в случае опасности резко оторваться от нее и уплыть. Набрав кислород в трахеи, личинка разгибает брюшко, закрывая дыхальце, и уплывает. Описанная выше кожная складка (воротничок) между восьмым и девятым тергитами брюшка *S. longipes*, позволяющая далеко отгибать вершину брюшка во время дыхания, углубляет морфологическое сходство заврофтирид с водными личинками жуков и, соответственно, сходство их предполагаемого способа дыхания.

(Yee, 2014). Среди вымерших жуков Hydradeephaga можно выделить *Coptoclava longipoda* Ping, которую Пин Чжи (Ping, 1928) описал из формации Лайян (Laiyang Fm., С.-В. Китай), аналога более известной китайской формации Исянь и забайкальской зазинской свиты. Позже этот вид был найден во многих приблизительно одновозрастных отложениях Забайкалья, Монголии и Китая (Пономаренко, 1961, 1975; Zhang, 1997). У личи-

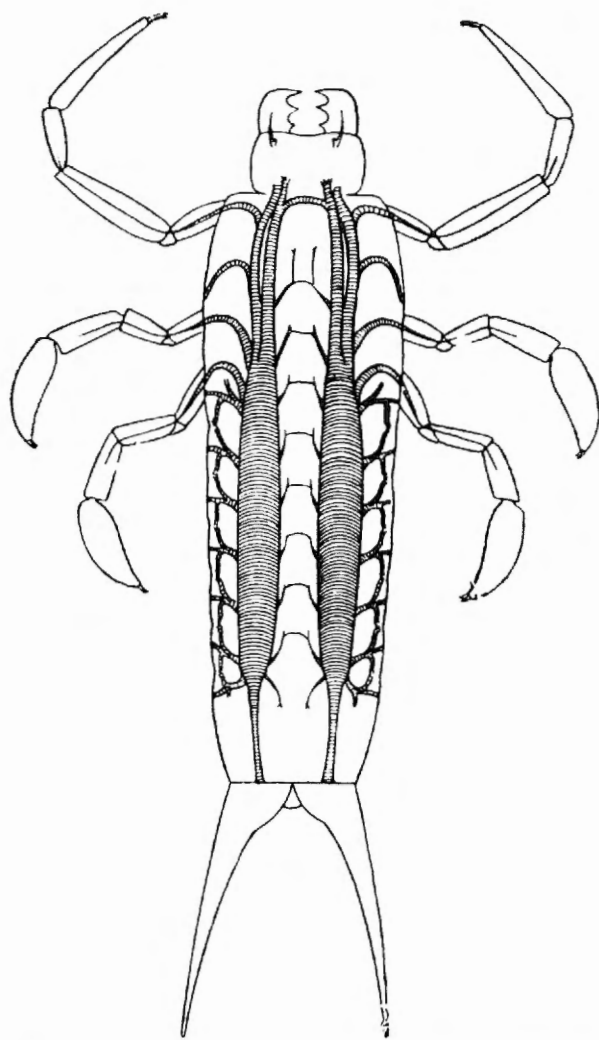


Рис. 9. Дыхательная система *Coptoclava longipoda* Ping, 1928 (из: Пономаренко, 1961).

Описанные особенности трахейной системы *Saurophthirus* заставляют пересмотреть существующие гипотезы об образе жизни этих насекомых. Действительно, авторы работ по заврофтироидам сходятся во мнении о том, что это были эктопаразиты птерозавров либо каких-то других сравнительно крупных позвоночных с, по крайней мере, частично голой, эластичной кожей (Пономаренко, 1976; Gao et al., 2016). Об этом свидетельствуют такие признаки этих насекомых, описанные в перечисленных публикациях, как:

- сравнительно крупные размеры (порядка 1 см и более);
- мощный хоботок с зубчатыми стилетами, слишком толстый и грубый для прокалывания и высасывания насекомых или растений;
- мягкое и сильно растягивающееся брюшко у самок и нормально склеротизованное у самцов, что свидетельствует о одновременном принятии самкой (но не самцом) большой порции жидкой

пищи, необходимой для развития соответствующей порции яиц (как у иксодовых клещей и кровососущих комаров). Известен даже случай сохранения такой самки с раздутым брюшком у псевдопулицид (Gao et al., 2014);

- длинные и не слишком мощные прицепные (“циркульные”) ноги, позволяющие насекомому продолжать питание, несмотря на значительную деформацию субстрата. Такие ноги обычны у обитателей травостоя (особенно у комаров-долгоножек), но среди паразитов позвоночных они характерны лишь для кровососов на крыловой перепонке летучих мышей.

В то же время, амфи- или метапневстическая дыхательная система с очень большими задними дыхальцами, открывающимися на вершине брюшка (или перед вершиной, но тогда участок за дыхальцами способен резко отгибаться, открывая дыхальца фактически на конце тела), свойственна насекомым, обитающим в толще субстрата и имеющим лишь эпизодический доступ к богатому источнику кислорода. А толстые продольные стволы, известные только у водных личинок насекомых, еще более сужают круг возможных условий существования заврофтируса. Это все типичные водные адаптации, которые заставляют предположить гораздо более тесную связь *Saurophthiridae* с водой, чем это представлялось раньше. В свою очередь, это делает понятным пусть не частые, но довольно регулярные находки *Saurophthirus* в захоронении, поскольку по тафономическим причинам (по закономерностям захоронения: подробнее см. Жерихин и др., 2008) в озерных отложениях, откуда, если не считать янтарь, происходит огромное большинство ископаемых насекомых, регулярно захораниваются только насекомые, живущие в воде или летающие над водой. Паразитизм на водном позвоночном мог бы объяснить регулярное попадание *Saurophthirus* в захоронение, но остатки подходящих хозяев (водных позвоночных с голой, как у китов, или полуголой эластичной кожей) ни в Байсе, ни в других аналогичных местонахождениях не известны. Само по себе это не удивительно: по тем же тафономическим причинам ископаемые позвоночные и насекомые чаще сохраняются в разных условиях. Тем не менее, из близких по возрасту отложений Китая, преимущественно из свиты Исянь, известна богатейшая биота Жэхэ с массой насекомых и многочисленными позвоночными. Однако специализированных водных позвоночных с полуголой или голой эластичной кожей оттуда не известно (Zhou, Wang, 2010). Из несколько более древнего (возможно, терминального юрского) местонахождения Кулинда в Забайкалье (недалеко от Байсы) недавно описан водный динозавр, но он был покрыт чешуей (Алифанов, Савельев, 2015), и для обитания нашего паразита не годился. В средней юре Китая (Даохугоу) найдено водное млекопитающее, ана-

логичное бобру или утконосу, но оно было покрыто густой шерстью (Ji et al., 2006) и тоже, видимо, не годилось в хозяева *Saurophthirus*. Впрочем, и сам заврофтирус в юре не найден. Таким образом, связать паразита с явными водными адаптациями с какими-либо водными хозяевами не удастся.

Выйти из возникшего противоречия позволяет то обстоятельство, что разовый прием самкой эктопаразита большой порции крови, необходимой для развития соответствующей порции яиц, предполагает существование отработанного гонотрофического цикла (Беклемишев, 1940). Такой цикл включает в себя посещение хозяина для кровососания, затем уход с него в безопасное место для спокойного переваривания и развития яиц, далее яйскадку и, если повезет, повторение цикла. Но если подобная циклика была свойственна заврофтироидам, если они вели частично свободный образ жизни, можно допустить, что таким защищенным биотопом для напитавшейся самки мог быть и водоем. Детализируя эту гипотезу, учтем, прежде всего, что для птерозавров общеизвестно широкое распространение рыбоядности и, соответственно, тесная связь с водоемами, в том числе и с озерами (см., например, Zhou, Wang, 2010). Поэтому для напитавшейся самки не представляло проблемы попадание в водоем, равно как и обратное попадание на птерозавра, который в поисках добычи курсирует низко над водой, задевая торчащие из нее стволы хвощей и других водных растений. Личинки паразита могли бы быть постоянными обитателями водоема, а самцы могли поджидать самок, когда те вылезали на растения. Предлагаемая реконструкция, несомненно, носит экзотический характер, но, по крайней мере, она явным образом не противоречит наблюдениям. К тому же увеличенные, хотя и не олигомеризованные дыхальца самок *Pseudopulicidae* также намекают на возможность водного образа жизни и этого более примитивного семейства. Если предположение об активных среднегрудных дыхальцах самки заврофтируса справедливо, эти дыхальца, очевидно, могли использоваться только в надводном положении.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования у самок *Saurophthirus longipes* было обнаружено по три резко увеличенных и тесно сближенных продольных трахейных ствола, расположенных дорсо-латерально с обеих сторон брюшка и открывающихся на восьмом сегменте парой очень крупных дыхалец. Те же структуры заметны и на *S. exquisitus*. С меньшей уверенностью реконструируются среднегрудные дыхальца, также сравнительно крупные. Обнаружена также структура (толстая складка мембраны в основании девятого тергита), позволяющая вершине брюшка отгибаться далеко вниз для осво-

бождения дыхалец при заборе воздуха. Такое строение дыхательной системы, более всего напоминающее водных личинок жуков-плавунцов, требует уточнения прежней гипотезы о *Saurophthiridae* как эктопаразитах птерозавров или, может быть, других наземных (не водных) позвоночных. Наши наблюдения свидетельствуют в пользу сочетания ранее известных экологических требований заврофтироидов (эктопаразитизм на позвоночном с эластичными и очень подвижными покровами) с гонотрофическим циклом (разовый прием самкой большой порции крови, необходимой для созревания соответствующей порции яиц) и далее с очевидными водными адаптациями. Поэтому сделано предположение о кратковременном (на время кровососания) посещении самкой своего хозяина, предположительно птерозавра, а затем об ее уходе в воду на время переваривания крови и созревания яиц. Развитие личинок в таком случае, скорее всего, было водным. Для решения вопроса о питании и среде обитания самцов данных пока совершенно недостаточно: нельзя исключить, например, что они вообще не питались, а самок подкарауливали на растениях, куда те выползали в ожидании хозяина так, как это часто делают самки искодовых клещей.

Авторы благодарны А.Г. Пономаренко (ПИН РАН) за участие в обсуждении результатов работы, Р.А. Ракитову (ПИН РАН) за прекрасные SEM фотографии, А.А. Прокину (ИБВВ РАН) и Д.Е. Щербакову (ПИН РАН) за помощь в получении необходимой литературы. Второй автор благодарит И.В. Панину за помощь в работе с литературой.

Работа поддержана Программой Президиума РАН № 22 "Эволюция органического мира и планетарные процессы".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алифанов В.Р., Савельев С.В. Древнейший орнитомизавр (Theropoda, Dinosauria) с отпечатками покровов из верхней юры России // Палеонтол. журн. 2015. № 6. С. 71–85.
- Беклемишев В.Н. Гонотрофический ритм как один из основных принципов биологии малярийного комара // Вопросы физиологии и экологии малярийного комара. Вып. 1. М., 1940. С. 3–22.
- Захваткин Ю.А. Курс общей энтомологии. М.: Колос, 2001. 376 с.
- Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Введение в палеоэнтомологию. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. 371 с.
- Пономаренко А.Г. О систематическом положении *Coptoclava longipoda* Ping (Insecta, Coleoptera) // Палеонтол. журн. 1961. № 3. С. 67–72.
- Пономаренко А.Г. *Coptoclava* (Coleoptera) — своеобразный раннемеловой водный жук из Восточной Азии //

- Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1975. Вып. 2. С. 122–139.
- Пономаренко А.Г. Новое насекомое из мела Забайкалья – возможный паразит летающих ящеров // Палеонтол. журн. 1976. № 3. С. 102–106.
- Пономаренко А.Г. Scarabaeiformes incertae sedis // Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. 1986. Вып. 28. С. 110–112.
- Скобло В.М., Лямина Н.А. Континентальный мел Забайкалья и вопросы внутри- и межрегиональной корреляции // Континентальный мел СССР. Владивосток, 1990. С. 85–90.
- Тыщенко В.П. Физиология насекомых. М.: Высшая школа, 1986. 303 с.
- Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии. Введение в изучение строения и функций тела насекомых. М.-Л.: Сов. наука, 1949. 899 с.
- Gao T., Rasnitsyn A.P., Shih C. et al. Response [to Ditmar et al. 2016. On the probability of dinosaur fleas] // BMC Evol. Biol. 2016. V. 16. № 9. P. 2–4.
- Gao T., Shih C., Rasnitsyn A.P. et al. New transitional fleas from China highlighting diversity of early Cretaceous ectoparasitic insects // Current Biol. 2013. V. 23. № 13. P. 1261–1266.
- Gao T., Shih C., Rasnitsyn A.P. et al. The first flea with fully distended abdomen from the Early Cretaceous of China // BMC Evol. Biol. 2014. V. 14. № 168. P. 1–7.
- Gao T., Shih C., Xu X. et al. Mid-Mesozoic flea-like ectoparasites of feathered or haired vertebrates // Current Biol. 2012. V. 22. № 8. P. 732–735.
- Huang D. Yanlao Biota and Yanshan movement // Acta Palaeontol. Sin. 2015. V. 54. № 4. P. 501–546.
- Huang D., Engel M., Cai C. et al. Diverse transitional giant fleas from the Mesozoic era of China // Nature. 2012. V. 483. P. 201–204.
- Huang D., Engel M., Cai C., Nel A. Mesozoic giant fleas from northeastern China (Siphonaptera): taxonomy and implications for palaeodiversity // Chin. Sci. Bull. 2013. V. 58. № 14. P. 1682–1690.
- Huang D., Nel A., Cai C. et al. Amphibious flies and paedomorphism in the Jurassic Period // Nature. 2013. V. 495. P. 94–97.
- Ji Q., Luo Z.-X., Yuan C.-X., Tabrum A.R. A swimming mammaliform from the Middle Jurassic and ecomorphological diversification of early mammals // Science. 2006. V. 311. P. 1123–1126.
- Ping C. Cretaceous fossil insect of China // Paleontol. Sin. 1928. № 13. P. 1–57.
- Prokin A.A., Makarov K.V., Ponomarenko A.G., Bashkuev A.S. New beetle larvae (Coleoptera, Coptoclauidae, Caraboidea, Polyphaga) from the Upper Triassic of Germany // Russ. Entomol. J. 2013. № 22 (4). P. 259–274.
- Rasnitsyn A.P. Strashila incredibilis, a new enigmatic mecopteroid insect with possible siphonapteran affinities from the Upper Jurassic of Siberia // Psyche. 1992. № 99. P. 323–333.
- Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. (Eds.) History of Insects. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 517 p.
- Riek E. Lower Cretaceous fleas // Nature. 1970. V. 227. № 5258. P. 746–747.
- Setty L.R. Biology and morphology of some North American Bittacidae (Order Mecoptera) // Amer. Midland Natur. 1940. V. 23. № 2. P. 257–353.
- Vršanský P., Ren D., Shih C. Nakridletia ord. n. – enigmatic insect parasites support sociality and endothermy of pterosaurs // AMBA Projekty. 2010. № 8. P. 1–16.
- Wigglesworth V.B. The regulation of respiration in the flea, Xenopsylla cheopis, Roths. (Pulicidae) // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 1935. V. 118. P. 397–419.
- Yee D. Ecology, systematics, and the natural history of pre-daceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). Hattiesburg: Springer Science+Business Media, 2014. 467 p.
- Zhang H.-C. Early Cretaceous insects from the Dalazi Formation of the Zhixin Basin, Jilin Province, China // Palaeoworld. 1997. № 7. P. 75–103.
- Zherikhin V.V., Mostovski M.B., Vršanský P. et al. The unique Lower Cretaceous locality Baissa and other contemporaneous fossil insect sites in North and West Transbaikalia // Proc. of the First Palaeontomol. Conf., Moscow 1998. Bratislava: AMBA Projekty, 1999. P. 185–191.
- Zhou Z.H., Wang Y. Vertebrate diversity of the Jehol Biota as compared with other lagerstätten // Sci. China. Earth Sci. 2010. V. 53. P. 1894–1907.

Tracheal System and Biology of the Early Cretaceous *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976 (Insecta, ?Aphaniptera, Saurophthiroidea stat. nov.)

A. P. Rasnitsyn, O. D. Strelnikova

The tracheal system of Saurophthiridae is described based on female fossils of *Saurophthirus longipes* Ponomarenko, 1976. Three very wide tracheal trunks are found running dorsolaterally along each side of the body. The tracheal system is amphipneustic, with the large mesothoracic and very large 8th abdominal spiracles. The 9th and following segments are able to turn back to open posterior spiracles for breathing. Taken together, these features are characteristic of air breathing aquatic insects. This urges us to modify the former hypothesis about parasitism of Saurophthirus on pterosaur wing membrane. We suppose that *Saurophthirus* females had gonotrophic cycles: they imbibed blood enough for maturation of a large egg batch, then retreated to a water body as a safe place for digesting and egg maturation, and after oviposition climbed onto emergent plants and waited for pterosaurs patrolling over the water and looking for fish, to start a new cycle. The families Saurophthiridae, Pseudopulicidae, and Tarwiniidae are united in the superfamily Saurophthiroidea Ponomarenko, 1986, stat. nov.

Keywords: Mesozoic fleas, inflated tracheae, pterosaur parasites, haematophagy, gonotrophic cycle