

УДК 565.76+:551736.3/470

ПРЕДПОЛАГАЕМЫЕ СЛЕДЫ ПИТАНИЯ ЖУКОВ В ДРЕВЕСИНЕ КОНИФЕРОФИТА ИЗ КАЗАНСКОГО ЯРУСА ПРИКАМЬЯ

© 2010 г. С. В. Наугольных*, А. Г. Пономаренко**

*Геологический институт РАН
e-mail: naugolnykh@rambler.ru

**Палеонтологический институт им А.А. Борисяка РАН
e-mail: aronom@paleo.ru

Поступила в редакцию 07.09.2009 г.

Принята к печати 21.09.2009 г.

На материале из среднепермского местонахождения Тихие Горы (Татарстан, правый берег р. Камы, казанский ярус) описаны следы питания древесиной личинок жуков (Coleoptera, ?Permoscupedidae). Следы (тоннели и шахты проедания субстрата) оставлены в пикноксильной древесине, принадлежавшей представителю кониферофитов s.l. (порядки Pinales, Cordaitales или Vojnovskyales).

Выяснение характера и типа взаимоотношений различных компонентов наземных экосистем находится в фокусе палеоэкологических исследований самого разного плана: от свертки таксономического разнообразия следов жизнедеятельности различных организмов до выяснения балансных отношений в круговороте биогенных веществ. Особое внимание в ходе таких исследований придается поиску и регистрации таких следов взаимодействия консументов, деструкторов и продуцентов, которые одновременно указывали бы и на таксономическую принадлежность материнских организмов, и со всей определенностью свидетельствовали бы о характере (трофическом, этологическом) этих взаимоотношений. Высокие требования к представительности исходных данных накладывают жесткие ограничения на степень сохранности материала и его геолого-стратиграфическую документированность.

Настоящая статья посвящена находке следов питания жуков, организованных в виде системы тоннелей и шахт с ксеноглифами (терминологическая система по: Микулаш, Дронов, 2006), а также характеристике минерализованной древесины, в которой эти следы сохранились.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Образец, послуживший основой для написания настоящей работы, происходит из широкоизвестного среди палеонтологов и стратиграфов местонахождения Тихие Горы (рис. 1), располагающегося на правом берегу р. Камы в 2 км ниже по течению от г. Менделеевска (Татарстан). В местонахождении обнажаются отложения, относящиеся к шешминскому горизонту уфимского яруса (о статусе шеш-

минского горизонта и его типовых разрезах см.: Нечаев, 1915; Наугольных, 2004) и байтуганским слоям нижнеказанского подъяруса казанского яруса. В песчаниках и плитчатых алевролитах и аргиллитах байтуганских слоев встречаются макромерные растительные остатки. К ним же приурочен богатый комплекс ископаемых насекомых. С этого же уровня происходит и описываемый в настоящей работе образец.

Образец представляет собой фрагмент минерализованной древесины размером 73 × 30 × 15 мм (табл. XIII, фиг. 1–3, см. вклейку). Древесина замещена аморфным кремнеземом, при этом сохранилась структура проводящих тканей. Небольшие фрагменты древесины размером 5 × 3 × 1 мм крепились посредством применения акрилового клея на предметные столики для изучения под электронно-сканирующим микроскопом CamScan.

СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ

Благодаря анатомической сохранности, удалось изучить некоторые из микроструктурных признаков имеющегося фрагмента древесины (рис. 2, табл. XIII, фиг. 4–6; табл. XIV, фиг. 1–7, см. вклейку). Судя по тому, что с одной из сторон фрагмента сохранились внешние перидермальные (коровые) слои, сам фрагмент соотносится с внешней частью древесного ствола, преимущественно, сложенной вторичной ксилемой и сердцевинными лучами, состоящими, соответственно, из паренхимы.

Вторичная ксилема сложена трахеидами с отчетливой араукариоидной поровостью. Диаметр трахеид в среднем равняется 25–30 мкм. Поры трахеид (вне полей перекреста с сердцевинными лучами)

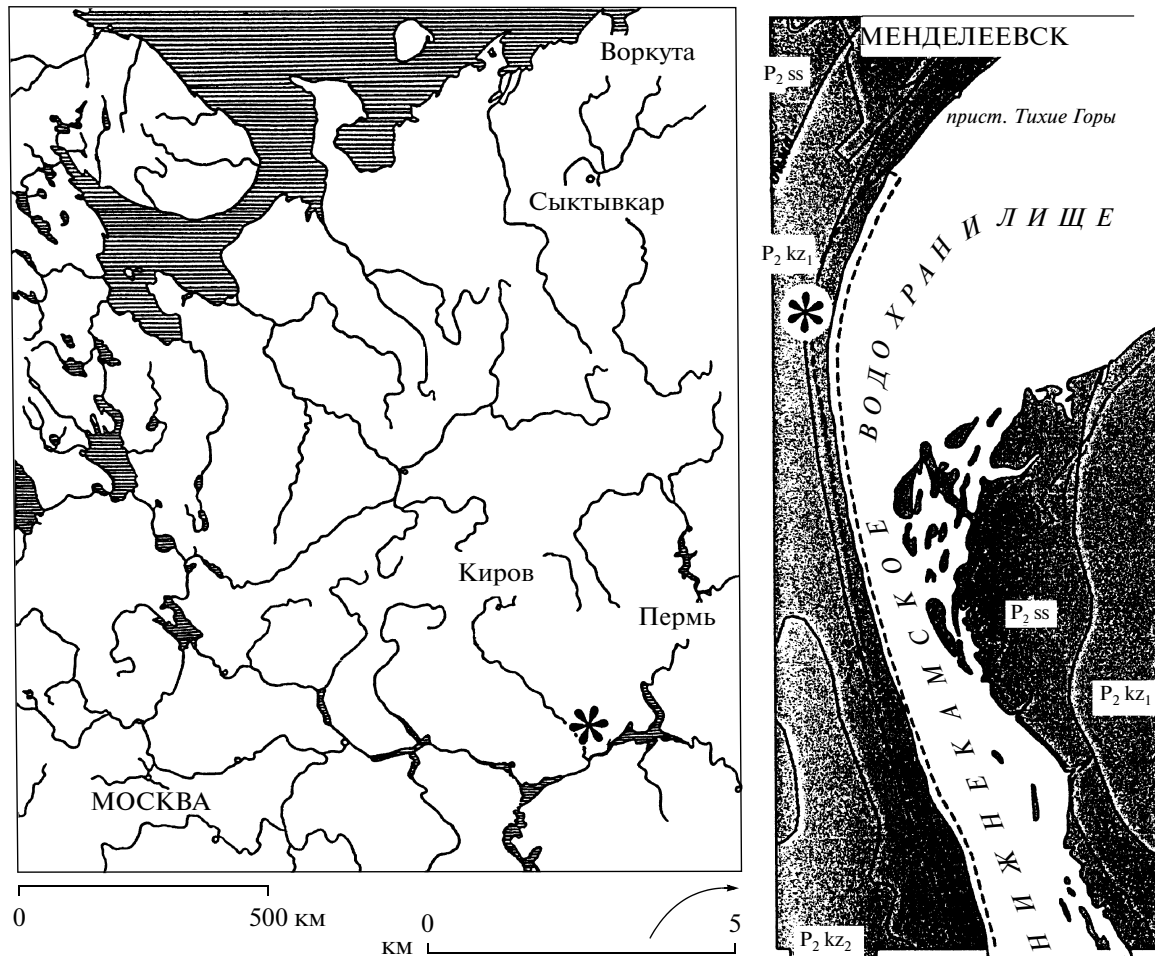


Рис. 1. Географическое расположение местонахождения Тихие Горы (отмечено звездочкой). Геологическая карта района местонахождения (справа) дана по: Силантьев и др., 2007.

окаймленные, правильно округлых (табл. XIV, фиг. 3, 6) или, реже, овальных очертаний, причем главная ось овальных пор может быть ориентирована как вдоль (табл. XIV, фиг. 4), так и поперек (табл. XIII, фиг. 5, 6) трахеиды. Диаметр поры вместе с каймой в среднем составляет 8–11 мкм. Апертура пор видна лишь на нескольких участках (табл. XIII, фиг. 5, справа; табл. XIV, фиг. 4). Диаметр апертуры поры равен 4–5 мкм. Поры располагаются близко друг к другу, но, как правило, не смыкаются краями. Поры расположены в один ряд (табл. XIII, фиг. 5, 6; табл. XIV, фиг. 1, 2), реже в два ряда (табл. XIV, фиг. 4), причем трахеиды с однорядным и двурядным расположением пор могут располагаться на одних и тех же участках древесины в непосредственной близости друг от друга (табл. XIV, фиг. 6). В некоторых случаях на расширенных участках трахеид однорядное расположение пор может искривляться (табл. XIV, фиг. 3) и преобразовываться в двурядное. Поры на полях перекреста обычно располагаются парами друг над другом по четыре в

каждом поле, иногда симметрия в их взаимном расположении может нарушаться. Апертуры пор на полях перекреста щелевидные, скошенные, длиной 6–7 мкм при ширине 1.5–2 мкм (табл. XIV, фиг. 5, 7). Красулы на трахеидах отсутствуют. Сердцевинные лучи довольно многочисленны (табл. XIII, фиг. 4). Все наблюдаемые сердцевинные лучи однорядные и гомоцеллюлярные. Они состоят из двух – одиннадцати вертикальных рядов (слоев) клеток. Толщина клеточных стенок трахеид значительно превышает толщину лучевых стенок.

Строением пор древесины из Тихих Гор сходна с древесиной из медистых песчаников Приуралья, условно определенными как *Dadoxylon* sp. (Наугольных, 2002, табл. IX, фиг. 3; табл. X, фиг. 2, 6). Очень близкие по своему анатомическому строению древесины встречаются в шешминских отложениях Прикамья (юговская свита и ее аналоги: Наугольных, 2004). Ископаемые древесины подобного типа, традиционно относившиеся к роду Да-

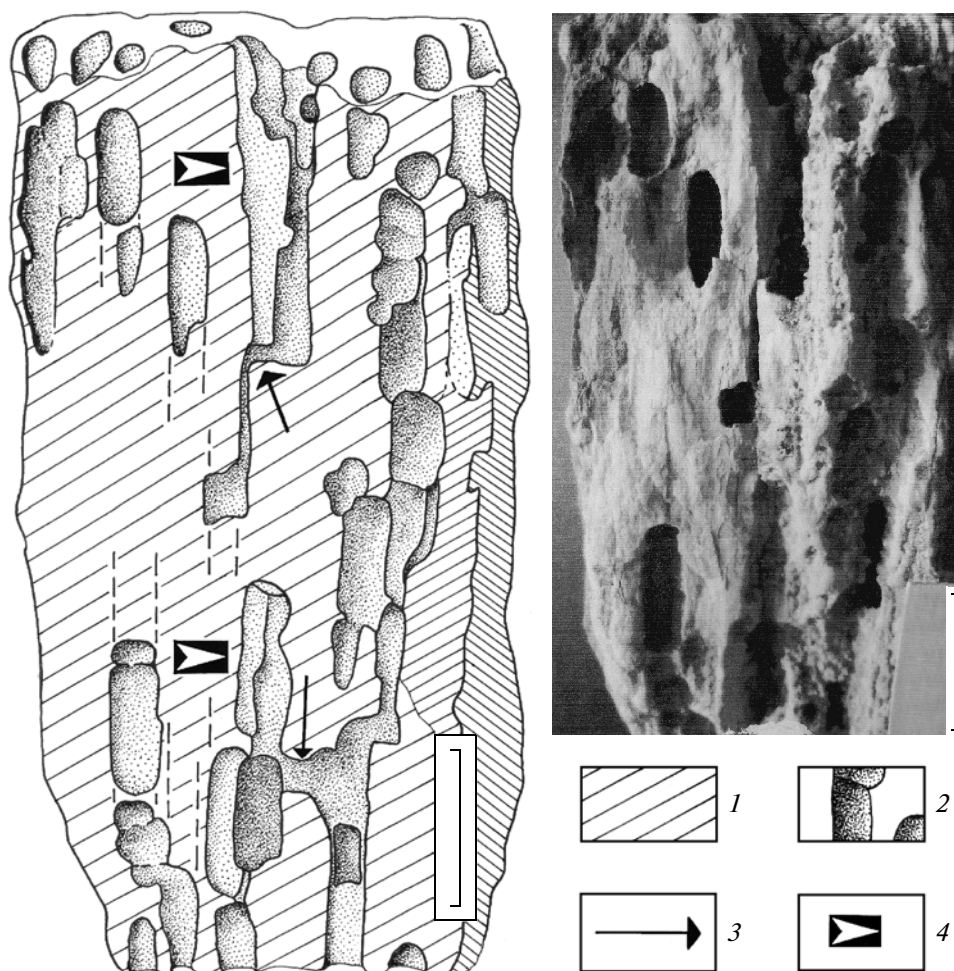


Рис. 2. Прорисовка взаимного расположения тоннелей и шахт (слева) и фотография изученного фрагмента древесины в косом свете (справа). Условные обозначения: 1 – продольное сечение фрагмента древесины; 2 – полости в древесине, 3 – тоннели, 4 – шахты. Экз. ГИН, № 4856/242. Длина масштабной линейки – 1 см.

doxylon Endlicher и сближающиеся с кониферофитами, довольно широко распространены в верхнекаменноугольных и нижнепермских отложениях Западной и Центральной Европы (см., например, Reumanowna, 1962), но отмечаются и в пермских отложениях Русской платформы и Приуралья (Zalessky, 1927; Наугольных, 2007). В отличие от древесины из Тихих Гор, более древние европейские и одновозрастные северо-американские древесины (Wilson, 1963) обладают, как правило, более широкими трахеидами с преобладающим двурядным (а иногда и трехрядным) расположением пор.

Внешне сходные фрагменты минерализованных древесин были изображены и кратко охарактеризованы (DiMichele et al., 2004) из формации Блэйн (Blaine Formation) группы Пис Ривер (Pease River Group), имеющей кунгурский или уфимский возраст, но, в отличие от древесины из Тихих Гор, поры трахеид древесины из формации Блэйн диагональ-

но скошены. Подобные древесины с диагонально асимметричными порами изображались из медистых песчаников Приуралья (Наугольных, 2002, табл. X, фиг. 1, 3).

Из нижней перми Марокко была описана минерализованная древесина, предположительно принадлежавшая хвойному, определенная как *Scleromedulloxylon cf. aveyronense* Doubinger et Marguerier (Aassoumi et al., 1995), которая по целому ряду признаков (сочетание на одном участке сердцевинных лучей от двух и до девятнадцати вертикальных слоев клеток, сочетание однорядного и двурядного расположения араукариоидных пор на соседних трахеидах) сходна со строением древесины из Тихих Гор. Много общего у этих древесин с таковыми формального рода *Walchiopremnon* Florin, встречающимися в органической связи с облиственными побегами вальхиевых хвойных (Florin, 1940).

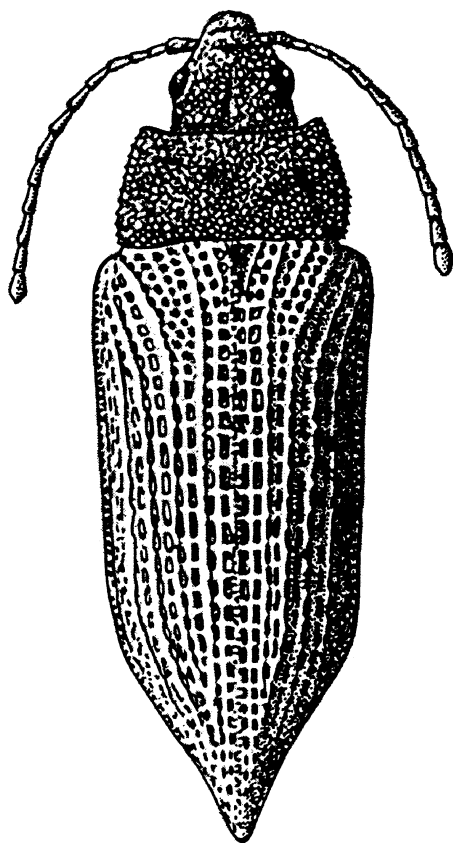


Рис. 3. Реконструкция жука из рода *Permoscupes* (из Ponomarenko, 2003). Длина 5 мм.

Анатомические признаки изученной древесины, как и приведенное выше ее сравнение с наиболее близкими минерализованными древесидами пермского возраста, со всей определенностью указывают на то, что она принадлежала растению, либо непосредственно относящемуся к хвойным (порядок *Pinales* или *Coniferales* s.s.), либо к одной из групп, близкородственных этому порядку (например, кордаитам – *Cordaitales* или войновскиевым – *Vojnovskyales*; последний порядок, возможно, следует обособить в отдельный класс вследствие его очень высокого морфологического своеобразия: Наугольных, 2008). Эти растения нередко объединяются в неформальную таксономическую категорию кониферофитов или *Coniferae* s.l. (шишконосных), которая, несмотря на конвенционный статус, широко используется в современной ботанике и палеоботанике (Aassoumi et al., 1995; Rothwell et al., 1997; Бобров и др., 2001; Singh et al., 2003).

Остается не совсем ясным, к какому формальному роду следует отнести древесину из Тихих Гор. Систематика изолированных минерализованных древесин из палеозойских и мезозойских отложений на протяжении многих лет испытывала серьезные трудности (см., например, Krausel, 1932; Lepekhina,

1972; Philippe, Bamford, 2008), во первых, в связи с тем, что многие из родов, обладающих приоритетом, были установлены с номенклатурными нарушениями, а во-вторых, вследствие априорной дефектности ископаемого материала, когда исключительно редко удается наблюдать на одном экземпляре все признаки, необходимые для точного определения. По этой причине мы воздерживаемся от отнесения данного растительного остатка к какому-либо из формальных (морфологических) родов во избежание номенклатурных затруднений.

СТРОЕНИЕ СЛЕДОВ ПИТАНИЯ

Следы проедания, сохранившиеся в изученном образце, представляют собой систему тоннелей и шахт, перпендикулярно ориентированных по отношению друг к другу и орнаментированных ксеноглифами, наследующими текстуру древесных волокон. Поскольку установить ориентировку древесины в момент проедания ее жуками невозможно, термины “тоннель” и “шахта” используются условно. Доминируют шахты, располагающиеся вдоль древесных волокон; их диаметр равен 2.8 мм. Шахты соединены короткими перемычками – тоннелями, имеющими ту же форму и размер. Максимальная наблюдаемая на образце длина шахты составляет 73 мм и совпадает с длиной образца. Очевидно, естественная длина шахт была значительно выше. Длина тоннелей не превышает 5 мм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Находки ископаемых следов питания насекомых, в том числе и жуков, в древесине крайне немногочисленны (Labandeira, 2002). Для перми известно только одно указание о присутствии таких следов в древесине из Антарктиды (Weaver et al., 1997), поэтому описанная находка представляет значительный интерес. Немногочисленны и находки в мезозое. Следы проедания в мезозойской древесине традиционно приписываются жукам из семейства *Cupedidae*, наиболее обычному и распространенному семейству мезозойских ксилофильных жуков. Купедида известны, начиная с анизия, и дожили, как реликты, доныне. В середине перми существовали два семейства жуков, личинки которых могли прогрызать ходы в древесине и которые подходят по размерам к ходам на изученном образце. Эти семейства – *Permoscupedidae* и *Tshekardocoleidae*. Последнее семейство преимущественно раннепермское, в казанском ярусе известна единственная находка (Ponomarenko, 2000). Поэтому наиболее вероятно принадлежность ходов личинкам жуков пермокупедид, очень близких к купедидам и, по-видимому, являющихся их предками. В байтуганских отложениях пермокупедида представлены довольно мно-

гочисленными (учитывая крайнюю редкость жуков в это время) находками жуков рода *Permoscipus* (реконструкцию см. на рис. 3). Конечно, нельзя полностью исключить возможность того, что ходы проделаны не личинками жуков, а какими-то другими сверлящими организмами.

Работа поддержана Программой Президиума РАН П-15 “Эволюция биосферы” и Программой научных школ РФ (грант НШ-4185.2008.5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров А.В., Романов М.С., Сорокин А.Н.* Положение семейства *Ferugliocladaceae* в филогенетической системе *Coniferae* s.l. // Палеоботаника на рубеже веков: итоги и перспективы. Тезисы IV Чтений памяти А.Н. Криштофовича. СПб.: препринт Бот. ин-та РАН, 2001. 10–12.
- Микулаш Р., Дронов А.* Палеоихнология. Введение в изучение ископаемых следов жизнедеятельности. Прага: Геол. ин-т АН Чешской Республики, 2006. 122 с.
- Наугольных С.В.* Ископаемая флора медистых песчаников (верхняя пермь Приуралья) // *VM-Novitates. Новости из Геол. музея им. В.И. Вернадского.* 2002. № 8. 48 с.
- Наугольных С.В.* Юговская флора (уфимский ярус, верхняя пермь) Приуралья // Проблемы региональной геологии: музейный ракурс. М.: Акрополь, 2004. С. 168–172.
- Наугольных С.В.* Пермские флоры Урала. М.: Геос, 2007. 322 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 524).
- Наугольных С.В.* Великий перелом в истории растительного мира // В мире минералов. Минералогический альманах. 2008. Т. 13с. С. 36–50.
- Нечаев А.В.* Казанский и уфимский ярусы пермской системы // Геол. Вестн. 1915. Т. 1. № 1. С. 4–6.
- Силантьев В.В., Балабанов Ю.П., Галушин Г.А. и др.* Геологические памятники Республики Татарстан. Казань: Акварель-Арт, 2007. 296 с.
- Aassoumi H., Broutin J., Youbi N. et al.* De’couverte de *Scleromedulloxylon* cf. *aveyronense*, bois fossile de coniferophyte, dans le complexe volcanique permien du bassin de Khenifra (Maroc): interet stratigraphique et floristique // *Ann. Paléontol.* 1995. V. 81. P. 1–16.
- DiMichele W.A., Hook R.W., Nelson W.J., Chaney D.S.* An unusual Middle Permian flora from the Blaine Formation (Pease River Group: Leonardian-Guadalupean Series) of King county, west Texas // *J. Paleontol.* 2004. V. 78. № 4. P. 765–782.
- Florin R.* Die Koniferen des Oberkarbons und des Unteren Perms // *Palaeontogr.* 1940. Bd 85B. S. 244–363.
- Krausel R.* Relation of *Pinoxylon dakotense* Knowlton to *Protopiceoxylon Gothan* // *Bot. Gazette.* 1932. V. 94. №. 2. P. 419–420.
- Labandeira C.C.* The history of associations between plants and animals // *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*/ Ed. Herrera C.M., Pellmyr O. L.: Blackwall Sci., 2002. P. 26–74.
- Lepekhina V.G.* Woods of Palaeozoic pycnoxylic gymnosperms with special reference to north Eurasia representatives // *Palaeontogr.* 1972. Bd 138B. P. 44–106.
- Philippe M., Bamford M.K.* A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2008. V. 148. P. 184–207.
- Ponomarenko A.G.* New beetles from the Permian of European Russia // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 3. P. S312–S316.
- Ponomarenko A. G.* Ecological evolution of beetles (Insecta: Coleoptera) // *Acta zool. cracov.* 2003. V. 46 (suppl. — Fossil Insects). P. 319–328.
- Reymanowna M.* On *Dadoxylon schrollianum* with pith and other *Dadoxyla* from the Upper Carboniferous in South Poland // *Acta Palaeobot.* 1962. V. 3. № 1. P. 3–20.
- Rothwell G.W., Mapes G., Mapes R.H.* Late Paleozoic conifers of North America: structure, diversity and occurrences // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1997. V. 95. P. 95–113.
- Singh K.J., Rothwell G.W., Mapes G., Chandra S.* Reinvestigation of the coniferophyte morphospecies *Buriadia heterophylla* Seward and Sahni, with reinterpretation of vegetative diversity and putative seed attachments // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2003. V. 127. P. 25–43.
- Weaver L., McLoughlin S., Drinnan A.N.* Fossil woods from the Upper Permian Bainmedart Coal Measures, northern Prince Charles Mountains. East Antarctica // *J. Austral. Geol. Geophys.* 1997. V. 16. P. 655–676.
- Wilson L.R.* A new species of *Dadoxylon* from the Seminole Formation (Pennsylvanian) of Oklahoma // *Oklahoma Geol. Notes.* 1963. V. 23. P. 215–220.
- Zalessky M.D.* Flore permienne et limites Ouraliennes de l’Angaride. Atlas // *Me’m. Comite Ge’ol. Nouv. se’r.* 1927. V. 176. 52 p.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1–3. Макроморфология фрагмента минерализованной древесины, экз. ГИН, № 4856/242. Длина масштабной линейки 1 см. Местонахождение Тихие Горы, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганские слои.

Фиг. 4–6. Микроструктура фрагмента минерализованной древесины: 4 – общий вид, видны сердцевинные лучи, длина масштабной линейки 500 мкм; 5, 6 – строение трахеид, длина масштабной линейки 10 мкм.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–7. Микроструктура фрагмента минерализованной древесины, экз. ГИН, № 4856/242. Длина масштабной линейки – 10 мкм. Подробные объяснения см. в тексте. Местонахождение Тихие Горы, казанский ярус, нижеказанский подъярус, байтуганские слои.

Possible Traces of Feeding by Beetles in Coniferophyte Wood from the Kazanian of the Kama River Basin

S. V. Naugolnykh, A. G. Ponomarenko

Possible traces of feeding by wood-boring beetle larvae (Coleoptera, ?Permocupedidae) are described from the Middle Permian locality Tikhie Gory (Tatarstan, right bank of the Kama River, Kazanian Stage). The traces in the form of perpendicular tunnels and shafts were left in pinoxylic wood of some coniferophytes s.l. (the orders Pinales, Cordaitales, or Vojnovskyales).

Key words: wood, beetle, Coleoptera, coniferophyte, Permian, paleoecology, trace-fossils.

