

УДК 595.76:551.736(470)

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ЗАДНИХ КРЫЛЬЕВ ПЕРМСКИХ ЖУКОВ (COLEOPTERA)

© 2012 г. Д. Н. Федоренко*, А. Г. Пономаренко**

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
e-mail: dmitri-fedorenko@yandex.ru

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

Поступила в редакцию 06.07.2011 г.

Принята к печати 05.09.2011 г.

Три изолированных задних крыла жуков описаны из местонахождения Исады, конец средней перми севера Европейской России. Крылья имеют все основные характерные для жуков признаки и сочетают плезиоморфные и апоморфные состояния признаков разных подотрядов. Наиболее вероятно, что крылья принадлежали жукам из семейств Asiocoleidae и Taldycupedidae.

Несмотря на то, что за последнее время сведения об ископаемых остатках древних жуков значительно пополнились, они остаются еще малоизученными. Это сдерживает их использование как в колеоптерологии, так и в стратиграфии и палеогеографии. Особый интерес представляют древнейшие пермские жуки. Предполагалось, что жуки современного типа появились только в триасе (Crowson, 1975) и распространились в ходе восстановления биоты после пермотриасового экологического кризиса. Однако оказалось, что это не так. На основании последних находок в России и Китае появилась возможность утверждать, что высшие подотряды жуков, Aderphaga и Polyphaga, уже существовали к концу пермского периода (Пономаренко, 2010).

Ранее наиболее полную последовательность позднепермских жуков можно было видеть только в Кузбассе (Родендорф, 1961). В результате проведенных в последнее время экспедиционных работ последовательность содержащих остатки жуков ориктоценозов в Вологодской области Европейской России стала более полной, но во многих местонахождениях собрано еще недостаточно материала для получения достоверных выводов. Тем не менее, уже предварительные результаты весьма интересны. Имеющийся материал не только увеличился количественно, но и стал более представительным качественно. Почти все остатки пермских жуков — это изолированные надкрылья, тогда как остатки тел очень редки. Однако с ростом коллекций количество все более полных остатков возрастает.

Важнейшая структура жуков, как и других насекомых, это крыло. Крыло — чисто имагинальное образование, так что в эволюции крыльев не участвует столь распространенный у жуков модус педо-

морфных преобразований, в результате которых сходные структуры очень часто приобретаются независимо. Поэтому изучение строения крыльев важно для реконструкции филогенеза. К сожалению, задние крылья древних жуков очень редко сохраняются. Более того, когда они сочленены с телом, основание крыла налегает на остатки тела, и многие важные структуры изучить не удастся. Детали строения лучше видны на изолированных крыльях, хотя в этом случае остается неизвестным, каким жукам они принадлежали. До настоящего времени из перми было описано единственное крыло (среднепермское местонахождение Чепаниха в Удмуртии), приписанное жуку (Пономаренко, 1972). Его строение еще сильно отличается от типичного для жуков и, несмотря на позднейшую ре-интерпретацию (Федоренко, 2003, 2006; Fedorenko, 2009), сомнения в систематической принадлежности этого крыла сохраняются. Таким образом, описываемые ниже остатки являются древнейшими несомненными находками задних крыльев жуков.

Ископаемые остатки пермских жуков — это почти исключительно изолированные надкрылья, строение остальных частей тела, известное для многих форм, различается мало. Поэтому и систематика пермских жуков, и предположения о направлениях их эволюции основываются почти исключительно на строении надкрылий. Среди пермских жуков базальное положение занимают Tshekardocoleidae и близкие к ним по строению надкрылий Asiocoleidae (Ponomarenko, 2002). Среди их потомков можно выделить две ветви, вернее два пучка форм — купедоидный и схизофороидный. Первый составлен семействами Permocupedidae, Taldycupedidae и возможным дериватом талдыкупедид — формальным семейством Permocupedidae.

idae, объединяющим надкрылья с точечными бороздками. Среди них могут быть и надкрылья древнейших жуков из подотряда Polyphaga. Дери-ватом второго пучка, включающего Rhombocoleidae и Schizocoleidae, могут быть Micromalthidae, Мухорhaga и Adepnaga. Три последние группы (как, впрочем, и все рецентные Coleoptera) не могут быть выведены непосредственно от таких схизофороморф как Schizophoridae по причине крайне специфического, продвинутого строения задних крыльев последних. Для этого, схизофоридного, типа крыла характерно разобщение заднего радиуса (радиус-сектора) и скошенной постеродистально поперечной $m1$. Перечисленные признаки хорошо прослеживаются на крыльях позднетриасовых (Джайляучо) и юрских (Каратау) жесткокрылых семейства Schizophoridae, таких как *Hadeocoleus catachtonius* Ponomarenko, 1969, *Schizophoroides tuberculatus* Ponomarenko, 1969, *Tersus karatavicus* Ponomarenko, 1968, а также на изолированных крыльях из Джайляучо (экз. ПИН, №№ 2555/1695, 2069/1192, 2069/1193) (Пономаренко, 1969).

Самые многочисленные остатки пермских жуков в Европейской России собраны в местонахождении Исады (=Мутовино). Оно представляет собой линзу слоистых алевропелитов в речных песчаниках и расположено в Великоустюгском р-не Вологодской области (левый берег р. Сухона, 1.2 км ниже урочища Мутовино; пермь, биармийский отдел, северодвинский ярус, полдарская свита, кичугинская пачка; зона *Proelginia permiana*, подзона *Chroniosaurus levis*). Местонахождение отличается многочисленностью и разнообразием палеонтологических находок, здесь найдены остатки и позвоночных, и беспозвоночных, в том числе насекомых. Найдено и четыре десятка жуков, среди которых три изолированных задних крыла (экз. ПИН, №№ 3840/1280, 2027, 2042). Кроме того, у одного полного остатка жука из семейства *Taldycupedidae* (экз. ПИН, № 3840/688) видно полурасправленное крыло. К сожалению, жук очень маленький (около 1 мм), и детали строения рассмотреть не удается. Настоящая работа посвящена описанию этих остатков.

Номенклатура жилкования дана в целом по У. Форбсу (Forbes, 1922) с изменениями (Fedorenko, 2009), номенклатура складок – по Д.Н. Федоренко (Fedorenko, 2009).

Изученный материал хранится в коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН).

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”. Пользуемся случаем поблагодарить сотрудника ПИН Д.С. Щербакова как главного инициатора массовых сборов остатков пермских насеко-

мых на территории Европейской России, в результате чего были сделаны и первые находки крыльев, несомненно принадлежащих пермским жукам.

ОПИСАНИЕ ИСКОПАЕМЫХ ОСТАТКОВ

Экз. ПИН, № 3840/2042 (рис. 1; табл. VI, фиг. 1, см. вклейку). Почти расправленное крыло с отсутствующей вершинной частью (вершинной мембраной). Развито субкостальное вздутие. Костальное окно мембраны длинное, почти доходит до основания RP, примерно вдвое длиннее субкостального окна мембраны. Сформированы радиальное и (в вершинной трети основной части ремигиума) костальное ребра. В основании крыла три передних продольных ствола образуют характерный флютинг (C^+ , ScP^- и R^+). Набор продольных жилок полный, MP длинная, CuA усиленная (утолщенная продольно), CuP укорочена базально, с основанием, расположенным дистальнее длинного и косоугольного анального аркулюса. Не исключено наличие слабой передней ветви медианы (MA). Передняя из анальных жилок югальной лопасти укорочена. Вероятно присутствие аксиального корда. Радиомедиальная ($rm1$) и медиокубитальная (mcl) петли без поперечных жилок. Основание RP и задняя медиана (MP) соединены поперечной жилкой, выполняющей внутреннюю границу карпальной ячейки. Радиальная ячейка крупная, продолговатая, вероятно, более поперечно-ориентированная на расправленном крыле, ее внутренняя граница ($r1$) неотчетлива, трансформирована в размытую область склеротизации, почти соединена с облогумом “поперечной” “ $r-m$ ”. Последняя ячейка крупная, короткая и широкая, скошена постеродистально. Развиты обе анальные ячейки (1a и 2a). Ветви Cu соединены поперечной жилкой. Отчетливы клавальная бороздка, югальная складка, переднемедиальное поле (C) с характерной ориентацией (полярностью) передней и задней складок (sq, sw); складками неясной полярности определены проксимальный сустав (B) и медиальное поле (A).

Экз. ПИН, № 3840/2027 (рис. 2; табл. VI, фиг. 2). Крыло с отсутствующей (подогнутой) югальной лопастью, почти полностью отсутствующей областью вершинной мембраны и не вполне расправленным ремигиумом. Развито субкостальное вздутие. Из-за несформированности костального ребра (развито только радиальное) костальное окно мембраны почти доходит до радиальной ячейки. Выражен флютинг передних продольных стволов (C^+ , ScP^- и R^+) в основании крыла. Набор продольных стволов жилок как у экз. ПИН, № 3840/2042. Медиокубитальная петля без поперечных жилок, радиомедиальная петля с поперечной жилкой или со специфически ориентированной внутренней границей карпальной ячейки. Ос-

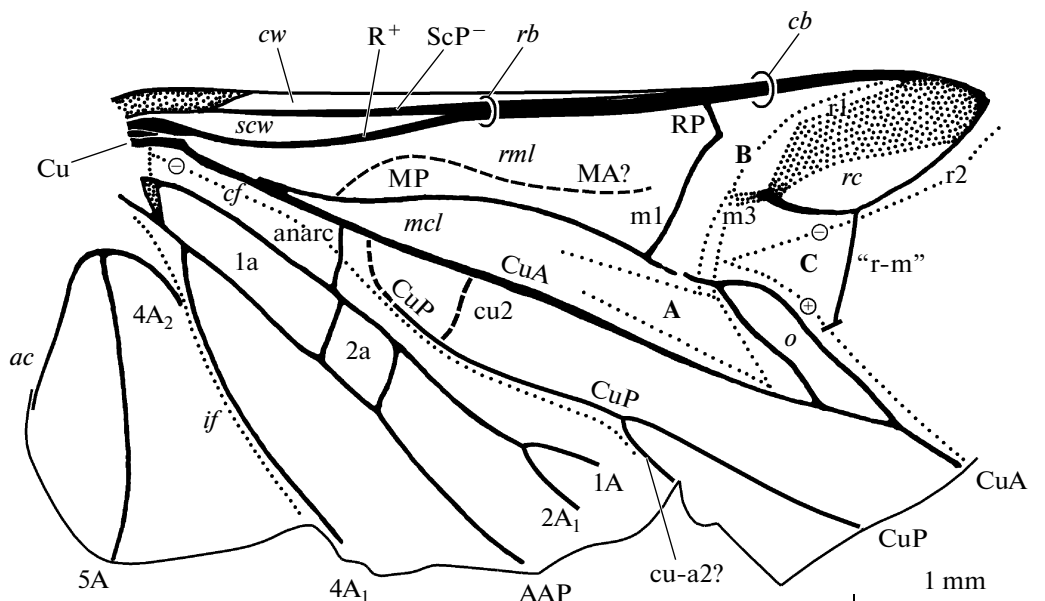


Рис. 1. Реконструкции крыла жука, экз. ПИН, № 3840/2042. На всех рисунках обозначения *ac*, аксиальный корд; сложные жилки: $AAP = 2A_2 + 2A_3 + 2A_4 + 3A$; *anarc* – анальный аркулюс (*cu-a1*); *cb* – костальное ребро ($C + ScP + R$); *rb* – радиальное ребро ($ScP + R$); “*r-m*” – “радиомедиальная”; *rms* – радиомедиальная шпора; *ячейки*: 1a – 1-я анальная; 2a – 2-я анальная; *scw* – костальное окно; *mcl* – медиокубитальная петля; *o* – облонгум (продолговатая); *rc* – радиальная; *rml* – радиомедиальная петля; *scw* – субкостальное окно; *линии деформации*: *cf* – клавальная бороздка; *if* – югальная складка; *поля*: А – медиальное; В – проксимальное опорное; С – переднемедиальное. Линии деформации мембраны показаны пунктиром, плохо различимые жилки и области их интерполяции – прерывистой линией; выпуклые и вогнутые складки обозначены знаками (+) и (–) соответственно.

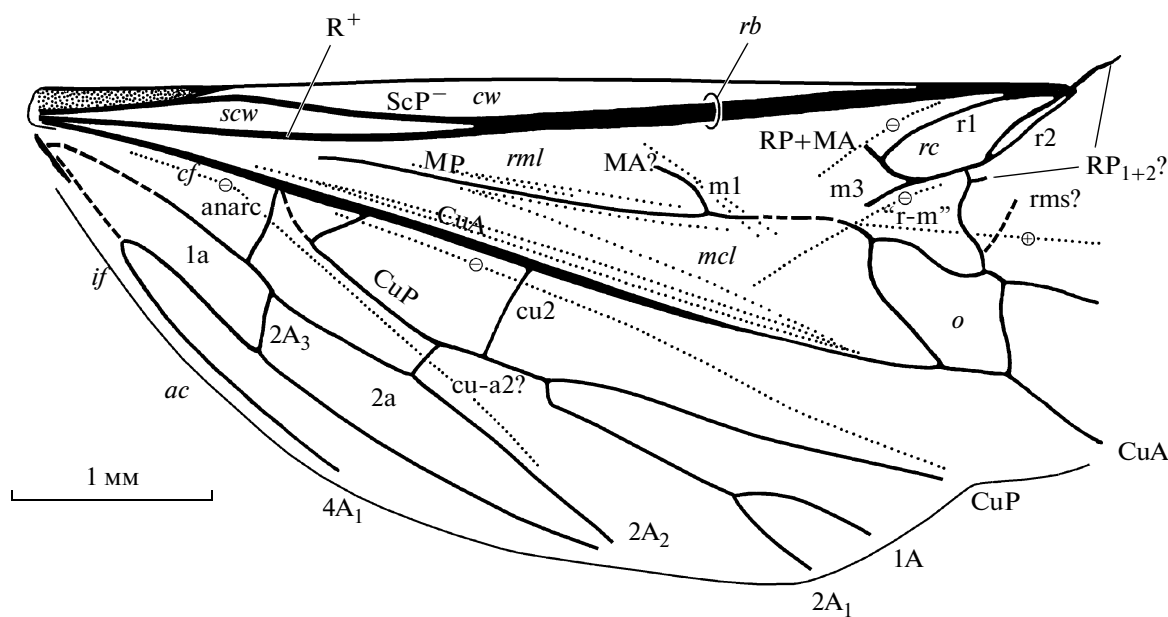


Рис. 2. Реконструкции крыла жука, экз. ПИН, № 3840/2027.

нование *RP* не выявлено, но присутствует короткий отрезок *RP+MA*. Радиальная ячейка крупная, продолговатая, сильно скошенная, но, возможно, чуть более поперечно ориентированная на расправленном крыле, соединена с облонгумом

жилкой “*r-m*”. Облонгум крупный, обратно-трапециевидный. Только одна анальная ячейка (1a), вторая несформирована (незамкнута). Ветви *Cu* соединены двумя поперечными жилками. Внутренняя граница карпальной ячейки (*m1*) различ-

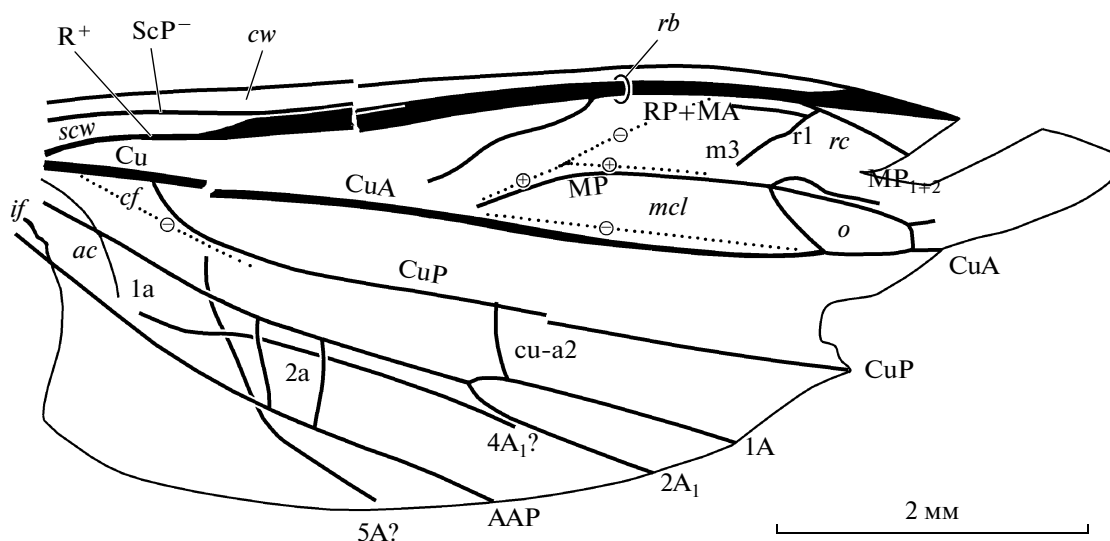


Рис. 3. Реконструкции крыла жука, экз. ПИН, № 3840/1280.

ма только в своей задней половине, сильно скошена постеродистально при общем проксимальном положении. Отчетливы клавальная бороздка и передняя складка (sc) поля С. В области карпальной ячейки, между поперечной *m1* и радиальной ячейкой, различимы несколько складок. Более вероятно, что дистальная из них, вогнутая, вторична или представляет собой артефакт, тогда как две сближенные, неясной полярности, проксимальные складки принадлежат полю В. В области поля А, между *MP* и *CuA*, развиты многочисленные, преимущественно продольные, возможно, в значительной части вторичные складки (артефакты) неясной полярности.

Экз. ПИН, № 3840/1280 (рис. 3; табл. VI, фиг. 3). Крыло с отсутствующим корнем крыла, нерасправленным (поперечно сложенным) ремигиумом и предположительно недорасправленной, частично подогнутой югальной лопастью. Развито только радиальное ребро, костальное окно мембраны доходит до радиальной ячейки. Выражен флютинг передних продольных стволов (*C+*, *ScP-* и *R+*) в основании крыла. Набор продольных стволов жилок полный. Поперечные жилки в базальной части ремигиума отсутствуют (не выявлены), кроме предположительно *m1* и *m3*. Основание *RP* не выявлено, но присутствует короткий отрезок *RP+MA*. Облонгум длинный и узкий. Развиты обе анальные ячейки (1а, 2а). Надежно определяются только три передние анальные жилки. Отчетливы клавальная бороздка и три или четыре складки, вероятно, относящиеся к полям В и А.

ОБСУЖДЕНИЕ

Все три отпечатка крыльев демонстрируют сходный план строения. Крыловая пластинка

подразделена на сравнительно узкий ремигиум и широкие клавус с югомом. В ремигиуме частично либо полностью отсутствует вершина крыла, возможно, по причине слабости последней (синапоморфия *Coleoptera*, обусловленная сложным, продольно-поперечным складыванием крыла в покое). Базальная часть крыла ограничена двумя усиленными продольными осями – радиальной и кубитальной (*Cu–CuA*). Первая ось сложная, сформирована в плотную соединенными или сращенными субкостой (*ScP*) и радиусом (*R–RA*). Присутствует в той или иной степени выраженная система складок. Кроме этого, отчетливы субкостальное вздутие в основании крыла, сильно удлиненные костальное и субкостальное окна мембраны, разделяющие С, *ScP* и *R*, радиальная (*rc*) и продолговатая (облонгум) ячейки; несомненно присутствие карпальной ячейки (см. Fedorenko, 2009). Клавус поддерживается многочисленными анальными жилками в сочетании с одной или двумя анальными ячейками. Полное соответствие этого структурного плана таковому всех рецентных жесткокрылых свидетельствует о том, что рассматриваемые крылья принадлежат именно *Coleoptera*.

Помимо общих для жесткокрылых признаков, данные отпечатки, все или в определенном сочетании, имеют ряд как общих черт, так и различий. Среди первых обращают на себя внимание такие плезиоморфии как крупные радиальная и продолговатая ячейки, отчетливая внутренняя граница карпальной ячейки (рис. 1, 3), вполне развитая (длинная, базально неукороченная) медиальная ось (*MP*), обилие анальных жилок и отсутствие сформированного костального ребра, т.е. обособленность кости от радиальной оси (рис. 2, 3). Эти признаки определенно отражают примитивность

структурного плана рассматриваемых крыльев. Наиболее показательным в этом отношении крыло (рис. 2), отличающееся от остальных наличием только одной, первой, анальной ячейки. Данное состояние, на наш взгляд, может служить косвенным подтверждением того, что поперечная жилка, выполняющая дистальную границу 2a, действительно имеет природу продольной жилки. Вместе с тем, рассматриваемое крыло несет и апотипические черты, в частности, трехветвистый задний кубитус. Этот признак, сформированный в результате перехода двух вершинных ветвей анальных жилок на CuP, представляет собой результат реализации общей эволюционной тенденции. Ее проявляет большинство современных жесткокрылых из всех подотрядов, в том числе ряд архостемат, таких как *Omma Newman*, 1839 и *Tetraphalerus Waterhouse*, 1901 (Kukalová-Peck, Lawrence, 1993, рис. 31, 33). Однако оснований для сближения данного крыла с крыльями рецентных Archostemata нет, так как последним не свойственно проксимальное по отношению к 2a положение анального аркулюса (cu-a1). Кроме того, широкая разобщенность различных на отпечатке отделов жилок m1 и основания RP+MA в сочетании с их сходной, постеродистальной, ориентацией заставляют предполагать разобщенность этих жилок (MA-m1 и RP) и при соединении с радиальным ребром. Если это так (что нельзя утверждать определенно из-за неполноты отпечатка), то на настоящее крыло вполне может быть распространен схизофороидный план строения. Не совсем обычны для этого плана только два признака – проксимальное положение m1 и узкая и косая радиальная ячейка, причем последний признак все же встречается на изолированных крыльях некоторых триасовых (Джайляучо) схизофороидных архостемат (Пономаренко, 1969, рис. 2, а, б).

Среди апоморфий, свойственных всем или большинству рассматриваемых отпечатков, наиболее существенно специфическое строение области основания клавальной бороздки – границы ремигиума и клавуса. Так, основание CuP, по-видимому, расположено дистальнее анального аркулюса и обособлено от этой поперечной (рис. 1, 2). Данное состояние заметно отличается от того, что мы видим на крыльях Archostemata (*Cupedidae* и др.), и весьма сходно с соответствующим жилкованием крыльев большинства Adephega, *Sikhotealinia* и *Polyphaga*. Однако совершенно очевидно, что в случае с Adephega (+*Muxophaga*) это сходство чисто внешнее, так как исходным для данной группы является положение основания CuP в корне крыла – много проксимальнее анального аркулюса. На рассматриваемых же отпечатках никаких следов первичного основания CuP не обнаруживается, а фронтальное, почти вплотную к Cu, прохождение клавальной бороздки заставляет предполагать иной способ его редукции – через прогрес-

сировавшее центробежное слияние CuP с CuA. Именно такой вариант морфогенеза был предложен в качестве наиболее вероятного для Archostemata и *Polyphaga* (Fedorenko, 2009).

К сожалению, на обсуждаемых отпечатках плохо сохранена или отсутствует вершина крыла, и нерасправлен либо недорасправлен регион ее границы с основной частью крыловой пластинки. Это не позволяет надежно гомологизировать вершинные ветви жилок ремигиума, расположенные между кубитальной шпорой (слепой вершиной CuA) и радиальной ячейкой.

ВЫВОДЫ

Таким образом, результаты сравнительного анализа трех пермских отпечатков можно свести к следующим выводам. Во-первых, это, несомненно, крылья жуков. Во-вторых, это крылья, демонстрирующие и примитивные, и продвинутые признаки. В-третьих, определяемый комбинацией характерных апоморфий и плезиоморфий единый структурный план по крайней мере первых двух (рис. 1, 2) крыльев в гораздо большей степени соответствует таковому *Polyphaga*, чем Archostemata или Adephega–*Muxophaga*. В наибольшей степени это справедливо для экз. ПИН, № 3840/2042, почти несомненно принадлежавшего купедоморфному жуку, тогда как крыло экз. ПИН, № 3840/2027 можно условно считать схизофороидным.

Комментария требует и отсутствие на отпечатках столь раннего геологического возраста каких бы то ни было следов как первичного основания CuP, так и основания первой анальной жилки (AA₁₊₂), предположительно считающегося редуцированным на крыльях жуков. То, что первичное основание CuP не является ни артефактом, ни апотипическим признаком, выводимым из жилкования рассмотренных выше крыльев, заставляет предполагать исторически еще более раннюю выработку прототипа крыла Coleoptera с соответствующим, более ранним, обособлением Adephega (и *Muxophaga*) в пределах отряда. Из этого логически вытекает бессмысленность поисков на крыле продвинутого строения (рис. 1) и следов основания истинно первой анальной жилки. В противном случае гипотезу о морфогенезе в анальной области крыла следовало бы упростить до (частичной либо полной) гомологии первой анальной ячейки крыльев жуков и анальной петли крыльев прочих эндоптеригот.

Несмотря на то, что описанные выше крылья могут не иметь отношения к жукам, найденным в одном с ними местонахождении, можно попытаться, хотя бы приблизительно, очертить круг видов, которым они все же могли принадлежать. В местонахождении найдены остатки 16 видов,

большей частью формальных, описанных по изолированным надкрыльям, из семейств Permocupedidae, Taldycupedidae, Asiocoleidae, Rhombocoleidae и Schizocoleidae. Расстояние от основания крыла до места подгибания его вершины примерно соответствует длине надкрылья. У данных крыльев это расстояние меняется от 4.5 до 6 мм. Среди найденных надкрылий подходящую длину имеют лишь пять видов. Остальные слишком мелкие (единственный вид из семейства Permocupedidae) или, наоборот, крупные (Rhombocoleidae: Erunakicupes sp.). Подходят один вид из рода Taldycupes (Taldycupedidae), два вида из семейства Asiocoleidae (Tetragoleus и неописанный род), один вид из рода Karakanocoleus (Rhombocoleidae) и один вид из рода Schizocoleus (Schizocoleidae). Среди подходящих по размерам видов только один вид рода Taldycupes найден в трех экземплярах, остальные виды монотипические. Таким образом, наиболее вероятные претенденты на описанные крылья — это талдыкупиды и азиоколеиды, наиболее многочисленные в соответствующих размерных классах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Пономаренко А.Г.* Историческое развитие жесткокрылых-архостемат. М.: Наука, 1969. 239 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 125).
- Пономаренко А.Г.* О номенклатуре жилкования крыльев жуков (Coleoptera) // Энтомол. обзор. 1972. Т. 51. № 4. С. 768–775.
- Пономаренко А.Г.* Жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) второй половины перми Ангариды и Гондваны // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса северной Евразии. М.: ПИН РАН, 2010. С. 96–97.
- Родендорф Б.Б.* Отряд Coleoptera. Жесткокрылые или жуки // Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: АН СССР, 1961. С. 393–469 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 85).
- Федоренко Д.Н.* Колеоптероидное крыло: о влиянии системы складок на генезис жилкования ремигиума // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 2. С. 1–15.
- Федоренко Д.Н.* Жилкование клавуса и югума крыльев Coleoptera и его генезис // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 12. С. 1433–1446.
- Crowson R.A.* The evolutionary history of Coleoptera as documented by fossil and comparative evidence // Atti Congr. naz. Ital. Entomol. 10th, Sassari, 1974. 1975. P. 47–90.
- Fedorenko D.N.* Evolution of the beetle hind wing, with special reference to folding (Insecta, Coleoptera). Sofia, Moscow: Pensoft, 2009. 336 p.
- Forbes W.T.M.* The wing-venation of the Coleoptera // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1922. V. 15. № 4. P. 328–345.
- Kukalová-Peck J., Lawrence J.F.* Evolution of the hind wing in Coleoptera // Can. Entomol. 1993. V. 125. P. 181–258.
- Ponomarenko A.G.* Superorder Scarabaeidea Laicharting, 1781. Order Coleoptera Linné, 1758. The beetles // History of Insects / Ed. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht, etc.: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 164–176.

Объяснение к таблице VI

Все экземпляры из местонахождения Исады, север Европейской России, верхи средней перми.

Фиг. 1. Экз. ПИН, № 3840/2042.

Фиг. 2. Экз. ПИН, № 3840/2027.

Фиг. 3. Экз. ПИН, № 3840/1280.

First Records of Hindwings of Permian Beetles (Coleoptera)

D. N. Fedorenko, A. G. Ponomarenko

Three isolated hindwings of beetles are described from the locality of Isady, late Middle Permian of northern European Russia. The wings share all main features characteristic of beetles and combine plesiomorphic and apomorphic states of characters found in different suborders. The wings most probably belonged to beetles of the families Asiocoleidae and/or Taldycupedidae.

Keywords: Coleoptera, beetle, hindwing, venation, Permian, European Russia.

