

На правах рукописи

**Василенко
Дмитрий Владимирович**

**СВИДЕТЕЛЬСТВА ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ
НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И РАСТЕНИЙ
ИЗ ВЕРХНЕГО МЕЗОЗОЯ АЗИИ**

25.00.02 Палеонтология и стратиграфия

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2007

Работа выполнена в Палеонтологическом институте РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
А.Г. Пономаренко

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
профессор В.Б. Чернышев

кандидат биологических наук
Завьялова Н.Е.

Ведущая организация: Московский государственный
университет леса

Защита состоится 14 ноября 2007 г. в 15 часов на заседании
Диссертационного совета Д 002.212.01 при Палеонтологическом
институте РАН по адресу: Москва, Профсоюзная ул., 123
Факс: (495) 339-12-66
Электронная почта: vasilenko@paleo.ru, lab@palaeoentomolog.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения
биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр., 33)

Автореферат разослан октября 2007 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета

кандидат геолого-минералогических наук

Ю.Е. Демиденко



ВВЕДЕНИЕ

Взаимодействия членистоногих (особенно насекомых) и растений в современных экосистемах играют чрезвычайно важную роль. Считается, что питание растительными тканями привело к появлению ряда современных таксонов насекомых, а ответные реакции и приспособления со стороны растений – к возникновению и массовому распространению покрытосеменных. Эти процессы в конечном итоге определили основные черты современной биосферы. Строение следов таких взаимодействий [особенно галлов – патологических разрастаний тканей растений, мин – ходов в толще листа, отчасти внутритканевых (эндофитных) яйцекладок и, в меньшей степени, следов непосредственного питания – погрызов и проеданий] связано с морфологическими и биохимическими особенностями как растений, так и насекомых, питающихся ими.

Распределение такого рода следов в палеонтологической летописи и степень их изученности из отдельных стратиграфических интервалов крайне неоднородны. Зачастую это связано с малым количеством местонахождений того или иного возраста на территории, доступной для исследователей. Однако в некоторых случаях, например, в пермских местонахождениях, снижение числа поврежденных листьев подтверждено специальными исследованиями и связано, вероятно, с экосистемными процессами, предшествующими биоценотическому кризису на границе перми и триаса.

Актуальность исследования. Юрские и меловые отложения являются ключевыми в познании механизмов, приведших к формированию биосферы современного типа. Большое количество богатых и доступных для изучения фитоориктоценозов Азии, а также их недостаточная изученность явились определяющими факторами при выборе темы исследования. Практически полное отсутствие данных по следам взаимодействий членистоногих и растений из этого стратиграфического диапазона исключало из арсенала исследователей важный инструмент анализа коэволюционных процессов среди насекомых и растений и их роли в крупнейшей среднемеловой биоценотической перестройке. Изучение следов взаимодействий членистоногих и растений из этого стратиграфического диапазона дает материал для установления интенсивности фитофагии в мезозое, оценки степени специализированности фитофагов и сравнения этих параметров с таковыми в более древних и молодых палеоэкосистемах.

Цели и задачи. Целью диссертационной работы является изучение повреждений и новообразований на листьях растений из верхнемезозойских отложений с территории России и некоторых сопредельных стран. Из-за ограниченности во времени исследований в работе не рассматриваются такие свидетельства взаимодействий членистоногих и растений как повреждения генеративных органов, древесины, а также содержимое пищеварительных трактов ископаемых насекомых. Достижение поставленной цели обусловлено решением следующих задач:

- Поиск следов взаимодействий членистоногих и растений в палеоботанических коллекциях и проведение поисковых полевых работ в наиболее перспективных юрских и меловых фитоориктоценозах.
- Описание морфологического разнообразия ископаемых повреждений и новообразований на растениях.
- Классификация следов и разработка системы, основанной на формальных признаках.
- Оценка частоты встречаемости различных типов следов в местонахождениях различного возраста и географического положения (в пределах рассматриваемого диапазона).
- Оценка степени взаимосвязанности морфологических типов повреждений и таксонов растений.
- Характеристика особенностей стратиграфического и географического распространения морфологических типов (формальных таксонов) повреждений и новообразований на листьях растений.

Материалы и методы. В работе использованы коллекции, собранные автором при полевых работах в период с 2002 по 2006 гг. в Забайкалье и Приамурье. Также были использованы палеоботанические коллекции, хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН, Геологическом институте РАН, Биолого-Почвенном институте ДВО РАН, Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН, Геологическом научном центре Читинского государственного университета и Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского. Всего изучено более 500 образцов из 18 местонаждений, среди которых 7 имеют юрский, 3 – юрско-меловой (спорный), 2 – раннемеловой, 6 – позднемеловой и приграничный мел-палеогеновый возраст. Технические работы (отбор и подготовка образцов, изготовление препаратов и фотосъемка) производились в Лаборатории артропод ПИН, а также частично в лабораториях палеоботаники ПИН, ГИН и БИН РАН. Электронно-микроскопические исследования выполне-

ны на электронном сканирующем микроскопе CamScan в Лаборатории электронной микроскопии ПИН РАН. Работа выполнена в Лаборатории артропод ПИН РАН.

Научная новизна. Впервые описаны следы взаимодействия членистоногих и растений из верхнемезозойских местонаждений Азии. Выявлены закономерности в стратиграфическом распространении различных типов повреждений и новообразований и их приуроченности к различным таксонам растений. Предложена классификация следов по формальным признакам.

Основные защищаемые положения.

- В мезозое Азии присутствуют все основные формы свидетельств взаимодействия членистоногих и растений на листьях – галлы, эндофитные кладки яиц насекомых, следы питания зелеными тканями и ходы в толще листьев (мины).
- Формальная система следов взаимодействия членистоногих и растений на листьях включает 3 группы следов, 4 подгруппы, 5 формальных семейств, 2 подсемейства, 10 родов и 40 формальных видов.
- Частота встречаемости повреждений и новообразований на листьях растений непостоянна даже в одновозрастных и близкорасположенных местонахождениях. Таксономический состав следов в таких местонахождениях, как правило, сходен.
- Изученный стратиграфический диапазон охарактеризован тремя комплексами формальных видов (обособлены ранне-среднеюрский, позднеюрский-раннемеловой и позднемеловой комплексы).
- С момента массового распространения покрытосеменных растений (в туроне) фиксируется общее существенное увеличение частоты встречаемости следов на листьях (за счет покрытосеменных). При этом степень повреждаемости хвойных значительно снизилась, а гинкговые перестали повреждаться.

Апробация. Результаты исследований были представлены на LI сессии Палеонтологического общества при РАН (Санкт-Петербург, 2005 г.), I и II Всероссийских Школах молодых ученых – палеонтологов (Москва, ПИН РАН, 2004, 2006 гг.), 10-й Пущинской школе-конференции молодых ученых – биологов. (Пущино, 2006 г.), III Всероссийском совещании по меловой системе (Саратов, 2006 г.), II Международном палеонтологическом конгрессе (Пекин, 2006 г.), XIII Съезде Русского Энтомологического Общества (Краснодар, 2007 г.). По теме диссертации опубликовано 4 статьи и 7 тезисов докладов. Две статьи находятся в печати.

Структура и объем работы. Работа изложена на ____ страницах машинописного текста и состоит из Введения, 7 глав и Заключения. Работа содержит ____ фототаблиц и ____ рисунков в тексте. Список использованной литературы включает ____ работ, из которых ____ иностранных.

Благодарности. Автор выражает особую благодарность А.Г. Пономаренко (ПИН РАН), под руководством которого выполнена настоящая работа, А.П. Расницыну (ПИН РАН) за участие, ценные советы и замечания. Неоценимую помощь и поддержку во время написания работы оказали сотрудники лаборатории артропод ПИН РАН. Автор признателен палеоботаникам В.А. Красилкову (ПИН РАН) за предоставление материала для изучения, а также за организацию полевых работ в 2005 г., в результате которых был собран ценный материал из пограничных мел-палеогеновых отложений Приамурья, Т.М. Кодрул (ГИН РАН) и Н.В. Горденко (ПИН РАН) за помощь и консультации при изготовлении препаратов растительных кутикул, М.П. Долуденко (ГИН РАН) за организацию изучения коллекций, хранящихся в ГИН РАН, Е.В. Бугдаевой и В.С. Маркевич (БПИ ДВО РАН) за организацию изучения коллекций, хранящихся в БПИ ДВО РАН, Л.Б. Головневой и Т.А. Травиной (БИН РАН) за помощь в обработке коллекций, хранящихся в БИН РАН.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ СЛЕДОВ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И РАСТЕНИЙ

Изучение ископаемых следов взаимодействия наземных членистоногих и растений (галлов, мин, яйцекладок и погрызов на листьях растений) как в прошлом, так и сейчас имеет два основных направления: первое – изучение следов с целью установления организма, причинившего данное повреждение и второе – изучение следов как самостоятельных явлений с целью выяснения экологического разнообразия и выявления изменений и закономерностей в отношениях фитофаг–растение в масштабе геологического времени.

Первые палеонтологические работы, в которых внимание авторов было привлечено новообразованиями или повреждениями на различных частях растений, начали появляться в конце XIX в. Находки поврежденных листьев растений почти всегда носили случайный характер. Этим объясняется рассеянность информации о них в литературе, особенно на ранней стадии изучения. Основным направлением

изучения повреждений растений, судя по ранним публикациям, было установление животного, оставившего тот или иной след, что, естественно, не всегда удавалось сделать. Рост интереса к ископаемым следам жизнедеятельности фитофагов в середине XX в. происходит на фоне становления ихнологии как науки. С этого времени появляется больше работ, в которых повреждения и новообразования на растениях рассматриваются как самостоятельные явления. Особо отметим работы О.С. Вялова (Вялов, 1968, 1975) и К. Лабандейры (Labandeira, 1998, 2000, 2002 и др.) по классификации следов.

В главе приведен обзор более ста работ (в основном иностранных) по ископаемым следам взаимодействия членистоногих и растений.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой для работы послужили коллекции, собранные автором при полевых работах в период с 2001 по 2006 гг. (ряд юрских и нижнемеловых местонахождений Восточного Забайкалья, верхнемеловых и нижнепалеогеновых местонахождений Приамурья), а также коллекции, хранящиеся в Палеонтологическом институте РАН (Кзыл-Жар), Геологическом институте РАН (верхнемеловые местонахождения Приамурья, Кзыл-Жар), Биолого-Почвенном институте ДВО РАН (сеноман Крыма), Государственном Геологическом музее им. В.И. Вернадского (Кзыл-Жар, Каратау), Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (Усть-Балей, Сулюкта II, р. Кемь, р. Кас, Джерманис, Туюк-Су, Кара-Тюбе, Сай Тераклик).

Ввиду того, что листья с повреждениями и новообразования практически никогда не выделялись коллекторами и палеоботаниками из общей массы листовых остатков, методика выявления их в палеоботанических коллекциях состояла в просмотре всей коллекции и отборе образцов для дальнейшего изучения. При этом, так же как и при целенаправленных сборах из местонахождений, фиксировались данные о частоте встречаемости того или иного типа повреждений, их приуроченности к определенным таксонам растений и отношение числа поврежденных листьев к неповрежденным.

Исследования остатков проводились с помощью бинокулярного микроскопа МБС-9 при различных увеличениях. При необходимости образцы смачивались раствором этилового спирта. Большая часть фотографий выполнена цифровой фотокамерой Nikon Coolpix 4500 с использованием штатива или специальных насадок-переходников

для фотосъемки через окуляр бинокля. Детальное изучение и получение изображения мелких объектов, размеры которых не превышают 1 мм, производилось при помощи электронного сканирующего микроскопа CamScan. Для изучения объектов на сохранившейся растительной кутикуле был применен широко используемый в палеоботанических исследованиях способ химического отделения кутикулы от породы с последующим изготовлением препаратов для изучения их в проходящем свете или с использованием электронной микроскопии. В работе использованы также готовые препараты растительных кутикул с повреждениями и новообразованиями, изготовленные и любезно переданные автору для изучения В.А. Красиловым (ПИН РАН) и Т.А. Травиной (БИН РАН).

Глава 3. ОБЗОР МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ СЛЕДОВ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И РАСТЕНИЙ

В обзоре приведены краткие географические, стратиграфические и палеонтологические данные по 7 юрским, 3 юрско-меловым, 2 нижнемеловым и 6 верхнемеловым (в том числе 2 приграничным мел-палеогеновым) местонахождениям Азии, из которых известны следы взаимодействий наземных членистоногих и растений. Местонахождения в обзоре сгруппированы по возрасту отложений.

Глава 4. ВЗАИМОСВЯЗИ НАЗЕМНЫХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ И РАСТЕНИЙ В СОВРЕМЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Уже на самых ранних стадиях эволюции многих групп насекомых фитофагия имела для них определяющее значение. Основным способом (после морфофункционального анализа самих ископаемых насекомых) познания различных аспектов взаимоотношений членистоногих и растений в геологическом прошлом является анализ повреждений на листьях растениях, основанный, прежде всего, на сравнении их с современными.

В главе рассмотрены основные типы следов взаимодействия членистоногих и растений (яйцекладок, галлов и следов питания зелеными тканями – погрызов, проеданий и мин). На основе данных, полученных разными исследователями при изучении современного и ископаемого материала, приведены морфологические и биологические характеристики, которые мы использовали при описании ископаемых объектов.

Глава 5. КЛАССИФИКАЦИЯ ПОВРЕЖДЕНИЙ И НОВООБРАЗОВАНИЙ НА ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ

Уже в начале прошлого века многие исследователи признали необходимость систематизации ископаемых следов (повреждений) на растениях. Таким образом, сформировалось два основных направления:

1) обозначение следов под названием животного, к которому они приписывались по результатам интерпретации (Frič, 1901; Straus, 1977);

2) обозначение следов как самостоятельного явления под собственными названиями или аббревиатурами (Вялов, 1975; Rozefelds, Sobbe, 1985; Wilf, Labandeira, 1999; Labandeira, Johnson, Wilf, 2001; Labandeira, 2002; Labandeira et al., 2002).

Первый подход вряд ли можно считать перспективным и надежным в результате его субъективности и априорного отрицания изменения пищевого поведения фитофагов, как и самих фитофагов во времени. С определенным успехом его можно применять лишь к кайнозойским формам. Второй подход, хотя и является принципиально правильным, тем не менее, зачастую лишен исторического или эволюционного смысла, т. к. такие классификации применяются и разработаны для конкретного местонахождения или группы близковозрастных местонахождений и часто лишены унифицированной системы диагнозов и сравнений.

Поскольку довольно часто не удается определить организм, причинивший то или иное повреждение растению, следы на листьях описывают, совмещая эти два подхода – повреждения, для которых, по мнению автора, удалось установить виновника, описываются под его родовым названием, в противном случае, как неопределимые, в сборных ихнородах. Такой подход также принципиально не отличается от двух основных в плане его использования и перспективности.

В литературе встречаются и формальные описания, выполненные по правилам кодекса зоологической номенклатуры, который ныне регулирует обращения с ихнотаксонами (Amerom, 1966, 1971), но такие таксоны существуют самостоятельно (вне какой-либо формальной системы) и редко используются другими исследователями. Часто в таких таксонах диагнозы перегружены признаками, отсутствует иерархическое разделение групп признаков, что усложняет их использование.

В связи с этим мы предлагаем использовать откровенно формальную систему для всех повреждений и новообразований на листьях.

Единообразный подход к описанию различных морфологических типов (формальных таксонов) повреждений на листьях растений из отложений различного возраста позволит эффективно оценить их изменение во времени, а также даст возможность проводить различного рода статистические исследования.

Первой общей формальной системой следов питания растениями является классификация, опубликованная выдающимся отечественным палеонтологом Вяловым в 1975 г. На основе этой системы, после ее уточнения и актуализации, мы разработали схему классификации, которую использовали в настоящей работе.

К сожалению, классификация Вялова не получила дальнейшего развития и в настоящее время почти полностью утратила актуальность в своем первоначальном виде, поскольку является слишком общей и не отражает в полной мере все многообразие следов взаимодействия членистоногих и растений. Кроме того, она неизбежно нуждается в дополнении и конкретизации с учетом данных, полученных в последние десятилетия.

В.В. Жерихин (Zherikhin, 2001) предлагал рассматривать подобные следы в общей ихнологической системе по этологическим признакам. Однако, на наш взгляд, использование такого подхода (то есть поведенческих особенностей животного) в случае с ископаемыми свидетельствами взаимодействия животных и растений связано с некоторыми принципиальными несоответствиями, главное из которых заключается в том, что морфологические и биологические признаки таких следов (особенно галлов и мин) контролируются физиологическими процессами и анатомическим строением растения практически в равной степени с биологическими особенностями животного, их оставившего.

Мы придерживаемся взглядов Вялова на принципы формальной классификации следов взаимодействия членистоногих и растений и предлагаем модифицированный вариант системы (изменения касаются, в основном, разделов, в которых классифицируются новообразования и следы питания, а также более узкого определения некоторых крупных таксонов).

В качестве высших ихнотаксонов мы используем группы, объединяющие патологические новообразования, следы питания тканями растений и кладки яиц. Группа, объединяющая патологические новообразования на органах растений, разделена на две подгруппы: тератоморфы (патологические изменения целых органов – в ископаемом состоянии пока неизвестны) и галлы (локальные новообразования).

Следы питания тканями растений могут быть разделены на две подгруппы: внешние следы питания – погрызы и проедания, имеющие, как правило, четко обозначенные разрастанием раневой ткани границы, и внутренние следы питания – мины или ходы в толще листовой пластинки (следы питания корой и древесиной не рассматриваются в настоящей работе, но также должны иметь в этой группе статус подгруппы). Группа, в которой рассматриваются кладки яиц, разделяется на две подгруппы: яйцекладки на растениях и яйцекладки на другом субстрате. В настоящей работе мы рассматриваем только первую подгруппу.

Дальнейшее разделение всех типов следов мы предлагаем проводить по топологическим, морфологическим и биологическим признакам, по возможности применяя опыт использования тех или иных признаков при классификации современных объектов (описаны в предыдущей главе).

ГАЛЛЫ

Классификации современных галлов построены по двум основным принципам: морфо-топологическому и морфо-генетическому. Более сложная и совершенная классификация современных галлов предложена Э.И. Слепяном (Слепян, 1973). Он использует систему соподчиненных таксонов и латинские названия для них. В качестве признаков, на которых основана эта система, использованы топологические (особенности размещения галлов на растении – стебель, корень, лист, край листа, центральные и боковые жилки листа), морфологические (форма, размер галлов, количество и строение внутренних полостей, расположение выходного отверстия и т. д.). К сожалению, ископаемый материал накладывает ряд ограничений на использование этих признаков.

Разделение подгруппы локальных галлов на формальные семейства мы предлагаем проводить по топологии новообразования (стебель, корень, лист) в соответствии с принципами классификации современных галлов. Родовыми признаками в нашей системе является общая форма разрастания. Она может быть простой (чаще всего округлой) и сложной, когда галл имеет различные выросты, опушение или имеет вид плодов (пока в ископаемом состоянии известны только простые листовые галлы). В качестве видовых признаков мы используем форму, размеры и расположение галлов на листе. Другие признаки, например наличие и расположение выходного отверстия, которые могут быть интересны, но наблюдаются далеко не на всех экземплярах, мы используем только как дополнительную характеристику.

ВНЕШНИЕ И ВНУТРЕННИЕ СЛЕДЫ ПИТАНИЯ ЗЕЛЕНЫМИ ТКАНЯМИ РАСТЕНИЙ

Внешние следы питания (погрызы и проедания) зелеными тканями, пожалуй, наиболее противоречивый объект классификации из рассматриваемых в настоящей работе. Как уже отмечалось, общепринятой системы признаков и их ранжирования для таких объектов (как современных, так и ископаемых) не существует. Единственное применяемое в практике разделение таких следов основано на локализации повреждения на листе. Этот принцип мы используем для разделения подгруппы внешних следов питания листьями на семейства, выделяя краевые объедания, оконные проедания и скелетизация.

Классификация ископаемых погрызов и проеданий может быть полезна в нескольких направлениях исследований (морфологическом, этологическом и экологическом). По форме и траектории следа можно судить о строении и размере ротового аппарата, а также о пищевом поведении фитофага. Однако только эти данные, не согласованные с эволюционными (изменение во времени фитофагов и растений) и палеоэкологическими факторами, мало полезны для понимания эволюции фитофагии в целом. Классификация, предлагаемая нами, не исключает использования ее в морфологических и этологических исследованиях и в то же время наполнена палеоэкологическим и эволюционным смыслом. Эту задачу решает разделение внешних следов питания на формальные роды по таксономической принадлежности растения (мы выделяем следы на папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных растениях). Такой подход позволит оценить разнообразие и распространенность следов каждого типа питания в различные этапы развития биосферы и даст возможность в будущем сопоставить эти данные с данными о развитии фитофагии среди насекомых или других групп членистоногих. Кроме того, крупные группы растений имеют различные по питательной ценности и жесткости ткани, поэтому разделение следов, основанное на этом признаке, имеет также и биологическое значение. Видовыми признаками в нашей системе являются форма и размеры повреждения, а также некоторые детали их размещения на листе.

Наиболее распространенным принципом классификации ископаемых мин (внутренних следов питания) является принцип их ассоциации с таксонами современных насекомых-минеров. По этому принципу выделено более десяти формальных таксонов мин (подробнее в главе «История изучения...»). При этом ассоциация с современными

таксонами насекомых происходит не только по характерному для них строению мины, но и по таксону кормового растения. Мины, которые не удавалось ассоциировать с какими-либо насекомыми, описывались под собственными названиями. В настоящее время, когда находки ископаемых мин перестали быть большой редкостью и появились мины на листьях из более древних отложений, исключая существование в то время даже близких к современным таксонов насекомых-минеров, использование формальной системы мин в своем первоначальном виде практически исчерпало себя и не применяется. При этом описания мин стали носить лишь констатационный характер.

Как и в случае с другими следами взаимодействий членистоногих и растений, мы предлагаем классифицировать ископаемые мины лишь по формальным признакам, что позволит в дальнейшем сравнивать по одним параметрам повреждения на листьях различных растений из отложений разного возраста.

Разделение мин на формальные семейства предлагается проводить по характеру траектории хода, что отражает этологические и морфологические особенности личинки фитофага. Таким образом, предлагаются два семейства, характеризующиеся простой и сложной траекторией. Основным родовым признаком в предлагаемой системе является форма хода, а видовыми – особенности его строения и заполнения экскрементами, способность пересекать центральные и второстепенные жилки и т. д.

КЛАДКИ ЯИЦ НА ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ

Кроме классификации современных яйцекладок, главными признаками в которой являются строение яиц, структура хориона и расположение яиц в кладке, существует также классификация кладок яиц на ископаемых растениях, которой придерживаются в своих работах немецкие палеонтологи М. и В. Гельмунд (Hellmund, Hellmund, 1991, 1998, 2002). Почти все их работы посвящены изучению образований на листьях кайнозойских растений, интерпретируемых как эндифитные кладки стрекоз. Авторами выделяются две крупные группы яйцекладок («Coenagrioniden-Тур» и «Lestiden-Тур») по топологическим признакам, характерным для семейств стрекоз Coenagrionidae и Lestidae. Внутри этих двух групп выделены подгруппы, основными признаками которых являются расположение яиц в кладке и на листе растения. Такой подход – пример углубленного актуалистического изучения следов жизнедеятельности насекомых на растениях в пределах очень узкого стратиграфического диапазона. Очевидно, что

такая классификация работает, а ее использование дает возможность оценить разнообразие и изменение репродуктивного поведения стрекоз лишь в пределах кайнозоя. При попытке распространения этой системы на следы из более древних отложений (даже верхнемеловые) возникает ряд принципиальных проблем, главной из которых является уменьшающаяся с «удревнением отложений» вероятность того, что такого рода следы принадлежат именно указанным семействам стрекоз, как и стрекозам вообще. В связи с этим, очевидно, необходима универсальная классификация, не опирающаяся на интерпретацию, а основанная лишь на объективных признаках, то есть максимально близкая к классификации современных яйцекладок.

Формальная классификация ископаемых кладок яиц на растениях, принимаемая нами в настоящей работе, основана на морфологическом субстрату (расположение) признаках. Для таксонов уровня семейства в качестве основного признака мы используем тип яйцекладки (эндофитная или экзофитная). В зависимости от сохранности на тип яйцекладки указывает форма яиц в кладке (удлиненные с заостренным концом яйца характерны для эндофитных, а округлые и широкие для экзофитных кладок), их взаимное расположение и ориентировка (соприкасающиеся между собой или компактно расположенные упорядоченно или хаотично яйца характерны для экзофитной кладки, разреженно расположенные субпараллельными рядами или дугообразно – для эндофитной).

Родовыми признаками в принятой нами системе являются общая форма яиц в кладке и характер их расположения (форма кладки и ее размещение на растении). В качестве видовых признаков мы используем детали строения яиц, такие как форма вершин, характер сужения, размеры и коэффициент (K), показывающий отношение длины яйца к его ширине, а также некоторые биологические признаки (особенности взаимного расположения яиц в кладке, ориентировка яиц в кладке и расстояние между ними). Такой важный признак как строение хориона прослеживается далеко не во всех случаях (зависит от сохранности). Кроме того, пока не разработана методика оценки ископаемых объектов по этому признаку. Несмотря на это, использование строения хориона имеет большие перспективы для интерпретации и классификации, и в тех случаях, когда яйца в кладке можно охарактеризовать этим признаком, мы используем его для дополнительной характеристики.

Глава 6. ОПИСАНИЕ ИСКОПАЕМЫХ ФОРМ

В главе приведено монографическое описание 40 видов поврежденных и новообразований на листьях растений, относящихся к 10 родам и 5 семействам.

ГРУППА PALEOOVOIDIDEA

ПОДГРУППА PALEOOVOIDIDA

Семейство Paleovoididae Vasilenko, 2005

Род Paleovoidus Vasilenko, 2005

Paleovoidus rectus Vasilenko, 2005

Paleovoidus flabellatus sp. nov.

Paleovoidus amplus sp. nov.

Paleovoidus arcuatus sp. nov.

Семейство Paleoxovoididae Vasilenko, fam. nov

Род Paleoxovoidus Vasilenko gen. nov

Paleoxovoidus ovoideus sp. nov.

Paleoxovoidus catenulatus sp. nov.

Paleoxovoidus multus sp. nov.

ГРУППА PALEOGALLIDEA

ПОДГРУППА PALEOGALLIDA

Семейство Paleogallidae Vjalov, 1975

Род Paleogallus Vjalov, 1975

Paleogallus zherichini Vasilenko, 2005

Paleogallus porusiformis Vasilenko, 2005

Paleogallus cynipidaeformis Vjalov, 1975

Paleogallus neuroteriformis Vjalov, 1975

Paleogallus inflatus sp. nov.

Paleogallus dubius sp. nov.

Paleogallus bugdaevae sp. nov.

Paleogallus convexus sp. nov.

Paleogallus planus sp. nov.

Paleogallus singularis sp. nov.

Paleogallus laxiusculus sp. nov.

Paleogallus kodrulae sp. nov.

Paleogallus krassilovi sp. nov.

Paleogallus mirabilis sp. nov.

Род Margogallus gen. nov.

Margogallus tortus sp. nov.

ГРУППА PHAGOPHYTICHNIDEA

ПОДГРУППА PHAGOPHYTICHNIDA

Семейство Phagophytichnidae Vialov, 1975

Подсемейство Phagophytichninae Vialov, 1975

Род Phagophytichnus Amerom, 1966

Phagophytichnus ekowskii Amerom, 1966

Род Pinovulnus Vasilenko, 2006

Pinovulnus regularis Vasilenko, 2006

Pinovulnus serpentiformis Vasilenko, 2006

Pinovulnus erectus Vasilenko, 2006

Pinovulnus procerus Vasilenko, 2006

Pinovulnus rotundus Vasilenko, 2006

Род Magnoliovulnus gen. nov.

Magnoliovulnus rotundus sp. nov.

Magnoliovulnus symmetricus sp. nov.

Magnoliovulnus undatus sp. nov.

Подсемейство Foliofenestrinae Vasilenko, 2006

Род Magnoliofenestra gen. nov.

Magnoliofenestra irregularis sp. nov.

Magnoliofenestra magnus sp. nov.

ПОДГРУППА PALEOMINIDA

Семейство Paleominidae Vialov, 1975

Род Paleomina Vialov, 1975

Paleomina perpendicularis sp. nov.

Paleomina problematicus sp. nov.

Paleomina kzyldzharica Kozlov, 1988

Paleomina samsonovi Kozlov, 1988

Paleomina sharovi Kozlov, 1988

Paleomina tyshchenkoi Kozlov, 1988

Род Micromina gen. nov.

Micromina inscompicuus sp. nov.

Глава 7. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Палеонтолог не может непосредственно наблюдать взаимодействия животных и растений. Реконструкция взаимоотношений насекомых и потребляемых ими растений возможна на основе результатов изучения повреждений на листьях растений и морфологических приспособлений насекомых к питанию растениями. Последнее направление

довольно хорошо представлено в литературе. Наша работа посвящена лишь исследованию повреждений и новообразований на ископаемых растениях, как наименее изученных.

Широко распространенная практика интерпретации повреждений и приписывание их каким-либо конкретным таксонам насекомых оправдана лишь применительно к молодым отложениям. Для унификации данных и возможности их сравнения с имеющимися и полученными в будущем на всем стратиграфическом интервале мы считаем целесообразным использование формальной системы как для древних, так и для молодых следов (в том числе на покрытосеменных растениях). В основе предлагаемой нами формальной классификации лежат особенности внешнего строения повреждений и новообразований на растениях. Признаки, используемые нами для выделения формальных таксонов различного ранга, сгруппированы таким образом, чтобы их было легко диагностировать на материале различной сохранности. С другой стороны, предлагаемые нами формальные таксоны, насколько это возможно, отражают естественные этапы эволюции взаимоотношений членистоногих и растений и позволяют оценить особенности изменения как пищевого поведения фитофагов, так и реакции тканей растения на повреждения. Формальные таксоны, выделенные для яйцекладок на листьях растений, в полной мере характеризуют особенности репродуктивного поведения насекомых и его изменения во времени, чего не удастся достичь другими методами исследований.

При изучении взаимодействий членистоногих и растений в геологическом прошлом важную роль играет историчность подхода. В процессе эволюции меняются морфофизиологические характеристики как растений, так и насекомых. Пищевая привлекательность различных частей растения зависит от количества белка и углеводов в растительных клетках. С одной стороны, морфофизиологическая эволюция шла по пути минимизации ущерба от потребления растений и даже получения ими выгоды, а с другой – в обеспечении фитофага как можно более питательной белковой пищей. В этих условиях длительная совместная эволюция насекомых и растений привела к возникновению стабильных коадаптационных комплексов, в которых и насекомые и растения получают выгоду от питания растениями. Примером становления коадаптационного комплекса является морфофизиологическое приспособление растений, приведшее к переходу от гименофагии к опылению и распространению диаспор.

И даже питание клетчаткой (прокладывание ходов в древесине, по сути неживой ткани) приобрело для экосистемы важную роль, поскольку значительно ускорилось ее разложение за счет расселения в ходах грибов, которые, перерабатывая клетчатку, способствуют скорейшему ее возврату в круговорот веществ.

Строение некоторых из рассматриваемых в настоящей работе типов следов теснейшим образом связано с механическими свойствами и особенностями реакции растительных тканей на раздражение. Такая реакция может быть различной у разных групп растений. Речь идет, прежде всего, о галлах и следах питания листьями.

В группе галлов критериями выделения формальных таксонов, кроме морфологических, являются также топологические и отчасти биологические признаки. Установлено, что конкретный вид галлообразователя предпочитает растения одного вида, реже рода, еще реже семейства. В связи с этим рассматриваемые в стратиграфическом аспекте формальные таксоны галлов отражают не эволюцию таксона галлообразователя, а изменение во времени поведенческих механизмов абстрактной галлообразующей группы организмов наравне с изменением процесса галлообразования как ответной реакции растения на чужеродное тело.

В группе следов питания зелеными тканями повреждения сходного типа на растениях различных отделов мы принимаем как различные формальные роды. В связи с этим их стратиграфическое распространение ограничено интервалами, в которых представители тех или иных отделов растений широко представлены в ориктоценозах. Вместе с тем, такое формальное разделение следов питания представляет собой очень важный инструмент анализа степени повреждаемости растений различных отделов, а значит и различного строения, в разных стратиграфических интервалах (изменения интенсивности фитофагии во времени). В какой-то мере это актуально и для мин, чье строение зависит от механических и биохимических свойств паренхимы листа.

Другая группа следов – яйцекладки – связана, в основном, не с особенностями строения растения, а только с его образом жизни. Признаки, учитываемые при классификации яйцекладок, определяются только особенностями животного, которому они принадлежат. Поэтому формальные таксоны яйцекладок могут рассматриваться как естественные при анализе стратиграфического и географического распространения.

Для оценки наших результатов и выяснения их места в современных представлениях о связях членистоногих и растений, сложившихся за рубежом благодаря, в основном, работам Лабандейры, рассмотрим основные положения, принятые в этих работах. В работах Лабандейры (Labandeira, 1998, 2000, 2002) предполагались неизменными (начиная с их появления в карбоне) практически все основные типы следов питания членистоногих растительными тканями. При этом, из-за недостатка данных, абсолютно неохарактеризованными оставались очень большие стратиграфические интервалы, например, почти полностью юра и нижний мел.

В одной из своих последних работ (Labandeira, 2006) Лабандейра предпринял попытку обобщения всех имеющихся данных по следам взаимодействий членистоногих растений. В результате этого им выделено 4 крупных этапа развития взаимосвязей членистоногих и растений. Из них два (средний триас – современность и середина мела – современность) приходятся на изученный нами стратиграфический интервал.

Для границы мела и палеогена Лабандейра констатирует существенное снижение интенсивности фитофагии. Нам кажется, небольшая выборка данных (использованы данные девяти местонахождений из всего рассматриваемого стратиграфического диапазона) не может отражать все разнообразие (морфологическое, экологическое и биологическое) взаимодействий членистоногих и растений.

Наши данные значительно расширяют разнообразие следов и число местонахождений, из которых они известны в обсуждаемом стратиграфическом диапазоне. Основываясь на результатах нашей работы, мы вынуждены не согласиться с принятой системой деления на этапы. По нашим данным, главное изменение в связях членистоногих и растений наблюдается в середине мела и связано оно, очевидно, с массовым распространением покрытосеменных растений. Также нами не зафиксировано снижение интенсивности фитофагии на границе мела и палеогена. Наоборот, в маастрихтских, маастрихт-датских и датских местонахождениях Приамурья увеличивается не только частота встречаемости, но и морфологическое разнообразие самих повреждений и новообразований. Отличными от выводов Лабандейры являются и наши данные об изменении пищевого предпочтения фитофагов. Нами установлено, что конкретный тип повреждения или новообразования не присутствует на каком-либо относительно долгоживущем таксоне растения все время его существования. Изменя-

ется как частота повреждения листьев (от 20 % в верхней юре до 0 % на границе мела и палеогена в случае с *Ginkgoites* sp., и от 0 % в сеномане до 15 % в дании в случае с некоторыми покрытосеменными растениями), так и тип повреждения (например, различные морфотипы галлов на *Pityophyllum* sp.).

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ТИПОВ (ФОРМАЛЬНЫХ ТАКСОНОВ) ПОВРЕЖДЕНИЙ И НОВООБРАЗОВАНИЙ НА ЛИСТЬЯХ РАСТЕНИЙ

В пределах рассматриваемого стратиграфического диапазона свидетельства взаимодействий членистоногих и растений изучены из 18 местонахождений. Из них 4 ниже-среднеюрских (Сулюкта II, Туюк-Су, Кара-Тюбе, Сай Тераклик), 1 среднеюрское (Усть-Балей), 1 верхнеюрское (Джерманис), 3 верхнеюрских-нижнемеловых (Черновские Копи, Семен, Урей), 1 нижнемеловое (р. Тырма), 6 верхнемеловых (1808, Удурчукан, р. Кас, Кзыл-Жар, р. Кемь, Сельбухра), 2 верхнемеловых-палеоценовых (маастрихт-даний: Белая Гора, Архро-Богучан).

Наиболее низким таксономическим разнообразием характеризуются юрские отложения. Из ниже-среднеюрских местонахождений известны следы питания *Pinovulnus regularis*, *P. erectus*, *P. serpentiformis*, *P. procerus*; галлы *Paleogallus porusiformis*, *P. zherichini*, *P. porrectus*. Ниже-среднеюрские галлы известны только из местонахождений Сулюкта II и Усть-Балей, а *Paleogallus porrectus* встречен пока только в местонахождении Сулюкта II.

Верхнеюрские-нижнемеловые отложения характеризуются большим таксономическим разнообразием. Кроме следов питания *Pinovulnus regularis*, *P. erectus*, *P. serpentiformis*, *P. procerus*, известных из нижней-средней юры, здесь присутствует *Pinovulnus rotundus*. Комплекс галлов идентичен ниже-среднеюрскому: *Paleogallus zherichini*, *P. inflatus*, *P. dubius*, *P. porusiformis*. Впервые сразу в трех местонахождениях довольно многочисленны яйцекладки *Paleoovoidus rectus*. Впервые здесь появляются единичные следы, интерпретируемые как мины (*Paleomina problematicus*).

В нижнемеловых и сеноманских отложениях комплекс следов крайне обеднен, что могло бы быть объяснено неполнотой сборов (известны единичные находки из двух местонахождений). Однако таксономический состав известных из этих отложений следов отличается от рассмотренных ранее и более молодых отложений. Отсюда известны

лишь следы питания тканями папоротников *Phagophytichnus ekovskii*.

Начиная с турона таксономическое разнообразие следов взаимодействия членистоногих и растений существенно возрастает. Исследованные нами отложения различного возраста (от турона до маастрихта-дания) можно охарактеризовать одним таксономическим комплексом следов. Комплекс характеризуется следами питания *Pinovulnus regularis*, *P. erectus*, *Magnoliiovulnus undatus*, *M. rotundus*, *M. symmetricus*, *Magnoliiofenestra irregularis*, *M. magnus*; галлами *Paleogallus porusiformis*, *P. rugosus*, *P. nervius*, *P. planus*, *P. bugdaevae*, *P. convexus*, *P. laxiusculus*, *P. kodrulae*, *P. krassilovi*, *P. mirabilis*, *P. singularis*, *Margogallus tortus*; минами *Paleomina perpendicularis*, *P. kzyldzharica*, *P. tyshchenkoi*, *P. sharovi*, *P. samsonovi*, *P. serpentina*, *Micromina inscompicuum*. Здесь встречены также яйцекладки *Paleoovoidus flabellatus*, *P. amplus*, *P. arcuatus*, *Paleoovoidus ovoideus*, *P. catenulatus*, *P. multus*.

Географическое распространение формальных таксонов следов взаимодействия членистоногих и растений обнаруживает сходство с естественными таксонами организмов. В близко расположенных разновозрастных местонахождениях, как правило, следы питания зелеными тканями идентичны. Другие следы, вероятно, гораздо сильнее контролируются экосистемными факторами, поэтому обнаруживают некоторую географическую изменчивость. Однако это касается, в основном, только частоты их встречаемости. Таксономический состав галлов яйцекладок и мин в близковозрастных отложениях сходен.

Таким образом, стратиграфические диапазоны (отделы) оказываются охарактеризованными тремя комплексами формальных видов. Однако некоторые из видов, например, *Paleogallus porusiformis* и *Pinovulnus regularis*, распространены в пределах всего изученного диапазона (см. Приложение).

Оценка частоты встречаемости повреждений и новообразований на листьях растений и их палеоэкологическое значение

Несмотря на то, что почти все изученные местонахождения представлены богатыми политаксонными фиториктоценозами, повреждения чаще присутствуют на каком-либо одном или нескольких таксонах растений.

На протяжении всего рассматриваемого стратиграфического диапазона с частотой около 1% повреждаются игольчатые листья хвойных (для более древних отложений это листья *Pityophyllum* sp., для молодых – *Taxodium* sp.). Частота повреждения зеленых тканей по-

крытосеменных растений невелика в сеномане (менее 1 %) и резко возрастает в более молодых отложениях. Здесь с одинаковой интенсивностью (в пределах 15–20 %) поражаются листья растений различной таксономической принадлежности. В некоторых местонахождениях листья *Platanus* sp. поражаются чаще других.

Для галловых поражений листьев характерны следующие особенности. В юре и нижнем мелу галлы присутствуют на 5–10 % листьев. Наиболее предпочтительными для галлообразователей оказываются листья *Pityophyllum* sp. и *Ginkgoites* sp., значительно реже *Desmiophyllum* sp. и *Phoenicopsis* sp. В верхнем мелу поражаются менее 1 % листьев *Taxodium* sp. В верхнемеловых отложениях, как и в случае со следами питания листьями, не наблюдается приуроченности галлов к какому-либо таксону растений (поражены 5–7 % листьев), однако в некоторых местонахождениях листья *Trochodendroides* sp. поражаются чаще других.

Верхнеюрские-нижнемеловые яйцекладки встречены на листьях *Pityophyllum* sp. и *Ginkgoites* sp., а верхнемеловые только на плавающих листьях водных растений *Quereuxia* sp. Частота встречаемости в том и другом случае составляет менее 1 %.

Для обсуждения палеоэкологического значения рассматриваемых следов необходимо использование актуалистических моделей с учетом историчности подхода, о котором говорилось выше. Такого рода исследования представляют собой отдельную, далеко выходящую за рамки настоящей, работу. Здесь мы рассмотрим лишь некоторые частные выводы, сделанные на основе результатов нашей работы. По данным для современных лесных экосистем, объем фитомассы, продуцируемый деревом, превосходит таковой, необходимый для обеспечения нормального функционирования. Изъятие излишек зеленой массы (в норме до 10 % объема) хвое- и листогрызущими насекомыми приводит к изменению светового режима в кроне и в этом случае имеет положительный эффект для растения. При этом листья с повреждениями на фоне неповрежденных практически незаметны. Следы питания насекомых-филлофагов становятся явными при повышенной численности популяции, а способностью к резкому увеличению плотности популяции обладает только небольшое число современных видов (около 10 %). В этом случае в захоронениях должна увеличиться доля как поврежденных листьев, так и, вероятно, насекомых-филлофагов. Допуская подобную ситуацию, по крайней мере, в мезозое,

мы получаем предпосылки к постановке специальных работ по анализу и сопоставлению палеоэнтомологических данных и данных по повреждениям растений.

Изученные нами повреждения листьев растений из различных местонахождений обнаруживают два основных типа захоронений (наблюдения касаются следов питания зелеными тканями и галлов). Первый тип – довольно редкие, практически равномерно распределенные в ориктоценозах находки следов, как правило, на одном, либо нескольких таксонах растений. Второй тип – массовые захоронения поврежденных растений, распространенные в разрезе неравномерно. При этом, как правило, значительно расширяется таксономический диапазон повреждаемых растений. Очевидно, что здесь мы имеем дело с различными палеоэкологическими обстановками. Используя данные о распространении насекомых – вредителей растений в современных экосистемах, первый тип захоронения можно интерпретировать как отражение «стабильной экосистемы», когда растения и насекомые-фитофаги находятся в экологическом равновесии и потребление зеленой массы многократно компенсируется новым приростом. Второй тип захоронения свидетельствует о вспышке численности филлофагов и существенном дисбалансе между количеством филлофагов и воспроизводством зеленой массы растений. Примером первого экотипа являются ориктоценозы юрских и юрско-меловых местонахождений Семен, Усть-Балей, второго – Черновские Копи, а также, возможно, Урей и Сулюкта II. Что касается послетуронских экосистем, то, вероятно, повышенное число поврежденных листьев здесь определяется эволюционными факторами и все изученные ориктоценозы отражают тип «стабильной экосистемы».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В рамках настоящего исследования были изучены свидетельства взаимодействия наземных членистоногих и растений из юрских и меловых отложений Азии. Описано морфологическое разнообразие следов. Для удобства анализа и дальнейшего использования полученных данных, на базе формальной классификации следов жизнедеятельности насекомых Вялова (1975), была разработана классификация повреждений и новообразований на растениях по формальным признакам. Рассмотрено стратиграфическое и географическое распространение описанных формальных таксонов, их приуроченность

к таксонам растений. Приведены данные о частоте встречаемости повреждений на листьях различных растений в местонахождениях различного возраста (в пределах рассматриваемого диапазона).

ОСНОВНЫЕ ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Целенаправленные исследования показали присутствие в верхнемезозойских отложениях комплекса следов взаимодействий членистоногих и растений (галлов, следов питания зелеными тканями растений, эндофитных и экзофитных яйцекладок, мин).

2. Разработана формальная система повреждений и новообразований на растениях, основанная на принципах, сформулированных Вяловым в 1975 г. Система включает 3 группы следов, 4 подгруппы, 5 семейств, 10 родов и 40 формальных видов.

3. Частота встречаемости повреждений и новообразований на листьях растений непостоянна даже в одновозрастных и близкорасположенных местонахождениях. При этом таксономический состав следов в таких местонахождениях, как правило, сходен.

4. Изученный стратиграфический диапазон охарактеризован тремя комплексами формальных видов (обособлены юрский, неоком-сеноманский и позднемеловой комплексы).

5. Начиная с турона значительно увеличилась частота встречаемости следов на покрытосеменных растениях, при этом, степень повреждения голосеменных растений снизилась, а листья гинкговых вовсе перестали повреждаться.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи:

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., Карасев Е.В. Свидетельства взаимодействий наземных членистоногих и растений из мезозоя Азии // Современная палеонтология: классические и новейшие методы (сборник статей). Москва, ПИН РАН, 2006. С. 27–33.

Василенко Д.В. Повреждения растений из верхнепермских отложений по р. Сухоне // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 87–90.

Василенко Д.В., Расницын А.П. Ископаемые яйцекладки стрекоз. Обзор и интерпретация // Палеонтол. журн. 2007 (в печати).

Василенко Д.В. Кладки яиц насекомых на листьях плавающих растений *Quegexia* из верхнего мела Приамурья // Палеонтол. журн. 2008 (в печати).

Тезисы докладов:

Василенко Д.В. Первые данные о патологических изменениях листьев растений из мезозоя Забайкалья // Матер. XLI Междунар. студенческой конф. «Студент и научно-технический прогресс». Новосибирск: НГУ, 2003. С. 125–127.

Василенко Д.В., Карасев Е.В. Галлообразование в растительных сообществах мезозоя Черновских Копей // Матер. XLII Междунар. студенческой конф. «Студент и научно-технический прогресс». Новосибирск: НГУ, 2004. С. 14–16.

Василенко Д.В. Повреждения мезозойских растений Черновских Копей (Забайкалье) // Палеонтологическая летопись региональных и глобальных событий. Тез. докл. LI сес. Палеонтол. об-ва при РАН. Санкт-Петербург, 2005. С. 26–27.

Василенко Д.В. Свидетельства взаимодействия наземных членистоногих и растений в позднем мезозое Азии // Тез. 10-й Пущинской школы-конф. молодых ученых. Пущинский научный центр РАН, 2006. С. 262–263.

Vassilenko D.V., Bugdaeva E.V. The fossil insects and their traces of vital functions on K-T boundary (Zeya-Bureya basin, Amur River region, Russia) // Abstr. 2 Intern. Palaeontol. Congr. June 17–21, 2006, Beijing, China. P. 532–533.

Василенко Д.В. Свидетельства взаимодействий наземных членистоногих и растений из мела Азии // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Матер. III Всерос. совещ. Саратов, 2006. С. 35–36.

Василенко Д.В. Свидетельства взаимоотношений насекомых и растений в геологическом прошлом // Тез. докл. XIII съезда Русского энтомол. об-ва. Краснодар, 2007. С. 48.

