

УДК 595.76:551.736.3(470.314)

ОПИСАНИЕ ЛИЧИНКИ *KARGALARVA PERMOSIALIS* GEN. ET SP. NOV. (COLEOPTERA: SCHIZOPHOROMORPHA) ИЗ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ КАРГАЛА

© 2019 г. А. А. Прокин^{a, b, *}, А. Г. Пономаренко^{c, **}, А. Г. Кирейчук^{d, ***}

^aИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Россия

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Россия

^cПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^dЗоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: prokina@mail.ru

**e-mail: aponom@paleo.ru

***e-mail: agk@zin.ru

Поступила в редакцию 06.08.2018 г.

После доработки 17.08.2018 г.

Принята к публикации 27.08.2018 г.

Из верхнепермского местонахождения Каргала (Оренбургская обл., Россия) описана водная личинка голометабола *Kargalarva permosialis* gen. et sp. nov., ранее известная по предварительному описанию А.Г. Шарова (1953) как *Permosialis* sp. Личинка отнесена к инфраотряду *Schizophoromorpha* (Coleoptera). Допускается водный образ жизни как минимум для части таксонов этого инфраотряда. Обсуждаются признаки личинок, общие для отрядов Coleoptera и Megaloptera.

DOI: 10.1134/S0031031X19030127

ВВЕДЕНИЕ

Насекомые с полным превращением (Holometabola) — самый обширный по числу видов таксон органического мира. Видов Holometabola описано больше, чем всех остальных животных и растений. Однако по числу родов он уже не столь разнообразен, а по числу надродовых таксонов мало отличается от других таксонов того же надотрядного ранга. Это может свидетельствовать о том, что высокое разнообразие достигается не обилием значительных морфогенетических перестроек, а тонкими приспособлениями к множеству экологических ниш. Важнейшим достижением Holometabola является то, что в онтогенезе они проходят стадии личинки и имаго, обычно совершенно не похожих по строению и экологии. Это позволяет развести по разным стадиям требования к питанию и расселению, которые другие насекомые вынуждены совмещать на основе адаптивного компромисса, в результате чего приспособления к тому и другому остаются несовершенными. Поэтому изучение онтогенеза Holometabola весьма важно не только для понимания их эволюции, но и для общей эволюционной проблематики. Существенно, что два совершенно разных организма (личинка и имаго) строятся

на основании одного и того же генома, что весьма интересно в свете эпигенетических построений.

К сожалению, изучение личинок все еще сильно отстает от описания имагинальных стадий. Недостаточное внимание к онтогенезу ярко иллюстрируется равнодушием, с которым были восприняты важнейшие для его понимания результаты работ А.Л. Тихомировой. Особенно мало мы знаем о личинках древних голометабола. Очень немногие палеозойские личинки описаны (Nel et al., 2013; Aristov, Rasnitsyn, 2015; Haug et al., 2016 и др.), тогда как другие только упоминаются в литературе (Шаров, 1953; Kukalová-Peck, 1997 и др.). Настоящая работа содержит переописание одной из них.

Широко известная водная пермская личинка Holometabola из местонахождения Каргала (Россия, Оренбургская обл., Сакмарский р-н; средняя пермь, уржумский ярус, аманакская свита, зона *Estemmenosuchus uralensis* и *Ulemosaurus svjagensis*, ~265 Ma: Shcherbakov, 2008) была указана А.Г. Шаровым (1953) как личинка рода *Permosialis* (Martynov, 1928); были приведены ее краткое описание, фотография и рисунок, однако видовой таксон не был предложен. Соотнесение имаго и личинки для этого рода осталось проблематичным. Впоследствии род *Permosialis* Martynov,

1928, первоначально отнесенный к Megaloptera, был перенесен в Miomoptera, которые, вероятно, имели наземных личинок (Riek, 1976). Таким образом, стало ясно, что данную личинку не следует относить к Miomoptera, и она была отнесена к Coleoptera: Gyrimidae (Beutel, Roughley, 1988), либо Schizophoromorpha (?Rhombocoleidae) (Prokin et al., 2013b). Однако переописания экземпляра с обозначением голотипа и предложения для него таксона так и не было сделано, что побудило нас к этой публикации.

Местонахождение Каргала – одно из давно известных, где найдены остатки насекомых. Оно особенно важно тем, что здесь они найдены вместе с позвоночными. Это дает возможность достаточно точной корреляции. Местонахождение представляет собой давно заброшенные медные рудники, в отвалах которых и сделаны палеонтологические находки. Данный экземпляр, скорее всего, происходит из отвалов Кузьминовского рудника. Первые остатки насекомых здесь были найдены в 1929 г. И.А. Ефремовым и М.Н. Чувовой, затем на местонахождении работали еще несколько сборщиков. В настоящее время в колл. ПИН РАН хранится более 300 остатков насекомых из 13 отрядов, среди них около 10 личинок трех морфологических типов. Из местонахождения Каргала отмечены представители четырех отрядов голометабола (Мартынов, 1937; Мартынова, 1942; Пономаренко, 1963, 1969; Ponomarenko, 2013): Neuroptera (*Sialodopsis similis* Martynov, 1937), Mecoptera [*Mesochorista kargalensis* (O. Martynova, 1942), *M. ingloria* (O. Martynova, 1942), *Petromantis stigma* O. Martynova, 1942, *P. mirabilis* (O. Martynova, 1942)], три неописанных отпечатка мелких Miomoptera, и Coleoptera. В последнем отряде из данного местонахождения описаны четыре вида: *Kaltanicupes kargalensis* Ponomarenko, 1963 (Permocupedidae), *Tecticipes martynovi* Ponomarenko, 2013 (Taldycupedidae), *Rossocoleus ellipticus* (Martynov, 1937) и *Rhombocoleites adumbratus* Ponomarenko, 1969 (Rhombocoleidae).

Недостаток сведений о пермских личинках голометабола не дает нам возможности уверенно отнести описываемую личинку к какому-либо отряду, однако предполагается ее принадлежность к Coleoptera, в частности, к инфраотряду Schizophoromorpha. Такое мнение основано на многочисленных находках личинок голометабола, которые предположительно относятся к жукам, в местонахождениях верхней перми – верхнего триаса. Эти личинки значительно отличаются от всех известных, и в соответствии со своими морфологическими признаками должны принадлежать широко распространенной в это время группе жуков с неизвестными личинками, на роль которой лучше всего подходят именно Schizophoromorpha.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фотографии, приведенные в данной работе, были подготовлены с использованием светового стереоскопического микроскопа Leica M165C с цифровой камерой Leica DFC420 (Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, г. Москва), с использованием программ Helicon FOCUS 5.3.14 и PHOTOSHOP CS4. Рисунки адаптированы к публикации в программе Autodesk AutoCAD 2015.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

О Т Р Я Д COLEOPTERA

ПОДОТРЯД ARCHOSTEMATA

И Н Ф Р А О Т Р Я Д SCHIZOPHOROMORPHA

СЕМЕЙСТВО INCERTAE SEDIS

Род *Kargalarva* Prokin, Ponomarenko et Kirejtshuk, gen. nov.

На з в а н и е р о д а от местонахождения Каргала и larva *lat.* – личинка; ж.р.

Т и п о в о й в и д – *Kargalarva permiosialis* sp. nov.

Д и а г н о з. Крупные личинки, слабо суженные кзади. Голова прогнатная, с выступающими глазными буграми и клипеолабральным, эпистомальным (фронтотрипеальным), Y-образным экдизиальным и постокципитальным швами. Клипеус поперечный, короткий. Острые перекрещивающиеся мандибулы с зубцами по внутреннему краю. Сверху основания мандибул частично прикрыты треугольной верхней губой. Грудные сегменты сильно склеротизированы, первый уже последующих. Склерит пронотума цельный, мезонотум и метанотум несут два склерита, которые на мезонотуме частично, а метанотуме полностью разделены продольным экдизиальным швом. Ноги не расширенные, бедро длиннее прочих сегментов ноги. Передние бедра и голени несут длинные плавательные щетинки. Лапка с двумя длинными равными прямыми коготками. Брюшко 10-сегментное, первые 9 сегментов несут по паре заостренных к вершине латеральных выростов (вероятно, трахейных жабр), X-й заканчивается каудальным выростом, возможно, гомологичным выросту дорсальной поверхности X сегмента *Halipilus* (Coleoptera, Haliplidae) (Makarov, Prokin, 2015). Жабры с широким основанием, отходящим в задней трети сегмента, равны или немного длиннее ширины своего сегмента, вдвое больше его длины. По А.Г. Шарову (1953), у основания некоторых жабр заметна членистость.

С о с т а в. *K. permiosialis* sp. nov. из Каргалы (верхняя пермь, уржумский ярус).

З а м е ч а н и я. Личинка относится к Holometabola (=Oligoneoptera), поскольку у нее отсутствуют крыловые зачатки, склеротизация грудных тергитов типична для группы. Среди голометабола наиболее близка личинкам отрядов



Рис. 1. *Kargalarva permosialis* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 199/213, общий вид прямого отпечатка, фотография; длина масштабной линейки 5 мм.

Coleoptera и Megaloptera. Отличается от Megaloptera узкой удлинённой головой, узкой переднегрудью, меньшей чем средне- и заднегрудь (Achtelig, 1981; Beutel, Roughley, 1988), телом, которое слабо суживается к концу, отсутствием плеуростомального шва головной капсулы и выступающими глазными буграми. От Sialoidea дополнительно отличается большим числом трахейных жабр: у рецентных Sialinae 7 пар, у юрских Sharasialinae Liu et al., 2014 (*Sharasialis fusiformis* Ponomarenko, 2012 из местонахождения Шар-Тэг) — 8; а также отсутствием четкой членистости жабр и равными коготками. Личинки Corydaloidea отличаются от *Kargalarva* тем, что не имеют латеральных выростов на сегменте IX, а на X сегменте развиты придатки анальных ножек; для них также характерен цервикальный “сегмент” переднегруды и другое строение вершины брюшка, без длинного выроста сегмента X. К тому же, все описанные крылья палеозойских мегалоптер слишком мелкие, соответствующие взрослые насекомые должны были

быть значительно меньше описываемой личинки.

Kargalarva отличается от всех известных личинок жуков наличием “мегалоптерных” признаков: свободная треугольная верхняя губа, поперечный короткий клипеус и наличие постокципитального шва. Среди личинок Polyphaga лишь некоторые Hydrophiloidea обладают трахейными жабрами, но они характеризуются совершенно другим строением терминальных сегментов брюшка. Описываемая личинка слишком крупная для известных имаго пермских и триасовых Aephaga (Prokin et al., 2013a). Личинки Gyrrinidae имеют пару раздвоенных придатков сегмента IX и сегмент X с выростом, несущим 4 крючка, которые, вероятно, гомологичны двум парам крючков анальных ножек коридалоидов. При этом Gyrrinidae не известны раньше нижней юры (Ponomarenko, Prokin, 2015; Gustafson et al., 2017). Среди дитискоидов лишь личинки рецентного рода *Coptotomus* Say, 1830 (Dytiscidae) имеют 6 пар латеральных трахейных жабр, но они характеризуются иным строением вершины брюшка, общим для карабоидов и дитискоидов, т.е. с сегментом IX, несущем урогомфы (или представленным только урогомфами) (Prokin et al., 2013b). Личинка не может относиться и к Caraboidea, потому что на сегодняшний день их водные личинки вообще не известны, тем более с трахейными жабрами.

От неописанных триасовых личинок голометабол сиалидного типа (Кобургский песчаник, Вольтциевый песчаник, Гаражовка, отложения Майорки) *Kargalarva* отличается большим числом трахейных жабр и выступающими глазными буграми.

Kargalarva наиболее близка к личинкам Мухофага, которые имеют 8 латеральных выростов сегментов I–VIII и раздвоенный сегмент IX, выступающие глазные бугры, голова уже чем переднегрудь. Некоторые авторы помещают инфраотряд Schizophoromorpha Ponomarenko, 1968 (Schizophoroidea Ponomarenko, 1968, Asiocoloidea Rohdendorf, 1961 и Rhombocoloidea Rohdendorf, 1961) в подотряд Мухофага (Bouchard et al., 2011). Из Каргалы описан крупный жук *Rhombocoloites adumbratus* Ponomarenko, 1969 (Rhombocoloidea), что позволяет предполагать отнесение *Kargalarva* к этому семейству (Prokin et al., 2013a).

Kargalarva permosialis Prokin, Ponomarenko et Kirejtshuk, sp. nov.

Название вида — от рода *Permosialis*, к которому исследованный экземпляр был отнесен Шаровым (1953); noun in apposition.

Голотип — ПИН, № 199/213, прямой и обратный отпечатки личинки; местонахождение Каргала, Оренбургская обл.; уржумский ярус.

Описание (рис. 1–4). Постокципитальный шов доходит до коронарного (эпикраниального) шва. По Шарову (1953), у основания одной из

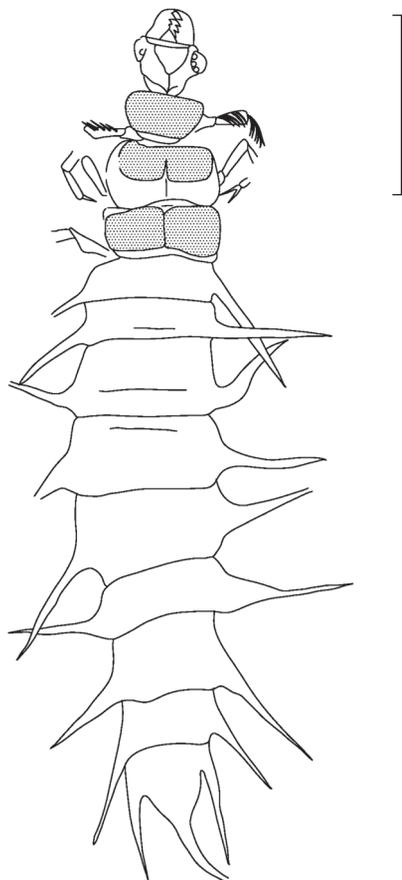


Рис. 2. *Kargalarva permosialis* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 199/213, общий вид прямого отпечатка, рисунок; длина масштабной линейки 5 мм.

мандибул сохранился отпечаток скапуса. Пронотум сужается назад, трапезиевидный, почти весь сверху покрыт склеритом. Мезонотум шире и длиннее пронотума, прямоугольный, со склеритом в передней половине, частично разделенным посередине. Метанотум равной ширины с мезонотумом, почти полностью занят склеритом. Первые два сегмента брюшка короче последующих. Максимально широкие сегменты IV и V, без учета латеральных выростов — 5 мм. Сегменты VIII и IX несут более короткие выросты, чем прочие. Граница между сегментами IX и X плохо различима.

Размеры в мм: длина 24, максимальная ширина 5.

Материал. Голотип.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В поздней перми—позднем триасе были распространены две линии личинок жуков. Первая (тип “*Sialidae*”: Prokin et al., 2015) включает тако-

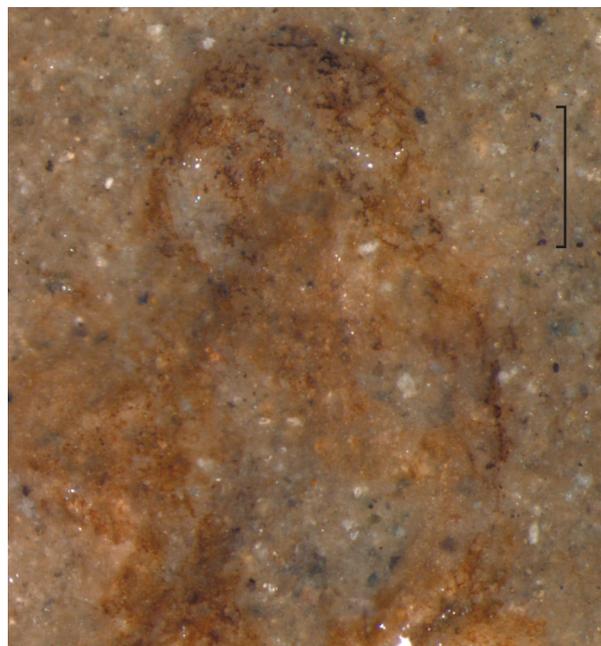


Рис. 3. *Kargalarva permosialis* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 199/213, обратный отпечаток, голова, фотография; длина масштабной линейки 0.5 мм.

вых с каудальным выростом сегмента X и 6–9 парами латеральных не сегментированных трахейных жабр, в которые заходит по одному трахейному стволу. Среди них сначала известны таксоны с большим числом пар жабр (9–8 пар) и ходильными ногами (*Kargalarva permosialis* gen et sp. nov.; неописанные личинки из Кобургского песчаника), а затем с расширенными плавательными ногами и меньшим (6) числом пар жабр (неописанные личинки из Вольтциевого песчаника). Ко второй линии (тип “*Corydalidae*”: Prokin et al., 2015) относится уникальная личинка из Вольтциевого песчаника, характеризующаяся 9 парами латеральных сегментированных трахейных жабр, внутри которых проходят парные стволы трахей, а ее брюшко заканчивается парой анальных ножек на сегменте X, несущих по два крючка, подобно *Corydaloidea*. Вероятно, личинки, подобные рассматриваемым, доживали как минимум до середины юры (США, Sundance Formation), откуда изображена личинка жука с 6–7 парами латеральных трахейных жабр (Buatoris et al., 2016, с. 207, фиг. 11.7 m-p).

Длительное существование и широкое распространение обсуждаемых личинок свидетельствуют о том, что они относились к достаточно разнообразной и распространенной группе жуков, на роль которой лучше всего подходят *Schizophoromorpha*, для имаго части которых также предполагался водный образ жизни (Ponomarenko,

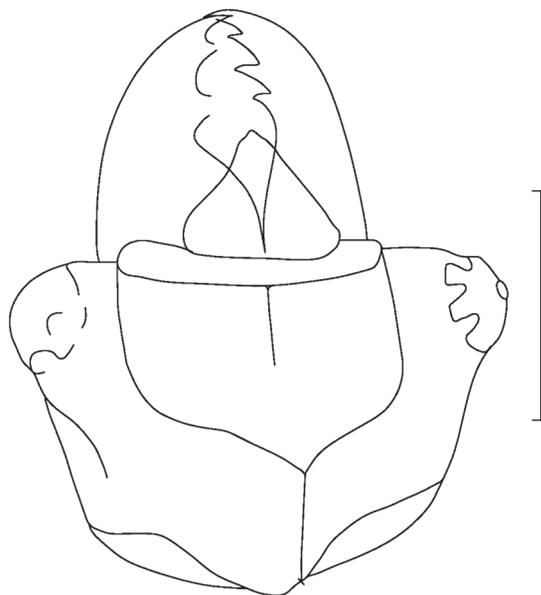


Рис. 4. *Kargalarva permosialis* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 199/213, обратный отпечаток, голова, рисунок; длина масштабной линейки 1 мм.

Prokin, 2015). Значительное сходство этих личинок жуков с таковыми Megaloptera подтверждает не только филогенетическую близость отрядов, но и широкие онтогенетические возможности проявления морфологических параллелизмов у голометабола, соответствующих освоению сходного (в данном случае водного) образа жизни.

Отнесение *Kargalarva permosialis* gen. et sp. nov. к схизофороидам, а не вертячкам, как предполагалось Р. Бейтелем с соавт. (Beutel, Roughley, Yan et al., 2018), и аналогичная ситуация с *Tunguskagyryus planus* Yan, Beutel et Lawrence, 2018, который, по нашему мнению, также относится к Schizophoromorpha (Kirejtshuk, Prokin, 2018), в настоящее время не подтверждает гипотезу о базальном положении Gyridae среди Adephaga. Их личинки, во многом сходные с таковыми Corydalloidea и Muxophaga, лишь иллюстрируют все те же широкие онтогенетические возможности конвергентного морфогенеза, которые, вероятно, свойственны голометаболам в целом.

* * *

Работа А.А. Прокина выполнена в рамках государственного задания по теме № АААА-А18-118012690105-0 при частичной поддержке РФФИ (проект № 18-04-00243-а); А.Г. Пономаренко при поддержке Программы Президиума РАН; А.Г. Кирейчука госзадания по теме No. АААА-А17-117030310210-3, а также при поддержке Програм-

мы Президиума РАН и РФФИ (проекты № 18-04-00243-а и 19-04-00465-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мартынов А.В.* Пермские ископаемые насекомые из Каргалы и их отношения // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1937. Т. 7. Вып. 2. С. 1–92.
- Мартынова О.М.* Пермские Mecoptera из Чекарды и Каргалы // Изв. АН СССР. Отд. биол. наук. Сер. биол. 1942. № 1–2. С. 133–149.
- Пономаренко А.Г.* Палеозойские жуки Cupedidae европейской части СССР // Палеонтол. журн. 1963. № 1. С. 70–85.
- Пономаренко А.Г.* Историческое развитие жесткокрылых-архостемат // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1969. Т. 125. С. 1–239.
- Шаров А.Г.* Первая находка пермской личинки вислокрылого насекомого (Megaloptera) из Каргалы // Докл. АН СССР. Нов. сер. 1953. Т. 89. С. 731–732.
- Achtelig M.* Kamelhalsfliegen (Insects, Raphidioptera) aus der Umgebung von Ausburg // Ber. Naturwiss. Ver. Schuaaben. 1981. Bd 85. 30–33.
- Aristov D.S., Rasnitsyn A.P.* New insects from the Kungurian of Tshekarda fossil site in Permian Territory of Russia // Russ. Entomol. J. 2015. V. 24. № 1. P. 17–35.
- Beutel R.G., Roughley R.E.* On the systematic position of the family Gyridae (Coleoptera: Adephaga) // Z. Zool. Syst. und Evolutionsforsch. 1988. V. 26. P. 380–400.
- Buatoris L.A., Labandeira C.C., Mángano M.G. et al.* The Mesozoic Lacustrine Revolution // The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events. Vol. 2.: Mesozoic and Cenozoic / Eds. Mángano M.G., Buatoris L.A. P. 179–263 (Topics in Geobiology. 2016. V. 40).
- Bouchard P., Bousquet Y., Davies A.E. et al.* Family-group names in Coleoptera (Insecta) // ZooKeys. 2011. V. 88. P. 1–972.
- Gustafson G.T., Prokin A.A., Bukontaite R. et al.* Tip-dated phylogeny of whirligig beetles reveals ancient lineage surviving on Madagascar // Scientific Rep. 2017. 7: 8619. doi [Supplementary Information: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-017-08403-1>].10.1038/s41598-017-08403-1
- Haug J.T., Labandeira C.C., Santiago-Blay J.A. et al.* Erratum to: Life habits, hox genes and affinities of 331-million-year-old holometabolous larva // BMC Evol. Biol. 2016. V. 7. Web-p. 169. doi: 10.1186/s12862-016-0725-x
- Kirejtshuk A.G., Prokin A.A.* On position of Palaeozoic *Tunguskagyryus* Yan, Beutel et Lawrence, 2018 in the family Triaplidae sensu n. (Coleoptera, Archostemata, Schizophoroidea) // Entomol. Rev. 2018. V. 98, No 7. P. 872–882. doi: 10.1134/S0013873818070084
- Kukalová-Peck J.* Mazon Creek insect fossils: The origin of insect wings and clues about the origin of insect metamorphosis // Richardson's Guide to the Fossil Fauna of Mazon Creek / Eds. Shabica C.W., Hay A.A. Chicago: Northern Illinois Univ. Press, 1997. P. 194–207.
- Martynov A.V.* Permian fossil insects of North-East Europe // Trav. Musée Géol. Acad. Sci. URSS. 1928. № 4. P. 1–118.
- Makarov K.V., Prokin A.A.* About homology of *Haliplus* Latreille, 1802 larvae postanal process (Coleoptera, Halipli-

- dae) // Acta Entomol. Musei Nat. Pragae. 2015. V. 55. № 2. P. 879–881.
- Nel A., Roques P., Nel P. et al. The earliest-known holometabolous insects // Nature. 2013. V. 503. № 14. P. 257–261. doi:10.1038/nature12629
- Ponomarenko A.G. New beetles (Insecta, Coleoptera) from the latter half of the Permian of European Russia // Paleontol. J. 2013. V. 47. № 7. P. 705–735.
- Ponomarenko A.G., Prokin A.A. Review of paleontological data on the evolution of aquatic beetles (Coleoptera) // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 13. P. 1383–1412.
- Prokin A.A., Kirejtshuk A.G., Ponomarenko A.G. On some Permian and Triassic larvae of Holometabola: beetles or not? // Acta Entomol. Musei Nat. Pragae. 2015. V. 55. № 2. P. 882–884.
- Prokin A.A., Makarov K.V., Ponomarenko A.G., Bashkuev A.S. New beetles larvae (Coleoptera: Coptoclavidae, Carabidae, Polyphaga) from the Upper Triassic of Germany // Russ. Entomol. J. 2013a. V. 22. № 4. P. 259–274.
- Prokin A.A., Petrov P.N., Wang Bo, Ponomarenko A.G. New fossil taxa and notes on the Mesozoic evolution of Liadytidae and Dytiscidae (Coleoptera) // Zootaxa. 2013b. V. 3666. P. 137–159.
- Riek E.F. New Upper Permian insects from Natal, South Africa // Ann. Natal Museum. 1976. V. 22. P. 755–789.
- Shcherbakov D.E. On Permian and Triassic insect faunas in relation to biogeography and the Permian–Triassic crisis // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 1. P. 15–31.
- Yan E.V., Beutel R.G., Lawrence J.F. Whirling in the late Permian: ancestral Gyrinidae show early radiation of beetles before Permian–Triassic mass extinction // BMC Evol. Biol. 2018. V. 18. Web-P. 33. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1139-8>.

Description of Larva *Kargalarva permosialis* gen. et sp. nov. (Coleoptera: Schizophoromorpha) from Kargala Fossil Site

A. A. Prokin, A. G. Ponomarenko, A. G. Kirejtshuk

An aquatic larva of the holometabolan species *Kargalarva permosialis* gen. et sp. nov. is described from the Upper Permian of Kargala outcrop (Orenburg Oblast', Russia). This larva is formerly known as *Permosialis* sp. from the preliminary description by A.G. Sharov (1953). It is assigned to the infraorder Schizophoromorpha (Coleoptera). An aquatic lifestyle is admitted for at least a part of the taxa of this infraorder. The larval characters, shared by the orders of Coleoptera and Megaloptera, are discussed.

Keywords: Coleoptera, Schizophoromorpha, Kargala, Permian, larvae, holometabolans