Учредители:

ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

РУССКОЕ ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

Журнал издается под руководством
Отделения биологических наук РАН

ЭНТОМОЛОГИЧЕСКОЕ ОБОЗРЕНИЕ

Главный редактор Б. А. КОРОТЯЕВ

Редакционная коллегия

М. А. АЛОНСО-САРАСАГА, Р. Б. АНГУС,
С. А. БЕЛОКОБЫЛЬСКИЙ (зам. главного редактора), Р. С. ДБАР,
А. Ф. ЕМЕЛЬЯНОВ, Р. Д. ЖАНТИЕВ, М. Ю. КАЛАШЯН,
В. А. ПАВЛЮШИН, А. В. ПУЧКОВ, В. Г. РАДЧЕНКО,
А. П. РАСНИЦЫН, С. Я. РЕЗНИК, А. В. СЕЛИХОВКИН, С. Ю. СИНЁВ,
А. А. СТЕКОЛЬНИКОВ, А. Н. ФРОЛОВ, И. Х. ШАРОВА

Отв. секретарь Ю. В. АСТАФУРОВА
Зав. редакцией Т. Л. КОРОТЯЕВА

ТОМ XCIX
2020

Журнал основан в 1901 г.
Выходит 4 раза в год

МОСКВА
ООО «ИКЦ «АКАДЕМКНИГА»

ENTOMOLOGICHESKOE OBOZRENIE

Editor-in-Chief B. A. KOROTYAEV
Deputy Editor-in-Chief S. A. BELOKOBYLSKY

Editorial Board

M. A. ALONSO-ZARAZAGA, R. B. ANGUS, R. S. DBAR, A. F. EMELYANOV,
A. N. FROLOV, M. Yu. KALASHIAN, V. A. PAVLYUSHIN, A. V. PUCHKOV,
A. P. RASNITSYN, V. G. RADCHENKO, S. Ya. REZNIK,
A. V. SELIKHOVKIN, I. Ch. SHAROVA, S. Yu. SINEV,
A. A. STEKOLNIKOV, R. D. ZHANTIEV

Coordinating Editor Yu. V. ASTAFUROVA

VOL. XCIX
2020

© Российская академия наук, 2020
© Редакционная коллегия журнала
“Энтомологическое обозрение” (составитель), 2020

СОДЕРЖАНИЕ

А. В. Храмов, А. С. Башкуев, Е. Д. Лукашевич. Длиннохоботковые насекомые-нектарофаги в палеонтологической летописи 737

О. Г. Гусева. Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) в условиях антропогенной трансформации агроландшафтов на Северо-Западе России 845

А. В. Петров, Г. Б. Колганихина. Влияние пирогенного фактора и дереворазрушающих грибов на популяционную динамику *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) в лесостепной зоне европейской части России 859

Э. П. Нарчук, Л. В. Буглова, А. С. Гусар. Виды рода *Chiastocheta* Pokorny (Diptera, Anthomyiidae) и их связи с азиатскими видами рода *Trollius* L. (Ranunculaceae) 867

И. О. Камаев, Т. В. Галинская, О. Г. Овчинникова. Изменчивость мандибулярного склерита и его значение для диагностики личинок третьего возраста средиземноморской плодовой мухи *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera, Tephritidae) 884

Е. М. Давидьян. Новые данные о распространении редких и малоизученных наездников-афидиид (Hymenoptera, Aphidiidae) 899

А. В. Горохов. Семейства Stenopelmatidae и Anostostomatidae (Orthoptera). 1. Надродовая классификация, новые и малоизвестные таксоны 905

Л. Н. Анисюткин. *Mongolabis bochkovi* sp. n., новый вид уховерток (Dermaptera, Anisolabididae: Anisolabidinae) из Северного Вьетнама 961

Б. А. Коротяев. Новый и малоизвестный виды долгоносиков рода *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) с Казахстанского Алтая 968

Краткие сообщения

И. А. Забалуев. Находка инвазионного жука-долгоносика *Polydrusus formosus* (Mayer) (Coleoptera, Curculionidae: Polydrusini) в Московской области 975

CONTENTS

Khramov A. V., Bashkuev A. S., Lukashevich E. D. The fossil record of long-proboscid nectarivorous insects 737

O. G. Guseva. Rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) under the conditions of anthropogenic agrolandscape transformation in Northwestern Russia 845

A. V. Petrov, G. B. Kolganikhina. Impact of the pyrogenic factor and xylotrophic fungi on population dynamics of *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890 (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in the forest-steppe zone of the European part of Russia 859

E. P. Nartshuk, L. V. Buglova, A. D. Gusar. Flies of the genus *Chiastocheta* Pokorny, 1889 (Diptera, Anthomyiidae) and their associations with *Trollius* spp. (Ranunculaceae) 867

I. O. Kamaev, T. V. Galinskaya, O. G. Ovtshinnikova. Variability of mandibular sclerite and its value in the diagnostics of the 3rd instar larvae of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera, Tephritidae) 884

E. M. Davidian. New data on the distribution of rare and little known aphidiid wasps (Hymenoptera, Aphidiidae) 899

A. V. Gorochov. The families Stenopelmatidae and Anostostomatidae (Orthoptera). 1. Higher classification, new and little known taxa 905

L. N. Anisyutkin. *Mongolabis bochkovi* sp. n., a new earwig (Dermaptera, Anisolabididae: Anisolabidinae) from northern Vietnam 961

B. A. Korotyaev. A new and a little known species of the weevil genus *Otiorhynchus* Germ. (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) from Kazakh Altai 968

Short communications

I. A. Zabaluev. Finding of the invasive weevil *Polydrusus formosus* (Mayer) (Coleoptera, Curculionidae: Polydrusini) in Moscow Province 975

УДК 595.7, 565.7

ДЛИННОХОБОТКОВЫЕ НАСЕКОМЫЕ-НЕКТАРОФАГИ В ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

© 2020 г. А. В. Храмов,* А. С. Башкуев, Е. Д. Лукашевич*****

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
Профсоюзная ул., 123, Москва, 117647 Россия
*e-mail: a-hramov@yandex.ru, **e-mail fossilmec@gmail.com,
***e-mail elukashevich@hotmail.com

Поступила в редакцию 13.08.2020 г.
После доработки 31.10.2020 г.
Принята к публикации 31.10.2020 г.

В статье рассмотрены находки ископаемых насекомых с длинным хоботком или рострумом, предназначенными для питания цветочным нектаром и опылительными каплями голосеменных. Впервые подтверждено наличие хоботков у пермских скорпионниц, относящихся к семействам Permochoristidae и Permotanyderidae, а также отмечено присутствие длиннохоботковых скорпионниц Mesopsychidae в верхней юре Казахстана. Опубликована находка головы длиннохоботковой мухи-нектарофага из нижнего мела Забайкалья. Выделены три этапа радиации длиннохоботковых нектарофагов: палеозойская, мезозойская и кайнозойская. Первая из них была связана с палеозойскими семенными папоротниками, вторая – с беннеттитовыми и другими мезозойскими энтомофильными голосеменными, третья – с цветковыми растениями. Древнейшие длиннохоботковые нектарофаги известны из нижней перми Приуралья и относятся к сем. Protomeropidae (stem-Amphiesmenoptera). В палеозое опылительными каплями могли питаться также длиннохоботковые скорпионницы сем. Permochoristidae. Начиная со средней юры, разнообразие специализированных нектарофагов резко возрастает: насчитывается около 70 мезозойских видов с сохранившимися хоботками в составе 12 семейств из 3 отрядов (Neuroptera, Mecoptera и Diptera). Показано, что по относительной и абсолютной длине хоботка мезозойские нектарофаги делятся на 3 морфогруппы. В кайнозое ведущее место среди длиннохоботковых нектарофагов занимают Hymenoptera и Lepidoptera, пришедшие на смену вымершим хоботковым Neuroptera и Mecoptera, тогда как Diptera в целом сохраняют свои позиции. Обилие длиннохоботковых нектарофагов, существовавших до появления цветков с глубоким околоцветником, доказывает, что сложные опылительные системы складывались уже на базе голосеменных. Следовательно, энтомофилия не была ключевой инновацией цветковых растений и не может служить объяснением их эволюционного успеха.

Ключевые слова: нектарофагия, энтомофилия, опыление, цветковые растения, опылительные капли.

DOI: 10.31857/S0367144520040012

Введение 738
Основная часть 741
I. Protomeropidae («stem-Amphiesmenoptera») 741
II. Mecoptera 743
II. Neuroptera 755
IV. Diptera 768
1) Nematocera 771
2) Brachycera 789
V. Lepidoptera 803
VI. Hymenoptera 806
Обсуждение 810
I. Три этапа радиации длиннохоботковых нектарофагов 810
II. Было ли насекомоопыление залогом успеха цветковых? 820
Список литературы 822

«Присутствие большого количества насекомых с хоботками, приспособленными для высасывания нектара, будет нам служить доказательством, что были растительные органы, приспособленные для таких насекомых».

Проф. М. И. Голенкин (1927, с. 11).

ВВЕДЕНИЕ

Коэволюция растений и насекомых-опылителей со времен Дарвина служит предметом пристального интереса ученых. Особое значение для ее понимания имеют палеонтологические свидетельства, которые относятся к ведению двух дисциплин – палеоботаники и палеоэнтомологии (Crepet, 1979). Первая ищет признаки насекомоопыляемости главным образом в строении пыльцевых зерен и репродуктивных органов ископаемых растений, тогда как вторая работает с находками самих предполагаемых насекомых-опылителей. Наиболее очевидное указание на взаимодействие древних насекомых с репродуктивными органами растений – пыльца, которую находят в их кишечниках (Krassilov et al., 2007), а также на поверхности тела (Bao et al., 2019). Древнейшие находки такого рода относятся к ранней перми (Расницын, Красилов, 1996). Во всех остальных случаях выводы о питании древних насекомых на стробилах и цветках, а также об их возможном участии в опылении, приходится делать по косвенным данным, таким как морфологические признаки и систематическая принадлежность этих насекомых.

При отсутствии других независимых свидетельств сама по себе принадлежность ископаемых насекомых к антофильным семействам далеко не всегда может служить надежным основанием для реконструкции их диеты. Даже если та или иная группа в на-

стоящее время тесно связана с цветами, это не означает, что ее представители вели такой же образ жизни и в прошлом. Например, переходу к нектарофагии могло предшествовать питание медвяной падью (Downes, Dahlem, 1987), а переходу к палинофагии – поедание грибных спор, а также спор папоротников и других споровых растений (Labandeira, 2000). С особой осторожностью принцип актуализма надо использовать, если речь идет о насекомых палеозоя и большей части мезозоя, когда экосистемы современного типа с преобладанием цветковых растений еще не сформировались.

В связи с этим при изучении ранних этапов эволюции насекомоопыления в первую очередь следует ориентироваться на наличие у ископаемых насекомых характерных адаптаций для питания пыльцой и нектаром. Одна из самых явных таких адаптаций – это длинный хоботок, т. е. комплекс удлиненных ротовых частей с пищевым каналом внутри, предназначенный для поглощения различных жидкостей, включая нектар. Длинным здесь и далее мы будем считать любой хоботок, превосходящий по длине (высоте) голову насекомого или равный ей. Некоторые двукрылые также используют для нектарофагии рострум, то есть вытянутую часть головной капсулы с относительно короткими ротовыми частями на конце. Находкам ископаемых насекомых с сохранившимися длинными хоботками и рострумами, пригодными для извлечения труднодоступного нектара, и посвящен настоящий обзор.

Разумеется, не каждый длинный хоботок свидетельствует о нектарофагии. Прежде всего, этот способ питания характерен для насекомых с сосущими (= сифонными, siphonate) хоботками, лишенными жестких заостренных стилетов и других элементов, пригодных для проделывания отверстий в растительных тканях или покровах животных. По принципу работы такие хоботки традиционно делятся на лижущие (lapping) (у пчел), губчатые (sponging) у двукрылых, собственно сосущие (у чешуекрылых) и т. д., но пока вынесем эти различия за скобки и будем называть сосущим любой хоботок, лишенный функции прокалывания или проскребывания (последнее характерно для цеце и мух-жигалок и осуществляется с помощью зубцов на лабеллумах).

Короткий сосущий хоботок, как у многих двукрылых и примитивных Glossata, может использоваться для всасывания воды, медвяной пади, экстрафлоральных растительных выделений и других жидкостей, доступных с поверхности, однако у д л и н е н и е сосущего хоботка практически всегда связано с необходимостью добираться до труднодоступного нектара (Krenn et al., 2005). Иногда длинные хоботки сосущего типа могут вторично приобретать иную специализацию и даже превращаться в колющие, как у совок, питающихся соком фруктов и кровью (Zenker et al., 2011), но отправной точкой эволюции таких хоботков все равно было питание нектаром, скрытым в глубине цветов или стробилов. Таким образом, ископаемое насекомое с длинным хоботком, явственно лишенным колющих стилетов и иных приспособлений для сквозного проникновения, по умолчанию должно рассматриваться как облигатный нектарофаг, если не доказано обратное.

Насекомые с колющими хоботками также могут практиковать нектарофагию, совмещая ее с хищничеством или кровососанием, что типично для многих двукрылых (см. далее). Однако по неясным причинам за пределами Holometabola колющие хоботки двойного предназначения почти не встречаются. Практически полное отсутствие факультативных нектарофагов среди Hemiptera, наиболее разнообразной группы

хоботковых Exopterygota, воистину «кажется удивительным» (Wardhaugh, 2015), особенно если учесть, что конструкция колющего хоботка полужесткокрылых вполне позволяет прибегать к нектарофагии как к дополнительной опции. Это доказывает пример некоторых клопов-хищнецов, охотящихся на цветах и в случае недостатка добычи потребляющих цветочный нектар (Yong, 2003). Чаще клопы питаются экстрафлоральным нектаром, при этом иногда даже участвуя в опылении (Ishida et al., 2009; Portillo et al., 2012). Однако такие исключительные случаи не дают оснований предполагать нектарофагию для ископаемых Hemiptera и остальных экзоптеригот с длинным колющим хоботком, таких как палеодиктиоптероиды, предположительно специализировавшиеся на прокалывании семязачатков палеозойских голосеменных (Шаров, 1973).

В нашем обзоре насекомые-нектарофаги с длинными хоботками и рострумами, известные в ископаемом состоянии, будут рассмотрены поотрядно, в соответствии с хронологическим порядком их появления в палеонтологической летописи. Поскольку разброс по длине ротовых частей и их строению может быть очень существенным даже в пределах одного семейства, изолированные крылья и другие фрагментарные находки часто непригодны для ответа на вопрос об отношении ископаемых насекомых к нектарофагии. Основной упор поэтому будет сделан на находки специализированных нектарофагов с сохранившимся хоботком. Беглое упоминание таких находок можно найти в более ранних обзорах, посвященных эволюции насекомоопыления (Grimaldi, 1999; Zherikhin, 2002; Labandeira, 2010). За прошедшее время они успели значительно устареть, особенно учитывая то обилие хоботковых нектарофагов, которые были описаны из бирманского янтаря в последние годы (Peñalver et al., 2015; Lu et al., 2016a; Liu et al., 2018a; Khramov et al., 2019; Zhao et al., 2020).

Для краткости мы будем называть нектарофагами всех насекомых, питающихся или питавшихся сладковатыми выделениями репродуктивных органов растений, но этот термин не совсем точен. В строгом смысле слова цветочный нектар – это продукт нектарников, т. е. специальных органов, которые у разных цветковых развиваются на основе различных частей цветка, таких как тычинки, плодолистики, лепестки или цветоложе. Однако до появления цветковых длиннохоботковые насекомые, как считается, питались опылительными каплями, выделявшимися на микропиле семязачатков, скрытых в стробилах голосеменных (Labandeira et al., 2007). У анемофильных голосеменных опылительные капли предназначены для улавливания пролетающей пыльцы, а у энтомофильных, таких как современные гнетовые, они выполняют ту же роль, что и нектар покрытосеменных, т. е. привлекают опылителей (Von Aderkas et al., 2018). Несмотря на похожий химический состав (раствор сахаров и аминокислот), опылительные капли голосеменных по происхождению отличаются от нектара, поскольку их выделяет неспециализированная ткань нуцеллуса, у цветковых лишенная секреторной активности (Nepi et al., 2009). Но из-за отсутствия специального термина для потребителей опылительных капель нам приходится называть их нектарофагами.

Мы сознательно сосредоточились на находках нектарофагов со специализированным ротовым аппаратом как на надежных реперных точках для реконструкции эволюционных взаимоотношений насекомых и растений. Но следует сразу подчеркнуть, что ряды нектарофагов и опылителей отнюдь не исчерпываются хоботковыми насекомыми. Трипсы с их ротовым конусом и многие насекомые с обычными грызущими ротовыми частями, прежде всего жуки, а также перепончатокрылые, прямокрылые,

тараканообразные, уховертки и пр. питаются пыльцой и нектаром на цветках, участвуя в их опылении. В частности, жуки имеют большое значение для опыления ряда современных цикадовых (Shneider et al., 2002), а также могли быть одними из ключевых опылителей первых цветковых (Гринфельд, 1978). Но, как уже было сказано, без прилипшей пыльцы ископаемые находки таких морфологически неспециализированных антофилов не поддаются однозначной интерпретации, что снижает их ценность для понимания эволюции насекомоопыления.

Наконец, необходимо оговориться, что морфологическая специализация в виде длинного хоботка не всегда влечет за собой трофическую специализацию. Наоборот, длиннохоботковые насекомые склонны к генерализму, поскольку длинный хоботок дает им возможность посещать широкий спектр цветков, как с мелким, так и с глубоким околоцветником (Borell, 2005). Более того, длинный хоботок не делает из насекомого хорошего опылителя, а, как правило, имеет прямо противоположный эффект. Если нектарофаги с короткими ротовыми частями вынуждены забираться в цветки, то длиннохоботковые насекомые способны извлекать нектар на расстоянии, вообще не контактируя с пыльцой. Такие нектарофаги, не участвующие в переносе пыльцы и тем самым нарушающие принцип «нектар в обмен на опыление», в литературе называются нектарными ворами (nectar thieves) (не путать с нектарными грабителями (nectar robbers), которые для похищения нектара «взламывают» цветок, например, проделывая отверстия в лепестках) (Nicolson, 2007). Нектарные воры эксплуатируют уже сложившиеся опылительные системы, похищая нектар у «законных» опылителей (Bauder et al., 2015). Поэтому даже если некоторые ископаемые длиннохоботковые нектарофаги в действительности были лишь нектарными ворами, сам факт их существования указывает на активную вовлеченность насекомых-опылителей в репродуктивную жизнь растений соответствующей эпохи.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

I. Protomeropidae («stem-Amphiesmenoptera»)

Древнейшие хоботковые насекомые-нектарофаги были найдены в раннепермском местонахождении Чекарда (кунгурский ярус) и относятся к роду *Marimerobius* Zalessky, 1946 из сем. Protomeropidae (Сукачева, 1976; Sukatsheva et al., 2007). Эти насекомые обладали сосущим хоботком длиной 1.5–2.5 мм, который был примерно в два раза длиннее их головы и состоял из 5- или 4-члениковых щупиков, предположительно максиллярных (Расницын, 1980: табл. III, рис. 8; Новокшонов, 1997а: рис. 31, *а*, *б*; рис. 1). Сцепление между щупиками было непрочным, так что на некоторых отпечатках *Marimerobius* они частично расходятся в стороны. Тем не менее, у большинства экземляров *Marimerobius* с сохранившимися ротовыми частями щупики образуют единое целое. Это позволяет исключить версию о том, что щупики *Marimerobius* склеились посмертно случайным образом, а при жизни не были сцеплены и выполняли, например, сенсорную функцию, как у имаго рецентных Trichoptera, для которых также характерно значительное удлинение максиллярных щупиков. Уровень сохранности не позволяет выяснить, была ли внутренняя поверхность щупиков *Marimerobius* вогнутой и образовывала ли она хорошо выраженный пищевой канал. Из-за отсутствия запирающего механизма хоботка, необходимого для создания герметичности, всасывание у *Marimerobius*, скорее всего, происходило не за счет работы мышечной помпы,

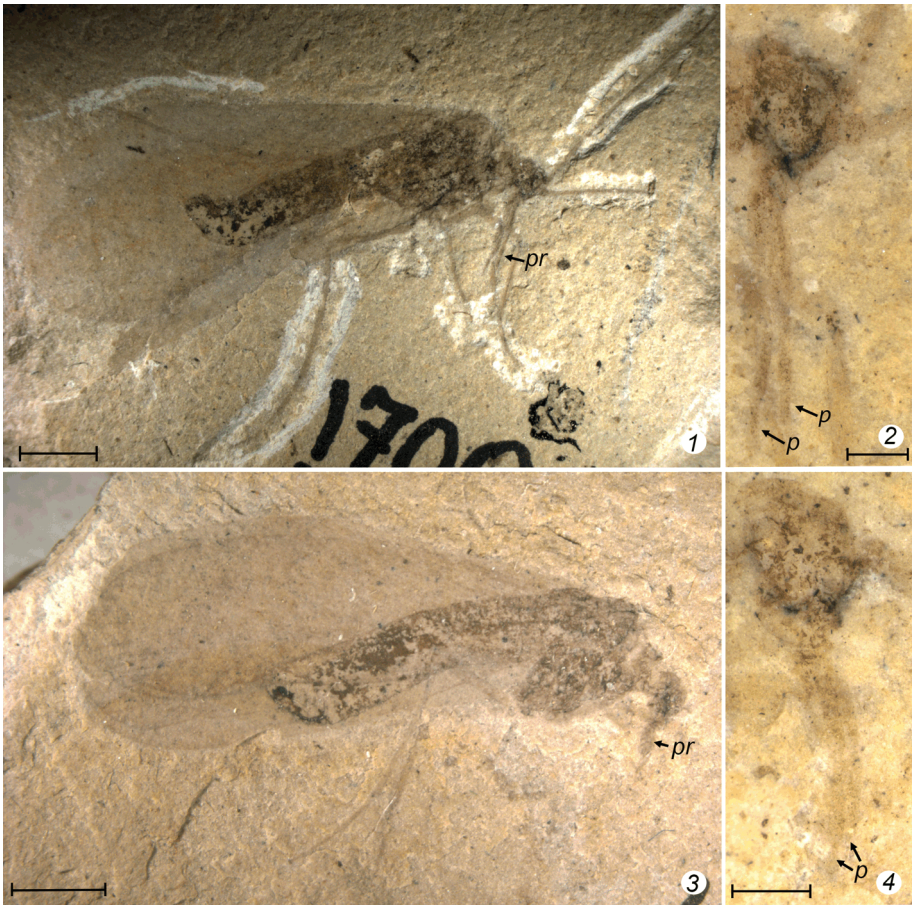


Рис. 1. Длиннохоботковые *Marimerobius* sp. (Protomeropidae) из нижней перми местонахождения Чекарда (Россия, Приуралье).

1, *2* – ПИН 1700/2249; *3*, *4* – ПИН 1700/2276, отпечаток (*3*) и противоотпечаток (*4*).

p – максиллярный или лабиальный щупик, *pr* – хоботок.

Масштабная линейка: *1*, *3* – 2 мм; *2*, *4* – 0.5 мм.

а за счет капиллярного эффекта, как у современных насекомых с хоботками аналогичного строения (Houston, 1983; Wilhelmi, Krenn, 2012).

Хоботки, состоящие, как и у *Marimerobius*, из удлиненных максиллярных или лабиальных щупиков, многократно возникали у целого ряда перепончатокрылых: у некоторых пилильщиков сем. Pergidae (Houston, 1983), пчел сем. Colletidae (Laroca et al., 1989), у наездников семейств Braconidae и Ichneumonidae (Jervis, 1998). Хоботок, образованный максиллярными щупиками, есть также у антофильных жуков *Leptopalpus* Guérin de Méneville, 1844 (Meloidae) (Wilhelmi, Krenn, 2012). У всех этих насекомых щупиковый хоботок используется для высасывания труднодоступного нектара – для кровососания, энтомофагии или прокалывания растительных тканей он очевидно не

пригоден, поскольку лишен колющих элементов. Кроме того, наличие сочленений между члениками щупиков лишает такой хоботок монолитности, необходимой для внедрения в плотный субстрат. На этом основании можно с уверенностью заключить, что *Marimerobius* высасывал с помощью хоботка сладковатые выделения генеративных органов голосеменных растений. Примечательно, что пельтаспермовые, демонстрирующие признаки энтомофильности, были найдены в том же местонахождении Чекарда (Naugolnykh, Oskolski, 2010). Всего оттуда известно около десятка экземпляров *Marimerobius* с сохранившимся хоботком, что свидетельствует об их значительной численности в тогдашней экосистеме.

Систематическое положение сем. Protomeropidae остается не вполне ясным – в жилковании крыльев его представители сочетают признаки отрядов Neuroptera, Mecoptera и Trichoptera. Примечательно, что некоторые протомеропиды, включая *Marimerobius*, изначально описывались в качестве Neuroptera (Zalessky, 1946; Sukatsheva et al., 2007). Наличие анальной петли в передних крыльях протомеропид рассматривается как серьезный аргумент в пользу их принадлежности к Trichoptera (Сукачева, 1976). Протомеропиды были довольно разнообразны и широко распространены: из пермских отложений Евразии, Австралии и Южной Африки описано 7 родов и 14 видов (Sukatsheva et al., 2007). Монотипический род протомеропид описан из среднего карбона Франции, что является древнейшей находкой этого семейства и одновременно одной из древнейших находок Holometabola (Nel et al., 2007). Самые поздние находки протомеропид приходятся на позднюю пермь (Sukatsheva et al., 2007). Кроме *Marimerobius*, все остальные протомеропиды известны только по изолированным крыльям, так что о строении их ротовых частей ничего сказать нельзя.

Хоботковое насекомое из Чекарды (Labandeira, 2010: fig. 3), определенное К. Лабандейрой как сетчатокрылое "*Tschekardithonopsis* ?*oblivius*" (sic) Vilesov, 1995 (Permithonidae), судя по жилкованию крыльев и строению тела, в действительности относится к Protomeropidae. Несмотря на обилие в Чекарде настоящих сетчатокрылых с сохранившимся телом, ни у одного из них хоботок обнаружить не удалось.

II. Mecoptera

Скорпионницы (Mecoptera) – небольшой отряд насекомых, насчитывающий чуть более 700 ныне живущих видов в 9 семействах (Bicha, 2018), половина из которых имеет ярко выраженный реликтовый характер. Богатая палеонтологическая летопись скорпионниц показывает, что их современный семейственный состав в целом сформировался еще в мезозое и представляет лишь малую часть былого разнообразия. Однако, говоря об ископаемых, следует помнить, что представления неонтологов и палеонтологов об объеме отряда очень сильно различаются, тогда как выбранная классификация непосредственно определяет все дальнейшие рассуждения об эволюции ротового аппарата в этой группе.

Отряд Mecoptera включает монофилетический подотряд Pistillifera, к которому относится большинство рецентных семейств, а также филогенетически обособленные Nannomecoptera (Nannochoristidae) и Neomecoptera (Boreidae), которые в последние годы принято выделять в самостоятельные отряды (Beutel, Friedrich, 2019). В то же время, при традиционном для палеонтологов некладистическом (эволюционном) подходе отряд Mecoptera понимается значительно шире (Novokshonov, 2002) и включает помимо этих трех подотрядов целый ряд предковых групп. Так, включение в состав

отряда пермохористид, составлявших основную массу палеозойских мекоптер и давших начало как мезозойским предкам всех современных семейств, так и, по всей видимости, отряду двукрылых, с неизбежностью делает мекоптер парафилетической группой. В настоящей работе отряд Mecoptera принимается в полном объеме, т. е. включая Nannomecoptera, Aneuretopsychina, а также Permochoristidae и другие пермские и триасовые семейства, не отнесенные к конкретным подотрядам. Для Mecoptera в узком смысле, т. е. подотряда Pistillifera (по: Willmann, 1989), который в целом соответствует надсем. Panorpoidea в системе Новокшонова (Novokshonov, 2002) (но с добавлением бореид), мы условно будем использовать название «панорпоиды», относя к ним также некоторые базальные ископаемые таксоны, такие как Parachoristidae.

Большинство современных скорпионниц – сапрофаги (Panorpidae, Apteropanorpidae, Choristidae, Eomeropidae, Meropeidae) или хищники (Bittacidae), реже филлофаги (Panorpodidae), включая бриофагов (Boreidae) (Palmer, 2010). Для первых характерно питание преимущественно мертвыми насекомыми и другими членистоногими, но наряду с этим могут потребляться и другие ресурсы: мякоть плодов, лепестки, нектар и, возможно, пыльца (обыкновенную панорпу часто можно видеть кормящейся на цветках), медвяная падь, экскременты птиц и т. д. Во всех случаях поглощается лишь жидкая фракция, будь то частично переваренные мягкие ткани, растительные соки и прочие субстанции. Режущие мандибулы служат для прогрызания твердых покровов или измельчения кусочков листьев. Такой тип питания, по-видимому, был характерен и для большинства мезозойских и кайнозойских панорпоидных скорпионниц из подотряда Pistillifera.

Интересно, что среди мекоптер, в отличие от сетчатокрылых, отсутствуют специализированные палинофаги. Будучи в целом полифагами, многие скорпионницы могут потреблять пыльцу, особенно в отсутствие других источников пищи, но в общем случае она составляет лишь небольшую долю в их рационе. Пыльца указывалась как основная диета имаго *Panorpodes paradoxa* (Panorpodidae) в горных районах Центральной Японии (Iwasaki, 1987), однако если это и так, то, по-видимому, лишь как единичный случай, не характерный для всего семейства. Морфология ротового аппарата, больше приспособленного к высасыванию растительных соков, и прямые лабораторные наблюдения над китайскими видами *Panorpodes* показывают, что по способу питания они не отличаются от листоядных *Brachypanorpa* (Ma et al., 2013). Неизвестны достоверные примеры палинофагии и среди ископаемых скорпионниц, хотя в литературе можно встретить мнение о том, что в палеозое и мезозое многие мекоптеры питались пыльцой (Beattie, 2007).

Среди насекомых с полным превращением современные скорпионницы по строению ротового аппарата считаются одними из наименее специализированных. За исключением самого базального сем. Nannochoristidae, ротовой аппарат скорпионниц – грызущий с сохранением всех основных элементов, как правило, расположенных на конце более или менее вытянутого рострума, или «клюва». Иногда наличие рострума сочетается со значительным удлинением ротовых частей, как у хищных Bittacidae с их вытянутыми мандибулами, напоминающими лезвия ножниц (Ma et al., 2014). Хорошо развитый рострум, мало отличающийся от такового у современных скорпионниц, появляется в среднем–позднем триасе у ранних панорпоморф сем. Parachoristidae (Новокшонов, 1997). Однако древнейшие мекоптеры с сохранившимися телами, ранне- и среднепермские Permochoristidae и Permopanorpidae, отличались еще не модифициро-

ванной головной капсулой без рострума и короткими грызущими ротовыми частями (Новокшонов, 1994, 1997а).

Наннохористиды же по строению ротовых частей во многом сходны с двукрылыми: у них редуцирована одна из частей максиллы (галеа), лабрум и эпифаринкс образуют пищевой канал, хорошо развит лабиум, особенно лабиальные щупики. Мандибулы при этом сохраняются, но не функционируют из-за утраты соответствующей мускулатуры. Строение ротовых частей наннохористы предполагает питание жидкостью, вероятнее всего, нектаром (Beutel, Baum, 2008), хотя прямых наблюдений на этот счет нет.

В позднем палеозое и в мезозое существовали хоботковые скорпионницы с совершенно иными типами питания и строением ротовых частей, не имеющим ничего общего ни с классическим панорпоидным «клювом», ни с сосущим ротовым аппаратом наннохористид. Ископаемые находки скорпионниц с сохранившимися хоботками (табл. 1) распадаются на две временные когорты: позднепермскую и мезозойскую. Первая представлена семействами Nedubroviidae, Permotanyderidae и Permochoristidae, вторая – семействами Aneuretopsychidae, Pseudopolycentropodidae и Mesopsychidae, объединяемыми в отдельный подотряд Aneuretopsychina (= Mesopsychoidea). Не исключено, что в дальнейшем к мезозойской когорте могут добавиться и некоторые другие «непанорпоидные» мекоптеры, у которых хоботок пока не найден, такие как Choristopsychidae и Liassophilidae.

По своему составу позднепермская и мезозойская когорты не равны. Находки позднепермских скорпионниц с хоботками единичны, тогда как мезозойские аневретопсихиновые хоботковые скорпионницы, напротив, очень обильны и разнообразны. Стоит подчеркнуть, что хотя аневретопсихиновые с сохранившимися хоботками практически одновременно появились в палеонтологической летописи во второй половине юры, сами эти семейства существовали и ранее, но о строении ротовых частей у их представителей ничего неизвестно. Древнейшие находки Pseudopolycentropodidae происходят из среднего триаса Франции и Германии (Papier et al., 1996; Bashkuev et al., 2012), а самые первые Mesopsychidae, а также вероятные базальные Aneuretopsychidae найдены в северодвинских отложениях России – вместе с первыми недубровиидами и пермотанидеридами (Bashkuev, 2011a, 2011b, 2016; Aristov et al., 2013. Это означает, что основная диверсификация аневретопсихиновых семейств началась не позднее начала верхней или даже конца средней перми.

Далее мы рассмотрим ротовые части всех 6 семейств хоботковых скорпионниц, сначала из позднепермской, затем – из мезозойской когорты.

Permochoristidae – это обширная и со всей очевидностью парафилетическая группа, ключевая для эволюции всего отряда, которая, как считается, дала начало всем крупным таксонам мезо-кайнозойских скорпионниц. Древнейшие пермохористиды известны из ранней перми США и Бразилии (Carpenter, 1930; Pinto, 1972). Как уже было сказано, грызущий ротовой аппарат ранне- и среднепермских представителей еще оставался немодифицированным. Расцвет и диверсификация пермохористид приходятся на позднюю пермь. По всей видимости, именно тогда в одной или нескольких группах внутри семейства возникает сосущий ротовой аппарат, унаследованный наннохористидами, аневретопсихиновыми и двукрылыми.

Таблица 1. Находки ископаемых скорпионниц (Mecoptera) с сохранившимся хоботком

Семейство	Вид	PL (мм)	PL/HL	Местонахождение, возраст	Источник
Nedubroviidae	*Nedubrovia shcherbakovi* Bashkuev, 2011	>0.35	>0.65	Исады, P_3	Bashkuev, 2011a; эта статья, рис. 2, *3*, *4*
Permotanyderidae	*Choristotanyderus nanus* Riek, 1953	0.35	~0.65	Бельмонт, P_3	Эта статья, рис. 2, *1*, *2*
Permochoristidae	*Prochoristella* sp.	0.85	~1.1	Бельмонт, P_3	Эта статья, рис. 2, *5*, *6*
Mesopsychidae	*Lichnomesopsyche gloriae* Ren et al., 2010	~9–10.4 **9.5**	4.6–6 **5.1**	Даохугоу, J_2	Ren et al., 2009, 2010a; Lin et al., 2019, Suppl. 4
	L. daohugouensis Ren et al., 2010	8.8–11.1 **10.2**	4.4–5.9 **5.2**	Даохугоу, J_2	Ren et al., 2009, 2010a; Lin et al., 2019, Suppl.4
	L. prochorista Lin et al., 2016	9.7–10.8 **10.2**	4.8–5.8 **5.3**	Даохугоу, J_2	Lin et al., 2016, 2019, Suppl. 4
	Vitimopsyche pristina Lin et al., 2016	>4.5	–	Даохугоу, J_2	Lin et al., 2016, 2019, Suppl. 4
	Lichnomesopsyche sp.	8.1	4.9	Каратау, J_3	Эта статья, рис. 5, *1*, *2*
	Gen. sp.	4.2	3.3	Каратау, J_3	Эта статья, рис. 5, *3*, *4*
	Vitimopsyche kozlovi Ren et al., 2010	8.5	4.5	Исянь, K_1	Lin et al., 2019, Suppl.4
	V. pectinella Gao et al., 2016	~10	~3.9	Исянь, K_1	Gao et al., 2016
Aneuretopsychidae	*Aneuretopsyche rostrata* Rasnitsyn et Kozlov, 1990	6.4	3.2	Каратау, J_3	Расницын, Козлов, 1990; Lin et al., 2019, Suppl. 4; эта статья, рис. 4, *1*
	?*Aneuretopsyche minima* Rasnitsyn et Kozlov, 1990	5	4.6	Каратау, J_3	Расницын, Козлов, 1990; Lin et al., 2019, Suppl. 4
	Jeholopsyche liaoningensis Ren et al., 2011	6.8	3.4	Исянь, K_1	Ren et al., 2011; Lin et al., 2019, Suppl. 4; эта статья, рис. 4, *2*, *3*
	Je. bella Qiao et al., 2012	4.4	2.6	Исянь, K_1	Lin et al., 2019, Suppl. 4
	Je. completa Qiao et al., 2012	3.5	2.9	Исянь, K_1	Lin et al., 2019, Suppl. 4

	Je. maxima Qiao et al., 2012	8.5*	3.7	Исянь, K_1	Lin et al., 2019, Suppl. 4
	Burmopsyche bella Zhao et al., 2020	2.2–3.8 **3**	2.5–3.7 **3.1**	Бирманский янтарь, K_2	Zhao et al., 2020; эта статья, рис. 4, *4–6*
	B. xiai Zhao et al., 2020	~4	>3	Бирманский янтарь, K_2	Zhao et al., 2020; эта статья
	Burmopsyche sp.	~1	~2	Бирманский янтарь, K_2	Zhao et al., 2020; эта статья
Pseudopolycentropodidae	*Pseudopolycentropus daohugouensis* Zhang, 2005	1.8	2.4	Даохугоу, J_2	Grimaldi et al., 2005
	Ps. janeannae Ren et al., 2010	1.2–1.9 **1.6**	1.9–3.2 **2.5**	Даохугоу, J_2	Ren et al., 2009, 2010b; Lin et al., 2019, Suppl. 4; эта статья, рис. 3, *1*
	Ps. novokshonovi Ren et al., 2010	1.5	2	Даохугоу, J_2	Ren et al., 2009, 2010b; Lin et al., 2019, Suppl. 4
	Sinopolycentropus rasnitsyni Shih et al., 2011	2.2	3.2	Даохугоу, J_2	Lin et al., 2019, Suppl. 4
	Pseudopolycentropus latipennis Martynov, 1927	1.8	1.6	Каратау, J_3	Новокшонов, 1997б; эта статья, рис. 3, *2*, *3*
	Parapolycentropus burmiticus Grimaldi et Rasnitsyn, 2005	0.6–1.5 **1**	1.9–3.6 **2.7**	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, Johnston, 2014; Lin et al., 2019, Suppl. 4
	P. paraburmiticus Grimaldi et Rasnitsyn, 2005	0.5–1.5 **0.9**	1.6–4.1 **2.4**	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, Johnston, 2014; Lin et al., 2019, Suppl. 4; эта статья, рис. 3, *4–5*
	Dualula kachinensis Lin et al., 2019	1.8–3.2 **2.6**	2.3–2.9 **2.6**	Бирманский янтарь, K_2	Lin et al., 2019, Suppl.4; эта статья, рис. 3, *6*

П р и м е ч а н и е. Виды в пределах семейства перечислены в хронологической последовательности. PL – длина хоботка, PL/HL – отношение длины хоботка к длине головы. Если известно более одного экземпляра, приведены минимальные и максимальные значения, а также среднее значение (выделено жирным шрифтом). * – в первоописании длина хоботка *Je. maxima* ошибочно указана как 14.5 мм.

Тем не менее, о ротовом аппарате позднепермских (как и триасовых) скорпионниц известно немного. Несмотря на обилие местонахождений, находки с сохранившейся головой исключительно редки: нам известны лишь три таких экземпляра, и у всех есть хоботок. Один из этих экземпляров (два другие относятся к Nedubroviidae и Permotanyderidae, см. далее) – изученная нами пермохористида из пермо-триасового рода *Prochoristella* Riek, 1953, найденная в верхней перми Бельмонта (рис. 2, *5*, *6*). В ее хоботке, немного превышающем по длине голову, различимы как минимум три жестких стилетовидных элемента (один из них, возможно, лабрум), свободные на конце, если не по всей длине, т. е. не образующие единой трубки. Такой хоботок мог служить как для высасывания нектароподобных выделений из генеративных органов каких-либо голосеменных, так и для прокалывания чего-либо, например, покровов насекомых или пыльцевых зерен. Информация о каких-либо других находках хоботковых пермохористид отсутствует.

Nedubroviidae и Permotanyderidae. В отличие от пермохористид, которые просуществовали до средней юры (Новокшонов, 1997б), два родственных семейства хоботковых скорпионниц, недубровииды и пермотанидериды, последнее из которых долгое время считалось близким к предкам двукрылых, известны только из верхней перми и не переступают границу перми и триаса (Bashkuev, 2013). Найдено лишь по одному экземпляру недубровиид и пермотанидерид с сохранившимся хоботком. Первый – недубровиида из северодвинских отложений европейской России, *Nedubrovia shcherbakovi* Bashkuev, 2011, очень мелкое насекомое с коротким хоботком длиной около 0.35 мм (рис. 2, *3*, *4*). Первоначально хоботок этого вида был описан как сплошная трубка с пищевым каналом, однако такая интерпретация основана лишь на аналогии с мезозойскими длиннохоботковыми скорпионницами. Во-вторых, очень похожий хоботок был обнаружен нами при переизучении одного из экземпляров пермотанидериды *Choristotanyderus nanus* Riek, 1953 из верхней перми Австралии (Бельмонт) (рис. 2, *1*, *2*). К сожалению, мелкие размеры обоих экземпляров и сохранность отпечатков не дают возможности надежно идентифицировать отдельные структуры хоботка, так что об их функции остается только догадываться.

Pseudopolycentropodidae. Это небольшое семейство включает две габитуально непохожие, но все же близкородственные группы, которые, возможно, стоило бы рассматривать в ранге подсемейств. К первой из этих групп относятся известные только по отпечаткам триасово-юрские псевдополицентроподиды (рис. 3, *1–3*), а ко второй – два близких рода из мелового бирманского янтаря, *Parapolycentropus* Grimaldi et Rasnitsyn, 2005 и *Dualula* Lin et al., 2019 (рис. 3, *4–6*), а также неописанное крыло из нижнего мела Англии (Coram, Jepson, 2012).

Несмотря на значительное сходство в схеме жилкования крыльев, строении хоботка и общей тенденции к редукции задних крыльев, эти группы производят впечатление совершенно разных насекомых. Если первая включает бабочкоподобных насекомых с широкими треугольными передними крыльями и уменьшенными задними, то вторая – это грацильные, длиннокрылые двойники комаров с полностью утраченной задней парой крыльев.

Первая группа насчитывает 12 видов в 3 родах (Grimaldi et al., 2005; Lin et al., 2019), из них 10 видов относятся к типовому роду *Pseudopolycentropus* Handlirsch, 1906, который был известен из юрских местонахождений Европы и Средней Азии еще с конца XIX в., но большей частью лишь по изолированным крыльям или малоинформа-

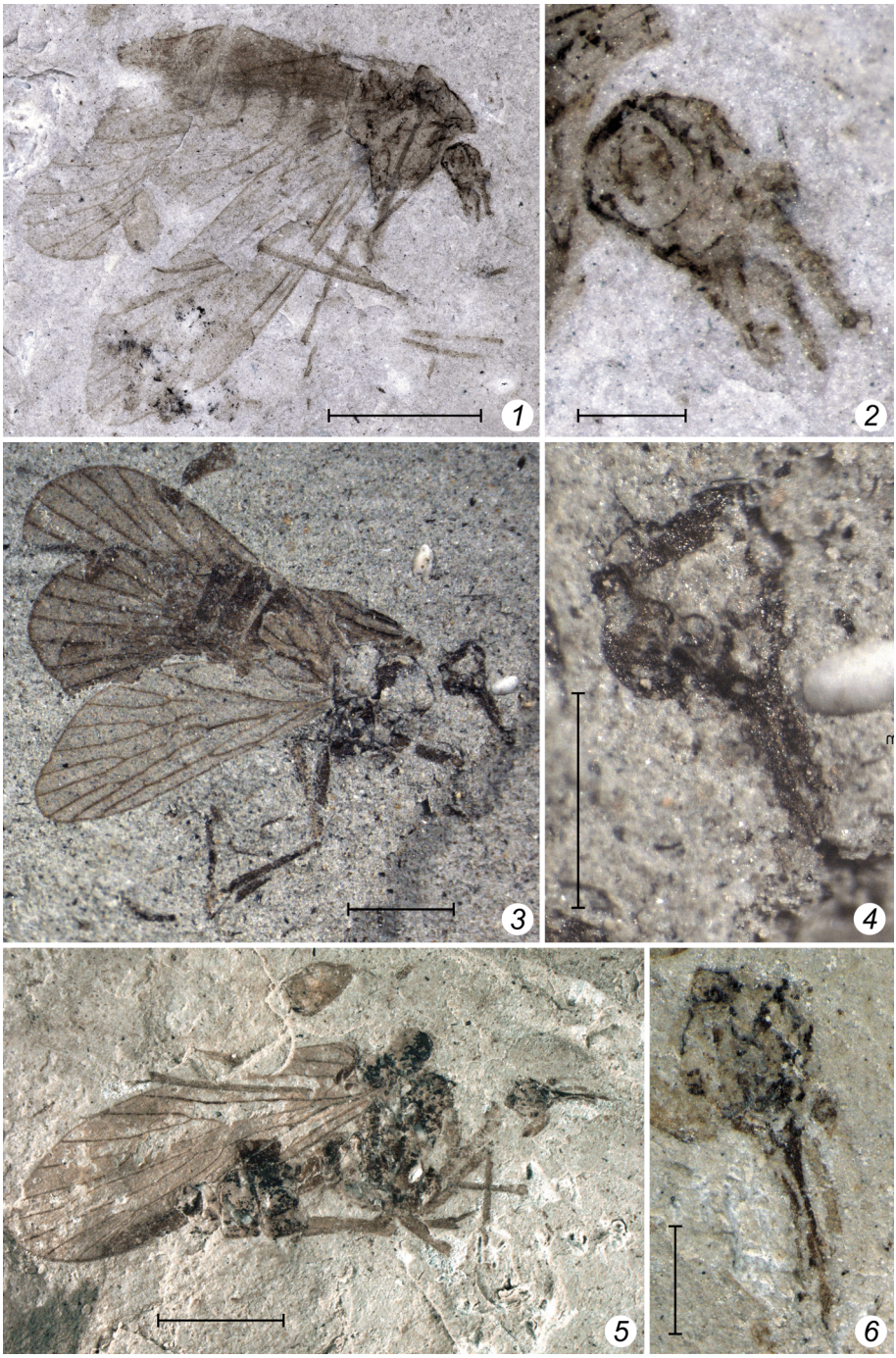


Рис. 2. Пермские длиннохоботковые Mecoptera, общий вид и ротовые части.

1, *2* – *Choristotanyderus nanus* Riek, 1953 (Permotanyderidae), BMNHP 45444; фото В. А. Благодерова; *3*, *4* – *Nedubrovia shcherbakovi* Bashkuev, 2011 (Nedubroviidae), голотип ПИН 3840/1337 (отображен зеркально); *5*, *6* – *Prochoristella* sp. (Permochoristidae), BMNHP 45417.

Масштабная линейка: *1*, *5* – 2 мм; *2*, *4*, *6* – 0.5 мм; *3* – 1 мм.

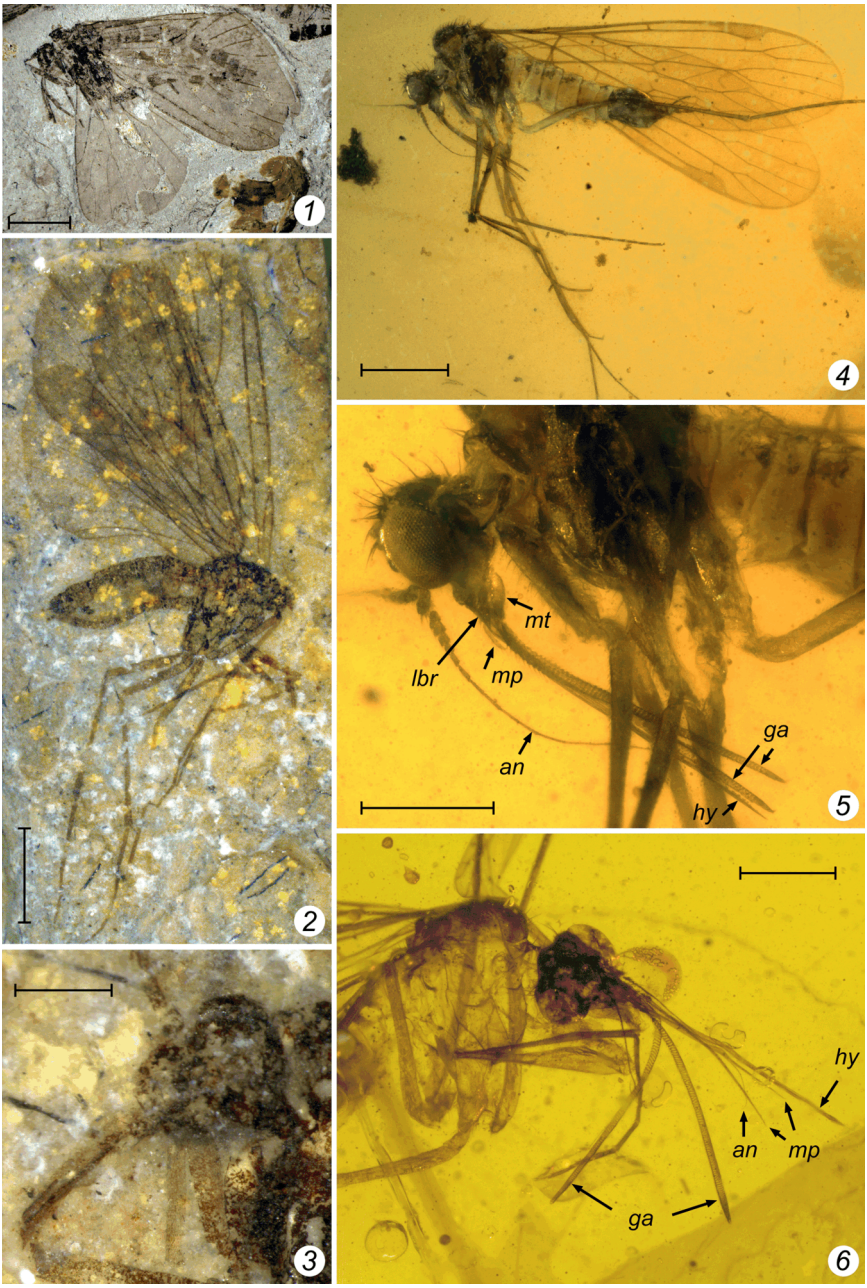


Рис. 3. Мезозойские длиннохоботковые Pseudopolycentropodidae (Mecoptera).

1 – *Pseudopolycentropus daohugouensis* Zhang, 2005, Даохугоу, средняя юра, голотип DHG 200301; фото А. П. Расницына; *2*, *3* – *Ps. latipennis* Martynov, 1927, Каратау, верхняя юра, ПИН 2066/1290 (отпечаток и противоотпечаток); *4*, *5* – *Parapolycentropus paraburmiticus* Grimaldi et Rasnitsyn, 2005, бирманский янтарь, ПИН 5608/39; *6* – *Dualula kachinensis* Lin et al., 2019, бирманский янтарь, ПИН 5608/68.

an – антенна, *ga* – галеа, *hy* – гипофаринкс, *lbr* – лабрум, *mp* – максиллярный щупик, *mt* – ментум.

Масштабная линейка: *1* – 3 мм; *2* – 2 мм; *3*, *5* – 0.5 мм; *4*, *6* – 1 мм.

тивным остаткам тел плохой сохранности. В. Г. Новокшонов, переизучая дополнительный экземпляр *P. latipennis* Martynov, 1927 из Каратау, впервые обнаружил у него длинный прямой хоботок, хотя и не вполне ясного строения (Новокшонов, 1997б) (рис. 3, *2*, *3*). Позднее многочисленные находки Pseudopolycentropodinae с сохранившимися ротовыми частями были сделаны в средней юре Китая (Даохугоу) (Grimaldi et al., 2005; Ren et al., 2009, 2010b; Shih et al., 2011), откуда описаны 3 вида *Pseudopolycentropus* (впрочем, различия между ними столь ничтожны, что речь, скорее, может идти лишь об одном виде), а также монотипический род *Sinopolycentropus* Shih et al., 2011.

Одновременно с находками в Даохугоу были описаны и первые псевдополицентроподиды из бирманского янтаря: *Parapolycentropus burmiticus* Grimaldi et Rasnitsyn, 2005 и *P. paraburmiticus* Grimaldi et Rasnitsyn, 2005 – двукрылые комароподобные насекомые с тонким «колющим» хоботком, состоящим из 3 стилетовидных элементов (Grimaldi et al., 2005). Высказывались предположения о максиллярно-мандибулярной (центральный стилет состоит из сдвоенных мандибул, боковые створки образованы из лациний (Grimaldi et al., 2005)) или лабиальной природе хоботка (стилетообразный лабрум и пара лабиальных створок (Ren et al., 2009)). Впоследствии оказалось, что *P. paraburmiticus* – один из самых массовых видов насекомых в бирманском янтаре (рис. 3, *4*, *5*). Если первые описания были выполнены на основе 3 плохо сохранившихся инклюзов, то сейчас, полтора десятилетия спустя, доступный материал исчисляется сотнями экземпляров, а строение хоботка изучено досконально. Согласно Д. Гримальди и Э. Джонстону (Grimaldi, Johnston, 2014), хоботок *Parapolycentropus* состоит из двух внешних створок, гомологичных галеа и служащих чехлом для внутреннего зазубренного гипофарингеального стилета, на котором дорсально располагается тонкий полуоткрытый пищевой канал. Эта интерпретация была существенно доработана после обнаружения очень близкого к *Parapolycentropus*, но более крупного и редкого вида *Dualula kachinensis* Lin et al., 2019 (рис. 3, *6*). Согласно новой реконструкции, латеральные створки хоботка *Dualula* и *Parapolycentropus*, застегиваясь как «молния», образовывали герметичную пищевую трубку, в вентральной части которой находился гипофаринкс со слюнным каналом. Сами галеа, по-видимому, были лишены мускулатуры, и подвижность хоботка обеспечивалась за счет гипофаринкса. Вопреки прежним реконструкциям, гипофаринкс едва ли мог выполнять колющую функцию, а пильчатая насечка с вентральной стороны, вероятнее всего, служила для сцепления с внутренней поверхностью пищевой трубки. Всасывание производилось посредством цибариального насоса, маркированного небольшим вздутием под клипеусом. Подобная реконструкция хоботка и отсутствие каких-либо иных жестких стилетов, подходящих для прокалывания, делают маловероятными высказывавшиеся ранее предположения о возможности хотя бы факультативного кровососания (Grimaldi et al., 2005) или энтомофагии (Grimaldi, Johnston, 2014). Не вызывает сомнений, что питание *Parapolycentropus* и *Dualula* было связано с генеративными органами растений, что косвенно подтверждается также присутствием пыльцевых зерен формального рода *Cycadopites* вблизи хоботка у некоторых экземпляров *P. paraburmiticus* (Lin et al., 2019). Существенная разница в длине хоботка (у *Parapolycentropus* 0.6–1.5 мм, у *Dualula* 1.8–3.2 мм) свидетельствует о различной трофической специализации: более крупные *Dualula*, вероятно, высасывали опылительные капли каких-то энтомофильных голосеменных, в то время как более мелкие *Parapolycentropus* могли питаться нектаром уже на мелких цветках ранних покрытосеменных типа *Tropidogyne*

Chambers et al., 2010, встречающихся в бирманском янтаре (Lin et al., 2019, Suppl. Note 4).

Строение хоботка псевдополицентроподид первой группы долгое время оставалось менее изученным, поскольку по сохранности каменный материал несопоставим с янтарным и не позволяет обнаружить и идентифицировать отдельные ротовые части. У большинства экземпляров хоботок сохранился в виде длинной (в 2–3 раза больше длины головы) трубки, чаще всего сплошной, но в некоторых случаях разошедшейся вдоль на 2 или 3 видимые продольные лопасти, интерпретированные как стилеты (Новокшонов, 1997б; Grimaldi et al., 2005). Лишь недавно на отпечатках китайских *Pseudopolycentropodus* было показано принципиальное сходство в строении створок хоботка с *Parapolycentropus* и *Dualula* (Lin et al., 2019, Suppl. Note 3).

Aneuretopsychidae. Первая мезозойская группа скорпионниц, у которых найден хоботок, впервые была описана из мезозойских отложениий Каратау и Байсы (Расницын, Козлов, 1990). Это крайне редкое и малоразнообразное семейство (всего 9 описанных видов) демонстрирует совершенно иное направление морфологической эволюции: в противоположность грацильным псевдополицентроподидам, это были крупные (длина крыла до 30 мм), массивные цикадоподобные насекомые с широкими задними крыльями с обширной складывающейся анальной областью (рис. 4). Хоботок аневретопсихид опистогнатный, достигает середины груди и представляет собой сплошную гибкую трубку без стилетов, армированную по всей длине кольчатыми кутикулярными утолщениями и предположительно имеющую на конце пару мягких губчатых образований – так называемых псевдолабеллумов (pseudolabellae), которые могли служить для первоначального капиллярного всасывания жидкости (рис. 4, *3*). Щупики либо полностью утрачены, либо настолько сильно редуцированы, что неразличимы на отпечатках. Такая конструкция хоботка с очевидностью предполагает сильное упрощение и редукцию части элементов ротового аппарата. Предполагалось, что хоботок аневретопсихид, так же как и других хоботковых скорпионниц, представляет собой модифицированный лабиум (Ren et al. 2009; Labandeira, 2010). Ситуация прояснилась лишь недавно, когда были открыты аневретопсихиды в бирманском янтаре (Zhao et al., 2020). Описанный из него род *Burmopsyche* Zhao et al., 2020 имеет опистогнатный хоботок, по строению очень сходный с хоботком *Parapolycentropus* (и наверняка гомологичный ему): две створки (вероятно, галеа) образуют пищевую трубку, внутри которой находится гибкий нитеобразный гипофаринкс (рис. 4, *4–6*). Максиллярные щупики рудиментарны и скорее всего не функциональны (на реконструкции на рис. 4, *6* изображены преувеличенными). Скорпионницы *Burmopsyche* намного крупнее, чем *Parapolycentropus* и даже *Dualula*, длина их хоботка достигает 4 мм. Предполагалось, что аневретопсихиды могли дополнять нектарофагию охотой на мелких насекомых (Zhao et al., 2020), однако их хоботок еще менее пригоден для этого, чем хоботок *Parapolycentropus* и *Dualula*; кроме того, у *Burmopsyche* отсутствуют какие-либо иные адаптации к хищному образу жизни.

Mesopsychidae. Самое многочисленное и распространенное из 3 семейств мезозойских хоботковых скорпионниц (рис. 5), при этом их расцвет приходится на триас, почти все находки из которого представлены изолированными крыльями. Юрские и меловые мезопсихиды более редки, но гораздо лучше изучены благодаря целым насекомым прекрасной сохранности в китайских местонахождениях Даохугоу и Исянь. В отличие от аневретопсихид и псевдополицентроподид, чьи последние находки при-

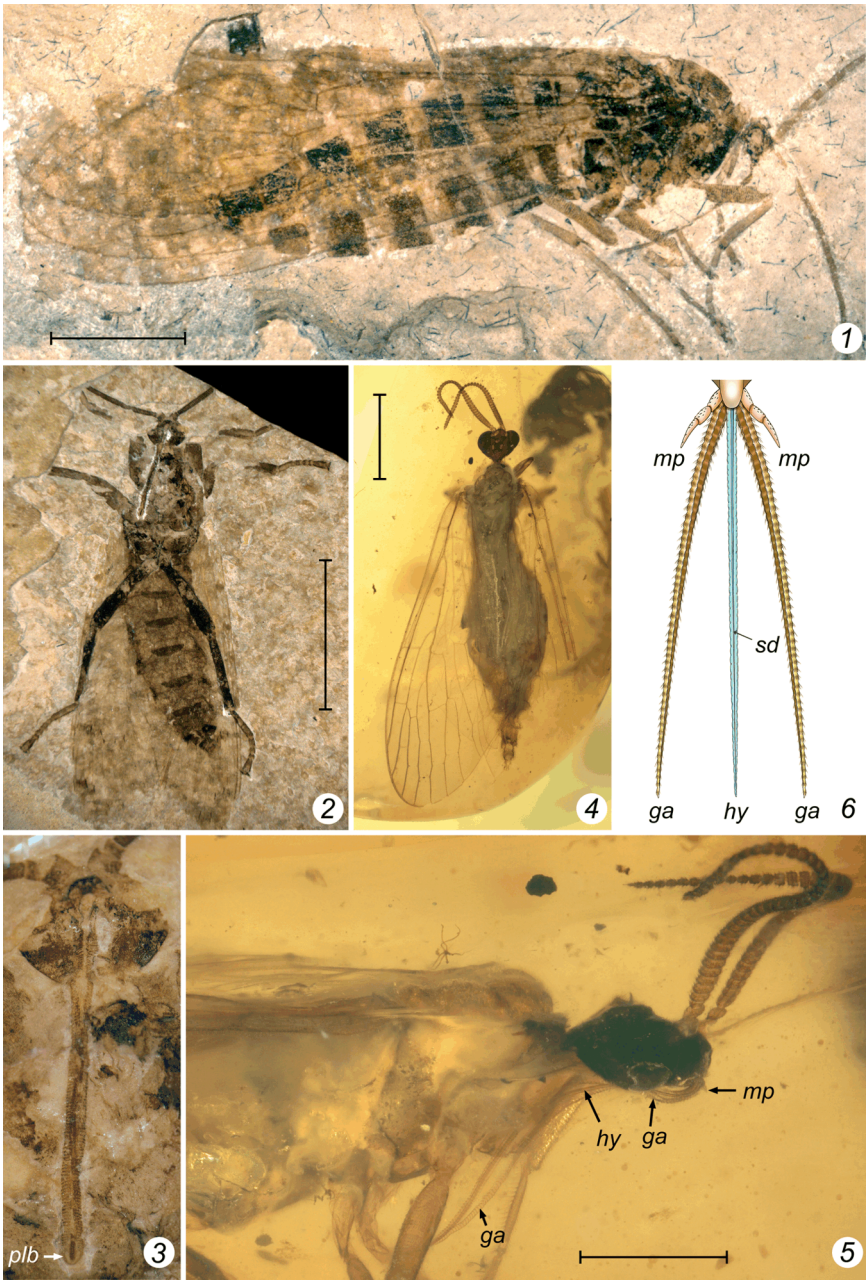


Рис. 4. Длиннохоботковые Aneuretopsychidae (Mecoptera).

1 – *Aneuretopsyche rostrata* Rasnitsyn et Kozlov, 1990, Каратау, верхняя юра, голотип ПИН 2904/1198; *2*, *3* – *Jeholopsyche liaoningensis* Ren, Shih et Labandeira, 2011, формация Исянь, нижний мел, голотип CNU-M-LB-2005-002 (*2* – общий вид, *3* – голова с хоботком; по: Ren et al., 2011 с изменениями); *4–6* – *Burmopsyche bella* Zhao et al., 2020, бирманский янтарь (*4*, *5* – паратип NIGP 166159; фото С.-Д. Чжао; *6* – реконструкция ротовых частей, по: Zhao et al., 2020 с изменениями).

plb – псевдолабеллум, *sd* – слюнной канал; остальные обозначения как на рис. 3.

Масштабная линейка: *1* – 5 мм; *2* – 10 мм; *4* – 2 мм; *5* – 1 мм; для *3* отсутствует.

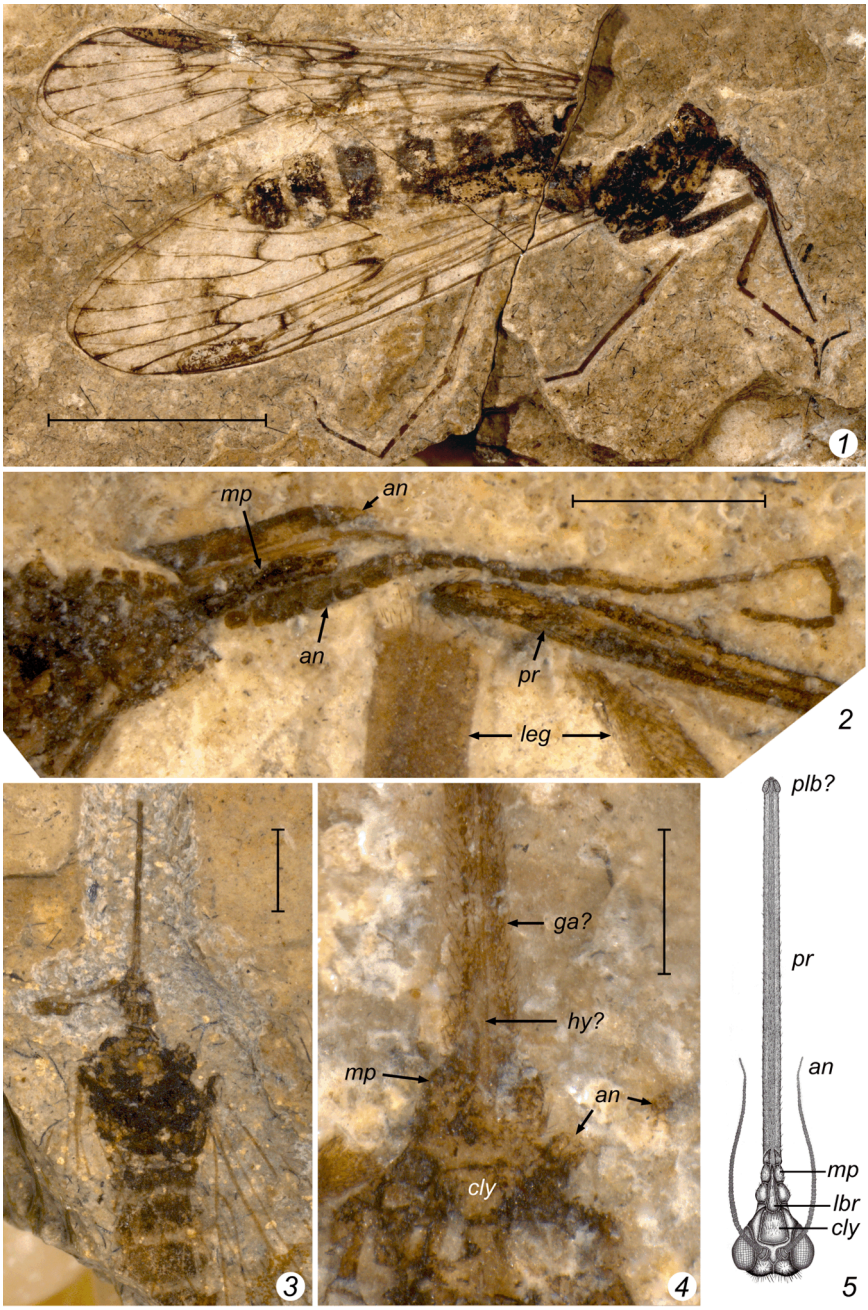


Рис. 5. Длиннохоботковые Mesopsychidae (Mecoptera) из верхней юры Каратау.

1, *2* – *Lichnomesopsyche* sp., ПИН 2997/4185; *3*, *4* – Mesopsychidae gen. sp., ПИН 2239/1807; *5* – реконструкция ротовых частей *Lichnomesopsyche* (по: Ren et al., 2009, с изменениями).

leg – передние бедро и голень, остальные обозначения как на рис. 1–4.

Масштабная линейка: *1* – 10 мм; *2* – 1 мм; *3* – 2 мм; *4* – 0.5 мм; для *5* отсутствует.

ходятся на бирманский янтарь, мезопсихиды до сих пор неизвестны из бирмита, как и из какого-либо другого янтаря, а самые поздние представители этого семейства происходят из раннего мела Исяня и Байсы (Lin et al., 2016).

Хоботок мезопсихид прогнатный и самый длинный среди скорпионниц: у некоторых юрских видов рода *Lichnomesopsyche* Ren et al., 2010 его длина достигает 10–11 мм, составляя до половины длины тела (рис. 5, *1*, *2*). Хоботок снаружи густо покрыт направленными вперед, не собранными в кольца микротрихиями и лишен кольцевых кутикулярных утолщений, что, возможно, связано с отказом от молниеобразного механизма сцепления створок, развитого в других семействах, для обеспечения большей жесткости. Почти у всех сохранившихся экземпляров хоботок цельный, лишь в одном случае (Ren et al., 2009: fig. 1, P, Q) он разошелся продольно на 3 лопасти, возможно, из-за посмертного разложения.

Общая черта в строении ротовых частей всех аневретопсихиновых скорпионниц «мезозойской тройки» – частичная или полная утрата целого ряда структур: лабиума, включая лабиальные щупики, лациний и, вероятно, мандибул; в некоторых случаях сильно редуцированы лабрум и максиллярные щупики. Несмотря на бросающиеся в глаза внешние различия между всеми 3 семействами, структурно и функционально их хоботки достаточно сходны. Пока неясно, был ли хоботок унаследован от общего предка (вероятно, еще в поздней перми) или же сформировался в каждой группе независимо. В пользу второй гипотезы может свидетельствовать находка юрской мезопсихиды, не имевшей длинного хоботка, – *Epicharmesopsyche pentavenulosa* Shih et al., 2013, – однако этот род по целому ряду признаков сильно отличается от всех остальных представителей семейства и, возможно, не относится к мезопсихидам. Кроме того, не исключена и возможность вторичной утраты хоботка.

III. Neuroptera

Сетчатокрылые (Neuroptera) – небольшой отряд насекомых с полным превращением, существующий, как и скорпионницы, с ранней перми и в настоящее время насчитывающий около 6000 видов в составе 14 семейств. В строении ротовых частей между личинками и имаго современных сетчатокрылых наблюдается резкий контраст. У личинок имеется ротовой аппарат уникальной конструкции, основу которого составляют две сосательные трубочки, образованные попарно соединенными мандибулами и максиллами. Такое устройство личиночных ротовых частей считается важнейшей апоморфией отряда (Zimmermann et al., 2019). Напротив, для имаго современных сетчатокрылых, большинство из которых составляют хищники или всеядные, характерен грызущий ротовой аппарат без ярко выраженных специализаций. Это можно сказать и о тех имаго, которые питаются преимущественно или исключительно на цветах – такой тип питания отмечается для некоторых видов Berothidae и Myrmeleontidae, златоглазок подсем. Nothochrysinae, а также нитекрылок (Nemopteridae). Эти сетчатокрылые поедают главным образом пыльцу, в некоторых случаях в их рацион входит также нектар (Devetak, Klokočovnik, 2016). У нитекрылок, которые демонстрируют наибольшее число адаптаций к палинофагии, удлинены максиллы, участвующие в сборе пыльцы, а мандибулы утратили грызущую функцию и используются для удаления пыльцевой массы, прилипшей к другим ротовым частям. Тем не менее, даже у нитекрылок не утрачен ни один из элементов, характерных для стандартного грызущего ротового аппарата (Krenn et al., 2008).

В противоположность современным видам, на мезозойском этапе эволюции сетчатокрылые, как и скорпионницы (см. выше), были куда менее консервативны в строении ротовых частей имаго. Судя по палеонтологическим данным, как минимум 4 группы мезозойских сетчатокрылых отказались от грызущего ротового аппарата в пользу хоботка сосущего типа с полностью редуцированными мандибулами (табл. 2). К таким вымершим хоботковым группам относятся, во-первых, семейства Kalligrammatidae и Aetheogrammatidae, и, во-вторых, подсемейства Cretanallachiinae и Paradoxosisyrinae, второе из которых входит в состав современного сем. Sisyridae, тогда как семейственная принадлежность первого дискуссионна. В противоположность каллиграмматидам и этеограмматидам, известным исключительно в виде каменных отпечатков, кретаналлахины и парадоксосизирины найдены только в янтаре, причем исключительно в бирманском – в других меловых янтарях они отсутствуют. Рассмотрим все эти 4 группы в вышеобозначенном порядке.

Kalligrammatidae – самая разнообразная и наиболее широко распространенная группа хоботковых сетчатокрылых. Представителей каллиграмматид иногда называют «мезозойскими бабочками» за внешнее сходство с дневными чешуекрылыми, которое проявляется в форме крыльев, наличии глазчатых пятен и хоботка (Labandeira et al., 2016). Известно около 50 видов каллиграмматид в составе 18 родов, которые описывались из мезозойских отложений Германии, Англии, российского Забайкалья, Китая, Казахстана и Бразилии (Liu et al., 2015; Bechly, Makarkin, 2016; Labandeira et al., 2016, Suppl. Mat.; Ansorge, Makarkin, 2020). Каллиграмматиды были также найдены в нижнем мелу Монголии, Испании и Южной Кореи. Древнейшие находки семейства были сделаны в нижней юре Германии (Ansorge, Makarkin, 2020). Последние по возрасту и одновременно самые крупные каллиграмматиды (длина переднего крыла 14–16 см) найдены в бразильской формации Крато (ранний мел, апт) (Bechly, Makarkin, 2016). Другие каллиграмматиды также характеризуются крупными размерами, их крылья имели в длину в среднем 5–10 см.

Первую каллиграмматиду, *Kalligramma haeckeli* Walther, 1904 из верхнеюрских зольнхофенских известняков Южной Германии (титонский ярус) описал немецкий геолог и палеонтолог Иоганнес Вальтер, сразу же опознав в ней представителя неуроптероидов (Walther, 1904). Два года спустя австрийский палеэнтомолог Антон Гандлирш выделил каллиграмматид в отдельное семейство в составе отряда Neuroptera, и он же описал, также из Зольнхофена, еще 3 монотипических рода этих насекомых (Handlirsch, 1906–1908; Handlirsch, 1919). Однако ни у одной из зольнхофенских каллиграмматид голова не сохранилась. Впервые изучить строение ротовых частей у представителей этого семейства стало возможным после того, как в верхнеюрском местонахождении Каратау (Южный Казахстан) в 1966 г. была найдена практически целая каллиграмматида, лежащая на боку со сложенными крыльями (рис. 6, *1*, *3*). Изображения этой каллиграмматиды были опубликованы Панфиловым (1980), который отнес ее к зольнхофенскому роду *Meioneurites* Handlirsch, 1906 без указания видовой принадлежности; позднее она была описана как *Meioneurites spectabilis* Engel, 2005.

На отпечатке *M. spectabilis* хорошо видны густо опушенные щупики, которые по длине чуть превышают голову. Согласно одной из точек зрения, у *M. spectabilis* присутствует лишь пара максиллярных щупиков, которые наложены на другие ротовые части, образовывавшие хоботок (Labandeira et al., 2016, Suppl.: fig. 1, l). Согласно другой интерпретации, которая представляется нам верной, у *M. spectabilis* имелись

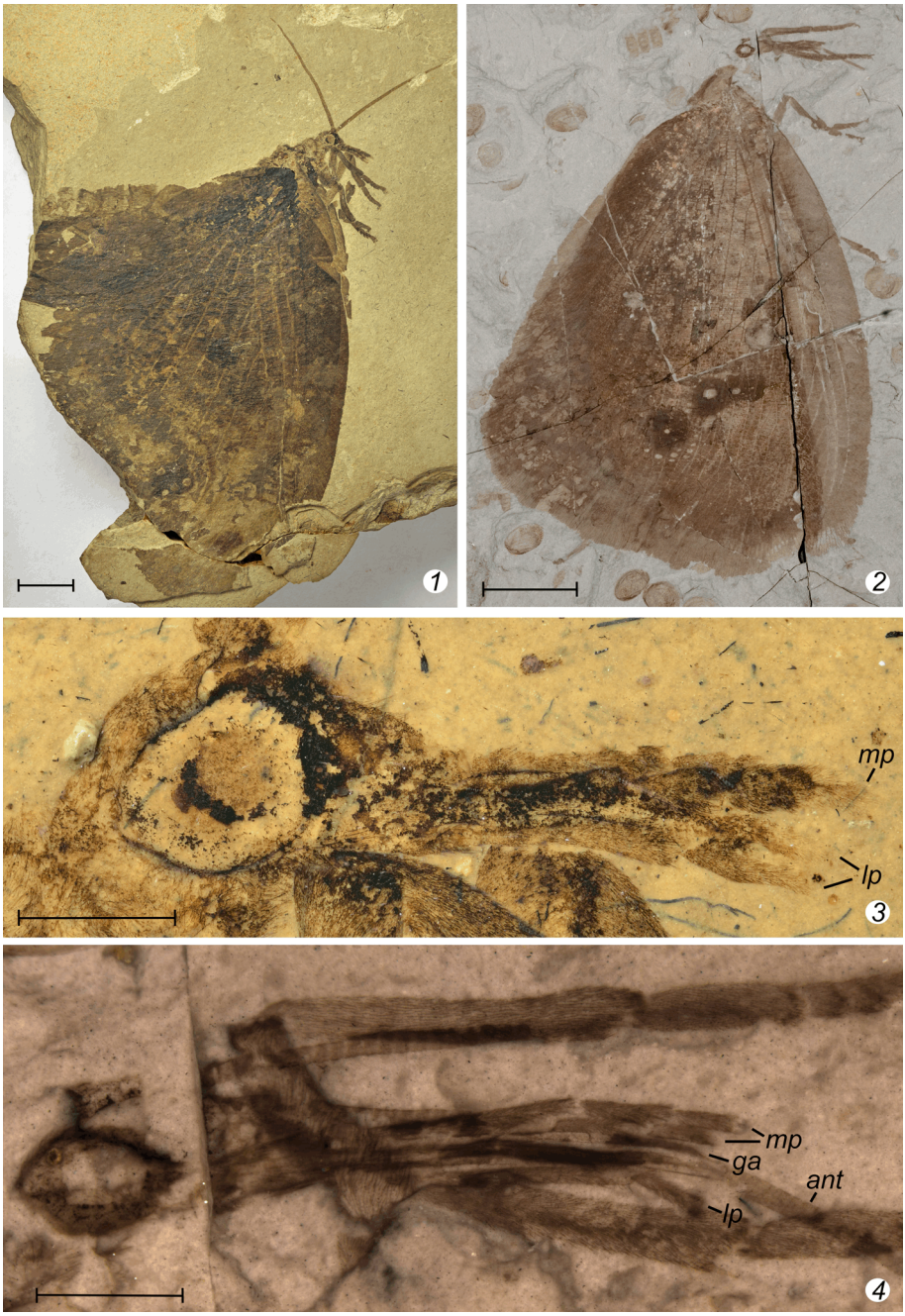


Рис. 6. Юрские длиннохоботковые Kalligrammatidae (Neuroptera), общий вид (*1*, *2*) и ротовые части (*3*, *4*).

1, *3* – *Meioneurites spectabilis* Engel, 2005, Каратау, верхняя юра; *2*, *4* – ?*Kalligramma* sp., Даохугоу, средняя юра, NIGP 164470.

ant – антенна, *lp* – лабиальный щупик, *mp* – максиллярный щупик, остальные обозначения как на рис. 1–3.

Масштабная линейка: *1*, *2* – 10 мм; *3*, *4* – 2 мм.

Таблица 2. Находки ископаемых сетчатокрылых (Neuroptera) с сохранившимся хоботком

Семейство (подсемейство)	Вид	PL (мм)	PL/HL	Место-нахождение, возраст	Источник
Kalligrammatidae	*Affinigramma myrioneura* Yang et al., 2014	14	2.9*	Даохугоу, J_2	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	Kallihemerobius aciedentatus Yang et al., 2014	9.8	2.8*	Даохугоу, J_2	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	K. almacellus Yang et al., 2014	9.1	1.8*	Даохугоу, J_2	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	Kalligramma brachyrhyncha Yang et al., 2014	11.2	1.5*	Даохугоу, J_2	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	K. circularia Yang et al., 2014	5.4–8.5 **6.9**	1.3–1.5* **1.4**	Даохугоу, J_2	Yang et al., 2014; Labandeira et al., 2016, Suppl.
	?*Kalligramma* sp.	6.2	2.2	Даохугоу, J_2	Эта статья, рис. 6, *2*, *4*
	Meioneurites spectabilis Engel, 2005	5.8	1.2*	Каратау, J_3	Эта статья, рис. 6, *1*, *3*
	Abrigramma calophleba Yang et al., 2014	10.7	2*	Исянь, K_1	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	Ithigramma multinervia Yang et al., 2014	9.8	–	Исянь, K_1	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	Oregramma aureolusa Yang et al., 2014	>18.0	>1.8*	Исянь, K_1	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	O. illecebrosa Yang et al., 2014	16.1	~2.5	Исянь, K_1	Liu et al., 2018, Suppl.
	?*Oregramma* sp.	12.5	3.3	Исянь, K_1	Эта статья, рис. 7, *1*, *2*
Aetheogrammatidae	*Aetheogramma glycophila* Khramov et Chen, 2020	>5.4	>2	Исянь, K_1	Khramov, Chen, 2020; эта статья, рис. 7, *3*, *4*
Cretadilarinae (Psychopsoidea)	*Cretadilar olei* Makarkin, 2017	–	–	Бирманский янтарь, K_2	Makarkin, 2017
Cretanallachiinae (Psychopsoidea)	*Burmogramma liui* Liu et al., 2018	3.2	2*	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.

	Burmopsychops labandeirai Liu et al., 2018	1.7	2.1*	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.
	B. limoae Lu et al., 2016	0.9	3.2	Бирманский янтарь, K_2	Lu et al., 2016
	Cretogramma engeli Liu et al., 2018	1.3	–	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.
	Cretanallachius magnificus Huang et al., 2015	0.6	1.2*	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.
	Oligopsychopsis grandis Liu et al., 2018	1.9	–	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.
	O. groehni (Makarkin, 2017)	1.4–1.5 **1.4**	2.1*	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.; эта статья, рис. 8, *1–3*
	O. penniformis Chang et al., 2018	1.6	1.4	Бирманский янтарь, K_2	Chang et al., 2018
Cretanallachiinae s. l. (Psychopsoidea)	*Fiaponeura penghiani* Lu et al., 2016	1.2	4.1	Бирманский янтарь, K_2	Lu et al., 2016
Paradoxosisyrinae (Sisyridae)	*Buratina truncata* Khramov, 2019	0.6	1.4*	Бирманский янтарь, K_2	Khramov et al., 2019
	Khobotun elephantinus Khramov, 2019	0.7	1.1*	Бирманский янтарь, K_2	Khramov et al., 2019
	Paradoxosisyra groehni Makarkin, 2016	1.1	3.4*	Бирманский янтарь, K_2	Makarkin, 2016
	Protosiphoniella anthophila Khramov, 2019	0.9	1.6*	Бирманский янтарь, K_2	Khramov et al., 2019
	Sidorchukatia gracilis Khramov, 2019	0.8	2.5*	Бирманский янтарь, K_2	Khramov et al., 2019

Примечание. Обозначения как в табл. 1.
* – измерено по иллюстративному материалу в публикации.

как максиллярные, так и лабиальные щупики (Engel, 2005: fig. 2) – переизучение экземпляра показало, что на нем различимы концы как минимум 3 наложенных друг на друга щупиков. А. П. Расницын предполагал, что щупики, складываясь, образовывали у *M. spectabilis* «подобие хоботка» (Расницын, 1980, с. 38). В. Н. Макаркин (2016) также считает, что хоботок *Meioneurites* был «щупиковым». В таком случае всасывание сладковатых выделений у *M. spectabilis* должно было происходить за счет капиллярного эффекта, создававшегося благодаря многочисленным волоскам на щупиках. Хоботок похожей конструкции, образованный двумя парами щупиков и предназначенный для извлечения нектара, есть у рецентной бракониды *Agathis longipalpus* (Cresson, 1865). Примечательно, что по относительной длине хоботок у этого наездника значительно превосходит хоботок *M. spectabilis*, будучи в 4.4 раза длиннее головы у самок и в 2.3 раза – у самцов (Jervis, 1998).

За исключением *M. spectabilis* из Каратау, все остальные каллиграмматиды с сохранившимися ротовыми частями были найдены в мезозойских отложениях Китая – в среднеюрских слоях Даохугоу и нижнемеловой формации Исянь. Впервые их изображения появились в работе К. Лабандейры (Labandeira, 2010), где фигурируют две каллиграмматиды с хоботком – одна в виде небольшого рисунка (fig. 2.2), обозначенного видовым названием «*Heterokallihemerobius myrioneurus*» без какого-либо описания и привязки к местонахождению, так что данное название следует рассматривать как nomen nudum, тогда как вторая каллиграмматида (там же: fig. 8), происходящая из формации Исянь, осталась неназванной и впоследствии была описана как *Oregramma aureolosa* Yang et al., 2014. В этой же работе К. Лабандейра высказал предположение, что хоботок каллиграмматид был устроен так же, как и хоботок чешуекрылых, так что его сосущая часть была образована двумя удлиненными галеа.

Всего к настоящему моменту было описано 4 вида каллиграмматид с сохранившимися хоботками из формации Исянь, и еще 5 – из Даохугоу (см. табл. 2). Кроме того, известно еще по меньшей мере 7 экземпляров хоботковых каллиграмматид, не определенных до вида (Labandeira, Currano, 2013: fig. 6f; Yang et al., 2014: figs. 6, 9, 12, 15; Liu et al., 2018a, Suppl.: fig. 10; рис. 6, *2*, *4*; 7, *1*, *2*). Но хоботки были не у всех представителей семейства, доказательством чему служит раннемеловой род *Sophogramma* Ren et Guo, 1996. В формации Исянь было найдено как минимум 3 полностью сохранившихся экземпляра, относящихся к этому роду (Yang et al., 2009; Yang et al., 2014: fig. 16; Zhang, 2007: p. 106–107), но ни у одного из них нельзя заметить ни малейшего следа наличия хоботка. Помимо этого, есть неописанный экземпляр *Sophogramma*, также из Исяня, на котором различимы мандибулы и другие элементы грызущего аппарата без признаков какого-либо удлинения (В. Н. Макаркин, личное сообщение). Подсем. Sophogrammatinae, включающее помимо *Sophogramma* также юрский род *Protokalligramma* Yang et al., 2011, известный только по крыльям, считается самой базальной группой каллиграмматид (Yang et al., 2014). Возможно, хоботков не было также и у некоторых других базальных родов. В любом случае, при создании палеоэкологических реконструкций надо соблюдать известную осторожность, анализируя находки изолированных крыльев каллиграмматид, поскольку их обладатели отнюдь не всегда могли обладать хоботками. С учетом *Sophogramma*, к настоящему времени строение ротовых частей известно для 8 родов каллиграмматид из 17, из них 7 родов были хоботоковыми (см. табл. 2).

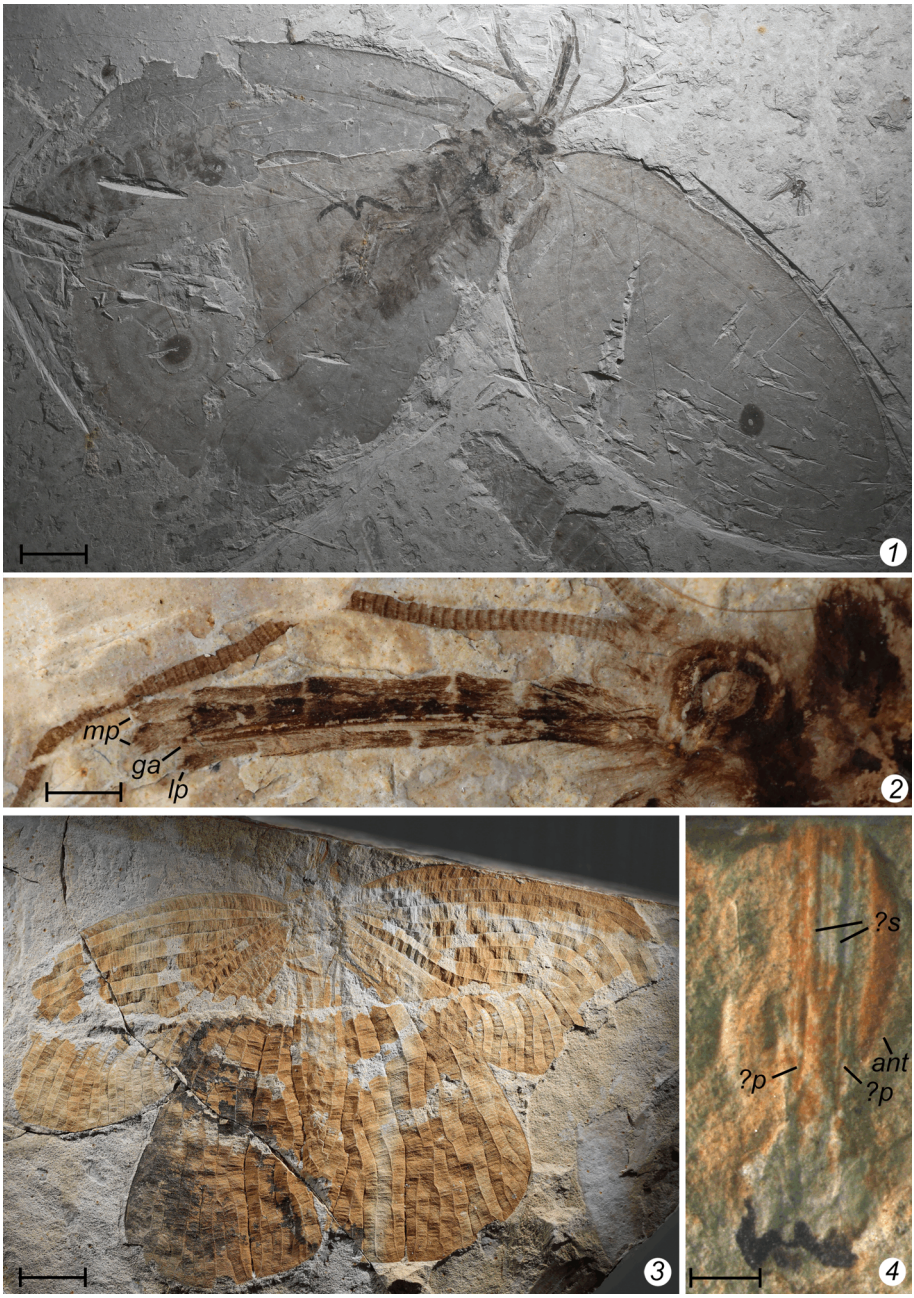


Рис. 7. Длиннохоботковые Neuroptera из нижнего мела формации Исянь.

1, *2* – ?*Oregramma* sp. (Kalligrammatidae), STMN48-1614 (*1* – общий вид, *2* – ротовые части); *3*, *4* – *Aetheogramma glycophila* Khramov et Chen, 2010 (Aetheogrammatidae), STMN48-1621 (*3* – общий вид, *4* – ротовые части; все фото Цз. Чэня).

?p – предположительно максиллярный или лабиальный щупик, *?s* – стилетовидный элемент неясной природы, остальные обозначения как на рис. 1–6.

Масштабная линейка: *1*, *3* – 10 мм; *2* – 2 мм; *4* – 1 мм.

Ротовые части многих уже описанных видов каллиграмматид из Китая нуждаются в переизучении, необходимо также привлечение нового материала. Тем не менее, уже сейчас очевидно, что каллиграмматиды обладали двумя парами удлиненных ротовых щупиков, а также как минимум одной парой стилетовидных структур (возможно, галеа), приблизительно равных по длине щупикам (см. рис. 6, *2*, *4*; 7, *1*, *2*). Из-за наложенных друг на друга щупиков стилетовидные структуры не всегда хорошо видны. Возможно, по этой же причине в хоботке *Meioneurites spectabilis* из Каратау неразличимы какие-либо иные элементы помимо щупиков, но это не означает, что он действительно был чисто «щупиковым». Длина хоботка некоторых каллиграмматид составляла свыше 18 мм (Labandeira et al., 2016, Suppl. inf.), у отдельных видов хоботок по длине почти в 3 раза превосходил голову, но в целом по сравнению с крупными крыльями и телом он был относительно коротким. В отличие от дневных бабочек, у каллиграмматид за почти 70 млн лет эволюции так и не возник механизм скручивания хоботка, что, возможно, препятствовало его удлинению.

Нектарофагия рассматривается как основной способ питания хоботковых каллиграмматид (Labandeira et al., 2016). Недавно было высказано предположение, что каллиграмматиды могли дополнять нектарофагию энтомофагией (Zhao et al., 2020), но, на наш взгляд, оно не выдерживает критики. Такие бабочковидные и маломаневренные насекомые, как каллиграмматиды, могли бы охотиться только на сидячую добычу в виде тлей и других Sternorrhyncha, как это делают имаго современных сетчатокрылых, в том числе крупные муравьиные львы (Devetak, Klokočovnik, 2016). Однако трудно вообразить, каким образом каллиграмматиды прокалывали бы своим крупным хоботком мелких равнокрылых – для поимки и поедания такой добычи гораздо больше подходит обычный грызущий ротовой аппарат. Отсюда следует, что энтомофагию могли практиковать лишь представители *Sophogramma* и других мандибулярных каллиграмматид, но никак не хоботковые виды.

Aetheogrammatidae. В мезозойских местонахождениях Казахстана и Китая, из которых известны каллиграмматиды, встречаются также другие хоботковые сетчатокрылые – этеограмматиды. Главным отличительным признаком данного семейства служит строение апикальной части жилки *Sc*, которая несет ветви наподобие ветвей *Rs*, тогда как число последних сокращено. Такая конфигурация *Sc* и *Rs* весьма нетипична для отряда Neuroptera в целом, однако в остальном, включая форму крыльев и обилие поперечных жилок, этеограмматиды близки к каллиграмматидам и, скорее всего, их следует рассматривать как сестринские семейства. В. Н. Макаркин (2016) предполагает даже, что этеограмматиды могут быть всего лишь «специализированной ветвью» каллиграмматид. Этеограмматиды значительно уступают каллиграмматидам по числу находок, разнообразию и распространению. Известно всего 6 видов этеограмматид в составе 5 родов из средней юры Даохугоу, верхней юры Каратау и нижнего мела Исяня (Yang et al., 2015), за пределами Азии семейство не обнаружено. По размерам этеограмматиды были сопоставимы с некрупными каллиграмматидами, длина их передних крыльев достигала 4–5 см.

Известны всего два экземпляра этеограмматид с сохранившимися ротовыми частями, оба относятся к роду *Aetheogramma* Ren et Engel, 2008 и происходят из формации Исянь. Фотография одного из этих экземпляров опубликована в китайском каталоге окаменелостей, где вид неверно отнесен к каллиграмматидам (Zhang, 2007: p. 104). На фотографии хорошо заметен хоботок, состоящий из 4 придатков приблизи-

тельно равной длины, которые почти в два раза длиннее головы. В. Н. Макаркин интерпретирует эти придатки как максиллярные и лабиальные щупики (Makarkin, 2016), в другом месте он утверждает, что у этеограмматид имелся щупиковый хоботок (Макаркин, 2016). Тем не менее, судя по фотографии, внутренняя пара придатков заметно у́же наружной и загнута на концах, так что, возможно, она представляет собой не щупики, а пару каких-то других ротовых частей. К сожалению, место хранения данного экземпляра неизвестно, и изучить его пока не представляется возможным.

У *Aetheogramma glycophila* Khramov et Chen, 2020, другого представителя этеограмматид с сохранившимися ротовыми частями, по центру хоботка различимы два длинных элемента, отходящих от общего основания и обрамленных парой плохо сохранившихся наружных придатков (рис. 7, *3*, *4*). Длина сохранившейся части хоботка равна 5.4 мм. Возможно, структура с общим основанием и двумя придатками – единственная сохранившаяся максилла, несущая удлиненные галеа и лацинию. Не исключено также, что центральную структуру следует интепретировать как лабиум с двумя удлиненными придатками, тогда как внешние придатки соответствуют максиллярным или лабиальным щупикам (Khramov, Chen, 2020). Так или иначе, хоботок этеограмматид нельзя считать чисто щупиковым, он был устроен сложнее, но чтобы сказать что-то более определенное по этому поводу требуются новые находки хорошей сохранности.

Cretanallachiinae и Cretadilarinae (Fam. indet.) – это наиболее разнообразная группа хоботковых сетчатокрылых в бирманском янтаре. Ее таксономический статус до сих пор остается неясным. Первый представитель кретаналлахин, *Cretanallachius magnificus* Huang et al., 2015, был описан в составе современного сем. Dilaridae и отнесен к современному же подсем. Nallachiinae (Huang et al., 2015). Позднее В. Н. Макаркин выделил род *Cretanallachius* вместе с родом *Burmopsychops* Lu et al., 2016, ранее описанным в составе надсем. Psychopsoidea без указания семейственной принадлежности (Lu et al., 2016b), в особое подсем. Cretanallachiinae, также в составе Dilaridae (Makarkin, 2017). В этой же работе В. Н. Макаркин установил и другое вымершее подсемейство диларид, Cretadilarinae, отнеся к нему монотипический род *Cretadilar* Makarkin, 2017. Основным аргументом в пользу отнесения 3 этих родов к диларидам было строение жилок *Sc* и R_1, которые впадают в край крыла, не сливаясь, а также наличие гребенчатых антенн у самцов (Huang et al., 2015; Makarkin, 2017). Но, как было справедливо отмечено, у самцов современных диларид антенны односторонне гребенчатые (флагелломеры несут только по одному длинному выросту), тогда как у самцов Cretanallachiinae и Cretadilarinae антенны двусторонне гребенчатые (флагелломеры несут по два выроста), так что данное сходство могло возникнуть конвергентно как адаптация к феромонной коммуникации (Lu et al., 2016a). По этим соображениям некоторые авторы в дальнейшем описывали кретаналлахин в надсем. Psychopsoidea без отнесения к какому-то определенному семейству (Chang et al., 2018).

Вторая попытка найти для кретаналлахин место в существующей классификации отряда была предпринята после обнаружения в бирманском янтаре относительно крупнокрылых представителей данной группы, внешне похожих на каллиграмматид и получивших название *Burmogramma liui* Liu et al., 2018. Подобно «классическим» каллиграмматидам, *B. liui* несет характерные глазчатые пятна на крыльях, длина его передних крыльев составляет 26–32 мм (Liu et al., 2018a). Это обстоятельство заставило авторов находки поместить *B. liui* вместе с остальными кретаналлахинами в сем.

Kalligrammatidae (Liu et al., 2018a). Всего в составе подсем. Cretanallachiinae к каллиграмматидам было отнесено 5 родов и 8 видов (см. табл. 2). Таксономический статус двух монотипических родов, *Cretadilar* и *Fiaponeura* Lu et al., 2016, в целом близких к кретаналлахинам, но изначально описанных как Dilaridae – Cretadilarinae и Psychopsoidea fam. indet. соответственно, авторы данной работы оставили непроясненным.

На наш взгляд, отнесение кретаналлахин к Kalligrammatidae не более обосновано, чем к Dilaridae. За исключением *B. liui*, все кретаналлахины – это мелкие насекомые с длиной переднего крыла 8–12 мм, что в несколько раз меньше, чем у самых мелких каллиграмматид. Далее, у кретаналлахин поперечные жилки не бывают плотно расположены, что столь типично для каллиграмматид. В свою очередь, ни у одной «классической» каллиграмматиды нет гребенчатых антенн. На наш взгляд, кретаналлахины и близкие к ним формы из бирманского янтаря представляют собой независимую ветвь сетчатокрылых и заслуживают отнесения к отдельному семейству. Глазчатые пятна и хоботок, скорее всего, возникли у кретаналлахин независимо от каллиграмматид как адаптация к сходному образу жизни.

Тем не менее, по строению ротовых частей кретаналлахины напоминают каллиграмматид – у них также имелись две пары длинных лабиальных и максиллярных щупиков, в чем согласны все исследователи (Lu et al., 2016a; Makarkin, 2017; Liu et al., 2018a). Строение других элементов хоботка могло варьировать; кроме того, существуют разногласия по части интерпретации этих структур. У *Burmogramma liui*, *Cretanallachius magnificus* и *Oligopsychopsis groehni* (Makarkin, 2017) в состав ротового аппарата помимо 4 щупиков входят также 4 удлиненных стилетовидных элемента (рис. 8, *1–3*). Их интерпретируют либо как галеа и парную лигулу (Lu et al., 2016a; Liu et al., 2018a; Chang et al., 2018), либо как галеа и лацинии (Makarkin, 2017). У *Fiaponeura penghiani* Lu et al., 2016 наряду с двумя галеа есть только непарная лигула (Lu et al., 2016a), у *Oligopsychopsis penniformis* Chang et al., 2018 помимо галеа есть два парных элемента (вероятно, лацинии), однако они гораздо короче, чем галеа. У других кретаналлахин строение хоботка известно хуже, но, по-видимому, все представители данной группы обладали удлиненными ротовыми частями.

Функционирование хоботка кретаналлахин пока остается загадкой. Предполагается, что галеа, смыкаясь с другими удлиненными ротовыми частями, могли образовывать временный пищевой канал (Lu et al., 2016a), однако неясно, как именно это происходило. Известно, что у *Fiaponeura* в непарной лигуле прослеживается желобок, который мог входить в состав пищевого канала (Lu et al., 2016a). У всех описанных экземпляров кретаналлахин ротовые части торчат в разные стороны, не образуя подобия какой-либо трубки. Этот факт может свидетельствовать о том, что в прижизненном состоянии створки хоботка кретаналлахин были сомкнуты неплотно, будучи лишены каких-либо специальных запирающих структур, которые есть в хоботках современных чешуекрылых и других хоботковых насекомых. Тем не менее, кретаналлахины могли всасывать нектар и другие сладковатые выделения за счет капиллярного эффекта, как это делают, в частности, бабочки-парусники и белянки с искусственно разомкнутыми створками хоботка (Lehnert et al., 2014) или же самцы пядениц с редуцированным хоботком (Grant et al., 2012). Однако отсутствие герметично замкнутого пищевого канала не позволяло кретаналлахинам создать перепад давления, необходимый для всасывания с помощью мышечного насоса (глоточного или цибариального), что замедляло процесс потребления жидкой пищи и не давало возможности увеличить длину хо-

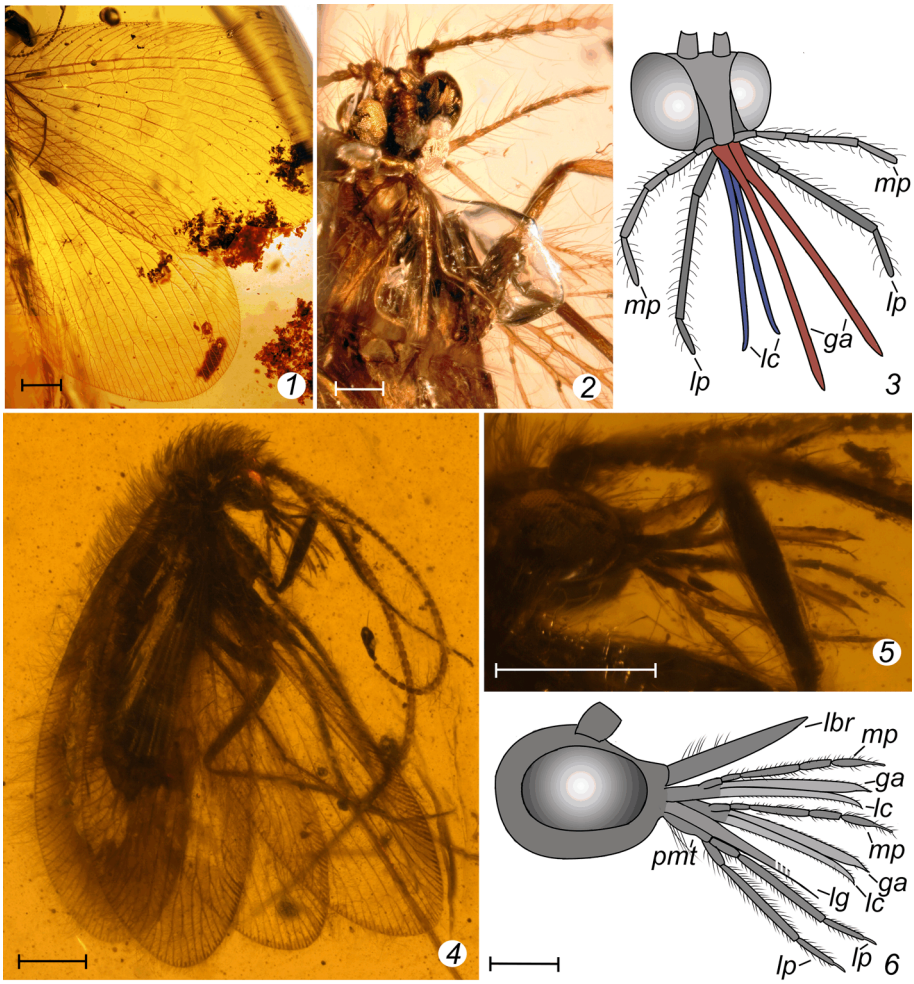


Рис. 8. Длиннохоботковые Neuroptera из бирманского янтаря.

1–3 – *Oligopsychopsis groehni* (Makarkin, 2017) (Psychopsoidea fam. indet.: Cretanallachiinae) (*1* – передние и задние крылья; *2*, *3* – ротовые части; фото В. Н. Макаркина, реконструкция ротовых частей по: Liu et al., 2018a, с изменениями); *4–6* – *Buratina truncata* Khramov, 2019 (Sisyridae: Paradoxosisyrinae) (*4* – общий вид, *5* – ротовые части, *6* – реконструкция ротовых частей).

lc – лациния, *lg* – лигула, *pmt* – прементум, остальные обозначения как на рис. 1–6.

Масштабная линейка: *1* – 1 мм; *2–5* – 0.5 мм; *6* – 0.2 мм.

ботка. Из всех кретаналлахин самые длинные хоботки имелись у *Burmogramma liui*, но и их длина составляла всего 3.2 мм, у остальных видов она варьировала от 0.6 до 1.9 мм (Liu et al., 2018a, Suppl.; см. табл. 2)

Paradoxosisyrinae (Sisyridae) – вторая по числу описанных видов группа хоботковых сетчатокрылых в бирманском янтаре. К настоящему моменту известно 5 монотипических родов парадоксосизирин (см. табл. 2), однако, по-видимому, этим их разнообразие далеко не исчерпывается. На основании строения терминалий самок парадоксосизирины были отнесены к сизиридам в статусе отдельного подсемейства

(Makarkin, 2016). По сравнению с современными сизиридами, для парадоксосизирин характерно более обильное жилкование с бóльшим числом ветвей *Rs* и с терминально ветвящимися *CuP* и анальными жилками (Makarkin, 2016; Khramov et al., 2019). Парадоксосизирины – это самые мелкие из всех хоботковых сетчатокрылых, длина их передних крыльев варьирует от 3.5 до 4.4 мм, длина хоботка – от 0.6 до 1.1 мм (см. табл. 2). Таким образом, по размерам они в 2–3 раза уступают кретаналлахинам, и на порядок – каллиграмматидам и этеограмматидам.

Личинки современных сизирид паразитируют на пресноводных губках, и вместе с сем. Nevrorthidae, у которых личинки также ведут водный образ жизни, сизириды рассматриваются как одно из самых базальных семейств сетчатокрылых (Aspöck et al., 2012). Напротив, кретаналлахины близки к психопсоидным сетчатокрылым, которые, в свою очередь, примыкают к наиболее продвинутому подотряду Myrmeleontiformia. Таким образом, эти две группы хоботковых сетчатокрылых занимают совершенно разное положение на филогенетическом древе отряда. Тем примечательнее, что и у кретаналлахин, и у парадоксосизирин независимо возник хоботок очень сходной конструкции. А именно, как и у ряда кретаналлахин, хоботок парадоксосизирин организован в соответствии с формулой «4 + 4»: 4 длинных щупика и 4 длинных стилетовидных элемента, которые рассматриваются как галеа и лацинии. У ряда парадоксосизирин имелись также длинная игловидная лигула и удлиненный лабрум (последний сохранился только у *Buratina truncata* Khramov, 2019) (Khramov et al., 2019).

В отличие от кретаналлахин, которые до сих пор встречались лишь с полностью дезинтегрированными ротовыми частями, известны экземпляры парадоксосизирин, у которых галеа и лацинии попарно соединены в две трубочки (рис. 8, *4–6*). Предполагается, что через две эти трубочки происходило всасывание жидкой пищи. Таким образом, единого пищевого канала у парадоксосизирин не было. Такое строение хоботка заставляет вспомнить о ротовом аппарате личинок сетчатокрылых, основу которого, как уже говорилось выше, также составляют две сосательные трубочки, хотя и образованные из других элементов. Два независимых пищевых канала в хоботке есть также у мелких примитивных чешуекрылых сем. Neopseustidae (Kristensen, Nielsen, 1981). Чтобы при сосании трубочки в хоботке парадоксосизирин были направлены в одну сторону, их придерживал сверху крышевидный лабрум с загнутыми краями (Khramov et al., 2019). Похожую роль лабрум играет и в ротовом аппарате личинок Coniopterygidae. Из-за того, что у парадоксосизирин, как и у кретаналлахин, вероятно, не было специальных «застежек», соединяющих створки хоботка, трубочки при попадании в смолу легко разваливались на две половинки (галеа и лацинию). Хоботок с такими торчащими в разные стороны ротовыми элементами виден у *Sidorchukatia gracilis* Khramov, 2019, а у *Protosiphoniella anthophila* Khramov, 2019 в собранном виде сохранилась одна из трубочек хоботка, тогда как другая разъехалась почти до основания. Принимая во внимание слабую консолидированность хоботка, можно предположить, что парадоксосизирины, подобно кретаналлахинам, всасывали жидкость за счет капиллярного эффекта, а не за счет работы мышечного насоса.

Высказывалось предположение, что парадоксосизирины могли использовать свой хоботок не только для нектарофагии, но и для кровососания или энтомофагии, причем роль колющего стилета отводилась игловидной лигуле (Makarkin, 2016). Эта точка зрения, однако, была оспорена на том основании, что в хоботке у парадоксосизирин

отсутствует внешний поддерживающий чехол, который бы предотвращал изгибание колющего стилета при прокалывании, в то время как такой чехол есть у комаров сем. Culicidae, полужесткокрылых и других насекомых с настоящим колюще-сосущим хоботком. Стилетовидные лацинии и галеа парадоксосизирин, хотя их вершина кажется заостренной, также не могли использоваться для прокалывания, поскольку по всей длине были покрыты щетинками, отходящими почти под прямым углом. Такие щетинки, очевидно, препятствовали бы проникновению стилетов в плотный субстрат, поэтому нектарофагия представляется единственно возможной опцией для парадоксосизирин (Khramov et al., 2019). Хотя никто не проводил точных подсчетов, складывается впечатление, что по обилию находок парадоксосизирины занимают второе место среди сетчатокрылых в бирманском янтаре после Berothidae, в коллекциях хранятся десятки этих насекомых (Yang et al., 2018). Благодаря своей многочисленности парадоксосизирины могли играть важную роль в опылении растений.

Итак, палеонтологическая летопись свидетельствует о том, что эпоха хоботковых сетчатокрылых продлилась по меньшей мере 65 млн лет, с середины юры до середины мела. За это время сосущий хоботок у сетчатокрылых независимо возникал трижды: один раз у общего предка Kalligrammatidae и Aeotheogrammatidae, один раз у Cretanallachiinae (Psychopsoidea fam. indet.) и близких к ним видов, и один раз у Paradoxosisyrinae (Sisyridae). Во всех трех случаях общий план строения ротового аппарата хоботковых сетчатокрылых был примерно одинаков – его неотъемлемыми составляющими были, во-первых, максиллярные и лабиальные щупики, по длине превосходящие хоботок или равные ему, и, во-вторых, удлиненные стилетовидные элементы, исполнявшие функцию всасывания (хоботок в собственном смысле слова). В то же время состав и способ соединения стилетовидных элементов существенно варьировали как от семейства к семейству, так и в их пределах.

Особенно примечателен тот факт, что у хоботковых сетчатокрылых были одинаково хорошо развиты обе пары щупиков, тогда как у конвергентно сходных с ними хоботковых чешуекрылых в строении щупиков наблюдается резкая асимметрия. А именно, у зубатых молей сем. Micropterigidae длинные максиллярные щупики участвуют в сборе пыльцы (Krenn et al., 2005), однако у хоботковых чешуекрылых, к питанию жидкой пищей, они демонстрирует тенденцию к сильной редукции, за исключением юкковых молей, которые используют вторично удлиненные максиллярные щупики для переноса пыльцы в рамках облигатного опылительного симбиоза. Напротив, лабиальные щупики у хоботковых чешуекрылых остаются более или менее развитыми и играют сенсорную роль (Krenn, 2010). Остается неясным, почему хоботковые сетчатокрылые не пошли по этому же пути, ведь для хеморецепции и осязания им наверняка хватило бы одной пары щупиков. Возможно, обе пары щупиков хоботковых сетчатокрылых в равной степени избежали редукции потому, что у них было какое-то дополнительное, неизвестное нам назначение. Нельзя исключать, что они функционировали как поддерживающие структуры, не давая стилетовидным элементам разъезжаться в стороны.

Нет никаких серьезных оснований полагать, что хоботковые сетчатокрылые использовали ротовые части для чего-либо помимо нектарофагии. Отсутствие мандибул делало невозможным для них питание твердой пищей. Кровососание, хищничество и питание соками растений также можно заведомо исключить, так как рыхлый, слабо интегрированный хоботок сетчатокрылых не подходил для прокалывания. Кроме того,

большинство хоботковых сетчатокрылых имело широкие крылья, явно не предназначенные для маневренного полета и преследования добычи; наличие глазчатых пятен на крыльях у некоторых каллиграмматид и кретаналлахин говорит о том, что они полагались на пассивную защиту и могли, подобно современным чешуекрылым, надолго задерживаться на репродуктивных органах растений в дневное время. Как уже говорилось, длина ротовых частей каллиграмматид и этеограмматид при крупных размерах тела была непропорционально маленькой. Мезозойские мухи и скорпионницы с хоботками сопоставимой длины, но гораздо более миниатюрным телом и крыльями могли легче добираться до репродуктивных органов растений, скрытых в густых зарослях.

Прямые свидетельства пищевого поведения хоботковых сетчатокрылых отсутствуют, если не считать пыльцы хейролепидиевых *Classopollis*, обнаруженной рядом со щупиками *Meioneurites spectabilis* из Каратау (Labandeira et al., 2016). Однако в данном местонахождении эта пыльца широко рассеяна по поверхности породы, так что ее связь с отпечатком каллиграмматиды, по всей видимости, случайна. Тем не менее, поскольку каллиграмматиды и этеограмматиды возникли в юрском периоде, задолго до появления цветковых растений, можно с уверенностью сказать, что первоначально они были связаны с голосеменными растениями, такими как беннеттитовые и кейтониевые (Labandeira et al., 2016), и могли сохранять с ними тесную связь вплоть до своего исчезновения в середине мелового периода.

С кретаналлахинами и парадоксосизиринами ситуация менее ясная – поскольку их появление в палеонтологической летописи пришлось на период радиации покрытосеменных, они могли с самого начала питаться нектаром из цветков с мелким венчиком, тогда как глубоко расположенные источники нектара для них были недоступны (Makarkin, 2016; Khramov et al., 2019). Но нельзя исключать, что они, подобно каллиграмматидам, посещали голосеменные растения. Неизвестно также, почему находки кретаналлахин и парадоксосизирин ограничиваются бирманским янтарем. С одной стороны, эти две группы могли пережить стремительный всплеск разнообразия (например, в связи с появлением цветковых) и столь же стремительный упадок, так что ограниченность их палеонтологической летописи объясняется кратковременностью их существования. С другой стороны, кретаналлахины и парадоксосизирины могли быть специфическим продуктом островной изоляции, в условиях которой, как предполагается, формировалась энтомофауна бирманского янтаря (Zhang et al., 2018; Westerweel et al., 2019), так что отсутствие данных сетчатокрылых в других местонахождениях может говорить об ограниченности их ареала. Если к середине мела прежние хоботковые сетчатокрылые в лице каллиграмматид уже вымерли на большой земле под давлением внешних факторов, таких как экспансия цветковых и вытеснение голосеменных, то крупные острова все еще оставались тем местом, где сетчатокрылые могли какое-то время позволить себе «экспериментировать» с хоботками.

IV. Diptera

Двукрылые – один из самых крупных отрядов насекомых с полным превращением, насчитывающий более 150 рецентных семейств и 160 000 видов (Pape et al., 2011; Lambkin et al., 2013; система отряда здесь и далее в целом принята по: Wiegmann, Yeates, 2017). Самые древние двукрылые найдены в начале среднего триаса; триасовые находки очень малочисленны, но уже в триасе этот отряд был распространен

всесветно, а в юре начинает занимать важное (часто – доминирующее) место в комплексах ископаемых насекомых (Калугина, Ковалев, 1985; Blagoderov et al., 2002). Одно из важнейших приобретений Diptera – видоизмененный ротовой аппарат имаго, в котором, если говорить о базовой комплектации Nematocera и низших Brachycera, сохраняется только одна из двух максиллярных лопастей – лациния, лабрум участвует в образовании пищевого канала, а лабиум превращается в чехол для парных ротовых частей и гипофаринкса, тогда как лабиальные щупики трансформируются в лабеллумы (Crampton, 1942; Wood, Borkent, 1989). Как уже было сказано, потеря одной из лопастей максиллы одновременно с преобразованием лабрума и лабиума происходят и у скорпионниц сем. Nannochoristidae (Crampton, 1942; Beutel, Baum, 2008). Исходным для двукрылых считается подобный сосущий ротовой аппарат, в котором цибариальный и глоточный насосы сочетаются с подвижными лабеллумами, которые втягивают жидкости в основном за счет капиллярного эффекта.

Хоботок двукрылых может служить для всасывания воды, продуктов разложения органических веществ, предварительно растворенных слюной твердых веществ, тканевых жидкостей животных, медвяной пади, различных растительных выделений и, наконец, цветочного нектара. Многие антофильные двукрылые питаются исключительно или преимущественно нектаром как высококалорийным источником углеводов. Больше половины рецентных семейств Nematocera и низших Brachycera включают антофилов и нектарофагов. Многочисленные примеры нектарофагии известны и среди Cyclorrhapha, и именно высшие мухи – самые известные опылители, хотя доля семейств, включающих нектарофагов, среди них гораздо ниже (менее 20 %) (Kevan, Baker, 1983; Larson et al., 2001; Woodcock et al., 2014). Помимо нектара в рацион антофильных двукрылых может входить пыльца. Иногда двукрылые прокалывают и высасывают отдельные пыльцевые зерна, как некоторые Ceratopogonidae, но обычно поглощают их целиком (Bombyliidae, некоторые Syrphidae и др.).

Двукрылые стоят на втором месте после пчел как по числу опыляемых ими видов растений (Ollerton, 2017), так и по объему переносимой пыльцы (Willmer et al., 2017). Например, на двукрылых приходится 67 % от общего числа всех насекомых, посещающих цветы на английских сельхозугодиях (Orford et al., 2015). Хотя по численности двукрылые обычно превосходят пчел, они считаются менее эффективными опылителями. Там же, где пчел мало или нет вовсе из-за экстремальных климатических условий, роль Diptera в опылении особенно важна, как это наблюдается в высокой Арктике, холодных высокогорьях чилийских Анд или альпийских лугах Новой Зеландии (Kevan, 1972; Primack, 1978; Arroyo et al., 1982). Среди двукрылых наиболее важными нектарофагами и опылителями считаются мухи сем. Syrphidae, за ними следуют Bombyliidae и Muscoidea (Larson et al., 2001), но таксономическое разнообразие нектарофагов и опылителей не ограничивается этими хорошо известными примерами. Мокрецы (сем. Ceratopogonidae) опыляют плантации таких тропических культур, как какао, гевея и авокадо (de Meillon, Wirth, 1991; Arnold et al., 2019). В умеренных и субтропических районах грибные комары сем. Mycetophilidae и Sciaridae эффективно опыляют лесные миофильные цветковые растения по крайней мере 8 семейств (Mesler et al., 1980; Mochizuki, Kawakita, 2018).

Ротовые части у большинства антофильных двукрылых относительно короткие, поэтому эти насекомые чаще ограничиваются посещением цветков с открытым или с коротким трубчатым венчиком. Мелкие двукрылые в поисках скрытого нектара могут

проникать также в сложно устроенные цветки Orchidaceae и цветки-ловушки Apocynaceae, Araceae и Aristolochiaceae (Kevan, Baker, 1983; Vogel, Martens, 2000; Larson et al., 2001; Ollerton et al., 2009). Нередко для извлечения труднодоступного нектара двукрылые используют удлиненные ротовые части. Самым ярким примером такой специализации служат некоторые Acroceridae, Nemestrinidae и Tabanidae, чьи хоботки могут в несколько раз превосходить по длине тело. В одном из часто цитируемых обзоров утверждается, что виды с удлиненным ротовым аппаратом есть в 20 семействах антофильных двукрылых (Gilbert, Jervis, 1998), однако по нашим подсчетам таких семейств не менее 30; за исключением Rhagionidae, все эти неучтенные Ф. Гилбертом и М. Джервисом семейства относятся к Nematocera. Ранг семейств давно принят для 5 из них (Limoniidae, Tanyderidae, Blephariceridae, Ceratopogonidae и Cecidomyiidae), а остальные повышены до ранга семейства относительно недавно (Pediciidae, Keroplatidae, Lygistorrhinidae, группа *Heterotricha*).

Далее мы подробно остановимся только на длиннохоботковых семействах двукрылых, отследив время появления в палеонтологической летописи находок их представителей с сохранившимся хоботком. При таком подходе вне рассмотрения оказываются многие несомненные нектарофаги с короткими ротовыми частями, хотя для некоторых из них существуют ископаемые свидетельства участия в опылении. Например, в бирманском янтаре обнаружено бибиономорфное двукрылое *Cascoplecia* Poinar, 2010 (перенесено в Bibionidae: Pape et al., 2011), на лапках которого найдены два типа пыльцы (Poinar, 2010); правда, пока остается непонятным, относится ли она к голо- или к покрытосеменным (Grimaldi et al., 2019).

Nematocera – одна из самых недооцененных групп нектарофагов. К примеру, в недавней обширной сводке при обзоре длиннохоботковых двукрылых, сосущих жидкости, обсуждаются исключительно Brachycera, а из комаров упомянуты лишь Culicidae (Krenn, 2019: Table 3.4). Поэтому мы рассмотрим палеонтологическую летопись всех семейств Nematocera, включающих длиннохоботковые виды, даже если такие виды не найдены в ископаемом состоянии. Из Brachycera мы сосредоточимся только на семействах, для которых известны ископаемые представители с сохранившимся длинным хоботком, бегло упомянув также Syrphidae и антофильных Schizophora в связи с важностью этих групп. Такие семейства низших Brachycera, как Apioceridae, Mydidae и Vermileonidae, включающие длиннохоботковых нектарофагов, останутся за пределами настоящего обзора по причине отсутствия в палеонтологической летописи их представителей с длинными хоботками.

Длинный хоботок у двукрылых не всегда следует расценивать как указание на нектарофагию, поскольку этот орган часто служит также для хищничества или кровососания (известны и более экзотические варианты, например, у кулицид и галлиц – питание жидкостью, отрыгиваемой муравьями). Проблема интерпретации приобретает особую остроту, когда ископаемый вид относится к тем группам двукрылых, в которых в настоящее время эти типы питания практикуются в различных сочетаниях, как в случае Culicidae, Ceratopogonidae, Tabanidae, Empididae и др. На исключительную нектарофагию у Nematocera и низших Brachycera указывают лишь отсутствие или заметная редукция мандибул, хотя наличие функциональных мандибул не препятствует потреблению нектара в дополнение к другим видам пищи (Nagatomi, Soroida, 1985). На палеонтологическом материале, разумеется, невозможно ни доказать, ни опровергнуть подобное совместительство. Состав и тонкое строение ротовых

частей, необходимые для реконструкции пищевого поведения, далеко не всегда различимы даже на янтарных инклюзах (Лукашевич, Мостовский, 2003). Иногда жесткие мандибулярные стилеты у ископаемых экземпляров все же видны, что позволяет отличить длиннохоботковых хищников и кровососов, возможно, примешивавших к своей диете нектар, от чистых нектарофагов.

1. Nematocera

Удлинение ротового аппарата у Nematocera может достигаться двумя принципиально разными путями (Crampton, 1942).

1. Удлиняется клипеус (часть головной капсулы) и, сливаясь с геной и связанными головными склеритами, образует неподвижную склеротизованную трубку – рострум, а собственно ротовые части располагаются на вершине рострума и остаются короткими (*Elephantomyia*, Limoniidae; *Gnoriste*, Mycetophilidae).

2. Клипеус сравнительно короткий, а удлиняются сами ротовые части – либо большинство элементов более или менее равномерно (*Anopheles*, Culicidae), либо удлиняются только лабеллумы, далеко заходя за вершину лабрума (*Geranomyia*, Limoniidae; *Neocurupira*, Blephariceridae).

У Nematocera оба варианта могут встречаться в пределах одного семейства (табл. 3), различаясь даже на ископаемом материале благодаря максиллярным щупикам, основание которых расположено у вершины клипеуса и маркирует начало собственно ротовых частей.

Limoniidae – единственное современное семейство комаров, известное из самого древнего местонахождения двукрылых Вогезы во Франции (средний триас; Lukashevich, Ribeiro, 2019). Это одно из самых крупных семейств Nematocera, включающее почти 11 000 видов (Pape et al., 2011) и имеющее всесветное распространение. Лимонииды были широко распространены уже в триасе: они известны не только из Европы, но и из Азии и Северной Америки (Shcherbakov et al., 1995; Blagoderov et al., 2007).

Многие долгоножки – афаги, среди них есть также антофилы и, вероятно, нектарофаги, однако удлиненные хоботки в этом огромном семействе известны всего у 4 рецентных родов, хотя некоторые из них относятся к самым крупным. Встречаются оба варианта удлинения: у *Helius* Lepeletier et Serville, 1828, *Elephantomyia* Osten Sacken, 1860 и *Toxorhina* Loew, 1850 развит длинный рострум, а у *Geranomyia* Haliday, 1933 удлинены сами ротовые части с довольно длинными гипофаринксом, лабрумом и лабиумом, а очень длинные лабеллумы далеко выдаются за вершину всех остальных ротовых частей (табл. 3), при этом, как и во всем семействе, ни мандибул, ни лациний нет. Все 3 рода с рострумом известны из эоценового балтийского янтаря (*Geranomyia* не обнаружен; табл. 4), а вся «длинноносая четверка» найдена в миоценовом доминиканском янтаре (Podenas, Poinar, 2001; Kopeć et al., 2016). *Geranomyia* относится к подсем. Limoniinae, а 3 рода с рострумом многие авторы считают близкородственными, но объединяют их в группы разного ранга в разных подсемействах (Савченко, 1983; Ribeiro, Amorim, 2002; Ribeiro, 2008) вплоть до выделения подсем. Elephantomyiinae (Petersen et al., 2010). Вероятно, эти два типа ротовых аппаратов сформировались независимо друг от друга.

Таблица 3. Древнейшие ископаемые находки рецентных семейств Nematocera (Diptera) и их представителей с длинным ротовым аппаратом с указанием типа его удлинения у рецентных родов

Семейство	Время появления	Первый длинный ротовой аппарат (время появления, род)	Удлиненный рострум	Ротовые части		Источник
				удлинены равномерно	удлинены лабеллумы	
Pediciidae	J_2	R	*Ornithodes*	–	–	Coquillett, 1900
Limoniidae	Tr_2	K_1; *Helius*	*Elephantomyia*	–	*Geranomyia*	Crampton, 1942
Tanyderidae	J_1	$J_{1–2}$; *Praemacrochile*	*Peringueyomyina*	*Eutanyderus*	–	Alexander, 1927; эта статья
Psychodidae	J_1	K_1; *Paleopsychoda*	–	*Lutzomyia*	–	Quate, Vockeroth, 1981
Blephariceridae	J_2	R	–	*Paltostoma*	*Apistomyia*	Stuckenberg, 2004
Culicidae	K_2	K_2; *Burmaculex*	–	*Anopheles*	–	Crampton, 1942
Chironomidae	Tr_3	J_3; *Cretaenne*	–	–	*Rhinocladius*	Edwards, 1931
Ceratopogonidae	K_1	K_1; *Gerontodacus*	–	*Atrichopogon* (*Lophomyidium*)	–	Wirth, 1994
Keroplatidae	K_1	Pg_2; *Antlemon*	–	*Antlemon*	*Rhynchorfelia*	Baez, Santos-Pinto, 1981; Matile, 1988
Mycetophilidae	K_1	N_1; *Aphrastomyia*	*Gnoriste*	–	*Aphrastomyia*	Crampton, 1942; Coher, Lane, 1949
Lygistorrhynidae	K_1	Pg_2; *Palaeognoriste*	–	–	*Lygistorrhina*	Blagoderov, 2017
Cecidomyiidae	J_3/K_1	R	*Contarinia*	*Ozirhincus*	*Farquharsonia*	Gagné, Byers, 1984
Sciaridae	K_2	R	–	*Eugnoriste*	–	Steffan, 1981
Группа *Heterotricha*	Pg_2	R	*Rhynchoheterotricha*	–	–	Freeman, 1960

Helius – космополитный род, включающий более 230 рецентных видов (здесь и ниже видовой состав родов долгоножек принят по: Oosterbroek, 2020). Мало какой ныне живущий род может похвастаться настолько богатой палеонтологической летописью. Еще в середине XIX в. первый вымерший вид *Helius* был описан из эоценового балтийского янтаря (Loew, 1850), из которого к настоящему времени известно 9 видов (Kania, 2014), а всего из кайнозойских местонахождений Евразии и Северной Америки описано уже 22 вида этого рода (Podenas, 2002; Podenas, Poinar, 2012; Wu et al., 2019; Krzemiński et al., 2019). Род известен с раннего мела и уже в мезозое он был широко распространен (Rayner, Waters, 1990; Ribeiro, 2002; Kania et al., 2018). Вымершие виды *Helius*, как и рецентные, заметно различаются по длине ротового аппарата (Kania et al., 2016): он может быть длинным, в 3–5 раз длиннее головы (*H. fossils* Kania, 2014), или коротким, вдвое короче головы (*H. krzeminskii* Ribeiro, 2002). В мезозое самый длинный относительно тела рострум описан у раннемелового *H. ewa* Krzemiński et al., 2014 (достигает трети длины тела: рис. 9, *1*; см. табл. 4), но из того же ливанского янтаря известен другой вид, чей рострум не длиннее головы (Kania et al., 2013; Krzemiński et al., 2014). Среди долгоножек это единственный длиннохоботковый род, существовавший уже в мезозое, а среди Nematocera – единственный мезозойский нектарофаг с длинным хоботком, известный с раннего мела, для которого можно исключить кровососание и хищничество из-за наличия рострума, неизвестного при таком способе питании, и в связи с отсутствием мандибул у рецентных видов.

Elephantomyia – широко распространенный род, включает около 130 рецентных видов. У рода один из самых длинных рострумов среди лимониид: и у рецентных, и у вымерших видов рострум может быть длиннее головы в 6–10 раз и даже длиннее тела (Alexander, 1931; Zhang et al., 2015; см. табл. 4). Относительно длинный рострум встречается и у мелких, и у крупных видов: у *E. baltica* Alexander, 1931 рострум длиной 8.5 мм равен по длине крылу, а у *E. grata* Podenas, Poinar, 2001 трехмиллиметровый рострум равен по длине телу (Kopeć et al., 2016; рис. 9, *2*). Род слабо представлен в ископаемой летописи: хотя 3 первых вымерших вида были описаны еще в середине XIX в. из балтийского янтаря (рис. 9, *3*), в котором *Elephantomyia* довольно часто встречается, сейчас известны всего 7 видов и все – из кайнозойских янтарей: 6 из балтийского и 1 из доминиканского (Podenas, Poinar, 2001; Kania, 2015a).

Род *Toxorhina* включает около 150 рецентных видов, у которых рострум нередко достигает длины тела. Именно этот род (в статье Р. Сингера ошибочно указан как *Leptotarsus*) не только является нектарофагом, но участвует в сложном процессе опыления орхидеи *Habenaia parviflora* в Бразилии наряду с бабочками-огневками (сем. Pyralidae; Singer, 2001). Род известен с кайнозоя, самый древний вид *Toxorhina* (*Ceratocheilus*) *eridana* (Meunier, 1917) описан из балтийского янтаря, его рострум примерно равен по длине брюшку (Alexander, 1931), как и у *Toxorhina* (*Ceratocheilus*) *mexicana* Kopeć et al., 2016.

Geranomyia – один из самых крупных космополитных родов, включает около 350 рецентных видов; хоботок может быть и коротким, но часто достигает половины длины тела (Hancock, 2011; Lantsov, 2015). *Geranomyia* – обычный нектарофаг на цветках с трубчатым венчиком, часто встречается на сложноцветных. Вымершие представители очень редки и ограничены кайнозоем, самый древний – *G. euchara* Podenas et Poinar, 2001 описан из доминиканского янтаря по единственному самцу. Это единственный

Таблица 4. Некоторые мезозойские и кайнозойские длиннохоботковые Nematocera (Diptera)

Семейство	Вид	PL (мм)	PL/HL	Местонахождение, возраст	Источник
Limoniidae	*Helius ewa* Krzemiński et al., 2014	♂0.75*	3.1*	Ливанский янтарь, K_1	Krzemiński et al., 2014; эта статья, рис. 9, *1*
	H. alavensis Kania et al., 2016	0.42	1.5*	Испанский янтарь, K_1	Kania et al., 2016
	H. spiralensis Kania et al., 2018	♂0.47	1.72	Испанский янтарь, K_1	Kania et al., 2018
	H. botswanensis Rayner et Waters, 1990	1.6*	1.65*	Орапа, K_2	Rayner, Waters, 1990
	H. mutus Podenas, 2002	♀1.9–2.0	5*	Балтийский янтарь, Pg_2	Podenas, 2002
	Elephantomyia longirostris (Loew, 1851)	2.66–4.2	6*	Балтийский янтарь, Pg_2	Kania, 2015a; эта статья, рис. 9, *3*
	E. grata Podenas et Poinar, 2001	♂3.3 3.0	10*	Доминиканский янтарь, N_1	Podenas, Poinar, 2001; Kopeć et al., 2016; эта статья, рис. 9, *2*
	Toxorhina eridana (Meunier, 1917)	♂4.0	–	Балтийский янтарь, Pg_2	Alexander, 1931
	T. mexicana Kopeć et al., 2016	♀4.67	12	Мексиканский янтарь, N_1	Kopeć et al., 2016
	Geranomyia euchara Podenas et Poinar, 2001	♂1.9	3.6	Доминиканский янтарь, N_1	Podenas, Poinar, 2001
	Trentepohlia (*Onutia*) *damzeni* Podenas, 2003	♀1.0	2*	Балтийский янтарь, Pg_2	Podenas, 2003; эта статья, рис. 9, *4*
Tanyderidae	*Praemacrochile stackelbergi* Kalugina, 1985	♂0.8	1.3	Новоспасское, J_{1-2}	Калугина, Ковалев, 1985; Lukashevich, Krzemiński, 2009
	P. ansorgei Lukashevich et Krzemiński, 2009	♀1.1	1.6	Каратау, J_3	Lukashevich, Krzemiński, 2009
	P. kaluginae Lukashevich et Krzemiński, 2009	♀1.2	2.0	Каратау, J_3	Lukashevich, Krzemiński, 2009
	Dacochile microsoma Poinar et Brown, 2004	♀0.37* ♂0.26	1.4* 0.8	Бирманский янтарь, K_2	Poinar, Brown, 2004, 2006
	Macrochile spectrum Loew, 1850	♀1.5–2.0 ♂2.0–2.8	1.6* 2.0–2.9*	Балтийский янтарь, Pg_2	Crampton, 1926; Alexander, 1931; Wichard et al., 2009; эта статья, рис. 9, *5*

Psychodidae	*Phlebotomites brevifilis* Hennig, 1972	♂0.18*	1.0*	Ливанский янтарь, K_1	Hennig, 1972
	Ph. burmaticus Ain Malak et al., 2013	♀0.23	2.3	Бирманский янтарь, K_2	Ain Malak et al., 2013
	Paleopsychoda jacquelinae Azar et al., 1999	♀0.25*	1.2*	Ливанский янтарь, K_1	Azar et al., 1999
	P. zherikhini Azar et al., 2007	0.16*	1.0	Таймырский янтарь, K_2	Azar et al., 2007
	Eophlebotomus carentonensis Azar et al., 2003	♀0.3*	1.3*	Французский янтарь, K_1	Azar et al., 2003
	Datzia sp.	♀0.3*	1.0*	Бирманский янтарь, K_2	Stebner et al., 2015
	Palaeomyia burmitis Poinar, 2004	♀0.14*	1.0*	Бирманский янтарь, K_2	Poinar, 2004
	Lutzomyia shleei Peñalver et Grimaldi, 2006	♀0.5*	2.1*	Доминиканский янтарь, N_1	Peñalver, Grimaldi, 2006
Culicidae	*Burmaculex antiquus* Borkent et Grimaldi, 2004	♀0.7*	2.3	Бирманский янтарь, K_2	Borkent, Grimaldi, 2016; эта статья, рис. 10, *1*
	Priscoculex burmanicus Poinar et al., 2019	♀1.0	2.1*	Бирманский янтарь, K_2	Poinar et al., 2019
	Eoaedes damseni (Szadziewski, 1998)	♂1.84	4.0*	Балтийский янтарь, Pg_2	Szadziewski, 1998
	Coquillettidia gedanica Szadziewski et al., 2019	♂1.9	3.5*	Балтийский янтарь, Pg_2	Szadziewski et al., 2019c
	Culiseta kishenehn Harbach et Greenwalt, 2012	♀2.2–2.4	5.0*	Кишенен, Pg_2	Harbach, Greenwalt, 2012
	Toxorhynchites mexicanus Zavortink et Poinar, 2008	♀5.5	7.5*	Мексиканский янтарь, N_1	Zavortink, Poinar, 2008
Chironomidae	*Cretaenne rasnicyni* Lukashevich et Przhiboro, 2011	♀0.6	1.5	Шар Тэг, J_3	Lukashevich, Prziboro, 2011; эта статья, рис. 10, *2*
	C. kobeyssii Azar et al., 2008	♀0.3*	1.2	Ливанский янтарь, K_1	Azar et al., 2008
	Burmochlus madmaxi Giłka et al., 2020	♂0.2	1.3	Бирманский янтарь, K_2	Giłka et al., 2020
	Eoprocladius hoffeinsorum Szadziewski et al., 2018	♀0.6* ♂	1.5 1.4	Балтийский янтарь, Pg_2	Szadziewski et al., 2018

Таблица 4 (*продолжение*)

Семейство	Вид	PL (мм)	PL/HL	Местонахождение, возраст	Источник
Ceratopogonidae	*Gerontodacus skalskii* (Szadziewski et Arillo, 1998)	♀0.3*	2.0	Испанские янтари, K_1	Szadziewski, Arillo, 1998
	Burmahelea neli Szadziewski et Sontag, 2019	♀0.27*	1.4	Бирманский янтарь, K_2	Szadziewski et al., 2019b
	Culicoides bojarskii Szadziewski et Dominiak, 2019	♀0.33*	2.1	Бирманский янтарь, K_2	Szadziewski, et al., 2019a; эта статья, рис. 10, *3*
	C. yoosti Borkent, 2000	♀	2.5*	Янтарь Нью-Джерси, K_2	Borkent, 2000b
	C. filipalpis Remm, 1976	♀0.75	1.9–2.0*	Таймырский и канадский янтари, K_2	Borkent, 1995; Szadziewski, 1996
	Ceratopalpomyia eocenica Szadziewski, 1988	♀ ♂	1.4* 0.8*	Балтийский янтарь, Pg_2	Szadziewski, 1988
	Forcipomyia tuberculosa Szadziewski, 1993	♀	1.2*	Саксонский янтарь, Pg_2	Szadziewski, 1993
Keroplatidae	*Antlemon* sp.	♀0.76	2.0	Балтийский янтарь, Pg_2	Hoffeins et al., 2010; эта статья, рис. 10, *5*
Mycetophilidae	*Aphrastomyia planistylus* Baxter, 1994	♂0.35*	1.4*	Доминиканский янтарь, N_1	Baxter, Poinar, 1994
Lygistorrhinidae	*Palaegnoriste affine* Meunier, 1912	♀0.75–0.95 ♂0.95	2.3* 1.9*	Балтийский янтарь, Pg_2	Blagoderov et al., 2010; http://sciaroidea.info/taxonomy/41600; эта статья, рис. 10, *4*
	Indorrhina sahni Stebner et Grimaldi, 2017	♀0.81	2.1	Индийский янтарь, Pg_2	Stebner et al., 2017
	Lygistorrhina indica Stebner et Grimaldi, 2017	♀0.9 ♂?0.5	2.2–3.3 2.3	Индийский янтарь, Pg_2	Stebner et al.., 2017

П р и м е ч а н и е. Обозначения как в табл. 1, 2.
* – измерения по опубликованным иллюстрациям.

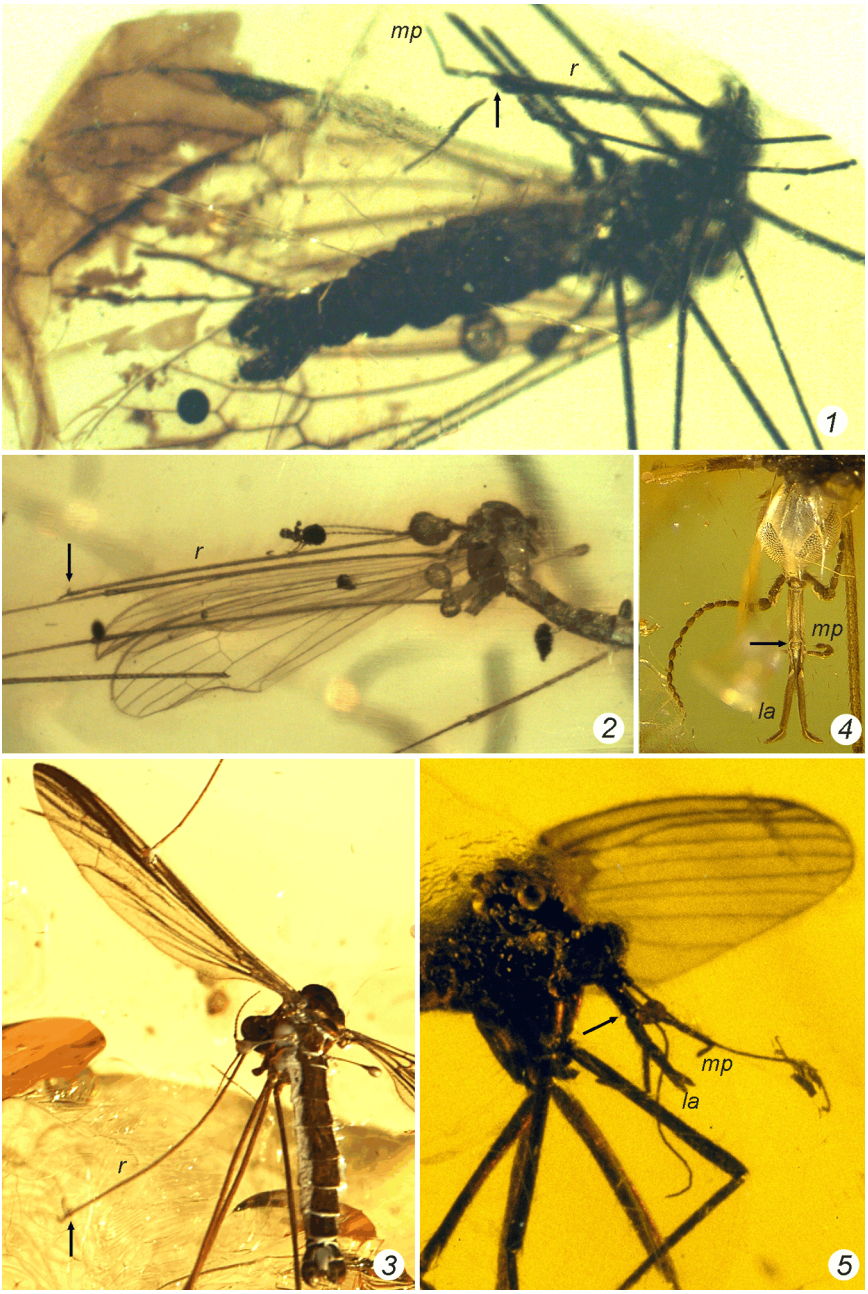


Рис. 9. Длиннохоботковые Tipulomorpha и Psychodomorpha (Diptera) из янтарей.

1 – Helius ewa Krzemiński et al., 2014 (Limoniidae), ливанский янтарь, нижний мел; фото И. Кани; *2 – Elephantomyia grata* Podenas et Poinar, 2001 (Limoniidae), доминиканский янтарь, миоцен; фото И. Кани; *3 – E. longirostris* (Loew, 1851) (Limoniidae), балтийский янтарь, эоцен; фото И. Кани; *4 – Trentepohlia* (*Onutia*) *damzeni* Podenas, 2003 (Limoniidae), балтийский янтарь, эоцен; фото С. Поденаса; *5 – Macrochile spectrum* Loew, 1850 (Tanyderidae), балтийский янтарь, эоцен; фото В. Вихарда.

la – лабеллум, *r* – рострум, остальные обозначения как на рис. 1–6.

Стрелка указывает на границу лабрума.

вид рода, к настоящему времени описанный из янтарей; известны еще две находки в олигоцене и миоцене Европы (Evenhuis, 2020).

Особняком стоит *Trentepohlia* Bigot, 1854 – крупный космополитный род, объединяющий около 300 рецентных видов. Удлиненный хоботок не характерен для этого рода. У единственного мезозойского вида, *T.* (*Paramongoma*) *dzeura* Podenas et Poinar, 2009 (бирманский янтарь), как и у остальных 10 вымерших кайнозойских видов из рецентных подродов, ротовые части короткие или не сохранились (Podenas, Poinar, 1999, 2001, 2009; Podenas, 2005; Kania, 2015b; Krzemiński et al., 2019; Ngô-Muller et al., 2019). Но у одного вида, *T.* (*Onutia*) *damzeni* Podenas, 2003 (балтийский янтарь) из вымершего подрода удлиненные ротовые части у обоих полов (Podenas, 2003, 2005); это редкий пример наличия хоботка в таксоне родовой группы, у современных представителей которого его нет. Строение ротовых частей сходно с таковым у *Geranomyia* (рис. 9, *4*): вытянутый клипеус сочетается с вытянутым лабиумом с длинными лабеллумами, но лабрум заметно короче, а ротовой аппарат оказывается в два раза длиннее головы – подобное соотношение неизвестно нам у рецентных видов этого рода.

Странно, что при таком обилии и разнообразии специализированных рецентных нектарофагов до сих пор неизвестны представители каких-либо вымерших родов долгоножек с длинным хоботком.

Pediciidae – небольшое семейство долгоножек, известное с середины юры (Lukashevich, 2009). Только один рецентный род *Ornithodes* Coquillett, 1900 с двумя видами имеет удлиненный ротовой аппарат (Coquillett, 1900), причем длинный рострум (в 1.5 раза длиннее головы) обнаружен лишь у типового вида. В ископаемом состоянии ни *Ornithodes*, ни какие-либо другие педицииды с рострумом не обнаружены (Alexander, 1931; Podenas, 2001; Gao et al., 2015; Лукашевич, 2020).

Tanyderidae – небольшое реликтовое семейство, насчитывающее в современной фауне всего полсотни видов (Eskov, Lukashevich, 2015). По многим признакам семейство считается одним из самых примитивных в отряде, однако из триасовых отложений до сих пор неизвестно, первые находки – из ранней юры (Ansorge, 1994).

Прямых наблюдений за питанием танидерид до сих пор нет, но для некоторых современных родов можно уверенно предполагать нектарофагию на основании особенностей строения удлиненного ротового аппарата с сильно редуцированными или утраченными мандибулами (Е. Л., личные данные). Известны оба типа удлинения (см. табл. 3): длинный склеротизованный рострум и короткие собственно ротовые части у южноафриканского эндемика *Peringueyomyina* Alexander, 1921 (Alexander, 1927) или равномерно удлиненные ротовые части и заметный клипеус у австралийского *Eutanyderus* Alexander, 1928. Эти роды принадлежат к разным подсемействам, Nannotanyderinae и Tanyderinae, которые известны из мезозоя, однако рострум у вымерших танидерид пока не обнаружен, несмотря на довольно многочисленные находки. Второй вариант с удлиненными ротовыми частями известен в палеонтологической летописи давно: у первой описанной танидериды из балтийского янтаря, *Macrochile spectrum* Loew, 1850, хорошо развитый клипеус примерно равен по длине голове, а сами равномерно удлиненные ротовые части могут быть в два раза длиннее головы (Crampton, 1926: fig. 3; Alexander, 1931: fig. 1; Wichard et al., 2009: fig. 10.09; рис. 9, *5*). Подобный ротовой аппарат известен у *Eutanyderus* и предполагает нектарофагию. Промеры ротовых частей балтийских танидерид были сделаны только Ч. Алек-

сандером для *M. spectrum*, но, судя по опубликованным иллюстрациям и личным наблюдениям, у *M. hornei* Krzemiński et al., 2013 ротовой аппарат тоже сильно удлинен (Krzemiński et al., 2013: fig. 13), а у *Podemacrochile baltica* (Podenas, 1997) он ненамного длиннее головы (Podenas, 1997: fig. 1).

Удлиненные ротовые части, заметно превышающие по длине голову, встречаются у мезозойских родов танидерид не позже средней юры, например, у нескольких азиатских видов *Praemacrochile* Kalugina, 1985 (Калугина, Ковалев, 1985, рис. 2; Lukashevich, Krzemiński, 2009: figs.1 A; 4 B, F, G; Dong et al., 2015: figs. 7, 8; см. табл. 4). Самый древний вид с удлиненнным хоботком, *P. stackelbergi* Kalugina, 1985, описан из ранней или средней юры Сибири (Калугина, Ковалев, 1985), и это первая находка хоботка у двукрылых. Отсутствие данных о тонком строении этих хоботков не позволяет делать выводы о питании юрских танидерид. Только в отношении *Dachochile* Poinar et Brown, 2004 из мелового бирмита есть некоторая определенность: судя по фото (ни промеров, ни рисунков нет), у самок ротовые части немного длиннее головы (у самцов – короче), с зазубренными мандибулами (Poinar, Brown, 2004, 2006: fig. 5). Для этого рода логично предположить кровососание или хищничество (очень редкий вариант среди Nematocera) как основной тип питания, а не потребление свободных жидкостей, одним из вариантов которого является нектарофагия. По аналогии с москитами можно предполагать у мезозойских танидерид только комбинированное питание, причем источником углеводов могла быть и медвяная падь, а специализацию к нектарофагии можно реконструировать лишь у кайнозойских танидерид.

Psychodidae известны с ранней юры (Ansorge, 1994). Эти близкие родственники танидерид оказались гораздо более успешными и широко распространенными – в современной фауне их более 3000 видов (Pape et al., 2011). Удлиненные ротовые части с хорошо развитыми стилетами известны у москитов (подсем. Phlebotominae) (Quate, Vockeroth, 1981). Эти печально знаменитые кровососы позвоночных, например *Phlebotomus papatasi* (Scopoli, 1786) и *Lutzomyia longipalpis* (Lutz, Neiva, 1912), могут протыкать и высасывать зеленые части растений, а также дополнительно питаться и медвяной падью, и нектаром цветов из разных семейств, проявляя при этом избирательность (Petts et al., 1997; Müller et al., 2011). Найти сведения об исключительной нектарофагии у каких-либо родов с удлиненным хоботком не удалось. Вероятно, не является кровососом типовой род подсем. Horaiellinae с длинным хоботком (Tonnoir, 1933; Curler, Priyadarsanan, 2015), но данных о питании представителей этого рода нет, а по длинным мандибулам и укороченным максиллам у самок *Horaiella* Tonnoir, 1933 можно предположить хищничество на насекомых. Horaiellinae обнаружены в мелу, у самцов обоих видов из бирманского янтаря ротовые части короткие, самки их неизвестны (Curler et al., 2019).

Phlebotominae неплохо представлены в палеонтологической летописи. Род *Lutzomyia* França, 1924 известен с миоцена, представители рода разнообразны и многочисленны в доминиканском и мексиканском янтарях, их ротовые части вместе с клипеусом бывают в два раза длиннее головы, длинные мандибулы хорошо развиты, исключительно у самок отмечено гранулированное содержимое желудков, а в качестве сининклюзов обнаружена шерсть млекопитающих, так что кровососание на млекопитающих, по крайней мере, у нескольких видов, несомненно (Peñalver, Grimaldi, 2006; Ibáñez-Bernal et al., 2014). Род *Phlebotomus* Rondani et Berté, 1840 известен с середины мела, ротовые части вида из бирманского янтаря примерно равны по длине голове, а ротовые части

других меловых родов Phlebotominae бывают и короче, и длиннее головы (Hennig, 1972; Poinar, 2004; Ain Malak et al., 2013; Stebner et al., 2015).

С раннего мела и в других подсемействах психодид известны хоботки, примерно равные по длине голове, а именно среди мелового подсем. Datziinae и у вымерших родов неясной систематической принадлежности (Azar et al., 1999, 2003, 2007; Stebner et al., 2015; см. табл. 4). Часто у этих меловых инклюзов видны мандибулы, поэтому для них реконструируется кровососание, но комбинированное питание исключать нельзя.

Blephariceridae обнаруживаются с середины юры (Lukashevich et al., 2006), однако ископаемые находки чрезвычайно редки. Известно всего 30 современных родов, ротовые части их представителей редуцированы или хорошо развиты: самки многих видов с длинными зазубренными мандибулами хищничают, высасывая гемолимфу других насекомых, способ питания самцов и самок без мандибул неизвестен, но предполагается афагия либо нектарофагия (Courtney, 2017). У вероятных нектарофагов встречаются два варианта удлинения собственно ротовых частей (см. табл. 3). В трибе Paltostomini (Blepharicerinae) в пределах одного рода *Paltostoma* Schiner, 1866 обнаружены удивительно разнообразные, но всегда равномерно удлиненные ротовые части: с выраженным половым диморфизмом или без него, с мандибулами и без них, чаще длинные, но иногда короткие (Edwards, 1929; Stuckenberg, 2004). В другой трибе этого же подсемейства Apistomyiini лишь лабиум сильно удлинен за счет лабеллумов (в несколько раз длиннее головы), лабрум гораздо короче лабиума, максиллы очень короткие (Crampton, 1942: fig. 3d; Stuckenberg, 2004). Мандибулы обычно отсутствуют, но обнаружены у некоторых родов; склеротизация их всегда ослаблена, и размеры обычно уменьшены (Zwick, 1998). Кажется, опубликовано лишь одно наблюдение за питанием имаго Apistomyiini – типовой вид *Apistomyia elegans* Bigot, 1862 не раз наблюдали на цветах (в интернете можно найти множество фотографий этого европейского вида на дуднике), но, вероятно, триба полностью состоит из нектарофагов, судя по удлиненным лабеллумам с густой сетью псевдотрахей, приспособленных для капиллярного втягивания жидкостей (Zwick, 1998). Ископаемых находок Paltostomini и Apistomyiini пока нет.

Ни у одной из 4 мезозойских блефарицерид удлиненные ротовые части не обнаружены (Lukashevich, Shcherbakov, 1997; Lukashevich et al., 2006; Zhang, Lukashevich, 2007), напротив, есть свидетельства хищного образа жизни: типичный «хищный» клюв, пучок щетинок на вздутом основании последнего членика лапки (calcipala) и зазубренные коготки. Не описанный формально комар из бирманского янтаря (Grimaldi et al., 2002: fig. 35b), судя по фотографии, может относиться к хищному роду *Philorus* Kellogg, 1903 (Blepharicerini; Zhang, Lukashevich, 2007). Достоверные находки ископаемых блефарицерид кайнозойского возраста отсутствуют.

Culicidae – это, вероятно, самое известное семейство Nematocera с длинным хоботком, включающее почти 3600 ныне живущих видов (Harbach, 2020). В мезозое семейство появилось поздно, в середине мела, и мезозойские находки очень редки, описаны всего 3 монотипических рода по 4 инклюзам из бирманского и канадского янтарей (Poinar et al., 2000; Borkent, Grimaldi, 2004, 2016; Poinar et al., 2019). У меловых кулицид хоботки короткие по меркам семейства, по крайней мере, у 2 из 3 родов (см. табл. 4; рис. 10, *1*). У *Burmaculex* Borkent et Grimaldi 2004 и *Priscoculex* Poinar et al., 2019 из бирманского янтаря хоботок удлинен незначительно (примерно в 2 раза

длинее головы), лабеллумы короткие, мандибулы не видны. *У Paleoculicis* Poinar et al., 2000 из канадского янтаря строение и длина хоботка неизвестны из-за неполной сохранности единственного инклюза.

Кайнозойских находок заметно больше: известно около 3 десятков ископаемых кулицид этого возраста, относящихся как к вымершим, так и к рецентным родам (Edwards, 1923; Szadziewski, 1998; Solórzano Kraemer, 2007; Szadziewski, Gilka, 2011; Harbach, Greenwalt, 2012; Krzemiński et al., 2019; Szadziewski et al., 2019c). Хоботки кайнозойских видов очень длинные, типичные кулицидные, обычно в 3.5–5 раз длиннее головы (см. табл. 4) и состоят из равномерно удлиненных ротовых частей.

Неоднократно сообщалось, что кровососущие Culicidae обоих полов посещают репродуктивные органы покрытосеменных для питания, причем диапазон растений очень широк, а форма цветков не имеет решающего значения. Комары были замечены на цветах 17 семейств растений, включая орхидеи (Grimstad, deFoliart, 1974; Magnarelli, 1983; Woodcock et al., 2014). Так, в опылении бореальной орхидеи *Platanthera obtusata* участвуют комары *Ochlerotatus communis* (De Geer, 1776) и *O. canadensis* (Theobald, 1901) (Thien, 1969) – широко распространенные массовые виды, активные кровососы позвоночных. Нектарофагия самок – постоянное дополнение к белковому питанию, но нельзя исключить и временное или даже постоянное замещение кровососания в определенные периоды или на определенных территориях. В любом случае, очевидно, что типичный кулицидный ротовой аппарат хорошо приспособлен и для кровососания, и для нектарофагии.

Toxorhynchites Theobald, 1901 – единственный рецентный род из обнаруженных в кайнозое, самки которого не пьют кровь, а оба пола сосут нектар и другие сахаристые выделения растений. Прямых наблюдений за питанием немного, но самки разных видов отмечены на цветках Apiaceae, Asteraceae, Hydrangeaceae, Lamiaceae и Rubiaceae (Knab, 1911 и др.). Длинный хоботок имеет нестандартную форму – он жесткий в базальной половине, не прямой и не торчит вперед, как обычно у комаров, а согнут посередине почти под прямым углом, поскольку тонкая дистальная часть отогнута вниз и назад (Coetzee, 2017: figs 29, 31.1). У *Toxorhynchites* (*Toxorhynchites*) *mexicanus* Zavortink, Poinar, 2008 из мексиканского янтаря такая же форма хоботка (Zavortink, Poinar, 2008: fig. 2), что позволяет уверенно реконструировать нектарофагию и для этого миоценового вида.

Chironomidae – это одно из самых разнообразных ныне семейств двукрылых, включает почти 7000 видов (Pape et al., 2011). Семейство известно начиная с позднего триаса (Krzemiński, Jarzembowski, 1999), в мезозое было широко распространено (Калугина, Ковалев, 1985).

Имаго рецентных хирономид короткоживущие, имеют очень короткие ротовые части (заметно короче головы) и обычно не питаются. Однако, как в любом большом семействе, из этого правила есть исключения, например, в подсемействах Podonominae (см. далее) и Orthocladiinae. Некоторые виды рода *Smittia* Holmgren, 1869 (Orthocladiinae) оказались самыми частыми посетителями цветков примитивных покрытосеменных сем. Winteraceae в Новой Зеландии (Lloyd, Wells, 1992), а в арктических районах Канады виды *Smittia*, в том числе вид с говорящим названием *S. longirostris* Goetghebuer, 1937, были собраны на цветках камнеломки (род *Saxifraga*) (Kevan, 1972). Ротовые аппараты этих несомненных нектарофагов по длине не превы-

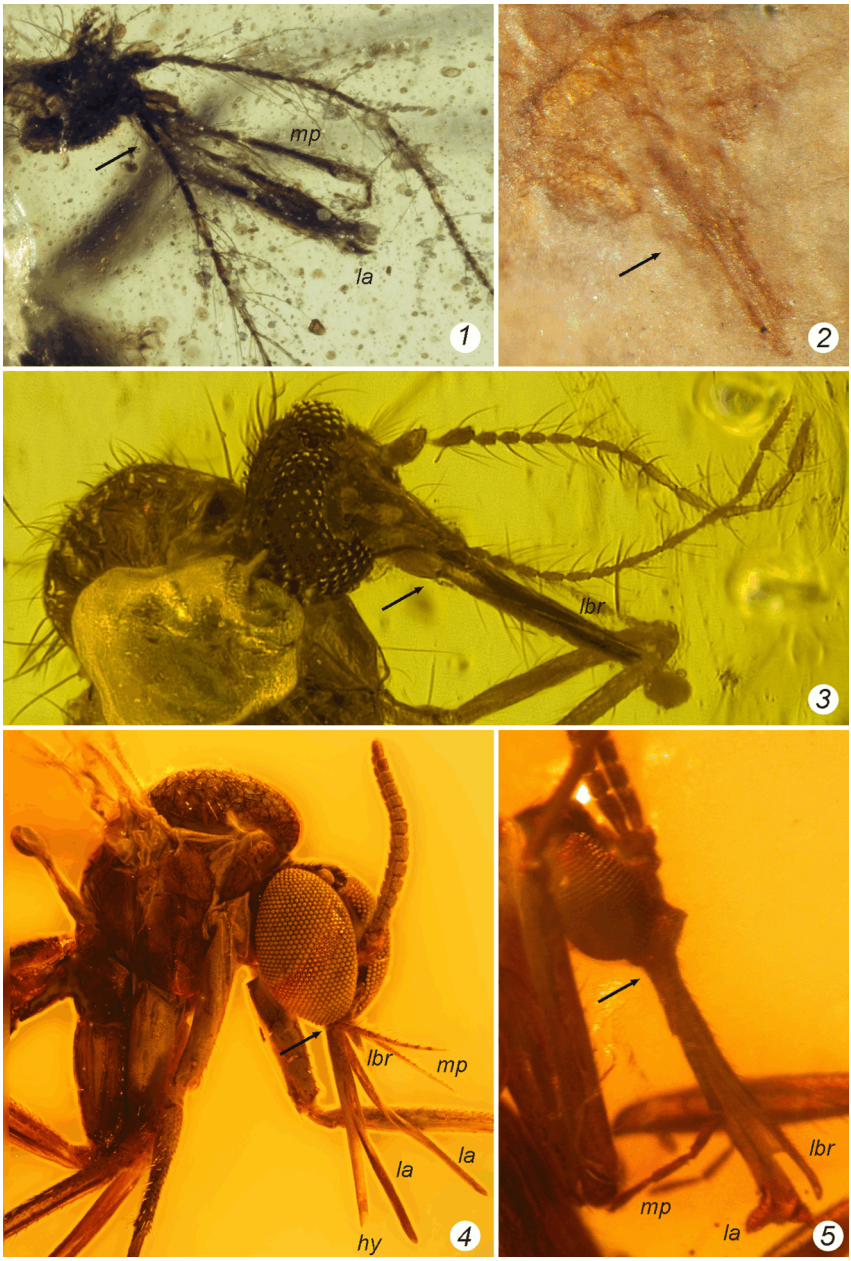


Рис. 10. Длиннохоботковые Culicomorpha и Bibionomorpha (Diptera).

1 – Burmaculex antiquus Borkent et Grimaldi, 2004 (Culicidae), бирманский янтарь, верхний мел; фото А. Боркента; *2 – Cretaenne rasnicyni* Lukashevich et Przhiboro, 2011 (Chironomidae), Шар Тэг (Монголия), верхняя юра; *3 – Culicoides bojarskii* Szadziewski et Dominiak, 2019 (Ceratopogonidae), бирманский янтарь, верхний мел; фото Р. Шадзевского; *4 – Palaegnoriste affine* Meunier, 1912 (Lygistorrhinidae), балтийский янтарь, эоцен; фото В. А. Благодерова; *5 – Antlemon* sp. (Keroplatidae), балтийский янтарь, эоцен; фото К. и Г. Хоффайнсов.

Обозначения как на рис. 1–9.

Стрелка указывает на границу лабрума.

шают высоты головы и могут считаться заметными только на фоне большинства видов этого семейства. Действительно впечатляющие хоботки обнаружены у других ортокладиин, в двух близких родах *Rhinocladius* Edwards, 1931 и *Pseudorthocladius* Goetghebuer, 1943.

Хоботок *Rhinocladius* очень длинный, может в 4 раза превосходить высоту головы и на первый взгляд напоминает хоботок Culicidae. Удлинение ротовых частей у видов этого рода происходит исключительно за счет лабиума, причем почти вся эта немалая длина приходится на лабеллумы, тогда как другие ротовые части остаются короткими (Edwards, 1931), как у блефарицерид трибы Apistomyiini. У всех 3 известных видов *Rhinocladius* лабеллумы удлиненные, но самые впечатляющие они у *Rh. longirostris* Edwards, 1931: у обоих полов лабеллумы почти равны по длине телу и составляют 3/4 длины крыла (Edwards, 1931; Saether, Andersen, 2003). Хоботок сходного строения с удлиненными лабеллумами (и без мандибул) обнаружен и у *Pseudorthocladius macrostomus* Soponis, 1980, хотя у большинства остальных видов этого рода ничего подобного нет. Вероятно, хоботки этих мелких ортокладиин, не превышающие 1.5 мм, приспособлены для втягивания нектара, но точных данных на этот счет до сих пор нет (Soponis, 1980; Saether, Andersen, 2003).

В ископаемом состоянии подобные хоботки с очень длинными лабеллумами, приспособленные только для нектарофагии, у Chironomidae не найдены. Удлиненные ротовые части описаны у кайнозойских Tanypodinae из балтийского янтаря (Meunier, 1916; Szadziewski et al., 2018): у *Cricotopiella rostrata* Meunier, 1916 они равны по длине голове, а у *Eoprocladius hoffeinsorum* Szadziewski et al., 2018 хоботок вместе с клипеусом в 1.4–1.5 раза длиннее головы. Лабрум у этих двух видов удлинен, а состав остальных ротовых частей неясен, виден только лабиум с хорошо развитыми, мясистыми недлинными лабеллумами. В недавней статье подробно разбираются почти все известные примеры удлинения ротовых частей у вымерших и ныне живущих хирономид (Szadziewski et al., 2018). Остается, однако, непонятным, почему авторы убеждены в отсутствии парных стилетов у этих кайнозойских видов, ведь у обоих типовых экземпляров *Eo. hoffeinsorum* ротовые части плотно сомкнуты, т. е. внутренние стилеты не могут быть видны. Похожее удлинение ротовых частей отмечено также у хирономид, предположительно отнесенных к мезозойскому подсем. Aenneinae: у позднеюрской *Cretaenne rasnicyni* Lukashevich et Przhiboro, 2011 хоботок вместе с клипеусом в 1.5 раза длиннее головы (Lukashevich, Przhiboro, 2011; рис. 10, *2*). Этот род не обсуждается Р. Шадзиевским с соавторами, хотя, судя по всему, мандибулы были зазубрены и функционировали у всех мезозойских видов *Cretaenne* Azar et al., 2008 и у некоторых меловых родов из подсем. Tanypodinae (Azar et al., 2008). Подобные зазубренные мандибулы найдены у современных родов Podonominae с хорошо развитыми ротовыми частями, *Archeochlus* Brundin, 1966 и *Austrochlus* Cranston, 2002, для которых предполагают хищничество на насекомых, хотя прямых наблюдений и доказательств этого пока нет (Cranston et al., 2002). Похожие ротовые части (вместе с клипеусом в 1.3 раза длиннее головы), описаны недавно у меловой подономины, *Burmochlus madmaxi* Giłka et al., 2020, которую авторы считают близкой к *Archeochlus*, однако мандибулы у единственного самца не различимы (Giłka et al., 2020).

Таким образом, пока говорить о специализированных нектарофагах среди вымерших хирономид преждевременно, хотя для длиннохоботковых видов нельзя исключить двойной характер питания, как у мокрецов и кулицид. Присутствие в янтаре рядом с

Eo. hoffeinsorum многочисленной пыльцы (между прочим, лишь рядом с инклюзом самца) дает основание предполагать нектарофагию, но определенно свидетельствует только о том, что лёт этих хирономид происходил во время цветения, и не может считаться доказательством до обнаружения экземпляров с хорошо сохранившимися ротовыми частями.

Ceratopogonidae – крупное, всесветно распространенное семейство (почти 6200 ныне живущих и 300 вымерших видов), известное с раннего мела (Szadziewski, 1996; Borkent, Dominiak, 2020). Это семейство сегодня умеет все, т. е. демонстрирует практически весь спектр пищевого поведения. Среди мокрецов есть хищники мелких насекомых и эктопаразиты крупных насекомых и пауков, кровососы разнообразных позвоночных, некрофаги и нектарофаги. Редкие мокрецы не сосут ни кровь, ни гемолимфу, а питаются исключительно на растениях – медвяной падью, нектаром и сладкими выделениями, например, весь род *Dasyhelea* Kieffer, 1911, у представителей которого мандибулы отсутствуют или лишены зубцов, а ротовой аппарат короткий, что не мешает этому роду быть важным опылителем какао и гевеи (Gad, 1951; Глухова, 1981; de Meillon, Wirth, 1991; Borkent, 2017). *Dasyhelea* известен с эоцена (балтийский янтарь), длинные ротовые части не обнаружены ни у одного вымершего его вида (Szadziewski, 1988; 1993).

Обычно две пищевые стратегии у мокрецов наблюдаются в пределах одного рода и даже вида. Среди Forcipomyiinae преобладают энтомофаги (Szadziewski, 2018), многие из которых – антофилы и опылители, например, какао, гевеи и авокадо, а некоторые прокалывают и высасывают пыльцевые зерна (de Meillon, Wirth, 1991). В подсемействе известно несколько примеров удлиненных ротовых частей: в подродах *Lophomyidium* рода *Atrichopogon* Kieffer, 1906 и *Rhinohelea* рода *Forcipomyia* Meigen, 1818 длина ротовых частей вместе с сильно развитым клипеусом в 2–2.5 раза превосходит высоту головы. В обоих подродах хорошо развиты зазубренные мандибулы, при этом оба отмечены на цветах, например, *Forcipomyia* (*Rh.*) *briani* de Meillon et Wirth, 1979 – на трубчатых цветках *Erica* (Ericaceae), что свидетельствует о двойном характере питания (de Meillon, Wirth, 1979, 1991; Wirth, 1994).

Оба рода, *Forcipomyia* и *Atrichopogon*, известны в палеонтологической летописи с эоцена, *Forcipomyia* присутствует во многих кайнозойских янтарях, *Atrichopogon* – лишь в балтийском и доминиканском (Szadziewski, 1988, 2018; Szadziewski, Grogan, 1998). При этом в ископаемом состоянии не отмечены ни обсуждаемые подроды, ни какие-либо вымершие виды с очень длинным хоботком. Иногда в описании кайнозойских мокрецов упоминаются длинные ротовые части, но без промеров и иллюстраций трудно оценить их размеры. Вероятно, ротовые части обычно не превышают по длине голову, как можно судить по опубликованной фотографии *F. nadicola* Szadziewski, 2013 из среднеэоценового сахалинского янтаря (Szadziewski, Sontag, 2013). Изредка все же попадаются виды с ротовыми частями, которые немного длиннее головы, как у *F. miocenica* Szadziewski, 1993 и *F. tuberculosa* Szadziewski, 1993 из саксонского янтаря (Szadziewski, 1993). В составе Forcipomyiinae описан также монотипический меловой род *Burmahelea* Szadziewski et Sontag, 2019 из бирманского янтаря, у единственного вида которого ротовые части заметно длиннее головы и позволяют предположить комбинированное питание, так как строение мелкозазубренных лациний свидетельствует о питании гемолимфой насекомых (Szadziewski et al., 2019b).

Culicoides Latreille, 1809 (подсем. Ceratopogoninae) – злостный кровосос и самый крупный космополитный род в семействе, включает 1400 видов, из которых полсотни вымерших (Borkent, Dominiak, 2020). Среди хозяев *Culicoides* в основном млекопитающие и птицы, изредка рептилии и даже рыбы, а один из подродов *Trithecoides* Wirth et Hubert, 1959 питается кровью и, вероятно, гемолимфой из насосавшихся комаров Culicidae и москитов Psychodidae (Borkent, 2017). Но и в этом роде есть явно «некровожадные» виды с редуцированными зубцами на мандибулах или вовсе без мандибул, для которых предполагается нектарофагия (Wirth, Hubert, 1962). *Culicoides* известен из янтарей позднего мела и кайнозоя, причем описано несколько меловых видов с длинными ротовыми частями (Remm, 1976; Szadziewski, 1996; Borkent, 2000b; Szadziewski et al., 2019a). Самые длинные ротовые части, в два раза превышающие по длине голову, обнаружены у *Culicoides filipalpis* Remm, 1976, *C. yoosti* Borkent, 2000 и *C. bojarskii* Szadziewski et Dominiak, 2019 (см. табл. 4; рис. 10, *3*). Для многих меловых видов, в том числе для *C. filipalpis* из канадского янтаря, по ротовым частям реконструируется кровососание (Borkent, 1995), которое, как и у рецентных видов этого рода, вероятно, совмещалось с нектарофагией у обоих полов.

У раннемеловых родов *Archiculicoides* Szadziewski, 1996 и *Gerontodacus* Borkent, 2019 и у позднемелового рода *Alautunmyia* Borkent, 1996, чье положение в семействе не определено, ротовые части не короче (Borkent, 1996), а часто – заметно длиннее головы, например у *G. punctus* (Borkent, 2000) и *A. unus* (Borkent, 2000) из ливанского янтаря (Borkent, 2000a) и у *G. skalskii* (Szadziewski et Arillo, 1998) из испанского янтаря (родовая принадлежность видов по: Borkent, 2019). По тонкозазубренным мандибулам и зазубренным лациниям для обоих родов уверенно реконструируется кровососание, но детали ротовых частей испанского вида неясны (Szadziewski, Arillo, 1998; Pérez-de la Fuente et al., 2011).

Получается, что удлиненные ротовые части довольно обычны у меловых мокрецов, однако почти всегда можно предполагать комбинированное питание, а не исключительную нектарофагию.

Keroplatidae – космополитное семейство грибных комаров почти с 1000 видов (Pape et al., 2011), известное с раннего мела и особенно хорошо представленное в кайнозойских янтарях (Blagoderov, Arillo, 2002). Ротовые части обычно короткие, но варьируют от очень коротких до длинных у нескольких родов, изредка в несколько раз превышают длину головы, например у *Antlemon* Loew, 1871 и *Rhynchoplatyura* de Meijere (Baez, Santos-Pinto, 1981; Vockeroth, 1981).

У родов *Rhynchoplatyura* и *Rhynchorfelia* Matile, 1988 самая длинная часть ротовых частей – это тонкие лабеллумы, которые далеко выдаются за вершину лабрума и составляют около половины длины хоботка. Максиллярные щупики при этом многочлениковые, но короткие (Edwards, 1925; Matile, 1988; Hippa et al., 2005). Чаще хоботок кероплатид состоит из равномерно удлиненных ротовых частей, причем лабиум удлиняется за счет прементума, который в несколько раз длиннее лабеллумов (*Antlemon*), но иногда удлинены массивные и мясистые лабеллумы (*Asindulum* Latreille, 1805). Оба этих рода отмечены на цветках Apiaceae, Asteraceae и Saxifragaceae (Bechev, 2010). У эоценового *Antlemon* sp. из балтийского янтаря (см. табл. 4; рис. 10, *5*) обнаружен длинный хоботок такого же строения, как и у рецентных видов этого рода, с равномерно удлиненными лабрумом и лабиумом и короткими лабеллумами, но с длинными

максиллярными щупиками (Hoffeins et al., 2010). Ни у каких других ископаемых кероплатид удлинение ротовых частей не прослеживается.

Mycetophilidae – космополитное семейство грибных комаров, включающее более 4500 видов (Pape et al., 2011) и известное с раннего мела (Благодеров, 1995). Ротовой аппарат иногда редуцирован, обычно развит нормально, но изредка удлинен; самый известный пример – *Gnoriste* Meigen, 1818 с очень длинным рострумом, в 5–7 раз длиннее головы и почти равным по длине телу (Crampton, 1942; Vockeroth, 1981). Некоторые виды камнеломковых, как с открытыми, так и с закрытыми цветками, опыляются исключительно или преимущественно представителями этого рода (Goldblatt et al., 2004; Okuyama et al., 2008).

У Mycetophilidae могут удлиняться не только рострум, но и собственно ротовые части. У *Aphrastomyia* Coher et Lane, 1949 ротовые части бывают короткими, но обычно они в два раза длиннее головы. У этого рода нет рострума, лабрум, лабиум и гипофаринкс удлинены одинаково, лацинии короче, а несклеротизованные лабеллумы длиннее лабиума, к которому причленены подвижно и обычно подвернуты внутрь (Coher, Lane, 1949; Jaschhof, Kallwein, 2004; Hippa et al., 2005). Самцы типового вида *Aphrastomyia* были пойманы на гниющих фруктах, других данных о питании рода нет. У единственного ископаемого представителя рода, *A. planistylus* Baxter, 1994 из доминиканского янтаря, ротовые части имеют типичное строение, у самца длина их немного превышает высоту глаз; на фото виден характерный подгиб лабеллумов внутрь (Baxter, Poinar, 1994: fig. 13).

Mycetophilidae – одни из самых многочисленных двукрылых в ископаемой летописи, описано около 400 вымерших видов, львиная доля из них (около 2/3) – из балтийского янтаря и, как обычно в кайнозое, это большей частью представители рецентных родов (Evenhuis, 1994). Странно, что среди многочисленных балтийских инклюзов не нашлось ни одного *Gnoriste*, хотя ныне этот род широко распространен в Голарктике. Давно описаны два экземпляра кайнозойских *Gnoriste*: из эоцена США (Scudder, 1877; ротовые части в описании не упомянуты, рисунка нет) и из олигоцена Франции (Curtis, 1829; Heer, 1856; Théobald, 1937). Французский экземпляр описан и дважды переописан, но родовая принадлежность осталась под вопросом, поскольку жилкование крыла близко к жилкованию *Gnoriste*, но не идентично ему, а характерного для рода рострума Н. Теобальд не нашел (Théobald, 1937: 324, Pl. XX: fig. 22). У остальных кайнозойских (Meunier, 1904) и мезозойских мицетофилид (Благодеров, 1997, 1998; Blagoderov, Grimaldi, 2004) не удалось обнаружить никаких упоминаний о длинных хоботках, обычно ротовые части у них заметно короче головы.

Lygistorrhinidae – это широко распространенное в тропиках и субтропиках небольшое семейство грибных комаров, включающее 16 родов, из которых половина вымершие. Это единственное семейство специализированных нектарофагов среди Nematocera. Хоботок состоит из короткого лабрума, длинных гипофаринкса и лабиума, удлиненного за счет лабеллумов, но иногда – и за счет прементума. Уникальная черта ротового аппарата этих комаров – очень длинные одночлениковые максиллярные щупики (Thompson, 1975; Hippa et al., 2005; Blagoderov, 2017). Прямых наблюдений за питанием Lygistorrhinidae мало. Вероятно, по большей части это нектарофаги-генералисты. Представители семейства замечены на разнообразных Asteraceae и единичных Adoxaceae, Anacardiaceae, Diapensiaceae и Hydrangeaceae (Thompson, 1975;

Berton, 2018), а также в колбовидных «цветках-ловушках» Apocynaceae (Ollerton et al., 2009).

Длина хоботка Lygistorrhinidae сильно варьирует и среди рецентных, и среди вымерших родов – от очень короткого (1/10 высоты головы) до очень длинного, в 3–6 раз длиннее головы, что характерно для рецентного рода *Lygistorrhina* Skuse, 1890. Этот космополитный род известен с кайнозоя; у вымерших видов, найденных в индийском и доминиканском янтарях, ротовые части длинные, в 2–3 раза длиннее головы, а длинные одночлениковые максиллярные щупики составляют около 2/3 общей длины хоботка (Grunt, 2012; Stebner et al., 2017). У эоценовых родов *Palaeognoriste* Meunier, 1904 (балтийский и индийский янтари; рис. 10, *4*) и *Indorrhina* Stebner et Grimaldi, 2017 (индийский янтарь) ротовые части умеренно удлиненные, в 1.3–2.3 раза длиннее высоты головы (см. табл. 4), а максиллярные щупики составляют от половины до 2/3 длины хоботка (Grimaldi, Blagoderov, 2001; Blagoderov et al., 2010; Stebner et al., 2017; Blagoderov, 2020).

Короткие ротовые части среди Lygistorrhinidae можно встретить у рецентного рода *Seguyola* Matile, 1990 (Blagoderov, 2017), у эоценового рода *Parisognoriste* Blagoderov et al., 2010 (парижский янтарь) и у всех 5 родов из меловых янтарей. У всех у них ротовые части гораздо короче головы, а максиллярные щупики обычные, короткие и многочлениковые (Blagoderov, Grimaldi, 2004; Blagoderov et al., 2010). Таким образом, у Lygistorrhinidae удлинение ротовых частей и одночлениковых максиллярных щупиков произошло лишь в кайнозое.

Cecidomyiidae – одно из самых крупных семейств двукрылых, включает более 6300 видов (Pape et al., 2011). Большинство взрослых галлиц не питаются и имеют очень короткие ротовые части, но, как обычно, есть несколько исключений (см. табл. 3).

Род *Ozirhincus* Rondani, 1840 – несомненный антофил, связанный с цветками Anthemideae (Asteraceae). У 3 из 4 видов рода обнаружены заметные ротовые части, превосходящие по длине голову, функция которых до сих пор неясна (Dorchin et al., 2015). Уникальная комбинация длинного рострума, примерно равного по длине голове, и таких же длинных узких лабеллумов, которые в два раза длиннее лабрума и гипофаринкса, обнаружена у *Contarinia prolixa* Gagné et Byers, 1984, единственного из 300 видов рода; данных о питании этого вида нет. У *Farquharsonia rostrata* Collin, 1922 – третий вариант развития длинных ротовых частей, где основную роль играют очень крупные опушенные лабеллумы, превышающие по длине голову. Эти галлицы питаются жидкостью, которую отрыгивают муравьи (Gagné, Byers, 1984). Интересно, что у комаров рода *Malaya* Leicester, 1908, ведущих аналогичный образ жизни, коленчатый длинный хоботок тоже густо опушен и дистально расширен (Coetzee, 2017: fig. 31.30).

Галлицы известны начиная с границы юры и мела (Ковалев, 1990). Семейство обильно представлено практически во всех янтарях мелового возраста (Arillo, Nel, 2000). Из балтийского янтаря их описывают с начала XX в. (Meunier, 1904), обнаружены галлицы и в других кайнозойских янтарях, например в мексиканском и доминиканском (Fedotova, Perkovsky, 2019). Тем не менее, никаких указаний на наличие длинных ротовых частей у вымерших галлиц нам обнаружить не удалось.

Sciaridae – широко распространенное семейство, включает чуть менее 2500 видов (Pape et al., 2011). Ротовые части обычно короткие, как исключение – удлиненнные у *Eugnoriste* Coquillett, 1896, причем у типового вида *Eu. occidentalis* Coquillett, 1896 хоботок в 3 с лишним раза длиннее головы, но у других видов может быть и короче головы. Ротовые части удлинены равномерно, с небольшими лабеллумами (Steffan, 1981: fig. 3). Этот небольшой род (7 видов) отмечен на цветках, например, Adoxaceae и разнообразных Asteraceae (Cockerell, 1897; Mohrig, Kauschke, 2017).

Самый древний представитель семейства описан из мелового бирманского янтаря, а подавляющее большинство ископаемых сциарид известно из кайнозойских янтарей (Camier, Nel, 2019). Никаких указаний на длинные ротовые части у вымерших сциарид нам обнаружить не удалось, а род *Eugnoriste* неизвестен в ископаемом состоянии.

Группа *Heterotricha* включает десяток редких родов Sciaroidea, большинство видов в составе которых описано по единичным типовым экземплярам (Chandler, 2002). Только у рода *Rhynchoheterotricha* Freeman, 1960 обнаружен очень длинный рострум, при этом у типового вида *Rh. stuckenbergae* Freeman, 1960 рострум в 3 раза длиннее головы (Jaschhof, 2017: fig. 23.1), тогда как у второго вида, *Rh. chandeleri* Hippa et Vilkamaa, 2006 рострум отсутствует, а ротовые части короткие (Hippa, Vilkamaa, 2006). Отмечено питание самцов *Rh. stuckenbergae* на цветках Ericaceae (Freeman, 1960), других сведений о питании видов этого рода нет (Jaschhof, 2017). В ископаемом состоянии род *Rhynchoheterotricha* неизвестен. В составе этой группы описаны лишь 3 вымерших (эоценовых) вида *Heterotricha* Loew, 1850, все – с короткими ротовыми частями (Meunier, 1904; Chandler, 2002).

Стоит упомянуть, что *Rh. stuckenbergae* обитает в финбоше – поясе вечнозеленой кустарниковой растительности средиземноморского типа, растущей на бедных песчаных почвах в Капской области ЮАР. В финбоше сконцентрировано небывалое количество длиннохоботковых родов, причем часто это уникумы в своих семействах, на что обратил внимание Б. Штукенберг (Stukenberg, 1998). Именно здесь обитают и другие уже упомянутые Nematocera **(**танидериды *Peringueyomyina*, мокрецы *Forcipomyia* (*Rhinohelea*) *briani***)** и низшие Brachycera: *Arthroteles* – единственный род рагионид с очень длинными ротовыми частями, *Moegistorhynchus longirostris* – длиннохоботковая неместринида-рекордсмен, несколько видов длиннохоботковых слепней *Philoliche* и вермилеонид *Leptynoma* Westwood, 1876.

Как ясно из приведенного обзора, удлиненные рострумы и хоботки у вымерших Nematocera встречаются в тех же семействах, в которых они есть и сейчас. Нет ни одного примера, когда какое-либо семейство обладало такими приспособлениями в прошлом, но не обладало бы им в настоящее время. Недавно длинный хоботок был указан для юрской Chaoboridae (Labandeira, 2019: fig. 17.11a), но это сообщение основано на ошибочной интерпретации рисунка при первоописании: без пересмотра материала за хоботок была принята нога *Dixamima villosa* Rohdendorf, 1964 (Родендорф, 1964). У большинства мезозойских хаоборид действительно довольно заметные ротовые части (Лукашевич, 1996), но никаких хоботков ни у вымерших, ни у рецентных видов пока не обнаружено.

Удлиненные ротовые аппараты, предназначенные для нектарофагии, возникали у Nematocera от случая к случаю, на разной морфологической основе, часто в пределах

семейства в неродственных таксонах, иногда – только у единичных видов рода. В ходе исторического развития Nematocera подобные морфологические инновации многократно воспроизводились в разных семействах, но не приводили к мощной эволюционной радиации, за исключением, возможно, *Helius* и нескольких других крупных родов длиннохоботковых Limoniidae. Среди Nematocera есть лишь одно семейство специализированных длиннохоботковых нектарофагов – Lygistorrhinidae, но и оно насчитывает меньше десятка рецентных родов, причем длиннохоботковые формы появляются в этом семействе лишь в кайнозое.

2. Brachycera

В отличие от Nematocera, длинный склеротизованный рострум для Brachycera не характерен, для нектарофагии им служат только удлиненные ротовые части, т. е. хоботок в узком смысле слова. Хоботки Brachycera, предназначенные для извлечения труднодоступного нектара, можно опознать не только по относительной длине, но и по узким лабеллумам с небольшим числом псевдотрахей (Зайцев, 1992; Gilbert, Jervis, 1998; Krenn et al., 2005). В противоположность Nematocera, у Brachycera лабеллумы никогда не вносят существенный вклад в удлинение хоботка, эту роль берет на себя прементум, но, как и у Nematocera, ротовые части могут быть или равномерно удлиненными (Empididae), или с коротким лабрумом и длинным лабиумом (Acroceridae). У короткоусых двукрылых наличие длинных и очень длинных хоботков характерно главным образом для парафилетической группы прямошовных (Orthorrhapha), или низших Brachycera. Для круглошовных (Cyclorrhapha) наиболее типичны короткие мясистые хоботки с широкими лабеллумами, изобилующие псевдотрахеями. Такие хоботки больше подходят для потребления нектара в открытых цветках, а также для сбора пыльцы и подлизывания пищи с различных поверхностей. Виды с хоботками подобного строения (а также с редуцированным ротовым аппаратом) часто встречаются и среди низших Brachycera, причем в тех же семействах, что и длиннохоботковые виды, так что сама по себе принадлежность вымерших двукрылых к определенному семейству при отсутствии сохранившихся ротовых частей мало что может сказать о способе их питания.

Мы рассмотрим лишь те семейства Brachycera, чьи представители с удлиненными ротовыми частями присутствуют в палеонтологической летописи.

Rhagionidae – единственное современное семейство мух, известное из самого древнего местонахождения двукрылых Вогезы во Франции (средний триас; Krzemiński, Krzemińska, 2003). Это единственная находка семейства в триасе, а ее неполная сохранность может вызывать сомнения в принадлежности именно к этому семейству (Blagoderov et al., 2007). Однако уже в ранней юре рагиониды были широко распространены (известны из Германии и Индии; Ansorge, 1996; Mostovski, Jarzembowski, 2000; Krzemiński, Ansorge, 2005), а весь юрский период можно смело назвать временем рагионид – они очень разнообразны и обычно доминируют по численности среди мух, а в мелу постепенно сдают доминирующие позиции (Mostovski, 2009). Это реликтовое семейство ныне включает лишь 16 родов, тогда как вымерших родов описано в два раза больше, но они еще ожидают ревизии (Kerr, 2010; Pape et al., 2011; Zhang, 2013).

Данных о питании многих современных рагионид нет, но среди них встречаются энтомофаги, гематофаги и единственный специализированный нектарофаг – длиннохоботковый южноафриканский эндемик *Arthroteles* Bezzi, 1926. Хоботок с равномерно

удлиненными ротовыми частями у большинства видов *Arthroteles* в 1.5–2 раза длиннее головы вместе с клипеусом, но у *A. longipalpis* Nagatomi et Nagatomi, 1990 хоботок чуть длиннее головы (Stuckenberg, 1956; Nagatomi, Nagatomi, 1990). Древнейший представитель рагионид с относительно длинным хоботком, *Elliprhagio macrosiphonius* Han et al., 2019, описан недавно из средней юры Китая. Хоботок у него довольно тонкий, чуть короче головы. Авторы предполагают для этого вида кровососание (Han et al., 2019), что сомнительно, поскольку мандибулы у него не обнаружены, а у рецентных рагионид-гематофагов *Spaniopsis* White, 1915 и *Symphoromyia* Frauenfeld, 1867 ротовые части мясистые и несут широкие лабеллумы, изобилующие псевдотрахеями (Kerr, 2010). Похожие мясистые ротовые части были описаны и у предполагаемого мезозойского гематофага *Palaeoarthroteles mesozoicus* Kovalev et Mostovski, 1997 (Ковалев, Мостовский, 1997; Лукашевич, Мостовский, 2003; рис. 11, *2*, *3*). Ничего похожего не видно на опубликованной фотографии головы *E. macrosiphonius* (Han et al., 2019: fig. 1B), а хоботок этого вида с узкими лабеллумами гораздо больше напоминает хоботок *A. longipalpis* (Nagatomi, Nagatomi, 1990: fig. 6). Из этого же китайского местонахождения описана еще одна рагионида, *Trichorhagio gregarius* Zhang, 2013, с хоботком и узкими лабеллумами, опушенными телом и ногами и максиллярными щупиками, покрытыми длинными волосками (Zhang, 2013: fig. 1), – все эти признаки характерны также для *Arthroteles*, поэтому нектарофагия у этих двух юрских родов кажется гораздо более вероятным типом питания, чем гематофагия.

Tabanidae – космополитное семейство, насчитывающее более 4400 видов и известное с раннего мела (Мостовский и др., 2003; Pape et al., 2011). Слепни – хорошо известные кровососы, пьют кровь млекопитающих, птиц и рептилий, при этом активно посещают цветы. В семействе нередки и строгие нектарофаги (González, Floras, 2004), но исключительной длины достигают лишь хоботки видов с комбинированной диетой. Род *Philoliche* Wiedemann, 1820 совмещает гематофагию с высокоспециализированной нектарофагией благодаря разделению хоботка на две функциональные части: в состав базальной входят короткие колющие стилеты (включающие мандибулы), а дистальная образована удлиненным прементумом, который погружается в венчик цветка и отгибается в сторону при прокалывании кожи (Панов, 2008; Karolyi et al., 2014). По абсолютной и относительной длине хоботка, который в 1.5–3 раза длиннее тела, слепни рода *Philoliche* могут соперничать с длиннохоботковыми Nemestrinidae, занимая в Южной Африке ту же экологическую нишу (Goldblatt, Manning, 2000). Самые обычные слепни, такие как *Chrysops* Meigen, 1803, у которых колющий хоботок просто удлинен, но не подразделен на две части, тоже могут использовать его двояким образом: чтобы добираться сквозь густую шерсть к коже и чтобы извлекать нектар из глубоких околоцветников (Lall, Davies, 1971).

В связи с этими фактами не удивляет существование разноречивых интерпретаций питания длиннохоботковых мезозойских Tabanomorpha. Так, длиннохоботковый вид *Palaepangonius eupterus* Ren, 1998 из нижнего мела Китая изначально был отнесен к подсем. слепней Pangoniinae, которое содержит вышеупомянутый род *Philoliche*, и причислен к нектарофагам (Ren, 1998b). Д. Гримальди счел предположение об антофильности *Palaepangonius* «неубедительным», указав, что данный род, скорее всего, относится не к Pangoniinae (Tabanidae), а к Rhagionidae, для которых характерно хищничество и кровососание (Grimaldi, 1999). Но, очевидно, отнесение *Palaepangonius* к рагионидам ничего не меняет в вопросе о его возможном типе питания, поскольку, как и среди слепней, среди современных рагионид также есть нектарофаги. Позднее род

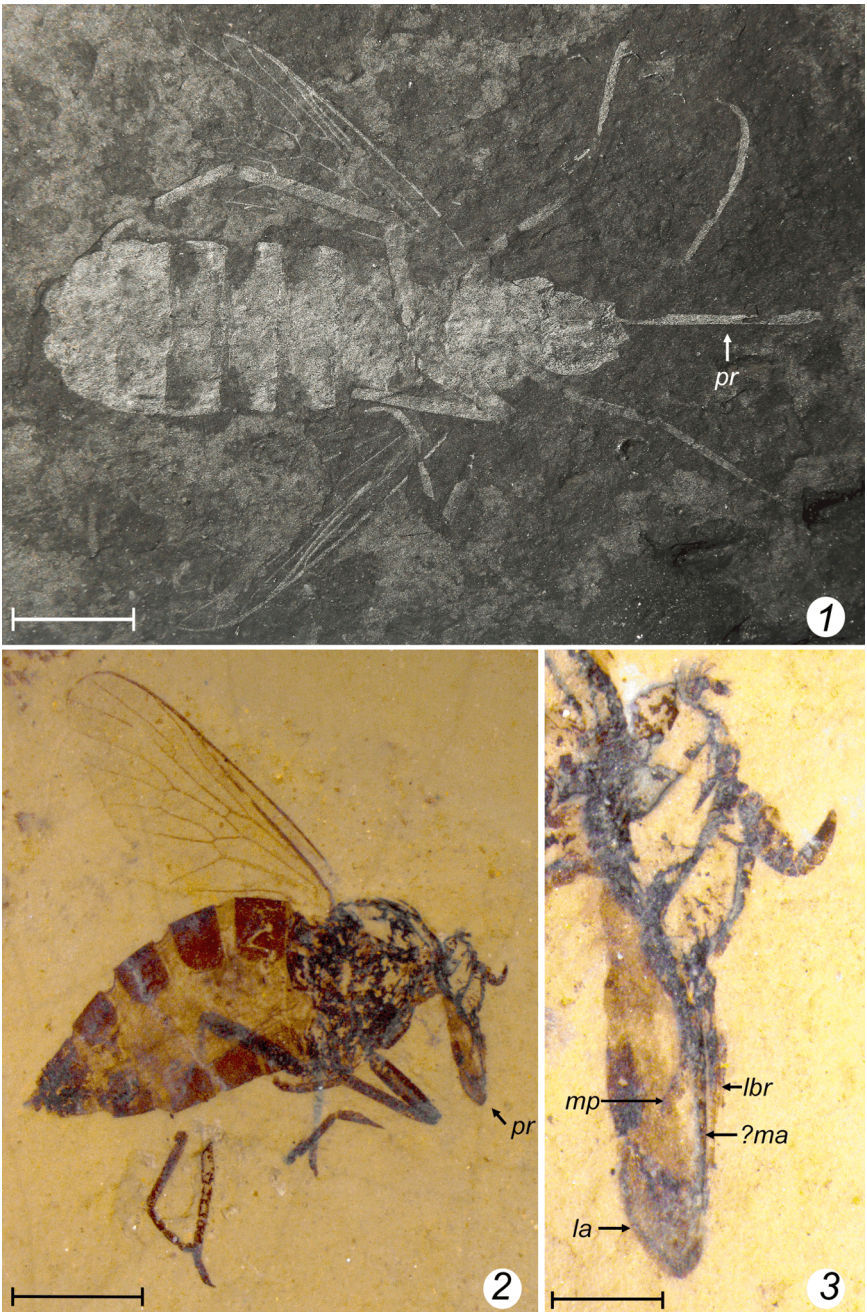


Рис. 11. Мезозойские длиннохоботковые Brachycera (Diptera).

1 – *Buccinatormyia gangnami* Khramov et Nam, 2019 (Zhangsolvidae), формации Чинджу (Южная Корея), нижний мел; фото Г. С. Нама; *2*, *3* – *Palaeoarthroteles mesozoicus* Kovalev et Mostovski, 1997 (Rhagionidae), глушковская свита, верхняя юра (Россия, Читинская обл.).

ma – мандибула, остальные обозначения как на рис. 1–9.

Масштабная линейка: *1*– 3 мм; *2* – 2 мм; *3* – 0.5 мм.

Palaepangonius вместе с некоторыми другими пробовали поместить в Athericidae (антофильное семейство; Larson et al., 2001), а сейчас Д. Гримальди рассматривает его как базальную группу Tabanomorpha fam. indet. (Grimaldi, 2016). В недавней работе Гримальди уже считает меловых *Palaepangonius* Ren, 1998 и *Galloatherix* Nel et al., 2014 (почему-то без *Atherhagious* Grimaldi, 2016 с похожим хоботком) опылителями (несмотря на обнаружение обеих пар колющих стилетов) и приводит в одном ряду с Kalligrammatidae и Zhangsolvidae (Grimaldi et al., 2019: fig. 3).

Жесткие колющие стилеты обнаружены в хоботках несомненных Tabanidae этого возраста (Мостовский и др., 2003, Grimaldi, 2016). Тем не менее, наличие колющих элементов, предназначенных для хищничества или кровососания, не могло помешать древнейшим хоботковым Tabanidae посещать и репродуктивные органы растений, так что нет оснований исключать их из числа возможных нектарофагов. Это же можно сказать и про длиннохоботковых Tabanidae кайнозойского возраста, таких как неописанный слепень из эоценового ровенского янтаря (Pielowska et al., 2018: fig. 1F) и слепни *Stenotabanus* Lutz, 1913 из миоценового мексиканского янтаря (Strelow et al., 2013).

Nemestrinidae – космополитное семейство, включающее 300 видов (Pape et al., 2011), прослеживается с ранней юры, но его самые древние представители, известные по изолированным крыльям из Германии, остаются неописанными (Ansorge, Mostovski, 2000). В этом рецентном семействе личинки паразитоидные, а имаго – облигатные нектарофаги, часто с длинным хоботком, причем некоторые виды по его размерам затмевают всех остальных двукрылых. Самый яркий пример гипертрофированного удлинения ротовых частей – южноафриканский эндемик *Moegistorhynchus longirostris* (Wiedemann, 1891), длина хоботка которого составляет 35–100 мм и может в 4 раза превосходить длину остального тела. Этот вид опыляет (иногда – только он) около 20 видов растений из семейств Iridaceae, Geraniaceae и Orchidaceae с глубоким вытянутым венчиком, изредка конкурируя с длиннохоботковыми слепнями рода *Philoliche* (Goldblatt, Manning, 2000; Bauder, Karolyi, 2019). У другой неместриниды рода *Prosoeca* Schiner, 1867 из того же региона отношение длины хоботка к длине тела колеблется от 1.5 до 2 (Karolyi et al., 2012; Barraclough et al., 2018).

Древнейшая неместринида с сохранившимся длинным хоботком найдена в верхней юре Казахстана (Мостовский, 1998), правда, ротовые части у нее лежат не впереди головы, а вдоль груди, а потому сохранились плохо (рис. 12, *2*, *3*). Целые неместриниды с хоботками найдены также в нижнемеловых отложениях Китая и Испании (Ren, 1998a; Mostovski, Martínez-Delclòs, 2000), но строение их ротовых частей нуждается в переизучении. Стоит отметить, что в мезозое, как и сейчас, неместриниды были представлены не только длиннохоботковыми, но и короткохоботковыми видами, что свидетельствует о существовании различных трофических специализаций (Ansorge, Mostovski, 2000; Liu, Huang, 2019).

Длиннохоботковые Nemestrinidae известны и из кайнозойских отложений, например, *Prosoeca florigera* (Scudder, 1878) из эоцена Флориссанта (Bequaert, Carpenter, 1936). Можно констатировать, что Nemestrinidae на протяжении всей своей длительной эволюционной истории (около 160 млн лет) никогда не покидали экологическую нишу, связанную с эксплуатацией труднодоступных источников нектара, хотя спектр их кормовых растений постоянно менялся, в особенности по мере вытеснения мезозойских энтомофильных голосеменных современными группами цветковых.

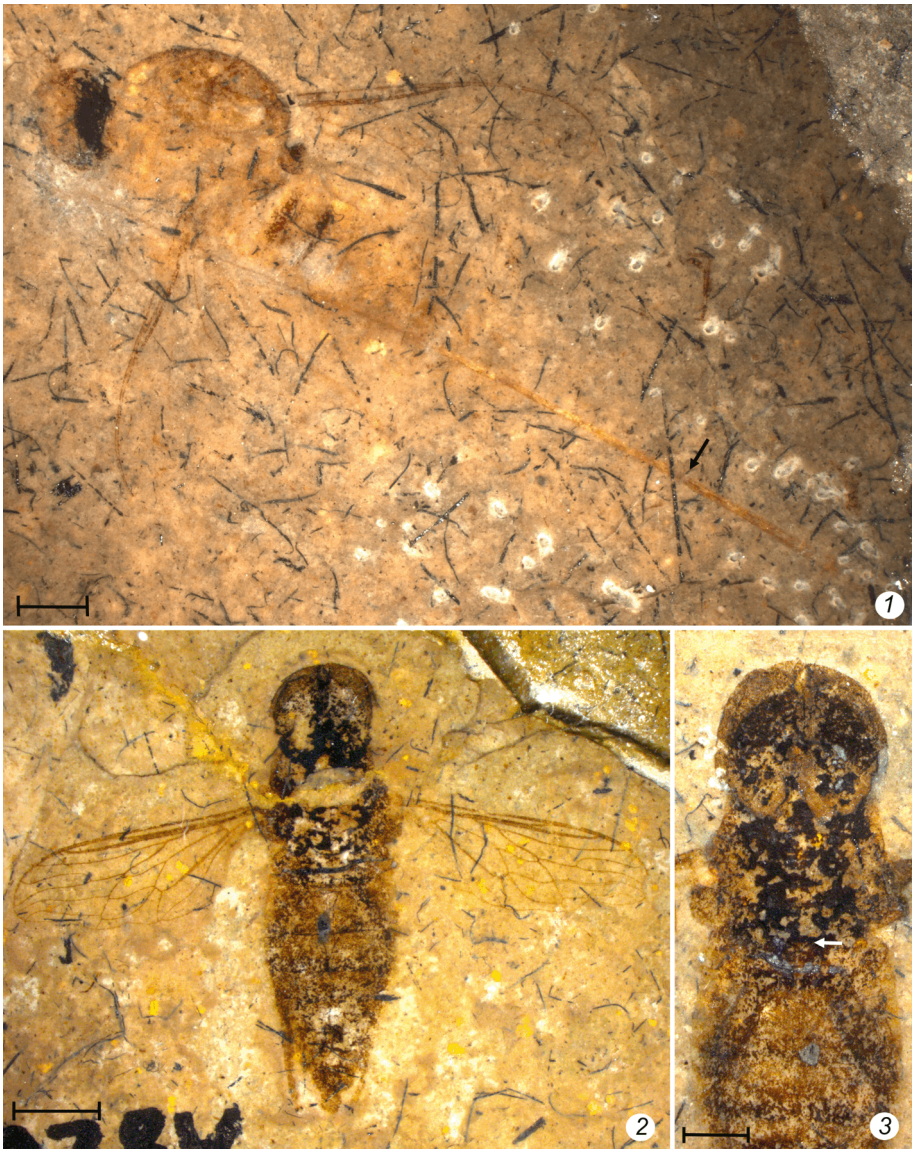


Рис. 12. Длиннохоботковые Brachycera (Diptera) из верхней юры Каратау.

1 – *Archocyrtus kovalevi* (Nartshuk, 1996) (Acroceridae); *2*, *3* – *Protonemestrius rohdendorfi* Mostovski, 1998 (Nemestrinidae), отпечаток (*2*) и противоотпечаток (*3*).

Стрелками отмечены хоботки.

Масштабная линейка: *1*, *3* – 1 мм; *2* – 2 мм.

Сем. **Acroceridae** включает около 400 видов, резко различающихся по строению ротовых частей имаго. У части акроцерид хоботки очень короткие или вообще отсутствуют, а у других видов, напротив, хоботки могут по длине превосходить тело и служат для питания на цветках с длинным шпорцем и глубоким венчиком (Borkent et al., 2016). Древнейший представитель семейства, *Archocyrtus kovalevi* (Nartshuk, 1996) из верхней юры Казахстана, не уступал по длине хоботка наиболее длиннохо-

ботковым современным акроцеридам: 12-миллиметровый хоботок этого юрского вида превышал по длине тело в 1.8 раза (Khramov, Lukashevich, 2019; рис. 12, *1*). По относительной длине хоботка *Archocyrtus* превосходит всех остальных мезозойских насекомых, хотя абсолютная длина хоботков некоторых меловых каллиграмматид больше (Khramov, Lukashevich, 2019). *Archocyrtus kovalevi* – это единственное известное длиннохоботковое двукрылое юрского возраста с хоботком, превосходящим по длине тело. Из балтийского янтаря были описаны вымершие роды акроцерид *Eulonchiella* Meunier, 1912 и *Prophilopota* Hennig, 1966 с хоботками заметно длиннее головы, но не длиннее брюшка (Gillung, Winterton, 2018). Наряду с Nemestrinidae, акроцериды, также ведущие паразитоидный образ жизни на личиночной стадии, – это древнейшая группа специализированных насекомых-нектарофагов, дожившая до настоящего времени, хотя причины ее эволюционного долгожительства не вполне ясны.

Hilarimorphidae – монотипическое рецентное семейство, положение которого среди Brachycera остается неопределенным. Рецентные виды рода *Hilarimorpha* Schiner, 1860 встречаются на ивах и зонтичных, однако среди них нет обладателей длинных хоботков. В составе Hilarimorphidae была описана двухмиллиметровая муха *Cretahilarimorpha lebanensis* Myskowiak et al., 2016, единственный представитель длиннохоботковых Brachycera, найденный к настоящему времени в меловом ливанском янтаре (Myskowiak et al., 2016). Принадлежность этой мухи к данному семейству вызывает сомнения (Grimaldi, 2016), а другие находки семейства в ископаемом состоянии неизвестны. Если принадлежность *Cretahilarimorpha lebanensis* к Hilarimorphidae подтвердится, это будет первый случай обнаружения длинного хоботка у вымерших представителей рецентного короткохоботкового семейства Diptera Brachycera.

Zhangsolvidae – единственное вымершее длиннохоботковое семейство Diptera. Оно появилось в первой половине мелового периода и пережило кратковременный, но бурный расцвет, превосходя по числу длиннохоботковых видов всех остальных мезозойских Brachycera (табл. 5). Джангсольвиды относятся к инфраотряду Stratiomyomorpha, известному с ранней юры (Ansorge, Krzemiński, 1994). В состав Stratiomyomorpha входят три ныне живущих семейства: Stratiomyidae, Xylomyidae и Pantophthalmidae (Arillo et al., 2015). Среди современных стратиомиид, самого крупного из этих семейств, есть множество антофильных видов, однако длинные хоботки для них не характерны за редкими исключениями, такими как некоторые виды рода *Nemotelus* Geoffroy, 1762 (Melander, 1903). У Zhangsolvidae ситуация прямо противоположная – хоботки длинные у всех 10 известных видов этого семейства (Khramov et al., 2020).

Ни у одной из джангсольвид стилеты не обнаружены, что свидетельствует о нектарофагии как единственном способе их питания. *Cratomyia mimetica* Grimaldi, 2016 из бирманского янтаря и *Buccinatormyia gangnami* Khramov et Nam, 2019 из нижнего мела Южной Кореи несли на сегментах брюшка рисунок из светлых и темных пятен (рис. 11, *1*). Похожий рисунок украшает многих антофильных стратиомиид, сирфид и других Brachycera, которые подражают жалящим перепончатокрылым, питающимся на цветах (Grimaldi, 2016; Khramov et al., 2020). Наличие этого рисунка, как и пыльца на теле (Peñalver et al., 2015), подтверждает, что джангсольвиды тоже были нектарофагами, активными в дневное время. В некоторых местонахождениях джангсольвиды достаточно многочисленны – например, в нижнемеловой формации Чинджу (Южная

Корея) по числу находок (15) они стоят среди двукрылых на втором месте после Chaoboridae (А. Х., личные данные). Это говорит о том, что роль джангсольвид как опылителей могла быть достаточно важной. Предполагается, что вымирание джангсольвид во второй половине мелового периода было связано с исчезновением пищевой базы – энтомофильных голосеменных (Zhang, Wang 2017), однако неясно, почему по той же причине не вымерли также другие древние облигатные нектарофаги – акроцериды и неместриниды.

Bombyliidae – одно из самых крупных семейств антофильных двукрылых, включающее почти 5400 видов. Их имаго сегодня – облигатные нектарофаги, чей рацион дополняет пыльца (Панов, 2007), а на личиночной стадии бомбилииды, так же как акроцериды и неместриниды, ведут паразитоидный образ жизни. Утверждается, что среди современных двукрылых по опылительной активности сем. Bombyliidae стоит на втором месте после Syrphidae (Grimaldi, 1999). В Кении бомбилииды превосходят всех остальных двукрылых по количеству переносимой за один визит пыльцы (Willmer et al., 2017). В умеренном климате бомбилииды выступают в роли опылителей-генералистов (Kastinger, Weber, 2001). Длина хоботка у различных видов бомбилиид варьирует «чрезвычайно» (Yeates, 1994), однако никогда не бывает экстремальной. Обычно у длиннохоботковых бомбилиид хоботок всего в 2.4–4.8 раза превышает по длине голову (Зайцев, 1992, с. 152), изредка превышая длину тела (Marshall, Kirk-Spriggs, 2017: fig. 4.1). Это можно объяснить тем, что бомбилииды, в отличие от акроцерид и неместринид, из-за особенностей строения головной капсулы не могут подгибать хоботок под тело и даже в полете вынуждены держать его торчащим вперед (Зайцев, 1992, с. 163), что делает невозможным чрезмерное удлинение этого органа. Впрочем, данное объяснение работает лишь отчасти, поскольку Pangoniinae (Tabanidae) также неспособны подгибать хоботок (Karolyi et al., 2012), однако это не помешало некоторым из них, как было сказано выше, удлинить его до чрезвычайной степени.

Несмотря на обилие длиннохоботковых видов в современной фауне, не обнаружено ни одного мезозойского представителя бомбилиид с удлиненными ротовыми частями, хотя эти мухи известны со средней юры (Калугина, Ковалев, 1985), найдены в раннем мелу (Монголия; Ковалев, 1986), и более десятка видов описано из таймырского и бирманского меловых янтарей (Зайцев, 1986; Grimaldi et al., 2011; Grimaldi, 2016; Ye et al., 2019; Ngô-Muller et al., 2020). Подсемейственная принадлежность некоторых мезозойских бомбилиид неясна, но большинство относится к базальному подсем. Mythicomyiinae. Как и среди более продвинутых бомбилиид, среди современных Mythicomyiinae также встречаются виды с длинным хоботком (Evenhuis, 2007), так что если бы не отсутствие находок, существование таких видов теоретически можно было бы предположить и для мезозоя.

Полное отсутствие длиннохоботковых бомбилиид в мезозое резко контрастирует с их обилием в кайнозое (рис. 13, *1*, *3*, *4*), когда появляются другие современные подсемейства (Nel, de Ploëg, 2004; Nel, 2006, 2008; Wedmann, Yeates, 2008; Maheu, Nel, 2020). Бомбилииды с хоботком длиннее головы присутствуют в эоценовых французском и балтийском янтарях (Hennig, 1966; Nel, 2006) и разнообразны в эоцене США (Cockerell, 1909; Melander, 1949; Evenhuis, 1984; Labandeira, 2005: fig. 9.6; Greenwalt et al., 2015). Как и у пчел, быстрая радиация продвинутых (не относящихся к Mythicomyiinae) бомбилиид в кайнозое стала ответом на экспансию цветковых растений (Nel, 2008). Возможно также, что одновременный эволюционный «взлет» двух

Таблица 5. Список мезозойских видов Brachycera (Diptera) с сохранившимся длинным хоботком

Семейство/ надсемейство	Вид	PL (мм)	PL/HL	Местонахождение, возраст	Источник
Rhagionidae	*Elliprhagio macrosiphonius* Han et al., 2019	~0.9*	~ 0.9*	Даохугоу, J_2	Han et al., 2019
	Palaeoarthroteles mesozoicus Kovalev et Mostovski, 1997	♂1.3* ♀1.7*	♂1 ♀1.4*	Глушковская свита, J_3	Ковалев, Мостовский, 1997; эта статья, рис. 11, *2*, *3*
	Orsobrachyceron chinensis Ren, 1998	1.3	0.9	Исянь, K_1	Ren, 1998a
Tabanidae	*Baissomyia redita* Mostovski et al., 2003	2.9*	~1*	Байса, K_1	Мостовский и др., 2003
	Cratotabanus newjerseyensis Grimaldi, 2011	2.1	0.75*	Янтарь Нью-Джерси, K_2	Grimaldi et al., 2011
Tabanomorpha fam. indet.	*Palaepangonius eupterus* Ren, 1998	2	~1*	Исянь, K_1	Ren, 1998a
	P. glossa Grimaldi, 2016	♀1.7	1.9	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, 2016
	Atherhagiox ambiguum Grimaldi, 2016	♀0.47	1.5	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, 2016
	A. simulans Grimaldi, 2016	♀0.8	~1	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, 2016
	Galloatherix completus Grimaldi, 2016	♂0.52 ♀1.46	0.5 1.5*	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, 2016
Nemestrinidae	*Prosoeca saxea* Mostovski et Martínez-Delclòs, 2000	1.6*	~1*	Лас Ойес, K_1	Mostovski, Martínez-Delclòs, 2000
	Florinemestrius pulcherrimus Ren, 1998	3.1	~1*	Исянь, K_1	Ren, 1998a
	Protonemestrius jurassicus Ren, 1998	5	2.9*	Исянь, K_1	Ren, 1998a
	P. rohdendorfi Mostovski, 1998	2.6*	1.3*	Каратау, J_3	Мостовский, 1998; эта статья, рис. 12, *2*, *3*

Acroceridae	*Archocyrtus kovalevi* (Nartshuk, 1996)	12	8.7*	Каратау, J_3	Khramov, Lukashevich, 2019; эта статья, рис. 12, *1*
?Hilarimorphidae	*Cretahilarimorpha lebanensis* Myskowiak et al., 2016	0.64	2	Ливанский янтарь, K_1	Myskowiak et al., 2016
Zhangsolvidae	*Zhangsolva cupressa* (Zhang et al., 1993)	5.2*	3*	Формация Лайян, K_1	Nagatomi, Yang, 1998
	Burmomyia rossi Zhang et Wang, 2019	0.66	1.4	Бирманский янтарь, K_2	Zhang et al., 2019
	Cratomyia zhuoi Zhang et Wang, 2019	1.9	3.1	Бирманский янтарь, K_2	Zhang et al., 2019
	Linguatormyia teletacta Grimaldi, 2015	4.37	~2.2*	Бирманский янтарь, K_2	Arillo et al., 2015
	Buccinatormyia magnifica Arillo et al., 2015	3.85	~4.5*	Испанский янтарь, K_1	Arillo et al., 2015
	B. soplaensis Arillo et al., 2015	>1	>2*	Испанский янтарь, K_1	Arillo et al., 2015
	B. gangnami Khramov et Nam, 2019	2.9–5.2 **4.6**	1.6–3 **2.3**	Формация Чинджу, K_1	Khramov et al., 2019; эта статья, рис. 11, *1*
	Cratomyia macrorrhyncha Mazzarolo et Amorim, 2000	7	4.6*	Формация Крато, K_1	Mazzarolo, Amorim, 2000
	C. cretacica (Wilkommen, 2007)	1.3	~1*	Формация Крато, K_1	Wilkommen, Grimaldi, 2007
Empididae s. l.	Gen. sp.	~0.5	~1	Орапа, K_2	Mostovski, 2009

Примечание. Обозначения как в табл. 1, 3, 4.
*Измерения по опубликованным иллюстрациям.

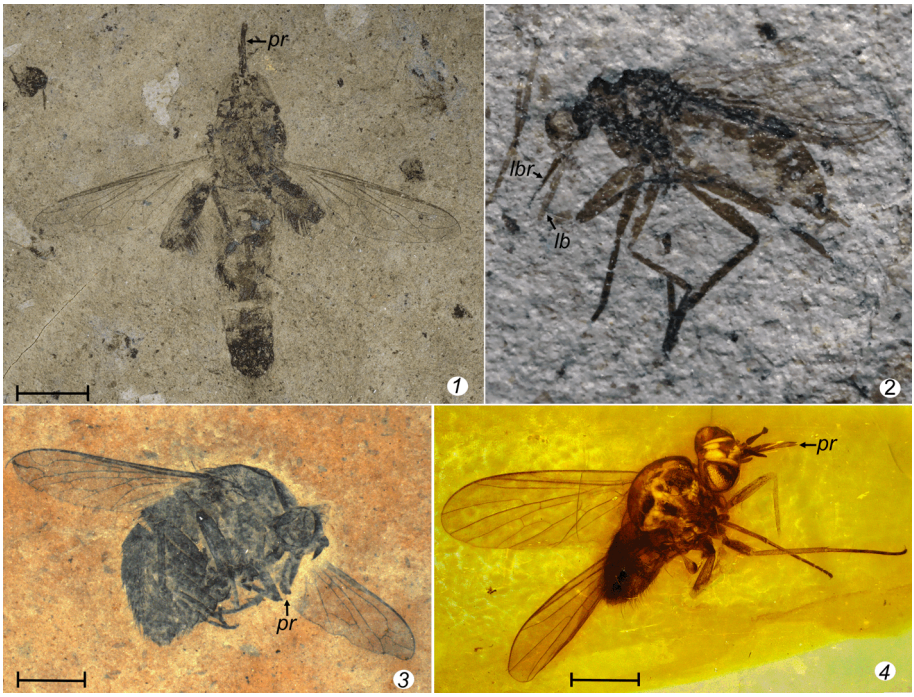


Рис. 13. Кайнозойские длиннохоботковые Brachycera (Diptera).

1 – Pachysystropus rohweri Cockerell, 1909 (Bombyliidae), Флориссант (США), терминальный эоцен, YPM IP 026175; фото Г. В. Мейера; *2 – Empis* sp. (Empididae) (определение И. В. Шамшева), Флориссант (США), терминальный эоцен; фото Р. Вольфа; *3 – Eoanomala melas* Greenwalt et Evenhuis, 2015 (Bombyliidae), формация Кишенен (США), средний эоцен, фото Д. Гринволта; *4 – Elektrophthiria magnifica* Nel, 2006 (Bombyliidae), янтарь Уазы (Франция), нижний эоцен; фото Г. Дойте.

Обозначения как на рис. 1–9.

Масштабная линейка: *1* – 3 мм; *3* – 2 мм; *4* – 1 мм; для *2* отсутствует.

этих антофильных групп был не просто совпадением, поскольку пчелы выступают в качестве основного хозяина для паразитоидных личинок многих бомбилид (Yeates, Greathead, 1997), и, следовательно, расцвет первых мог повлечь за собой и расцвет вторых. Интересно, что современные бомбилииды наиболее разнообразны и обильны в тех же засушливых и жарких биотопах средиземноморского типа, что и пчелы, и подобно пчелам исчезают в высоких широтах и в высокогорьях, уступая место другим семействам антофильных Brachycera (Kearns, 1992).

Empididae s. l. – это наиболее обычные длиннохоботковые антофилы из числа низших Brachycera в умеренном поясе. Этих некрупных и среднего размера мух, чей хоботок по длине в 2–3 раза превосходит голову (например, у рода *Empis*), можно в большом количестве встретить на самых разных цветах (Гринфельд, 1978, с. 122–123), хотя степень их участия в опылении и питании нектаром до сих пор остается малоизученной. Некоторые толкунчики совмещают хищничество с нектарофагией, используя хоботок как для прокалывания покровов других насекомых, так и для извлечения нек-

тара и пыльцы (Downes, Smith, 1969), причем обнаружены и нектарные грабители (Sinclair, Daugeron, 2017: fig. 51.6).

Вымершее подсемейство Protempidinae, известное с юры (Mostovski, 1999), вряд ли относится к Empididae (Grimaldi, Cumming, 1999; И. В. Шамшев, личное сообщение). Настоящие Empididae становятся многочисленными и разнообразными в раннем мелу, часто доминируя среди Brachycera (Coram et al., 2000; Mostovski, 2009). Из позднего мела описаны представители подсем. Empidinae (Grimaldi, Cumming, 1999), в котором сейчас сосредоточена основная масса длиннохоботковых форм, включая антофильный длиннохоботковый род *Empis* L., известный по отпечатку мухи без головы (Waters, 1989), а также экземпляр Empididae incertae sedis с относительно длинным хоботом, по-видимому, равным по длине голове (Mostovski, 2009: fig. 2D). Несмотря на обилие эмпидид в меловом периоде, среди них до сих пор не найдено ни одного вида с хоботком длиннее головы, хотя в кайнозое такие находки достаточно обычны (рис. 13, *2*). Например, у *Rhamphomyia craterae* Melander, 1949 из терминального эоцена Флориссанта хоботок в 3 раза длиннее головы (Melander, 1949), длиннохоботковые толкунчики *Empis* есть и в балтийском янтаре (Penney, Jepson, 2014: fig. 205). Можно предположить, что возникновение длиннохоботковых форм среди Empididae, как и среди Bombyliidae, было связано с распространением цветковых растений. Для прокалывания тонкой кутикулы насекомых длинный хоботок не требуется: многие современные энтомофаги из числа двукрылых (например, Asilidae) обходятся коротким хоботком, как это было характерно и для Empididae до того, как нектар стал важным дополнением к их плотоядной диете. Впрочем, не очень понятно, почему Empididae и Bombyliidae не обзавелись длинными хоботками еще в мезозое и не начали кормиться на энтомофильных мезозойских голосеменных, как это сделали их ровесники Nemestrinidae, Acroceridae и Zhangsolvidae.

Изолированные головы длиннохоботковых низших Brachycera. Находки изолированных крыльев, по которым можно с некоторыми оговорками определить систематическую принадлежность, но нельзя установить тип питания, – это привычное явление для палеоэнтомологов. С изолированными головами длиннохоботковых Brachycera ситуация прямо противоположная – остается только догадываться, к каким семействам принадлежали соответствующие двукрылые, однако в их нектарофагии сомневаться не приходится. Одна из таких голов (ПИН 5340/2662) в 2019 г. была найдена авторами настоящей статьи в нижнемеловом местонахождении Хасурты (Россия, Забайкалье). Она несет хоботок длиной 5.7 мм, который в 2.3 раза превосходит по длине голову (рис. 14, *1*). Лабрум достаточно короткий, лабеллумы узкие, что типично для нектарофагов, а дистальная часть хоботка образована прементумом, как у многих низших Brachycera, в частности у длиннохоботковых неместринид (Karolyi et al., 2012). Из этого местонахождения известна единственная неместринида, относящаяся к роду *Protonemestrius* Rohdendorf, 1968, у позднеюрских представителей которого обнаружен длинный хоботок (Мостовский, 1998), но у *Protonemestrius* sp. из Хасурты голова не сохранились. Кроме того, лабиум неместринид обычно склеротизован, а для антенн характерен тонкий стилус, тогда как на отпечатке видна одна антенна с довольно гомономными многочисленными (5?) члениками, а прементум несомненно был слабосклеротизованный и опушен редкими короткими волосками, что при подобном удлинении встречается довольно редко. Подобное сочетание признаков известно в другом семействе, Austroleptidae, у рода *Austroleptis* Hardy, 1920 (Fachin et al., 2018), например, у длиннохоботкового вида *A. longirostris* Fachin et al., 2018. Этот род

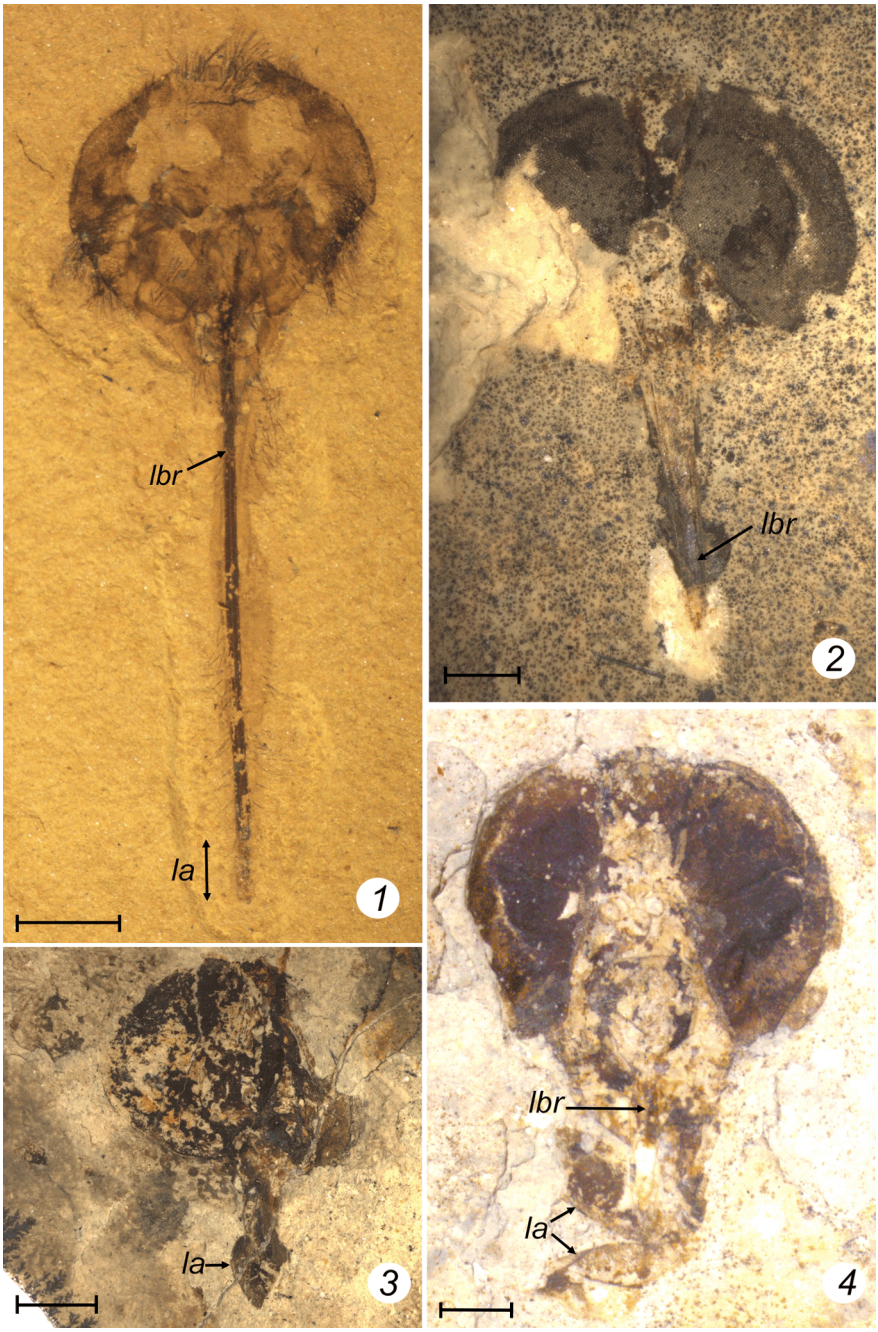


Рис. 14. Головы длиннохоботковых Brachycera (Diptera) из нижнего мела Забайкалья.

1 – ?Austroleptidae, Хасурты, ПИН 5340/2662; *2* – Mydidae, по: Labandeira et al., 2007, Байса, ПИН 3064/9930; *3* – Apioceridae, по: Labandeira, 2005, Байса, ПИН 4210/6380; *4* – Nemestrinidae, по: Mostovski, Martínez-Delclòs, 2000 или Mydidae, по: Labandeira et al., 2007, Байса, ПИН 3064/9690.

Обозначения как на рис. 1–9.

Масштабная линейка: *1*, *2*, *4* – 1 мм; *3* – 2 мм.

ныне выделяется в монотипическое семейство, но еще совсем недавно рассматривался в рамках Rhagionidae (Kerr, 2010). При многочисленности и разнообразии крыльев рагионидного типа в местонахождении Хасурты эта версия не кажется неправдоподобной и нуждается в дальнейшей проверке.

Несколько изолированных голов с хоботками разной длины уже были описаны из нижнего мела Забайкалья. Вначале без каких-либо объяснений одна голова (рис. 14, *3*) отнесена к Nemestrinidae (Mostovski, Martínez-Delclòs, 2000: fig. 22), позже она и две другие (рис. 14, *2*, *3*) – к Apioceridae или Mydidae (Labandeira, 2005: fig. 9.5, D–G; Labandeira et al., 2007: fig. 4, J–L). Хотя во всех 3 семействах немало длиннохоботковых нектарофагов, оснований для таких отнесений пока явно недостаточно и принадлежность голов остается под вопросом до обнаружения целых экземпляров.

Cyclorrhapha. На круглошовных мух приходятся, по некоторым подсчетам, 91 из 117 семейств и две трети видового разнообразия современных Brachycera (Wiegmann et al., 2011). В отличие от прямошовных Brachycera, хоботок круглошовных мух в состоянии покоя способен полностью втягиваться в головную капсулу, даже если он в развернутом виде по длине существенно превосходит голову, как, например, у *Rhingia* Scopoli, 1763 и ряда других Syrphidae. Это происходит благодаря вворачивающейся мембранозной вставке между стенкой головной капсулы и прементумом. В посмертном состоянии хоботок круглошовных мух чаще всего втянут, так что его реальную длину довольно затруднительно установить даже у наколотых современных экземпляров, не говоря уже об ископаемых находках.

Лишь у некоторых Cyclorrhapha подвижный и мясистый хоботок, в целом характерный для этой группы, благодаря сильной склеротизации и одновременному удлинению гаустеллума и лабеллумов становится жестким и невтяжным, в этом отношении приближаясь к хоботку длиннохоботковых низших Brachycera. Длинные жесткие хоботки среди Cyclorrhapha встречаются не только у кровососущих видов, таких как хорошо известные *Glossina* Wiedemann, 1830 и *Stomoxys* Geoffroy, 1762, но у и ряда нектарофагов, питающихся на цветах с глубоким венчиком. В особенности длиннохоботковость типична для Tachinidae (Allen, 1929; Andersen, 1982; Gilbert, Jervis, 1998) – это семейство благодаря сочетанию паразитоидных личинок и антофильных длиннохоботковых имаго, характерных для ряда родов, можно рассматривать как своеобразный аналог Nemestrinidae и Bombyliidae среди Cyclorrhapha. Нектарофаги с длинным склеротизованным хоботком есть также среди Conopidae и Phoridae (Гринфельд, 1978, с. 124–125; Gilbert, Jervis, 1998). Теоретически, ротовые части таких длиннохоботковых Cyclorrhapha должны хорошо сохраняться в ископаемом виде.

В большинстве современных экосистем антофильные круглошовные мухи по обилию и активности превосходят низших Brachycera. Во многом первенство Cyclorrhapha в этой экологической нише достигается за счет мух-журчалок (Syrphidae), которые по значимости стоят на первом месте среди всех антофильных двукрылых (Larson et al., 2011). Например, на журчалок приходится 16 % совокупной массы пыльцы, транспортируемой всеми двукрылыми на английских сельхозугодиях (Orford et al., 2015). Журчалки сопоставимы с пчелами, не относящимися к *Apis melifera*, по числу визитов к цветам целого ряда сельскохозяйственных культур (Rader et al., 2016). Высшие Cyclorrhapha также очень часто посещают цветы – например, представители Calyptratae, такие как Muscidae, Tachinidae, Calliphoridae и Anthomyi-

idae, доминируют в качестве опылителей в арктических и альпийских экосистемах (Kearns, 1992; Larson et al., 2011).

По сравнению с современной диптерофауной в мезозое доля представителей Cyclorrhapha среди Brachycera была пренебрежимо мала. Древнейшие круглошовные мухи известны с раннего мела, однако вплоть до начала кайнозоя они были представлены лишь базальными семействами, объединяемыми в парафилетическую группу Aschiza, такими как Opetiidae, Platypezidae, Phoridae и Lonchopteridae (Grimaldi, Cumming, 1999; Coram et al., 2000). Выраженных антофильных адаптаций среди этих меловых Aschiza не отмечалось. Сирфиды также относятся к Aschiza и, теоретически, они могли появиться в рамках меловой радиации данной группы, а их обнаружение в позднем мелу было недавно предсказано (Grimaldi, 2018). Тем не менее, до сих пор не найдено ни одной сирфиды мелового возраста, в ископаемом состоянии они известны лишь с эоцена (Nidergas et al., 2018). Из бирманского янтаря по единственному самцу описан род *Prosyrphus* Grimaldi, 2018, который относят к предковой группе Syrphidae из-за отсутствия у него некоторых апоморфий семейства в жилковании (Grimaldi, 2018). Единственная предполагаемая меловая сирфида из таймырского янтаря – это экземпляр плохой сохранности с отсутствующими крыльями, относящийся предположительно к Platypezoidea (Popov, 2015). Отсутствие сирфид в мелу резко контрастирует с их обилием и разнообразием в кайнозое. К настоящему моменту описано более 100 видов кайнозойских сирфид (Nidergas et al., 2018), только в коллекциях балтийского янтаря насчитывается более 150 мух этого семейства (Hull, 1945).

Радиация круглошовных мух из группы Schizophora пришлась на кайнозой (Wiegmann et al., 2011). Палеонтологическая летопись основных антофильных семейств из числа Schizophora весьма скудна, что, по-видимому, означает сравнительно недавнее происхождение этих семейств. В частности, древнейшие Conopidae и древнейшие Calyptratae в лице Anthomyiidae известны из балтийского янтаря (Michelsen, 2000; Rocha et al., 2015). Если не считать кровососущих мух рода *Glossina* из терминального эоцена Флориссанта (Smith, Moe-Hoffman, 2007, fig. 3F), ископаемые круглошовные мухи с сохранившимися длинными хоботками, насколько нам известно, до сих пор не обнаружены. В любом случае не вызывает сомнений, что длиннохоботковость у Cyclorrhapha возникла в кайнозое и связана с питанием на цветковых растениях.

Из вышесказанного очевидно, что в ходе эволюции Brachycera длинные хоботки для питания нектаром возникали неоднократно, зачастую по нескольку раз в пределах одного и того же семейства. В мезозое экологическая ниша длиннохоботковых нектарофагов была занята исключительно низшими Brachycera, такими как Nemestrinidae, Acroceridae, Zhangsolvidae и, возможно, Tabanomorpha. Эта когорта длиннохоботковых Brachycera возникновением удлиненных ротовых частей почти наверняка обязана мезозойским энтомофильным голосеменным. Вторая когорта длиннохоботковых Brachycera появилась в кайнозое и с самого начала была связана с цветковыми. Помимо всех антофильных Cyclorrhapha в эту кайнозойскую когорту входит ряд низших Brachycera (Bombyliidae, Empididae), которые обзавелась длинными хоботками с большим запозданием, хотя их эволюционная история простирается далеко в мезозой. Отмечалось, что частота находок Bombyliidae в кайнозое возрастает, тогда как находки Nemestrinidae идут на спад (Nel, 2008). Действительно, хотя некоторые представители мезозойской длиннохоботковой когорты (Nemestrinidae, Acroceridae, Tabanomorpha)

смогли переключиться на питание нектаром цветковых растений, по сравнению с кайнозойской когортой нектарофагов в настоящее время они играют подчиненную роль.

V. Lepidoptera

Чешуекрылые (Lepidoptera) – самая разнообразная группа ныне живущих хоботковых нектарофагов (Wardhaugh, 2015). Этот отряд, в ископаемом виде известный с терминального триаса и ранней юры, включает 124 семейства и около 160 000 описанных видов (Kristensen et al., 2007), больше 99.9 % из которых относятся к группе Glossata, чьим главным отличительным признаком служит наличие хоботка. Если у перепончатокрылых, сетчатокрылых и скорпионниц в ходе эволюции хоботки независимо появлялись несколько раз, то у чешуекрылых возникновение хоботка было однократным событием (Krenn et al., 2005). Поэтому, в отличие от многих других хоботковых нектарофагов, хоботки которых в пределах отряда значительно варьируют по набору составных элементов, их пропорциям и функциональной роли, план строения хоботка у всех Glossata единообразен и включает две удлиненных галеа, формирующих единый пищевой канал (за исключением базальных семейств, таких как Neopseustidae и Eriocraniidae, у которых галеа отстоят друг от друга при питье). Имеются также лабиальные и максиллярные щупики (последние чаще всего редуцированы). Все остальные элементы ротовые частей, включая мандибулы, у Glossata подверглись редукции. Хорошо развитые, функциональные мандибулы есть только у бесхоботковых (non-Glossatan) молей, в настоящее время представленных 3 небольшими семействами: Micropterigidae, Agathiphagidae и Heterobathmiidae.

Важная особенность хоботковых чешуекрылых – способность спирально свертывать хоботок в нерабочем состоянии. У наиболее базальных Glossata, таких как Eriocraniidae, скручивание хоботка достигается лишь за счет эластичной кутикулы, тогда как у всех остальных семейств, объединяемых в группу Myoglossata, хоботок многократно скручивается за счет внутренней мускулатуры галеа (Krenn, Kristensen, 2004). Благодаря такой мускулатуре Myoglossata получили возможность практически неограниченного удлинения хоботка, не сталкиваясь с неудобствами, какие мог бы вызывать этот орган, оставаясь все время в распрямленном состоянии, как у некоторых длиннохоботковых мух (Nemestrinidae, Acroceridae, Tabanidae: Pangoniinae) и пчел (Apidae: Euglossini). Кроме того, продвинутые Myoglossata приобрели дополнительный ряд вентральных легул (зубцов) на галеа, что обеспечило более герметичное замыкание пищевого канала и открыло новые возможности для нектарофагии. Чешуекрылых с таким усовершенствованным запирающим механизмом хоботка объединяют в группу Eulepidoptera, в которую входят практически все Myoglossata, за исключением десяти базальных семейств, таких как Nepticulidae (Krenn, Kristensen, 2000; Krenn, 2010).

Благодаря вышеперечисленным особенностям современные продвинутые Eulepidoptera из группы Apoditrysia по абсолютной и относительной длине хоботка превосходят всех остальных насекомых-нектарофагов, что дает им доступ к труднодоступным источникам нектара, таким как очень длинные шпорцы тропических орхидей. У южноамериканского бражника *Amphimoea walkeri* (Boisduval, 1875), рекордсмена в данном отношении, предельная длина хоботка составляет 280 мм, у ряда других тропических бражников хоботки достигают сравнимых значений, в расправленном виде в 3–4 раза превосходя остальное тело по длине (Miller, 1997) и в состо-

янии покоя скручиваясь не менее чем в 20 оборотов (Müller, 1873). У южноамериканского вида *Damas immaculata* Nicolay, 1973 (Hesperiidae), дневной бабочки с самым длинным хоботком, длина этого органа достигает 52 мм, что в 2.4 раза превышает длину тела (Bauder et al., 2014). Количество оборотов хоботка у Hesperiidae в состоянии покоя достигает 7.5 (Krenn, Bauder, 2017).

Скудость палеонтологической летописи чешуекрылых уже давно стала притчей во языцех (Козлов, 1988). Крыловые чешуйки препятствует быстрому намоканию и погружению этих насекомых на дно, что необходимо для захоронения в виде каменных отпечатков. Эта же особенность затрудняет прилипание чешуекрылых к натекам смолы, что снижает их встречаемость в янтарях. Кроме того, из-за чешуек на ископаемых чешуекрылых плохо различимо жилкование и другие диагностические признаки, что усложняет их определение. В результате по числу описанных ископаемых видов отряд Lepidoptera в 10 раз уступает Hymenoptera и в 16 раз – Diptera, хотя современное видовое разнообразие этих трех отрядов сопоставимо (Pape et al., 2011; Aguiar et al., 2013; Sohn et al., 2015). Относительная немногочисленность ископаемых чешуекрылых всегда делала их благодатным материалом для подготовки многочисленных обзорных статей (Shields, 1976; Whalley, 1986; Козлов, 1988; Skalski, 1990). Самые свежие из таких обзоров были опубликованы совсем недавно (Sohn et al., 2012; Sohn, Lamas, 2013; Sohn et al., 2015; De Jong, 2017), что избавляет нас от необходимости прослеживать палеонтологическую летопись отдельных надсемейств, ограничившись обсуждением ключевых моментов эволюции ротовых частей отряда в целом. В своем обзоре мы будем следовать схеме классификации чешуекрылых, разработанной Н. П. Кристенсеном с соавт. (Kristensen et al., 2007).

Древнейшие чешуекрылые, известные по отпечаткам тел и крыльев, найдены в ранней юре – как и большинство мезозойских представителей отряда, они относятся к бесхоботковым молям (Sohn et al., 2012). Свидетельства существования Glossata до начала мелового периода крайне незначительны. Предполагаемые крыловые чешуйки Glossata обнаружены в терминальном триасе вместе с чешуйками бесхоботковых молей (Van Eldijk et al., 2018). Древнейшей описанной находкой Glossata с сохранившимся телом считается *Protolepis cuprealata* Kozlov, 1989 неясной семейственной принадлежности из верхней юры Каратау. Тем не менее, переизучение голотипа данного вида не позволило с уверенностью подтвердить наличие у него хоботка (М. Хейккила, личное сообщение).

Начиная с раннего мела, находки Glossata становятся более многочисленными и определенными. Представители базального сем. Eriocraniidae с удлиненными галеа, не соединенными в общий хоботок, описаны из нижнего мела Забайкалья (Kopylov et al., 2020). Неописанная гусеница хоботковых бабочек найдена в ливанском янтаре (Grimaldi, 1999: fig. 12e), там же обнаружены крыловые чешуйки, возможно, принадлежащие представителю сем. Incurvariidae (Whalley, 1986), хотя их идентификация вызывает вопросы (Козлов, 1988). Неописанные имаго Lophocoronidae и Incurvariidae указывались из верхнемелового таймырского янтаря (Skalski, 1979). Головная капсула гусеницы, предположительно относящейся к Tineoidea (Скальски, 1979), найдена в канадском янтаре (Mackay, 1970). В США фрагмент оболочки яйца совки (Noctuidae) найден при просеивании верхнемеловых глин (Gall, Tiffney, 1983), однако единичность этой находки заставляет подозревать современное загрязнение. Неописанные Glossata с сохранившимся коротким хоботком присутствуют как в бирманском янтаре

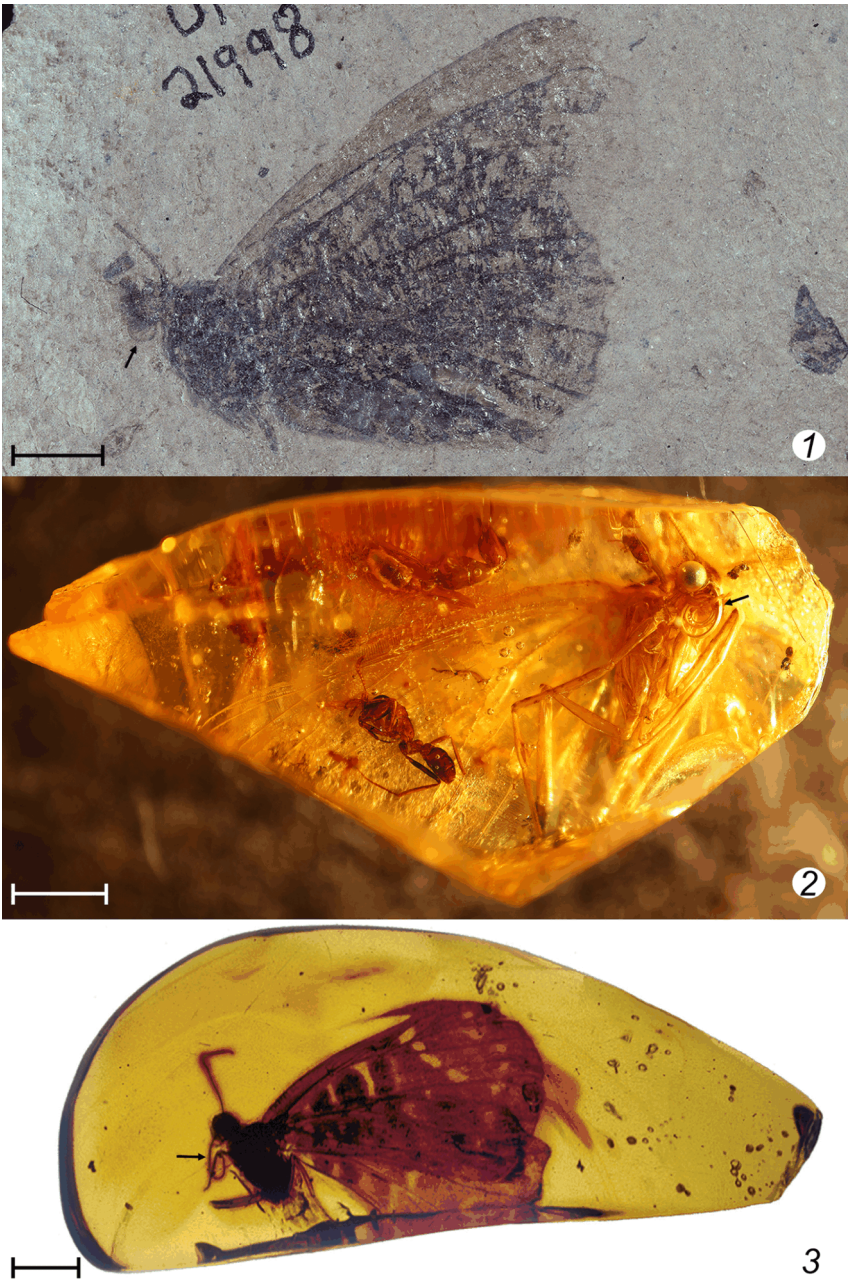


Рис. 15. Ископаемые и субфоссильные Papilionoidea (Lepidoptera) с сохранившимися хоботками.

1 – *Oligodonta florissantensis* Brown, 1976 (Nymphalidae), Флориссант, терминальный эоцен, FLFO-108/UF-21998; фото Г. В. Мейера; *2* – ?Pieridae, танзанийский копал, плейстоцен (определение А. В. Крупицкого), YPM IP 238406; фото С. Х. Батс; *3* – *Voltinia dramba* Hall et al., 2004 (Riodinidae), доминиканский янтарь, миоцен; фото Дж. П. В. Холла.

Стрелками отмечены хоботки.

Масштабная линейка: *1*, *3* – 5 мм; *2* – 3 мм.

(Grimaldi et al., 2002: fig. 42d), так и в верхнемеловом янтаре Нью-Джерси (Grimaldi, 1999: fig. 12e). Также из бирмита было описано чешуекрылое *Tanyglossus orectometopus* Poinar, 2017, отнесенное к Douglasiidae (Gracillarioidea). Утверждается, что оно обладало хоботком длиной 1.6 мм, превосходящим по длине тело (Poinar, 2019). Однако длинная прямая структура, тянущаяся под брюшком, которую Дж. Пойнар считает хоботком, не похожа на хоботок чешуекрылых, полностью или частично свернутый в состоянии покоя или post mortem. Кроме того, хоботки таких пропорций, насколько нам известно, никогда не встречаются у современных базальных Microlepidoptera. Чтобы уточнить строение ротовых частей данного чешуекрылого и определить его систематическое положение, необходимо переизучение голотипа.

Помимо телесных остатков имаго и личинок на существование Glossata в мелу указывают также ихнологические данные. Многочисленные следы минирования гусеницами Nepticulidae были найдены на листьях покрытосеменных из верхнего мела США и Казахстана (Doorenweerd et al., 2015). Повреждения листьев, связанные с деятельностью гусениц Incurvarioidea, отмечены из верхнего мела Израиля (Krassilov, Shuklina, 2008). Из этих же местонахождений указывалась также листовая флора с ходами минеров из надсем. Gracillarioidea – мины Bucculatricidae из верхнего мела Казахстана (Козлов, 1988) и мины Gracillariidae из верхнего мела США (Labandeira et al., 1994), хотя надежность идентификации последних ставилась под сомнение (Grimaldi, 1999).

Пищевое поведение имаго современных низших Glossata изучено недостаточно. Немногие имеющиеся наблюдения свидетельствуют, что эти чешуекрылые используют свои короткие хоботки не для высасывания труднодоступного нектара, а для поглощения различных жидкостей, выступающих на поверхность, таких как вода и растительный сок в случае Eriocraniidae (Krenn, Kristensen, 2000) или выделения экстрафлоральных нектарников в случае Nepticulidae (Downes, 1968). Предполагается поэтому, что изначально хоботок появился у чешуекрылых не в связи с нектарофагией, а как средство для быстрого восполнения дефицита воды (Стекольников, Корзеев, 2007). Если двигаться в восходящем направлении по системе отряда, то нектарофагия у чешуекрылых наблюдается лишь с уровня Incurvarioidea, т. е. с самых базальных Eulepidoptera (Krenn, Kristensen, 2000). Однако эта группа, в мезозое представленная надсемействами Incurvarioidea, Tineoidea и Gracillarioidea, как явствует из только что приведенного обзора ископаемых находок, отмечается лишь с верхнего мела, причем только по косвенным свидетельствам, весьма фрагментарным и ненадежным – пока достоверно не описано ни одного имаго мезозойских Eulepidoptera. Таким образом, можно констатировать, что в мезозое чешуекрылые еще не освоили нишу хоботковых нектарофагов или же их роль в этом качестве была крайне незначительна.

Практически полное отсутствие хоботковых чешуекрылых, в особенности Eulepidoptera, в крупных мезозойских лагерштеттах нельзя полностью списать на их низкий тафономический потенциал, поскольку в кайнозое в тех же обстановках они представлены уже гораздо лучше, хотя, конечно, не так обильно, как другие насекомые. По числу экземпляров мезозойские чешуекрылые составляют всего 2 % от более чем 4200 представителей этого отряда, найденных в ископаемом состоянии – остальные 98 % приходятся на кайнозой (Sohn et al., 2015). Именно в кайнозое, судя по ископаемым данным, появилось большинство эулепидоптерных надсемейств из группы Ditrysia, которая в настоящее время включает 98 % видов всех чешуекрылых.

Если верить редким косвенным и весьма небесспорным свидетельствам на этот счет, то в мезозое Ditrysia были представлены лишь базальными надсемействами Tineoidea и Gracillarioidea, тогда как уже с раннего эоцена по отпечаткам тел и крыльев известны продвинутые представители этой группы, объединяемые в группу Apoditrysia, куда относятся все макролипедоптеры. За счет дополнительной мускулатуры хоботок Apoditrysia отличается повышенной подвижностью, необходимой для антофилии (Стекольников, Корзеев, 2007). В большинстве случае хоботок у этой группы чешуекрылых используется для потребления нектара, однако он также может применяться для сбора пыльцы, прокалывания фруктов, кровососания, клептопаразитизма, а также для высасывании пота, мочи, слезных выделений и при посещении грязи, трупов, открытых ран и экскрементов (Downes, 1973; Büttiker et al., 1996).

Не считая балтийского янтаря, из всех кайнозойских местонахождений ископаемыми чешуекрылыми наиболее богата датская формация Фур, датируемая поздним палеоценом – ранним эоценом. Из нее происходят древнейшие находки ряда надсемейств Apoditrysia, таких как Pyraloidea (Heikkilä et al., 2018) и Papilionoidea (De Jong, 2016), причем первые – с сохранившимся хоботком. В балтийском янтаре преобладают микролепидоптеры, среди которых попадаются длиннохоботковые формы, такие как Tortricidae (Козлов, 1988). Бабочки сем. Nymphalidae с сохранившимися хоботками, *Lethites reynesii* (Scudder, 1872) и *Oligodonta florissantensis* Brown, 1976, найдены в верхнем олигоцене Франции и терминальном эоцене США соответственно (Scudder, 1875, Pl. I: fig. 2; De Jong, 2017: fig. 8; рис. 15, *1*). Бабочка *Voltinia dramba* Hall et al., 2004 (Riodinidae) с длинным хоботком описана из доминиканского янтаря (Hall et al., 2004; рис. 15, *3*). Неописанный представитель предполагаемой Pieridae с хорошо сохранившимся хоботком найден в танзанийском копале (рис. 15, *2*). Поскольку хоботки ископаемых бабочек, как правило, находятся полностью или частично в свернутом состоянии, их точную длину установить затруднительно. В любом случае эти и другие находки красноречиво свидетельствуют, что чешуекрылые, включая макролепидоптер, все-таки регулярно попадают в палеонтологическую летопись. Поэтому сделанный на основе молекулярных данных вывод о том, что основная радиация Ditrysia (включая даже дневных бабочек!) произошла уже в раннем мелу в ходе коэволюции с ранними покрытосеменными (Wahlberg et al., 2013), опровергается полным отсутствием ископаемых находок соответствующего возраста. Вместо коэволюционного сценария для Ditrysia надо предполагать быструю колонизацию уже имевшегося разнообразия покрытосеменных, сложившегося к началу кайнозоя.

VI. Hymenoptera

Перепончатокрылые – это один из наиболее разнообразных отрядов насекомых, насчитывающий более 152 000 описанных видов в составе 130 семейств (Aguiar et al., 2013) и существующий с позднего триаса (Расницын, 1980). Нектар и пыльца составляют основу рациона многих, если не большинства, взрослых перепончатокрылых, включая группы с паразитоидными и плотоядными личинками. Особенность строения ротового аппарата перепончатокрылых заключается в том, что даже при наличии хоботка у них сохраняются функциональные грызущие мандибулы.

Длинные хоботки различного строения, предназначенные для эксплуатации труднодоступных источников нектара, неоднократно возникали в разных ветвях этого отряда на основе лабиомаксиллярного комплекса. В частности, длинные хоботки имеются у

отдельных родов пилильщиков семейств Pergidae и Tenthredinidae (Houston, 1983; Jervis, Vilhelmsen, 1999; Smith, Naito, 2015), у некоторых наездников сем. Braconidae (Jervis, 1998), а также у целого ряда жалящих, таких как веспиды (Krenn et al., 2002; Mauss et al., 2019) и сфекоидные осы (Gillaspy, 1963; Krenn et al., 2005). Тем не менее, эпизодическое появление форм с удлиненными ротовыми частями не оказало значительного влияния на эволюционную судьбу ни одной из перечисленных групп. Из всех длиннохоботковых перепончатокрылых значительного видового разнообразия достигли только пчелы (Apiformes), насчитывающие около 20 000 рецентных видов в составе нескольких семейств, число и состав которых дискуссионны (Michener, 2007). Помимо пчел в ископаемом состоянии неизвестны какие-либо другие перепончатокрылые с хоботками, из чего следует, что в прошлом, как и в настоящее время, такие формы были большой редкостью.

Если у большинства перепончатокрылых длинные хоботки появлялись от случая к случаю, то у пчел тенденция к удлинению ротовых частей стала определяющей. Интересно, что длиннохоботковыми формами изобилуют также цветочные осы (Vespidae: Masarinae), которые, как и пчелы, заготовляют для личинок пыльцу, а не животную пищу: длинные хоботки возникали в этом подсемействе дважды и есть по меньшей мере у 9 из 14 родов (Krenn et al., 2002; Hermes, Melo, 2006; Garcette-Barrett, Klassen Dück, 2010). Тем не менее, несмотря на сходную биологию, цветочные осы не смогли повторить успех пчел, которые в силу своего обилия и распространенности стоят на первом месте среди опылителей современных цветковых. Например, в английских садах 80 % посещений цветков приходится на долю пчел, для вересковых пустошей этот показатель еще выше – 94 %, в кенийской саванне он ниже, но тоже очень значителен – 55 % (Willmer et al., 2017). В тропическом поясе, центре растительного разнообразия, пчелы в среднем опыляют 45 % видов растений, причем в лесах на Коста-Рике и Борнео доля таких видов достигает 70 % (Wardhaugh, 2015). Значение пчел ощутимо падает только в условиях низких температур, например, в некоторых альпийских и арктических экосистемах, где на первое место среди опылителей выходят двукрылые (Kearns, 1992; Pont, 1993; Tiusanen et al., 2016).

Хотя современная флора цветковых непредставима без пчел, на первых этапах эволюции их взаимодействие с пчелами, по-видимому, имело гораздо меньший масштаб. Предположение о существенном влиянии пчел на меловую радиацию эудикот (двудольных), основанное на данных молекулярной филогении (Cardinal, Danforth, 2013), не находит поддержки на палеонтологическом материале. В то время как сфекоидные осы, от которых ведут происхождение пчелы, известны с раннего мела (Расницын, 1980: с. 116–117), самые ранние бесспорные находки самих пчел датируются лишь началом кайнозоя: речь идет о пчелах из палеоценовых отложений французского местонахождения Mená (Nel, Petrulevičius, 2003; Michez et al., 2009). Пчелы из Mená относятся к продвинутым длинноязычковым семействам Apidae и Megachilidae, поэтому логично предположить, что радиация более базальных семейств пчел произошла еще в конце мелового периода. Однако это предположение можно подкрепить лишь косвенными свидетельствами, такими как норки в верхнемеловых палеопочвах США и Аргентины, которые напоминают подземные гнезда современных Halictidae (Elliott, Nations, 2008; Genise et al., 2020), а также цветы Clusiaceae со смолопродуцирующими стаминодиями (туронская флора Нью-Джерси), предположительно предназначавшимися для привлечения пчел (Crepet, Nixon, 1998). В то же время все попытки обнаружить телесные остатки меловых пчел пока остаются безрезультатными.

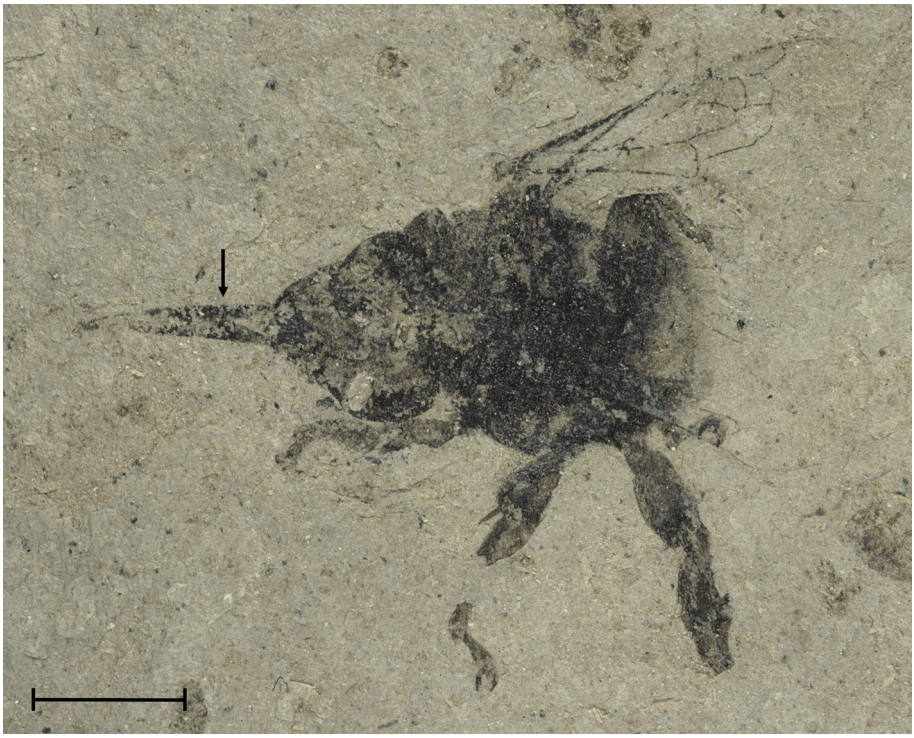


Рис. 16. *Anthophora melfordi* Cockerell, 1908 (Apidae), Флориссант, терминальный эоцен; фото Г. В. Мейера.

Стрелкой отмечен хоботок.

Масштабная линейка: 3 мм.

Перепончатокрылое *Melittosphex burmensis* Poinar et Danforth, 2006 из мелового бирманского янтаря, объявленное «древнейшей пчелой» из-за наличия ветвистых волосков (Poinar, Danforth, 2006), лишено других пчелиных апоморфий, таких как расширенные задние базитарзусы, и впоследствии было классифицировано как сфекоидная оса, близкая к Crabronidae (Michez et al., 2011; Danforth, Poinar, 2011). По этим же причинам к сфекоидным осам следует отнести и перепончатокрылое *Discoscapa apicula* Poinar, 2020, описанное недавно в качестве базальной пчелы из того же бирманского янтаря (Poinar, 2020). Не считая этих двух находок, на сегодня единственный потенциальный кандидат в меловые пчелы – *Cretotrigona prisca* (Michener et Grimaldi, 1988), однако возраст данного экземпляра вызывает сомнения. Янтарный фрагмент, в котором заключена эта пчела, на основании старой музейной этикетки и химического анализа был идентифицирован в качестве верхнемелового янтаря Нью-Джерси (Michener, Grimaldi, 1988). Тем не менее, вид *C. prisca* относится к очень продвинутой группе тропических безжальных пчел (Apidae: Meliponini) и настолько похож на современных ее представителей, что изначально был включен в рецентный род *Trigona* Jurine, 1807 (Michener, Grimaldi, 1988; Engel, 2000), что уже само по себе неожиданно на фоне полного отсутствия в мелу других, более базальных пчел. Кроме того, переизучение *C. prisca* показало, что в том же янтарном блоке присутствуют высшие термиты, характерные для миоценового доминиканского янтаря, но отсутствующие в

мелу (Rasnitsyn, Michener, 1991). Таким образом, *C. prisca* нельзя рассматривать как надежное указание на меловую радиацию пчел.

Даже с поправкой на общую скудость находок верхнемеловых насекомых полное отсутствие остатков пчел этого возраста свидетельствует либо об их малочисленности в тогдашних экосистемах, либо о крайне быстрых темпах их радиации в терминальном мелу. Наконец, если предположить, что длинноязычковые пчелы, появившиеся в палеонтологической летописи первыми, вопреки распространенному мнению являются одними из самых базальных, то гипотеза о скрытой радиации пчел в мелу вообще становится ненужной (Danforth et al., 2006). Так или иначе, все известные находки ископаемых пчел приходятся на кайнозой. Сводный список, опубликованный 10 лет назад, включает 184 вида ископаемых пчел (Michez et al., 2011); с учетом новых публикаций (Engel et al., 2012, 2013, 2018; Engel, Breitkreuz, 2013; Engel, Michener, 2013; Dehon et al., 2014, и др.) это число уже превысило две сотни. Однако стоит отметить, что палеонтологическая летопись пчел довольно неравномерна: большинство описанных видов происходит всего из 3 источников: из эоценового балтийского янтаря, из терминального эоцена Флориссанта (США) и из миоценового доминиканского янтаря (Michez et al., 2011).

По строению хоботка пчелы традиционно подразделяются на две группы: длинноязычковых, в число которых входят Apidae и Megachilidae, и короткоязычковых, к которым относятся все остальные семейства (Michener, 2007: p. 92). У длинноязычковых пчел язычок (сросшиеся глоссы) длиннее, чем остальной лабиум (прементум), и находится внутри пищевого канала, дорсальная часть которого образована удлиненными галеа, а вентральная – уплощенными и вытянутыми 1-м и 2-м члениками лабиальных щупиков. У короткоязычковых пчел лабиальные щупики не видоизменены, а длина язычка невелика по сравнению с хоботком в целом, что соответствует предковому состоянию ротовых частей. За некоторыми исключениями, такими как орхидные пчелы (Apidae: Euglossini) с преимущественно сосущим хоботком, втягивание нектара у большинства пчел сопровождается лижущими движениями язычка, так что его строение напрямую сказывается на функциональных свойствах хоботка. У небольших пчел относительная длина язычка не влияет на скорость поглощения нектара, однако при возрастании размеров тела длинноязычковые виды получают преимущество (Harder, 1983).

Доля длинноязычковых пчел была высокой уже с самого начала кайнозоя – к ним принадлежат обе древнейшие пчелы, описанные из палеоцена Mená (Nel, Petrulevičius, 2003; Michez et al., 2009). Из балтийского янтаря известно 38 видов пчел, представленных 160 экземплярами, и из них только 4 экземпляра 3 видов относятся к короткоязычковым семействам (Michez et al., 2011). В раннеэоценовом индийском янтаре встречаются исключительно длинноязычковые пчелы (Engel et al., 2013). В более молодом доминиканском янтаре пропорция иная: только 9 видов пчел из 21 являются длинноязычковыми (Engel et al., 2012). Важно отметить, что сама по себе принадлежность той или иной ископаемой пчелы к короткоязычковой группе не позволяет судить, какие источники нектара она эксплуатировала. Короткоязычковые пчелы, вопреки своему названию, не всегда обладают коротким хоботком. Ряд современных видов Halictidae, Melittidae, Andrenidae и Colletidae могут дополнительно наращивать длину ротовых частей за счет прементума, максиллярных или лабиальных щупиков или же язычка (в последнем случае, однако, лабиальные щупики не входят в состав

пищевого канала, как у длинноязычковых пчел) и таким образом получать доступ к нектару в цветах с длинным венчиком (Laroca et al., 1989).

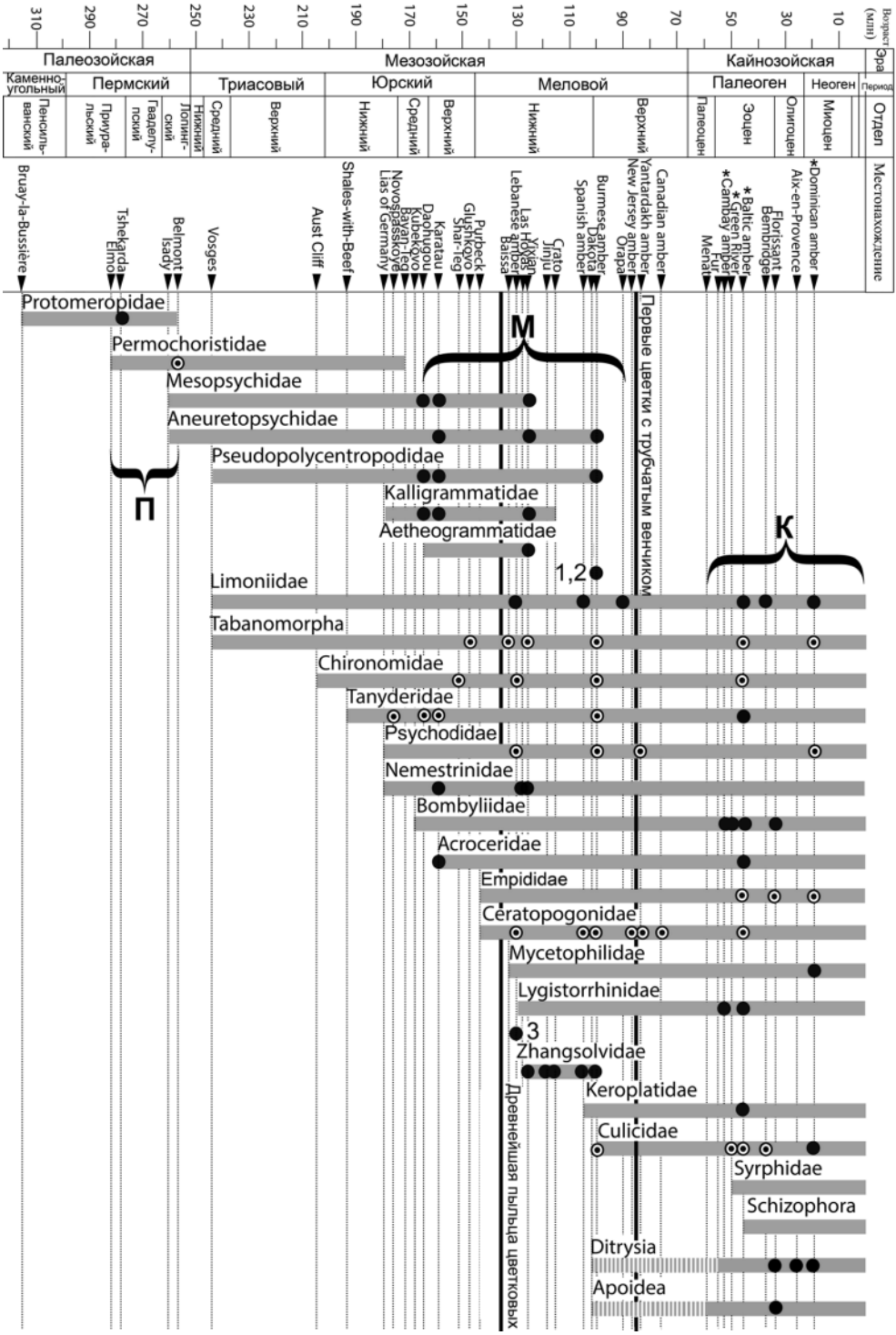
Находки пчел с сохранившимся хоботком очень редки: даже у целых экземпляров хоботок, как правило, в момент смерти был сложен под голову и потому трудно различим. В числе немногих исключений следует упомянуть *Anthophora melfordi* Cockerell, 1908 (Apidae: Anthophorini) из эоцена Флориссанта. На отпечатке этой пчелы хорошо сохранился 4.5-миллиметровый хоботок, чуть превосходящий по длине голову, в котором различимы галеа и выступающий из-под них язычок (рис. 16). В первоначальном описании говорилось о наличии на язычке обильных длинных волосков (Cockerell, 1908), однако при переизучении экземпляра это не подтвердилось (Zeuner, Manning, 1976). Другие каменные отпечатки пчел демонстрируют значительно худшую сохранность ротовых частей (в тех случаях, когда те вообще присутствуют). Например, от хоботка *Probombus hirsutus* Piton, 1940 (Megachilidae) из палеоцена Мена́ уцелела только двухсегментная длинная структура, лежащая книзу от правой мандибулы, которая предположительно соответствует двум удлиненным членикам лабиального щупика (Nel, Petrulevičius, 2003). Отдельные элементы хоботков также различимы у некоторых пчел из балтийского янтаря, например у *Protobombus indecisus* (Cockerell, 1908) и *Melissites trigona* Engel, 2001 (Apidae), а также у *Paleomelitta nigripennis* Engel, 2001 (Paleomelittidae) (Engel, 2001, Pl. 6 *a*, *b*, *d*, fig. 17). Как и в других случаях, надежды на получение дополнительной информации о строении хоботка ранних пчел остается возлагать прежде всего на новые янтарные находки.

ОБСУЖДЕНИЕ

I. Три этапа радиации длиннохоботковых нектарофагов

1. Палеозой

Хоботок был и остается одним из важнейших орудий в арсенале адаптаций крылатых насекомых с момента их появления в конце раннего карбона. Древнейшие обладатели хоботка, палеодиктиоптероиды, использовали его как колющий инструмент, и в таком же качестве он служил предковым равнокрылым Archescytinidae и другим палеозойским хоботковым экзоптериготам. У всех последующих экзоптеригот, включая современных, хоботок сохранил исходную колющую функцию, специализированных нектарофагов среди них не возникло. Возможно, этот факт напрямую связан с неполным метаморфозом, который затрудняет резкую дифференциацию по типу строения ротовых частей между нимфами и имаго (даже у стрекоз она ограничивается лишь различиями в устройстве лабиума). Нектар – богатая сахарами, но бедная белками пища – хорошо подходит для взрослого насекомого, нуждающегося в источнике энергии для полета, но не годится для роста и развития личинки. Поэтому у насекомых с полным превращением взрослой стадии хоботкового нектарофага всегда предшествует личиночная стадия с иным ротовым аппаратом и типом питания – таким как паразитизм (Bombyliidae, Acroceridae, Nemestrinidae, Tachinidae и т. д.), хищничество (например, Vermileonidae и некоторые Syrphidae), растительноядность (Lepidoptera) и палинофагия (Apoidea). У экзоптеригот же, у которых радикальная перестройка ротового аппарата в ходе индивидуального развития невозможна, специализированный хоботок для всасывания нектара нельзя закрепить только за имаго, что исключает существование такой специализации в принципе.


Возраст (млн)
310
290
270
250
230
210
190
170
150
130
110
90
70
50
30
10
Эра
Палеозойская
Мезозойская
Кайнозойская
Период
Каменноугольный
Пермский
Триасовый
Юрский
Меловой
Палеоген
Неоген
Отдел
Пенсильванский
Приуральский
Гваделупский
Лопингский
Нижний
Средний
Верхний
Палеоцен
Эоцен
Олигоцен
Миоцен
Местонахождение
Bruay-la-Bussière
Tshekarda
Elmo
Belmont
Isady
Vosges
Aust Cliff
Shales-with-Beef
Lias of Germany
Novospasskoye
Kubekovo
Bayan-Teg
Dachuigou
Karatau
Shar-Teg
Glushkovo
Purbeck
Baissa
Lebanese
Las Hoyas
Jehol
Jinju
Crato
Spanish amber
Burmese amber
Dakota
Orapa
New Jersey amber
Yantardakh amber
Canadian amber
Menat
Fur
*Cambay amber
*Green River
*Baltic amber
Bembridge
Florissant
Aix-en-Provence
*Dominican amber
Protomeropidae
Permochoristidae
Mesopsychidae
Aneuretopsychidae
Pseudopolycentropodidae
Kalligrammatidae
Aetheogrammatidae
Limoniidae
Tabanomorpha
Chironomidae
Tanyderidae
Psychodidae
Nemestrinidae
Bombyliidae
Acroceridae
Empididae
Ceratopogonidae
Mycetophilidae
Lygistorrhinidae
Zhangsolvidae
Keroplatidae
Culicidae
Syrphidae
Schizophora
Ditrysia
Apoidea
П
М
К
1,2
3
Первые цветки с трубчатым венчиком
Древнейшая пыльца цветковых

Впервые сосущий хоботок, пригодный исключительно для нектарофагии, возник у раннепермских Holometabola – ручейникоподобных Permomeropidae. В конце перми ряды хоботковых нектарофагов, вероятно, пополнили некоторые скорпионницы, главным образом Permochoristidae, хотя их хоботок, судя по наличию стилетов, мог предназначаться также для хищничества. Эта первая и очень скромная по разнообразию радиация длиннохоботковых нектарофагов (рис. 17) могла быть связана с палеозойскими семенными папоротниками, некоторые группы которых сдвигались от анемофилии к энтомофилии. В частности, об энтомофильности некоторых Medullosales свидетельствуют очень крупные пыльцевые зерна (Taylor, Millay, 1979), а в случае Peltaspermales – закрытые семеносные диски, мало пригодные для ветроопыления (Naugolnykh, Oskolski, 2010). Для пыльцы семенных папоротников, извлеченной из кишечников раннепермских палинофагов, характерна сильно скульптурированная поверхность, что предположительно облегчало ее распознавание насекомыми-переносчиками и, следовательно, тоже может рассматриваться как адаптация к энтомофилии (Krassilov et al., 2007).

2. Мезозой

Вторая, мезозойская радиация длиннохоботковых нектарофагов была гораздо более масштабной, чем первая. Судя по палеонтологическим данным, эта радиация началась в средней юре и длилась около 70 млн лет, до начала позднего мела включительно. В реальности она могла начаться еще раньше, в ранней юре или позднем триасе, вслед за появлением Bennettitales и других групп мезозойских голосеменных, включающих в себя энтомофильные виды. Находки крыльев свидетельствуют о существовании всех 3 семейств мезозойских длиннохоботковых скорпионниц уже со среднего триаса, в ранней юре к ним добавились каллиграмматиды и неместриниды (рис. 18). Однако подтвердить наличие длинных хоботков у насекомых этого возраста достаточно сложно, поскольку в триасе и ранней юре практически отсутствуют лагерштетты, где насекомые сохранялись бы целиком. За исключением североамериканской верхнетриасовой формации Кау Бранч, большинство крупных местонахождений насекомых, которые приходятся на этот интервал (Вогезы, Мадыген, Сай-Сагул, лейас Европы и др.), приносят почти исключительно изолированные крылья.

Рис. 17. Группы длиннохоботковых насекомых-нектарофагов, чьи представители с удлиненным ротовым аппаратом известны в ископаемом состоянии, а также Syrphidae и антофильные Schizophora, находки которых с сохранившимся длинным хоботком пока не отмечались.

1, *2* – Cretanallachiinae (Psychopsoidea), Paradoxosisyrinae (Sysiridae); *3* – *Cretahilarimorpha lebanensis* (?Hilarimorphidae).

П, М, К – палеозойская, мезозойская и кайнозойская радиации длиннохоботковых нектарофагов. Звездочки (*) означают, что в дополнение к находкам из подписанного местонахождения на том же уровне отмечены находки из близкого по возрасту местонахождения: камбейский янтарь показан вместе с янтарем из Уазы (Oise amber), формация Грин-Ривер – вместе с формацией Кишенен (Kishenehn), балтийский янтарь – вместе с ровенским янтарем, доминиканский янтарь вместе с мексиканским янтарем.

Сплошные серые полосы обозначают временны́е интервалы между первыми и последними находками. Штрихованными серыми линиям обозначены интервалы существования групп, известные на основании ихнофоссилий. Сплошные точки обозначают находки нектарофагов с длинным (длиннее головы) сосущим хоботком, бело-черные точки – находки кровососов и энтомофагов с длинным колющим хоботком, который мог использоваться и для питания нектаром.

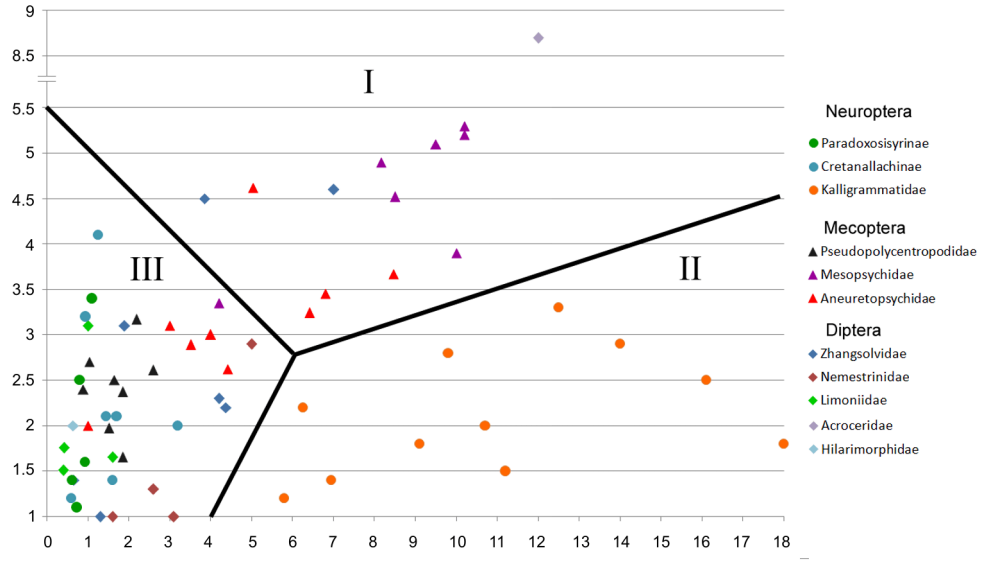


Рис. 18. Длина и пропорции ротовых частей 59 описанных и 5 неописанных видов мезозойских длиннохоботковых нектарофагов.

Для видов, известных более чем в одном экземпляре, приведены средние значения (см. табл. 1, 2, 4, 5). Виды, известные только по голотипу с сильно поврежденными ротовыми частями, не учитывались. *По горизонтальной оси* – длина хоботка в мм, *по вертикальной оси* – отношение длины хоботка к длине головы. Римскими цифрами I–III обозначены соответствующие морфогруппы (см. текст).

В мезозое питание труднодоступным нектаром монополизировали 3 отряда насекомых: Mecoptera, Neuroptera и Diptera. К настоящему времени известно не менее 67 видов мезозойских длиннохоботковых нектарофагов с сохранившимися ротовыми частями, относящихся к 12 семействам в составе этих 3 отрядов (табл. 6). По относительной и абсолютной длине хоботка их можно разделить на 3 морфогруппы (рис. 18). К 1-й относятся почти все скорпионницы сем. Mesopsychidae и многие Aneuretopsychidae, а также некоторые мухи. Они пошли по пути относительного увеличения длины хоботка, тогда как тело насекомых при этом оставалось сравнительно некрупным. Предельным случаем такой тенденции служат юрская муха-акроцерида *Archocyrtus kovalevi* с хоботком почти в 2 раза длиннее тела (Khramov, Lukashevich, 2019) и современные ей мезопсихиды, чей хоботок по длине равен почти половине тела (Ren et al., 2010a). С одной стороны, небольшие общие размеры облегчали перемещение насекомых 1-й морфогруппы в густых зарослях, но, с другой стороны, манипулировать таким непропорционально длинным и к тому же нескладывающимся хоботком было непросто.

2-я морфогруппа длиннохоботковых нектарофагов состоит исключительно из бабочкоподобных каллиграмматид. По абсолютной длине ротовых частей они сопоставимы с представителями 1-й морфогруппы и изредка превосходят их, что достигается главным образом не за счет удлинения самого хоботка, а за счет укрупнения всего насекомого. Например, юрские каллиграмматиды в 1.5–2.5 раза превосходят в размахе

Таблица 6. Число описанных видов мезозойских длиннохоботковых нектарофагов с сохранившимися ротовыми частями

Отряд	Семейство (подсемейство)	Число длиннохоботковых видов
Mecoptera	Pseudopolycentropodidae	8
	Aneuretopsychidae	8
	Mesopsychidae	6
Neuroptera	Kalligrammatidae	10
	Aetheogrammatidae	1
	Cretanallachiinae, Cretadilarinae (Psychopsoidea)	10
	Paradoxosysirinae (Sisyridae)	5
Diptera	Limoniidae	4
	Nemestrinidae	4
	Acroceridae	1
	?Hilarimorphidae	1
	Zhangsolvidae	9

крыльев одновозрастных мезопсихид с хоботком такой же длины. Из-за крупных размеров каллиграмматиды, видимо, были вынуждены держаться открытых пространств, но могли питаться на тех же растениях, что и нектарофаги 1-й морфогруппы, поскольку стробилы голосеменных были достаточно крупными и могли обеспечить «посадочные места» для насекомых всех размерных категорий. Любопытно, что лишь немногие представители 1-й и 2-й морфогрупп при удлинении хоботка преодолевали отметку в 10–11 мм – видимо, это объясняется устройством стробилов энтомофильных голосеменных, которые редко скрывали сладковатые выделения на большей глубине.

Наконец, 3-я морфогруппа включает в себя большинство мезозойских нектарофагов. Их хоботки характеризуются весьма скромными пропорциями (не более чем в 3.5 раза длиннее головы) и длиной до 5 мм **(**для сравнения: функциональная длина хоботка современной медоносной пчелы в среднем составляет 7 мм (Waddington, Herbst, 1987)**)**. Очевидно, нектарофаги 3-й морфогруппы посещали иной спектр растений, нежели насекомые из двух других морфогрупп. Более трех десятков известных видов мезозойских двукрылых с длинными колющими хоботками, предположительно сочетавшие нектарофагию с кровососанием или хищничеством (Tanyderidae, Psychodidae, Culicidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Rhagionidae, Tabanidae), также попадают в 3-ю морфогруппу. Примечательно, что кулициды с хоботками большей относительной длины, чем в 3-й морфогруппе, начинают встречаться в ископаемом состоянии лишь с кайнозоя, что может указывать либо распространение цветковых растений с длинным венчиком, пришедших на смену голосеменным с более доступным нектаром, либо же на появление млекопитающих с более длинной шерстью. Длиннохоботковые комары-нектарофаги сем. Limoniidae демонстрируют такую же эволюционную тенденцию:

в мезозое все они находятся в пределах 3-й морфогруппы, тогда как в кайнозое относительная и абсолютная длина хоботков у них возрастает.

Находки длиннохоботковых мух в верхнеюрских отложениях (позднее оказавшихся нижнемеловыми) первоначально интерпретировались как указание на существование цветковых (Ren, 1998b). Однако, как уже тогда отмечал К. Лабандейра, с тем же успехом подобные насекомые могли питаться и на репродуктивных органах вымерших энтомофильных голосеменных (Labandeira, 1998). За прошедшие 20 лет справедливость второй точки зрения стала еще очевиднее. Многочисленные попытки найти какие-либо остатки цветковых в отложениях древнее раннего мела не увенчались успехом (Herendeen et al., 2017), поэтому можно с уверенностью говорить, что все длиннохоботковые двукрылые, скорпионницы и сетчатокрылые юрского возраста были связаны с голосеменной флорой, поскольку другой в их время просто не было. Однако с раннемеловыми представителями этих же групп ситуация в первом приближении выглядит менее однозначной. Древнейшее свидетельство существования цветковых растений – одноборозднaя пыльца с колумеллятной экзиной – датируется валанжином (Coiro et al., 2019). Таким образом, все раннемеловые длиннохоботковые нектарофаги были ровесниками цветковых и, на первый взгляд, могли питаться также и на них.

Тем не менее, можно утверждать, что, как и в юре, в раннем мелу длиннохоботковые нектарофаги по-прежнему находились в тесной ассоциации с голосеменными. В отличие от крупных стробилов раннемеловых голосеменных, околоцветник всех без исключения цветков этого возраста, в том случае, если он вообще имелся, был простым, мелким (в среднем 0.5–5 мм в диаметре), плоским или чашеобразным, а вознаграждением для опылителей служила пыльца, а не нектар (Friis et al., 2006, 2010, 2011: p. 434, 436). Длинный хоботок был совершенно бесполезен для питания на таких цветках – скорее всего, их посещали насекомые с короткими ротовыми частями, прежде всего жуки, а также мелкие двукрылые, что характерно и для самых базальных современных цветковых из группы ANITA (Thien et al., 2009).

Усложнение архитектуры цветка произошло лишь в позднем мелу с диверсификацией основных групп настоящих двудольных (core eudicots). Древнейшие цветки с нектарниками и околоцветником, дифференцированным на венчик и чашечку, известны из бирманского янтаря (Liu et al., 2018b) и альб-сеноманских отложений североамериканской формации Дакота (Basinger, Dilcher, 1984; Friis et al., 2011, p. 437; Manchester et al., 2018), однако и они были открытыми и, следовательно, доступными без длинного хоботка. Считается, что древнейшие сростнолепестные цветы с трубчатым основанием, ограничивающим доступ для нектарофагов, принадлежат верескоцветным из сантона–кампана Швеции (Friis, 1985; Schönenberger, Friis, 2001; Friis et al., 2011, p. 400, 439, 442). Наличие сростнолепестности и трубчатого венчика постулировалось также для верескоцветных из туронской флоры Нью-Джерси (Nixon, Crepet, 1993; Crepet, 1996). Поскольку все раннемеловые длиннохоботковые насекомые значительно древнее, их пищевая специализация была по-прежнему направлена на энтомофильные голосеменные, тогда как нектар цветковых в лучшем случае мог служить источником пищи для нектарофагов 3-й морфогруппы, живших в начале позднего мела (прежде всего это относится к длиннохоботковой энтомофауне бирманского янтаря).

Прямым доказательством связи мезозойских длиннохоботковых насекомых с голосеменными растениями служит пыльца, прилипшая к их телу. Так, пыльца голосе-

менных, предположительно относящаяся к вильямсониевым беннеттитовым, была обнаружена на мухе-джангсольвиде из раннемелового испанского янтаря (Peñalver et al., 2015). Пыльца голосеменных, как уже говорилось, найдена также рядом со скорпионницей *Parapolycentropus* в бирманском янтаре (Lin et al., 2019). Пыльцу же покрытосеменных до сих пор находили только на меловых насекомых с короткими ротовыми частями, таких как жуки и осы (Bao et al., 2019; Grimaldi et al., 2019), а также в кишечниках сеноедоподобных пермопсоцид (Huang et al., 2016).

Предположения о пищевых предпочтениях мезозойских нектарофагов строятся также на основе изучения репродуктивных структур одновозрастных им растений. Традиционно в качестве основного кандидата на роль энтомофильных голосеменных рассматриваются беннеттитовые (Расницын, Козлов, 1990; Мостовский, 1998; Labandeira et al., 2016; Khramov, Lukashevich, 2019). В цветкоподобных стробилах вильямсониевых беннеттитовых, таких как *Williamsonia* и *Williamsoniella*, брактеи (видоизменные прицветные листья), смыкаясь над рецептакулом (семяложем), ограничивают доступ к семязачаткам, что делает необходимым использование длинного хоботка для высасывания опылительных капель (Friis et al., 2011: p. 430–432; Khramov, Lukashevich, 2019). Репродуктивные органы с узким входом, потенциально привлекательные для длиннохоботковых нектарофагов, отмечались также у Caytoniales и Pentoxylales, близких к цветковым, а также у Gnetales, Czekanowskiales и хвойных Cheirolepidiaceae (Ren et al., 2009, Table S6).

Но даже если бы о мезозойских голосеменных с энтомофильным синдромом было ничего неизвестно, то находки насекомых с длинными сосущими хоботками в любом случае дали бы веский повод предполагать их существование. Действительно, специализация в виде длинного хоботка, предназначенного для высасывания опылительных капель, могла быть полезной только в том случае, если эти капли были обогащены сахарами и скрыты в глубине стробилов. Ни то, ни другое не сочетается с анемофилией. У современных анемофильных голосеменных опылительные капли содержат гораздо меньше сахаров, чем энтомофильные (1–2 % у сосны против 25 % у эфедры (Bolinder et al., 2016)), что делает их малопривлекательными для нектарофагов. Кроме того, когда пыльца переносится ветром, опылительные капли должны быть выставлены на поверхность, что устраняет необходимость в длинном хоботке. Таким образом, мезозойские голосеменные не просто эксплуатировались длиннохоботковыми нектарофагами, не получая ничего взамен, но активно привлекали и использовали их в качестве опылителей.

Стимулом для удлинения хоботка у мезозойских нектарофагов могла быть эволюционная гонка растений и опылителей, на которую Ч. Дарвин впервые указал в своей работе об опылении орхидей, и чье существование подтвердили последующие исследования (Nilsson, 1988; Pauw et al., 2009). Эта гонка возникает из-за того, что опылители и растения преследуют прямо противоположные цели, несмотря на существующий между ними мутуализм. Чтобы эффективно питаться нектаром, насекомое нуждается в хоботке, который превышает по длине венчик цветка. Напротив, растение должно иметь венчик, чуть превосходящий по длине хоботок, поскольку лишь в этом случае насекомое вынуждено глубоко погружать голову в цветок, измазываясь в пыльце. Слишком длинный хоботок привел бы к тому, что насекомое выпивало бы нектар, но не участвовало в опылении, превращаясь в нектарного вора. Вот почему в процессе эволюции опылители постепенно удлиняли хоботок, а растения, в свою оче-

редь, шаг за шагом удлиняли трубки венчиков, шпорцы и т. д. Надо полагать, этот процесс шел и в мезозое, с той поправкой, что вместо околоцветника увеличивалась длина брактей и межсеменных чешуй, скрывающих семязачатки с опылительными каплями. Появление мезозойских длиннохоботковых нектарофагов, относящихся к 1-й и 2-й морфогруппам, могло стать непосредственным результатом этой «дарвиновской гонки».

В отличие от цветковых, для большинства которых характерны обоеполые цветки, репродуктивным органам голосеменных, за исключением беннеттитовых Cycadeoidaceae и некоторых Williamsoniaceae, свойственна раздельнополость. Следовательно, энтомофильные голосеменные, опылявшиеся длиннохоботковыми нектарофагами, должны были как-то привлекать их не только на женские, но и на мужские стробилы, где нет семязачатков и опылительных капель. У всех 3 родов современных энтомофильных гнетовых в мужских стробилах есть стерильные семязачатки – функциональный аналог нектарников цветковых растений, единственная роль которых заключается в выделении сладковатой жидкости, привлекательной для опылителей (Kato et al., 1995; Wetschnig, Depisch, 1999; Bolinder et al., 2016). Возможно, подобные структуры имелись и в мужских стробилах вымерших энтомофильных голосеменных. Предполагается, что функцию привлечения опылителей могли исполнять многочисленные желёзки, расположенные на внутренней поверхности *Weltrichia*, мужских стробилов вильямсониевых беннеттитовых (Friis et al., 2011, p. 430; Popa, 2019).

Некоторые вымершие энтомофильные голосеменные могли также прибегать к обманному или ошибочному опылению (deceit/mistake pollination), подобно многим современным энтомофильным цветковым с однополыми цветами. Например, у *Jacaratia dolichaula* (Caricaceae) женские цветки не выделяют нектар, однако длиннохоботковые опылители (бражники) регулярно посещают их, из-за внешнего сходства принимая за мужские, которые продуцируют нектар в изобилии (Bawa, 1980). Рассуждая по аналогии, можно представить, что у ряда энтомофильных голосеменных мужские стробилы по запаху и внешним параметрам были похожи на женские, благодаря чему длиннохоботковые насекомые наведывались к ним регулярно.

Следует подчеркнуть, что для немногочисленных энтомофильных голосеменных из числа ныне существующих Gnetales и Cycadales репродуктивные органы со скрытой внутри сладковатой жидкостью не характерны. У современных энтомофильных гнетовых опылительные капли находятся на поверхности стробилов и легко доступны для насекомых с короткими ротовыми частями, таких как муравьи и осы, хотя их при случае потребляют также насекомые с длинным хоботком, например, чешуекрылые и мухи-сирфиды (Kato et al., 1995; Wetschnig, Depisch, 1999; Bolinder et al., 2016). Опылители же саговниковых – долгоносикообразные жуки и трипсы – питаются тканями стробилов и пыльцой и вообще не имеют отношения к нектарофагии (Schneider et al., 2002). Интересно, что в женские стробилы энтомофильные саговниковые привлекают опылителей обманным путем (Terry et al., 2004).

3. Кайнозой

Третья радиация длиннохоботковых нектарофагов пришлась на кайнозой и, без сомнения, была связана с распространением цветковых с глубоким венчиком. Отсчитывать начало этой радиации надо как минимум с позднего палеоцена – раннего эоцена, когда в отложениях появляются первые остатки тел пчел и дитризных чешуекрылых.

Но, как и в случае с мезозойской радиацией, здесь надо сделать поправку на особенности палеонтологической летописи насекомых, которая в конце мела и в палеоцене очень скудна. Соответственно, истоки кайнозойской фауны длиннохоботковых нектарофагов могут скрываться уже во второй половине позднего мела, о чем свидетельствуют и некоторые ихнофоссилии, указывающие на существование в это время Apoidea и Ditrysia (см. выше). С другой стороны, полное отсутствие Apoidea и Ditrysia в многочисленных раннемеловых лагерштеттах опровергает выводы молекулярных исследований, согласно которым основная радиация двух этих групп на уровне семейств будто бы завершилась уже к середине мелового периода (Cardinal, Danforth, 2013; Wahlberg et al., 2013).

Фауна длиннохоботковых нектарофагов принимает современный облик к раннему кайнозою. К этому времени от мезозойской длиннохоботковой «тройки» остаются только двукрылые. К ним прибавляются дитризные чешуекрылые и пчелы, которые как бы приходят на смену вымершим длиннохоботковым скорпионницам и сетчатокрылым. Состав длиннохоботковых двукрылых в кайнозое при этом существенно изменяется. С одной стороны, вымирают некоторые мезозойские семейства (Zhangsolvidae). С другой стороны, к длиннохоботковых двукрылым, появившимся в мезозое (Limoniidae, Acroceridae, Nemestrinidae), добавляются новые семейства, ставшие частью масштабной радиации Cyclorrhapha в кайнозое (Syrphidae, Conopidae, Phoridae, Tachinidae и др.). Наконец, в кайнозое длинные хоботки и рострумы впервые появляются как у древних групп двукрылых, известных с юры (Bombyliidae), так и у более молодых, существующих с мела (Empididae, Keroplatidae, Mycetophilidae, Lygistorrhinidae).

Среди двукрылых внимание обращают на себя Acroceridae и Nemestrinidae, которые удерживаются в экологической нише длиннохоботковых нектарофагов, начиная с юры, несмотря на радикальные перемены в составе растительности, произошедшие с того времени. Как и некоторые жуки-палинофаги (Peris et al., 2017), эти семейства смогли переориентироваться с голосеменных на цветковые, что, однако, было не одномоментным переходом, а результатом длинной серии эволюционных изменений. В частности, в процессе адаптации к цветковым произошло вымирание мезозойских длиннохоботковых неместринид подсем. Archinemestrininae, тогда как их кайнозойские аналоги возникли уже в рамках другого, современного подсемейства Nemestrininae.

В отличие от двукрылых, у сетчатокрылых и скорпионниц вымирание длиннохоботковых нектарофагов произошло на уровне целых семейств, вследствие чего эта жизненная форма в двух данных отрядах не просто сменила «место прописки» на филогенетическом древе, а полностью исчезла. Возможно, сетчатокрылые и скорпионницы не выдержали прямой конкуренции за цветочный нектар с появившимися в конце верхнего мела пчелами и дитризными чешуекрылыми. Более вероятно, однако, что лабильность поведения длиннохоботковых сетчатокрылых и скорпионниц была меньше, чем у двукрылых, в силу чего они до конца оставались верны энтомофильным голосеменным и исчезли после их окончательного вымирания.

Таким образом, цветковые, без сомнения, оказали определяющее влияние на эволюцию насекомых-нектарофагов. Но были ли нектарофаги и опылители, со своей стороны, драйвером эволюции цветковых?

II. Было ли насекомоопыление залогом успеха цветковых?

Как продемонстрировал настоящий обзор, коэволюция насекомых-нектарофагов и растений началась задолго до появления цветковых растений. В раннем мелу первые цветковые с их мелкими цветками с простым, слаборазвитым околоцветником, на которых питались морфологически неспециализированные насекомые, сосуществовали с энтомофильными голосеменными со сложноустроенными стробилами, опылявшимися с участием продвинутых длиннохоботковых нектарофагов. На фоне отлаженных опылительных систем, свойственных беннеттитовым и другим группам мезозойских голосеменных, репродуктивная биология ранних цветковых выглядела хаотичной и примитивной. Тем не менее, в верхнем мелу цветковым удалось выбиться в лидеры, тогда как мутуалистические отношения с насекомыми-опылителями, складывавшиеся многие миллионы лет, не спасли энтомофильные голосеменные от вымирания. Это ставит под сомнение распространенную точку зрения, согласно которой своим эволюционным успехом и колоссальным видовым разнообразием покрытосеменные обязаны насекомоопыляемости.

Из 350 000 видов цветковых примерно 87.5 % опыляются животными, главным образом насекомыми (Ollerton et al., 2011). Напротив, около 60 % из 1000 с небольшим видов современных голосеменных составляют хвойные, опыляемые исключительно ветром, а остальные 40 % приходятся на гнетовые и цикадовые, среди которых доля энтомофильных видов не слишком значительна (Wang, Ran, 2014). Такой контраст между преимущественно энтомофильными, молодыми и очень разнообразными цветковыми и в основном анемофильными и бедными видами, но древними голосеменными естественно наводит на мысль о решающем вкладе насекомых-опылителей в преобладание первых над вторыми, которое особенно заметно в тропических широтах.

Считается, что периодическая смена специализированных опылителей, вызванная небольшими изменениями в строении цветка, способствует репродуктивной изоляции и тем самым – ускоренному видообразованию (Van der Niet, Johnson, 2012). Особенно эффективно этот процесс идет с участием длиннохоботковых насекомых: рода цветковых с нектарными шпорцами, которые опыляются такими насекомыми, в десятки раз превышают по числу видов сестринские рода с открытыми цветками (Hodges, 1997). Кроме того, если анемофильные виды вынуждены расти кучно, то благодаря насекомым-опылителям, адресно доставляющим пыльцу, энтомофилы получают возможность существовать в виде дисперсных популяций, лучше застрахованных от нападений фитофагов и патогенов и от внутривидовой конкуренции. Из множества таких рассредоточенных популяций и складывается совокупное видовое разнообразие тропического леса и других сообществ с преобладанием цветковых (Janzen, 1971).

Представление о насекомоопылении как о ключевой инновации цветковых растений, позволившей им быстро вырваться вперед, восходит еще к Ч. Дарвину и его единомышленнику-эволюционисту, французскому палеоботанику Гастону де Сапорта. В письме к Дарвину за 1877 г. Сапорта писал о поразительном «отсутствии сосущих [= хоботковых] насекомых в юре», с которым была связана «ранняя скудость растительного царства, <...>долгое время ограничивавшегося одними анемофильными растениями, чье число и разнообразие никогда не могли достичь определенного уровня». В ответном письме Ч. Дарвин горячо поддержал это предположение: «Ваша идея, что двудольные растения не вошли в силу до того, как появились сосущие насекомые,

представляется мне великолепной. Я удивляюсь, как сам не додумался до нее» (цит. по: Friedman, 2009).

Учитывая все вышесказанное, нет нужды доказывать, насколько ошибочными оказались эти представления в свете открытий палеоэнтомологии, совершенных за последние 30 лет. Вопреки Ч. Дарвину, Г. Сапорта и всем последующим авторам, рассуждавшим в аналогичном русле, длиннохоботковые насекомые-нектарофаги были в изобилии представлены еще в юре, что указывает на расцвет энтомофилии среди голосеменных, наблюдавшийся задолго до возникновения цветковых. Таким образом, цветковые растения в этом отношении не изобрели ничего нового. Все те преимущества, которые несет насекомоопыление, должны были ощущать на себе уже мезозойские голосеменные, и если их оказалось недостаточно, чтобы выиграть конкуренцию у цветковых, значит, на стороне последних были какие-то дополнительные факторы, которыми и надо объяснять их успех.

Впервые на этот недочет энтомофильной гипотезы указал в своей книге «Победители в борьбе за существование» (1927) отечественный ботаник М. И. Голенкин (1864–1941). Хотя о существовании длиннохоботковых нектарофагов, предшествовавших возникновению цветковых, в его время никто не догадывался, свидетельства в пользу энтомофилии беннеттитовых уже были известны палеоботаникам. Тот факт, что «огромное большинство энтомофильных голосеменных вымерло, а анемофильные сохранились в живых», подрывает представление о решающем преимуществе энтомофилии, писал М. И. Голенкин (1927, с. 27). Кроме того, он справедливо указывал, что анемофилия не помешала злакам, пальмам и ряду других цветковых добиться значительного эволюционного успеха. На основании этих соображений М. И. Голенкин предположил, что причины успеха цветковых, вопреки очевидности, надо искать не в наличии цветка и даже не в покрытосемянности как таковой (возникновение у цветковых завязи, защищающей семязачатки), а в строении их вегетативных органов и действии внешних климатических факторов. Независимо от М. И. Голенкина сходная критика в адрес энтомофильной гипотезы позднее высказывалась и другими специалистами (Midgley et al., 1991; Gorelick, 2001; Augusto et al., 2014).

Настоящей инновацией покрытосеменных, давшей им преимущество над голосеменными, была не энтомофилия, а усовершенствованная проводящая система (возникновение сосудов и ситовидных трубок) вкупе с более сложно организованными листьями. Листья покрытосеменных в среднем в 4 раза превышают листья голосеменных по плотности расположения жилок на единицу площади, что в 3–5 раз увеличивает скорость транспирации и поглощения CO_2 (Boyce et al., 2009). Как результат, у покрытосеменных выше скорость роста и репродукции, благодаря чему голосеменные могут успешно конкурировать с ними только в стесненных условиях, где отсутствуют возможности для быстрого роста (бедные почвы, холодный климат, малое количество осадков) (Bond, 1989; Augusto et al., 2014). Наиболее примитивные покрытосеменные по строению проводящей системы и обилию жилок в листьях принципиально не отличались от голосеменных и, вероятно, по этой причине были незначительным элементом в раннемеловых флорах. Судя по палеоботаническим данным, резкое увеличение плотности жилок в листьях покрытосеменных произошло в альбе-сеномане, и тогда же началось их повсеместное распространение (Feild et al., 2011).

Таким образом, кайнозойская радиация пчел, дитризных чешуекрылых и других насекомых, специализирующихся на питании цветочным нектаром, была не причиной, а

следствием экспансии цветковых, произошедшей в силу превосходства их вегетативных органов. Будем надеяться, что дальнейшее изучение особенностей строения и функционирования ротовых частей ископаемых и современных хоботковых насекомых поможет еще детальнее прояснить эволюционные закономерности их взаимодействия с растительным миром.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем искреннюю благодарность за предоставленные иллюстрации и за разрешение их использовать В. А. Благодерову (V. A. Blagoderov, Edinburgh, UK), В. Н. Макаркину (ФНЦ Биоразнообразия Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток), А. П. Расницыну (ПИН РАН, Москва), Бо Вану (Bo Wang, Nanjing, China), Сяньдуну Чжао (Xiangdong Zhao, Nanjing, China), Герберту Мейеру (Herbert Meyer, Colorado, U.S.A.), Андре Нелю (André Nel, Paris, France), Цзюнь Чэню (Jun Chen, Linyi, China), Ришарду Шадзевскому (Ryszard Szadziewski, Gdansk, Poland), Кристель и Гансу Хоффайнсам (Christel and Hans Hoffeins, Hamburg, Germany), Ивоне Кане (Iwona Kania, Rzeszow, Poland), Сигитасу Поденасу (Sigitas Podenas, Vilnius, Lithuania), Артуру Боркенту (Art Borkent, Salmon Arm, Canada), Сюзане Батс (Susan Butts, New Haven, Connecticut, U.S.A.), Джейсону Холлу (Jason Hall, Washington, DC, U.S.A.), Ги-Со Наму (Gi-Soo Nam, Gongju, South Korea) и Вильфреду Вихарду (Wilfried Wichard, Cologne, Germany). Мы благодарим за консультации И. В. Шамшева (Зоологический институт РАН, С.-Петербург), Марию Хейккиле (Maria Heikkilä, Helsinki, Finland), Йорга Анзорге (Jorg Ansorge, Greifswald, Germany), З. А. Федотову (ВНИИ защиты растений РАН, С.-Петербург), М. Г. Коваленко и А. В. Крупицкого (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва). Мы очень признательны рецензентам, А. П. Расницыну и В. Д. Иванову (Санкт-Петербургский государственный университет, С.-Петербург), а также главному редактору журнала “Энтомологическое обозрение” Б.А. Коротяеву (Зоологический институт РАН, С.-Петербург) за ценные советы и замечания, позволившие значительно улучшить эту работу. Разумеется, вся ответственность за возможные ошибки и неточности полностью лежит на нас.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научных проектов № 19-14-50222 и 18-04-00322.

FUNDING

The reported study was funded by RFBR, project numbers 19-14-50222 and 18-04-00322.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благодеров В. А. 1995. Грибные комарики трибы Sciophilini (Diptera, Mycetophilidae) из раннего мела Забайкалья. Палеонтологический журнал **1**: 55–63. [Blagoderov V. A. 1995. Fungus gnats of the tribe Sciophilini (Diptera, Mycetophilidae) from the Early Cretaceous of Transbaikalia. Paleontological Journal **29** (1): 72–83].

Благодеров В. А. 1997. Грибные комарики трибы Gnoristini (Diptera, Mycetophilidae) из раннего мела Забайкалья. Палеонтологический журнал **6**: 44–49. [Blagoderov V. A. 1997. Fungus gnats of the tribe Gnoristini (Diptera, Mycetophilidae) from the Lower Cretaceous of Transbaikalia. Paleontological Journal **31** (6): 609–615].

Благодеров В. А. 1998. Грибные комарики триб Gnoristini и Leiini (Diptera, Mycetophilidae) из раннего мела Забайкалья. Палеонтологический журнал **1**: 58–62. [Blagoderov V. A. 1998. Fungus gnats of the tribe

Gnoristini (Diptera, Mycetophilidae) from the Early Cretaceous of Transbaikalia. Paleontological Journal **32** (1): 54–59].

Глухова В. М. 1981. Сравнительно-морфологический обзор ротового аппарата самок и самцов мокрецов подсемейств Dasyheleinae и Forcipomyiinae (Diptera, Ceratopogonidae). Энтомологическое обозрение **60** (1): 61–76. [Glukhova V. M. 1982. A comparative morphological review of the mouthparts of females and males in the subfamilies Dasyheleinae and Forcipomyiinae (Diptera, Ceratopogonidae). Entomological Review **60** (1): 59–72].

Голенкин М. И. 1927. Победители в борьбе за существование. Исследование причин и условий завоевания Земли покрытосеменными растениями в середине мелового периода. М.: Издательство Ассоциации научно-исследовательских институтов при физико-математическом факультете 1-го МГУ, 101 с.

Гринфельд Э. К. 1978. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета, 206 с.

Зайцев В. Ф. 1986. Новые виды ископаемых меловых мух-жужжал и обзор палеонтологических данных по сем. Bombyliidae (Diptera). Энтомологическое обозрение **65** (4): 815–824. [Zaitzev V. F. 1987. New species of Cretaceous fossil bee flies and a review of paleontological data on Bombyliidae (Diptera). Entomological Review **66** (3): 150–160].

Зайцев В. Ф. 1992. Эволюционные тенденции морфофункциональных адаптаций (на примере надсемейства Bombyloidea, Diptera). Труды Зоологического института РАН **185**: 1–188.

Калугина Н. С., Ковалев В. Г. 1985. Двукрылые насекомые юры Сибири. М.: Наука, 198 с.

Ковалев В. Г.1986. Двукрылые. Инфраотряды Bibionomorpha и Asilomorpha. В кн.: А. П. Расницын (ред.). Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. Труды совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, М.: Наука, т. 28, с. 125–154.

Ковалев В. Г.1990. Двукрылые. Muscida. В кн.: А. П. Расницын (ред.). Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. Труды Палеонтологического института. М.: Наука, т. 239, с. 123–177.

Ковалев В. Г., Мостовский М. Б. 1997. Новый род мух-рагионид (Diptera, Rhagionidae) из мезозойских отложений Восточного Забайкалья. Палеонтологический журнал **5**: 86–90. [Kovalev V. G., Mostovski M. B. 1997. A new genus of snipe flies (Diptera, Rhagionidae) from the Mesozoic of eastern Transbaikalia. Paleontological Journal **31** (5): 523–527.].

Козлов М. В. 1988. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда Papilionida. В кн.: А. Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, с. 16–69.

Лукашевич Е. Д. 1996. Новые хаобориды из мезозоя Монголии (Diptera: Chaoboridae). Палеонтологический журнал **4**: 55–60. [Lukashevich E. D. 1996. New chaoborids from the Mesozoic of Mongolia (Diptera: Chaoboridae). Paleontological Journal **30** (5): 551–558.].

Лукашевич Е. Д. 2020. Редкие длинноусые двукрылые (Insecta: Diptera) из местонахождения Хасурты, Забайкалье. Палеонтологический журнал **54** (6): 43–54. [Lukashevich E. D. 2020. Rare Nematoceran Dipterans (Insecta: Diptera) from the Khasurty locality, Transbaikalia. Paleontological Journal **54** (6): 600–612]. doi: 10.31857/S0031031X20060045

Лукашевич Е. Д., Мостовский М. Б. 2003. Насекомые-гематофаги в палеонтологической летописи. Палеонтологический журнал **2:** 48–53. [Lukashevich E. D., Mostovski M. B. 2003. Hematophagous insects in the fossil record. Paleontological Journal **37** (2): 153–161].

Макаркин В. Н. 2016. Удивительное разнообразие меловых сетчатокрылых (Neuroptera). В кн.: Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Владивосток: Дальнаука, выпуск 27, с. 27–47.

Мостовский М. Б. 1998. Ревизия мух-неместринид (Diptera, Nemestrinidae), описанных Б. Б. Родендорфом, и новые таксоны неместринид из верхней юры Казахстана. Палеонтологический журнал **4**: 47–53. [Mostovski M. B. 1998 A revision of the nemestrinid flies (Diptera, Nemestrinidae) described by B. B. Rohdendorf, and a description of new taxa of the Nemestrinidae from the Upper Jurassic of Kazakhstan. Paleontological Journal **32** (4): 369–375].

Мостовский М. Б., Яржембовский Э. А., Корам Р. 2003. Слепни и атерициды (Diptera: Tabanidae, Athericidae) из нижнего мела Англии и Забайкалья. Палеонтологический журнал **2**: 57–64. [Mostovski M. B., Jarzembowski E. A., Coram R. A. 2003. Horseflies and athericids (Diptera: Tabanidae, Athericidae) from the Lower Cretaceous of England and Transbaikalia. Paleontological Journal **37** (2): 162–169].

Новокшонов В. Г. 1994. Скорпионницы Permochoristidae – ближайшие общие предки современных скорпионниц (Insecta, Panorpida = Mecoptera). Зоологический журнал **73** (7–8): 58–70. [Novokshonov V. G. 1995. Scorpion flies of the family Permochoristidae, the closest common ancestors of extant scorpion flies (Insecta, Panorpida = Mecoptera). Entomological Review **74** (2): 84–97].

Новокшонов В. Г. 1997а. Ранняя эволюция скорпионниц (Insecta: Panorpida). М.: Наука, 140 с.

Новокшонов В. Г. 1997б. Некоторые мезозойские скорпионницы (Insecta: Panorpida = Mecoptera) семейств Mesopsychidae, Pseudopolycentropodidae, Bittacidae, Permochoristidae. Палеонтологический журнал **1**: 65–71. [Novokshonov V. G. 1997. Some Mesozoic scorpionflies (Insecta: Panorpida = Mecoptera) of the

families Mesopsychidae, Pseudopolycentropodidae, Bittacidae, and Permochoristidae. Paleontological Journal **31** (1): 65–71].

Панов А. А. 2007. О половой специфичности питания *Bombylius major* и некоторых других бомбилиид (Diptera, Bombyliidae). Зоологический журнал **86** (10): 1221–1230. [Panov A. A. 2007. Sex-related diet specificity in *Bombylius major* and some other Bombyliidae (Diptera). Entomological Review **87** (7): 812–821. https://doi.org/10.1134/S0013873807070032].

Панов А. А. 2008. Гистологическое строение ротового аппарата, клипео-цибариальной системы и головного отдела передней кишки у *Philoliche rondani* (Diptera, Tabanidae, Pangoniinae). Зоологический журнал **87** (7): 799–812. [Panov A. A. 2008. Histological structure of the mouthparts, clypeo-cibarial system, and cephalic foregut in *Philoliche rondani* (Diptera, Tabanidae, Pangoniinae). Entomological Review **88** (7): 764–777. https://doi.org/10.1134/S0013873808070026].

Панфилов Д. В. 1980. Новые представители сетчатокрылых (Neuroptera) из юры Каратау. В кн.: В. Г. Долин, Д. В. Панфилов, А. Г. Пономаренко, Л. Н. Притыкина. Ископаемые насекомые мезозоя. Отв. ред. В. А. Топачевский. Киев: Наукова думка, с. 82–111.

Расницын А. П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 191 с.

Расницын А. П., Козлов М. В. 1990. Новая группа ископаемых насекомых: скорпионница с адаптациями цикад и бабочек. Доклады Академии наук СССР **310** (4): 973–976. [Rasnitsyn A. P., Kozlov M. V. 1990. A new group of fossil insects: scorpion[flie]s with cicad[a] and butterfly adaptations. Transactions of the USSR Academy of Sciences. Earth Science Sections **310**: 233–236].

Расницын А. П., Красилов В. А. 1996. Первая находка пыльцы в кишечнике нижнепермских насекомых. Палеонтологический журнал **3**: 119–124. [Rasnitsyn A. P., Krassilov V. A. 1996. First find of pollen grains in the gut of Permian insects. Paleontological Journal **30** (4): 484–490].

Ремм Х. Я. 1976. Позднемеловые мокрецы (Diptera, Ceratopogonidae) ископаемых смол Хатангской впадины. Палеонтологический журнал **3**: 107–116. [Remm H. 1976. Midges (Diptera, Ceratopogonidae) from the Upper Cretaceous fossil resins of the Khatanga Depression. Paleontological Journal **10** (3): 344–351].

Родендорф Б. Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых. Труды Палеонтологического института. М.: Наука, т. 100, 311 с.

Савченко Е. Н. 1983. Комары-лимонииды Южного Приморья. Киев: Наукова думка, 156 с.

Скальски А. В. 1979. Новый представитель семейства Micropterigidae (Lepidoptera) из нижнего мела Забайкалья. Палеонтологический журнал **2**: 90–97. [Skalski A. W. 1979. A new member of the family Micropterigidae (Lepidoptera) from the Lower Cretaceous of Transbaikalia. Paleontological Journal **13**: 206–214].

Стекольников А. А., Корзеев А. И. 2007. Экологический сценарий эволюции чешуекрылых (Insecta: Lepidoptera). Энтомологическое обозрение **86** (3): 508–520. [Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2007. The ecological scenario of Lepidopteran evolution. Entomological Review **87** (7): 830–839. https://doi.org/10.1134/S0013873807070056].

Сукачева И. Д. 1976. Ручейники подотряда Permotrichoptera. Палеонтологический журнал **2**: 94–105. [Sukatscheva I. D. 1976. Caddis-flies of the suborder Permotrichoptera. Paleontological Journal **10** (2): 198–209].

Шаров А. Г. 1973. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко, Э. П. Нарчук (ред.). Доклады на двадцать четвертом ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского, 1–2 апреля 1971 г. Вопросы палеонтологии насекомых. Л.: Наука, с. 49–62.

Aguiar A. P., Deans A. R., Engel M. S., Forshage M., Huber J. T., Jennings J. T., Johnson N. F., Lelej A. S., Longino J. T., Lohrmann V., Mikó I., Ohl M., Rasmussen C., Taeger A., Dicky S. K. 2013. Order Hymenoptera. Zootaxa **3703** (1): 51–62. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.12

Ain Malak M., Salamé Y., Azar D. 2013. New phlebotomine flies from Burmese amber (Diptera: Psychodidae: Phlebotominae). Terrestrial Arthropods Reviews **6** (1–2): 81–101. doi: 10.1163/18749836-06021060

Alexander C. P. 1927. Diptera fam. Tanyderidae. In: P. Wytsman (ed.), Genera Insectorum, vol. 189, p. 1–13.

Alexander C. P. 1931. Crane-flies of the Baltic amber (Diptera). Bernstein-Forschungen **2**: 1–135.

Allen H. W. 1929. An annotated list of the Tachinidae of Mississippi. Annals of the Entomological Society of America **22** (4): 676–690. https://doi.org/10.1093/aesa/22.4.676

Andersen S. 1982. Revision of European species of *Siphona* Meigen (Diptera: Tachinidae). Insect Systematics & Evolution **13** (2): 149–172. https://doi.org/10.1163/187631282X00066

Ansorge J. 1994. Tanyderidae and Psychodidae (Insecta: Diptera) from the Lower Jurassic of northeastern Germany. Paläontologische Zeitschrift **68**: 199–210. https://doi.org/10.1007/BF02989440

Ansorge J. 1996. The Upper Liassic insects of Grimmen (Pomerania, north Germany). Neue Paläontologische Abhandlungen **2**: 1–132.

Ansorge J., Krzemiński W. 1994. Oligophrynidae, a Lower Jurassic dipteran family (Diptera, Brachycera). Acta Zoologica Cracoviensia **37** (2): 115–119.

Ansorge J., Makarkin V. N. 2020. The oldest giant lacewings (Neuroptera: Kalligrammatidae) from the Lower Jurassic of Germany. Palaeoworld https://doi.org/10.1016/j.palwor.2020.07.001

Ansorge J., Mostovski M. B. 2000. Redescription of *Prohirmoneura jurassica* Handlirsh, 1906 (Diptera: Nemestrinidae) from the Lower Tithonian lithographic limestone of Eichstätt (Bavaria). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie: Monatshefte **4**: 235–243.

Arillo A., Nel A. 2000. Two new fossil cecidomyiids flies from the Lower Cretaceous amber of Alava (Spain) (Diptera, Cecidomyiidae). Bulletin de la Société Entomologique de France **105** (3): 285–288.

Arillo A., Peñalver E., Pérez-de la Feunte R., Delclòs X., Criscione J., Barden P. M., Ricco M. L., Grimaldi D. A. 2015. Long-proboscid brachyceran flies in Cretaceous amber (Diptera: Stratiomyomorpha: Zhangsolvidae). Systematic Entomology **40** (1): 242–267. https://doi.org/10.1111/syen.12106

Aristov D. S., Bashkuev A. S., Vassilenko D. V. 2013. The Severodvinian locality of Isady (= Mutovino) in Vologda Region: Review of the Entomofauna. In: D. S. Aristov (ed.). Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia. Paleontological Journal **47** (7): 641–832. https://doi.org/10.1134/S0031030113070010

Arnold S. E. J., Forbes S. J., Hall D. R., Farman D. I., Bridgemohan P., Spinelli G. R., Bray D. P., Perry G. B., Grey L., Belmain S. R., Stevenson P. C. 2019. Floral odors and the interaction between pollinating ceratopogonid midges and cacao. Journal of Chemical Ecology **45** (10): 869–878. doi: 10.1007/s10886-019-01118-9

Arroyo M. T. K., Primack R., Armesto J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. American Journal of Botany **69** (1): 82–97.

Aspöck U., Haring E., Aspöck H. 2012. The phylogeny of the Neuropterida: long lasting and current controversies and challenges (Insecta: Endopterygota). Arthropod Systematics and Phylogeny **70** (2): 119–129.

Augusto L., Davies T. J., Delzon S., Schrijver A. 2014. The enigma of the rise of angiosperms: can we untie the knot? Ecology Letters **17** (10): 1326–1338. https://doi.org/10.1111/ele.12323

Azar D., Adaymeh C., Jreich N. 2007. *Paleopsychoda zherikhini*, a new Cretaceous species of moth flies from Taimyr amber (Diptera: Psychodidae: Psychodinae). African Invertebrates **48** (1): 163–168.

Azar D., Nel A., Solignac M., Paicheler J.-C., Bouche F. 1999. New genera and species of psychodoid flies from the Lower Cretaceous amber of Lebanon. Palaeontology **42** (6): 1101–1136. https://doi.org/10.1111/1475-4983.00112

Azar D., Perrichot V., Neradeau D., Nel A. 2003. New psychodids from the Cretaceous ambers of Lebanon and France, with a discussion of *Eophlebotomus connectens* Cockerell, 1920 (Diptera, Psychodidae). Annals of the Entomological Society of America **96** (2): 117–126.

Azar D., Veltz I., Nel A. 2008. Mandibulate chironomids: primitive or derived? (Diptera: Chironomidae). Systematic Entomology **33** (4): 688–699. https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2008.00438.x

Baez M., Santos-Pinto E. 1981. Revisión de los géneros *Macrocera* y *Antlemon* en las Islas Canarias (Dipt., Mycetophilidae, Keroplatinae). Boletín de la Asociación Española de Entomologia **4**: 37–42.

Bao T., Wang B., Li J., Dilcher D. 2019. Pollination of Cretaceous flowers. Proceedings of the National Academy of Sciences **116** (49): 24707–24711. https://doi.org/10.1073/pnas.1916186116

Barraclough D. A., Colville J. F., Karolyi F., Krenn H. W. 2018. A striking new species of *Prosoeca* Schiner, 1867 (Diptera: Nemestrinidae): an important pollinator from the Bokkeveld Plateau, Northern Cape Province, South Africa. Zootaxa **4497** (3): 411–421. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4497.3.5

Bashkuev A. S. 2011a. Nedubroviidae, a new family of Mecoptera: the first Paleozoic long-proboscid scorpionflies. Zootaxa **2895** (1): 47–57. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2895.1.3

Bashkuev A. S. 2011b. The earliest Mesopsychidae and revision of the family Mesopanorpodidae (Mecoptera). ZooKeys **130**: 263–279. https://doi.org/10.3897/zookeys.130.1611

Bashkuev A. S. 2013. New Mecoptera from the end-Permian intertrappean deposits of the Tunguska Basin. Russian Entomological Journal **22** (1): 1–4.

Bashkuev A. S. 2016. Insights into the origin and evolution of the long-proboscid scorpionfly family Aneuretopsychidae (Mecoptera) based on new Mesozoic and Palaeozoic records. In: D. Penney, A. J. Ross (eds). Abstracts of the 7th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber. Edinburgh: Siri Scientific Press, National Museum of Scotland, p. 64.

Bashkuev A. S., Sell J., Aristov D., Ponomarenko A., Sinitshenkova N., Mahler H. 2012. Insects from the Buntsandstein of Lower Franconia and Thuringia. Paläontologische Zeitschrift **86** (2): 175–185. doi: 10.1007/s12542-011-0119-8

Basinger J. F., Dilcher D. L. 1984. Ancient bisexual flowers. Science **224** (4648): 511–513. doi: 10.1126/science.224.4648.511

Bauder J. A. S., Karolyi F. 2019. Superlong proboscises as co-adaptations to flowers. In: H. W. Krenn (ed.). Insect Mouthparts. Form, Function, Development and Performance. Zoological Monographs, vol. 5. Cham (Switzerland): Springer Nature, p. 479–527.

Bauder J. A.-S., Warren A. D., Krenn H. W. 2014. Evolution of extreme proboscis lengths in Neotropical Hesperiidae (Lepidoptera). Journal of Research on the Lepidoptera **47**: 65–71.

Bauder J. A. S., Warren A. D., Krenn H. W. 2015. The ecological role of extremely long-proboscid Neotropical butterflies (Lepidoptera: Hesperiidae) in plant-pollinator networks. Arthropod-Plant Interactions **9**: 415–424. https://doi.org/10.1007/s11829-015-9379-7

Bawa K. S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). Evolution **34** (3): 467–474. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1980.tb04836.x

Baxter J. E., Poinar G. O. 1994. A new genus and new species of fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae) from Dominican amber. Annales de la Société Entomologique de France (N. S.) **30** (1): 93–102.

Beattie R. 2007. The geological setting and palaeoenvironmental and palaeoecological reconstructions of the Upper Permian insect beds at Belmont, New South Wales, Australia. African Invertebrates **48** (1): 41–57.

Bechev D. 2010. Flower visitation of fungus gnats from the genera *Antlemon*, *Asindulum* and *Macrorrhyncha* (Diptera: Keroplatidae): published data and a new record. ZooNotes **7**: 1–3.

Bechly G., Makarkin V. N. 2016. A new gigantic lacewing species (Insecta: Neuroptera) from the Lower Cretaceous of Brazil confirms the occurrence of Kalligrammatidae in the Americas. Cretaceous Research **58**: 135–140. doi: 10.1016/j.cretres.2015.10.014

Bequaert J. C., Carpenter F. M. 1936. The Nemestrinidae of the Miocene of Florissant, Colorado, and their relations to the recent fauna. Journal of Paleontology **10** (5): 395–409.

Bertone M. A. 2018. Field observations of *Lygistorrhina sanctaecatharinae* Thompson (Diptera: Sciaroidea). Proceedings of the Entomological Society of Washington **120** (2): 448–451. https://doi.org/10.4289/0013-8797.120.2.448

Beutel R. G., Baum E. 2008. A longstanding entomological problem finally solved? Head morphology of *Nannochorista* (Mecoptera, Insecta) and possible phylogenetic implications. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **46** (4): 346–367. https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00473.x

Beutel R. G., Friedrich F. (Eds.). 2019. Nannomecoptera and Neomecoptera, Handbook of Zoology. Berlin/Boston: Walter de Gruyter, 176 p.

Bicha W. J. 2018. Biodiversity of Mecoptera. In: R. G. Foottit, P. H. Adler (eds). Insect Biodiversity: Science and Society. Vol. II. Wiley-Blackwell, p. 705–720. https://doi.org/10.1002/9781118945582.ch23

Blagoderov V. 2017. Lygistorrhinidae (long-beaked fungus gnats). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Suricata 5. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 527–531.

Blagoderov V. 2020. Fungus Gnats Online. [URL: http://sciaroidea.info]. (Last updated 14 June 2020).

Blagoderov V. A., Arillo A. 2002. New Sciaroidea (Insecta: Diptera) in Lower Cretaceous amber from Spain. Studia Dipterologica **9**: 31–40.

Blagoderov V., Grimaldi D. 2004. Fossil Sciaroidea (Diptera) in Cretaceous ambers, exclusive of Cecidomyiidae, Sciaridae, and Keroplatidae. American Museum Novitates **3433**: 1–76. doi: 10.1206/0003-0082(2004)433<0001:FSDICA>2.0.CO;2

Blagoderov V. A., Grimaldi D. A., Fraser N. C. 2007. How time fly for flies: diverse Diptera from the Triassic of Virginia and early radiation of the order. American Museum Novitates **3572**: 1–39. https://doi.org/10.1206/0003-0082(2007)509[1:HTFFFD]2.0.CO;2

Blagoderov V., Hippa H., Nel A. 2010. *Parisognoriste*, a new genus of Lygistorrhinidae (Diptera: Sciaroidea) from Oise amber with redescription of *Palaeognoriste* Meunier. ZooKeys **50**: 79–90. doi: 10.3897/zookeys.50.506

Blagoderov V. A., Lukashevich E. D., Mostovski M. B. 2002. Order Diptera Linne, 1758. The True Flies (= *Muscida* Laicharting, 1781). In: A. P. Rasnitsyn, D. L. J. Quicke (eds). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 227–240.

Bolinder K., Humphreys A. M., Ehrlén J., Alexandersson R., Ickert-Bond S. M., Rydin C. 2016. From near extinction to diversification by means of a shift in pollination mechanism in the gymnosperm relict *Ephedra* (Ephedraceae, Gnetales). Botanical Journal of the Linnean Society **180** (4): 461–477. https://doi.org/10.1111/boj.12380

Bond W. J. 1989. The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. Biological Journal of the Linnean Society **36** (3): 227–249. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb00492.x

Borell B. J. 2005. Long tongues and loose niches: Evolution of euglossine bees and their nectar flowers. Biotropica **37** (4): 664–669. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00084.x

Borkent A. 1995. Biting Midges in the Cretaceous Amber of North America (Diptera: Ceratopogonidae). Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 237 p.

Borkent A. 1996. Biting midges from Upper Cretaceous New Jersey amber (Diptera: Ceratopogonidae). American Museum Novitates **3159**: 1–29.

Borkent A. 2000a. Biting midges (Ceratopogonidae: Diptera) from Lower Cretaceous Lebanese amber with a discussion of the diversity and patterns found in other ambers. In: D. Grimaldi (ed.). Studies on Fossils in

Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey. Leiden: Backhuys Publishers, p. 355–451.
Borkent A. 2000b. Further biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from Upper Cretaceous New Jersey amber. In: D. Grimaldi (ed.). Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey. Leiden: Backhuys Publishers, p. 453–472.
Borkent A. 2017. Ceratopogonidae (biting midges). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Suricata 5. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 733–812.
Borkent A. 2019. The phylogenetic relationships of Cretaceous biting midges, with a key to all known genera (Diptera: Ceratopogonidae). American Museum Novitates **3921**: 1–48. https://doi.org/10.1206/3921.1
Borkent A., Dominiak P. 2020. Catalog of the biting midges of the World (Diptera: Ceratopogonidae). Zootaxa **4787** (1): 001–377. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4787.1.1
Borkent A., Grimaldi D. 2004. The earliest fossil mosquito (Diptera: Culicidae), in mid-Cretaceous Burmese amber. Annals of the Entomological Society of America **97** (5): 882–888. doi: 10.1603/0013-8746(2004)097[0882:tefmdc]2.0.co;2
Borkent A., Grimaldi D. 2016. The Cretaceous fossil *Burmaculex antiquus* confirmed as the earliest known lineage of mosquitoes (Diptera: Culicidae). Zootaxa **4079** (4): 457–466. doi: 10.11646/zootaxa.4079.4.5
Borkent C. J., Gillung J. P., Winteron S. L. 2016. Jewelled spider flies of North America: a revision and phylogeny of *Eulonchus* Gerstaecker (Diptera, Acroceridae). Zookeys **619**: 103–146. http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.619.8249
Boyce C. K., Brodribb T. J., Feild T. S., Zwieniecki M. A. 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. Proceedings of the Royal Society B **276** (1663): 1771–1776. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1919
Büttiker W., Krenn H. W., Putterill J. F. 1996. The proboscis of eye-frequenting and piercing Lepidoptera (Insecta). Zoomorphology **116**: 77–83. https://doi.org/10.1007/BF02526872
Camier M., Nel A. 2019. A fossil black fungus gnat from the lowermost Eocene amber of France (Diptera: Sciaridae). Palaeoentomology **2** (4): 316–321. https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.2.4.3
Cardinal S., Danforth B. N. 2013. Bees diversified in the age of eudicots. Proceedings of the Royal Society B **280** (1755): 20122686. https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2686
Carpenter F. M. 1930. The Lower Permian insects of Kansas. Part I. Introduction and the order Mecoptera. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College **70**: 69–101.
Chandler P. 2002. *Heterotricha* Loew and allied genera (Diptera: Sciaroidea): offshoots of the stem group of Mycetophilidae and/or Sciaridae? Annales de la Société Entomologique de France (N. S.) **38** (1–2): 101–144.
Chang Y., Fang H., Shih C., Ren D., Wang Y. 2018. Reevaluation of the subfamily Cretanallachiinae Makarkin, 2017 (Insecta, Neuroptera) from Upper Cretaceous Myanmar amber. Cretaceous Research **84**: 533–539. doi: 10.1016/j.cretres.2017.10.028
Cockerell T. D. A. 1897. Notes on New Mexican flowers and their insect visitors. Botanical Gazette **24** (2): 104–107.
Cockerell T. D. A. 1908. XXXVI.—Descriptions and records of bees.—XX. The Annals and Magazine of Natural History, Eighth Series **2** (10): 323–334. doi: 10.1080/00222930808692489
Cockerell T. D. A. 1909. Descriptions of tertiary insects (V): Some new Diptera. American Journal of Science **27** (157): 53–58.
Coetzee M. 2017. Culicidae (mosquitoes). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Suricata 5. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 677–692.
Coher E. I., Lane J. 1949. A new Neotropical genus of "Mycetophilidae" (Diptera, Nematocera). Revista Brasileira de Biologia **9** (4): 485–488.
Coiro M., Doyle J. A., Hilton J. 2019. How deep is the conflict between molecular and fossil evidence on the age of angiosperms? New Phytologist **223** (1): 83–99. https://doi.org/10.1111/nph.15708
Coquillett D. W. 1900. Papers from the Harriman Alaska expedition. IX. Entomological results (3): Diptera. Proceedings of the Washington Academy of Sciences **2**: 389–464.
Coram R. A., Jarzembowski E. A., Mostovski M. B. 2000. Two rare eremoneuran flies (Diptera: Empididae and Opetiidae) from the Purbeck Limestone Group. Paleontological Journal **34** (Suppl. 3): 370–373.
Coram R. A., Jepson J. E. 2012. Fossil Insects of the Purbeck Limestone Group of Southern England: Palaeoentomology from the Dawn of the Cretaceous. Manchester, UK: Siri Scientific Press, 144 p.
Courtney G. W. 2017. Blephariceridae (Net-winged midges or torrent midges). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Suricata 5. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 195–204.
Crampton G. C. 1926. The external anatomy of the primitive tanyderid dipteran *Macrochile spectrum* Loew, preserved in Baltic amber. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society **21**: 1–14.

Crampton G. C. 1942. The external morphology of the Diptera. In: The Guide to the insects of Connecticut, Part VI. The Diptera or true flies of Connecticut, Fasc. 1. State Geological and Natural History Survey of Connecticut. Bulletin **64**: 10–165.

Cranston P. S., Edward D. H. D., Cook L. G. 2002. New status, species, distribution records and phylogeny for Australian mandibulate Chironomidae (Diptera). Australian Journal of Entomolody **41** (4): 357–366. doi: 10.1046/j.1440-6055.2002.00304.x

Crepet W. L. 1979. Insect pollination: A Paleontological perspective. BioScience **29**: 102–108. doi: 10.2307/1307746

Crepet W. L. 1996. Timing in the evolution of derived floral characters: Upper Cretaceous (Turonian) taxa with tricolpate and tricolpate-derived pollen. Review of Palaeobotany and Palynology **90** (3–4): 339–359. https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)00091-7

Crepet W. L., Nixon K. C. 1998. Fossil Clusiaceae from the Late Cretaceous (Turonian) of New Jersey and implications regarding the history of bee pollination. American Journal of Botany **85** (8): 1122–1133. doi: 10.2307/2446345

Curler G. R., Krzemiński W., Skibińska K. 2019. The first record of fossil Horaiellinae (Diptera: Psychodidae) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar. Cretaceous Research **98**: 305–315. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.02.005

Curler G. R., Priyadarsanan D. R. 2015. Descriptions of Psychodidae (Diptera) from the Western Ghats of India. Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae **55** (2): 473–483.

Curtis J. 1829. Observations upon a collection of fossil insects discovered near Aix in Provence, in the summer of 1828, by R. J. Murchison, esq. and Charles Lyell esq., jun. Edinburgh New Philosophical Journal **7**: 293–297.

Danforth B. N., Poinar G. O. 2011. Morphology, classification, and antiquity of *Melittosphex burmensis* (Apoidea: Melittosphecidae) and implications for early bee evolution. Journal of Paleontology **85** (5): 882–891. https://doi.org/10.1666/10-130.1

Danforth B. N., Sipes S., Fang J., Brady S. G. 2006. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. Proceedings of the National Academy of Sciences **103** (41): 15118–15123. https://doi.org/10.1073/pnas.0604033103

Dehon M., Michez D., Nel A., Engel M. S., Meulemeester T. 2014. Wing shape of four new bee fossils (Hymenoptera: Anthophila) provides insights to bee evolution. PLoS One **9**: e108865. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108865

De Jong R. 2016. Reconstructing a 55-million-year-old butterfly (Lepidoptera: Hesperiidae). European Journal of Entomology **113**: 423–428. doi: 10.14411/eje.2016.055

De Jong R. 2017. Fossil butterflies, calibration points and the molecular clock (Lepidoptera: Papilionoidea). Zootaxa **4270** (1): 1–63. doi: 10.11646/zootaxa.4270.1.1.

Devetak D., Klokočovnik V. 2016. The feeding biology of adult lacewings (Neuroptera): a review. Trends in Entomology **12**: 30–42.

Dong F., Shih C., Skibińska K., Krzemiński W., Ren D. 2015. New species of Tanyderidae (Diptera) from the Jiulongshan Formation of China. Alcheringa: An Australian Journal of Palaeontology **39** (4): 494–507. doi: 10.1080/03115518.2015.1041308

Doorenweerd C., van Nieukerken E. J., Sohn J.-C., Labandeira C. C. 2015. A revised checklist of Nepticulidae fossils (Lepidoptera) indicates an Early Cretaceous origin. Zootaxa **3963** (3): 295–334. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3963.3.2

Dorchin N., Astrin J. J., Bodner L., Harris K. M. 2015. Morphological and molecular revision of the genus *Ozirhincus* (Diptera: Cecidomyiidae) – long-snouted seed-feeding gall midges on Asteraceae. PLoS ONE **10** (7): e0130981. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130981

Downes J. A. 1968. A nepticulid moth feeding at the leaf-nectaries of poplar. Canadian Entomologist **100** (10): 1078–1079. https://doi.org/10.4039/Ent1001078-10

Downes J. A. 1973. Lepidoptera feeding at puddle-margins, dung, and carrion. Journal of the Lepidopterists' Society **27** (2): 89–99.

Downes J. A., Smith S. M. 1969. New or little known feeding habits in Empididae (Diptera). The Canadian Entomologist **101** (4): 404–408. https://doi.org/10.4039/Ent101404-4

Downes W. L. Jr., Dahlem G. A. 1987. Keys to the evolution of Diptera: role of Homoptera. Environmental Entomology **16** (4): 847–854. https://doi.org/10.1093/ee/16.4.847

Edwards F. W. 1923. Oligocene mosquitoes in the British Museum; with a summary of present knowledge concerning fossil Culicidae. Quarterly Journal of Geological Society of London **79**: 139–155.

Edwards F. W. 1925. British fungus-gnats (Diptera, Mycetophilidae). With a revised generic classification of the family. Transactions of the Entomological Society of London **72** (3–4): 505–670. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1925.tb03369.x

Edwards F. W. 1929. Fasc. 2. Blepharoceridae. In: Diptera of Patagonia and South Chile, Part 2. London: British Museum, p. 33–75.

Edwards F. W. 1931. Fasc. 5. Chironomidae. In: Diptera of Patagonia and South Chile, Part 2. London: British Museum, p. 233–324.
Elliott D. K., Nations J. D. 2008. Bee burrows in the late cretaceous (Late Cenomanian) Dakota formation, northeastern Arizona. Ichnos **5** (4): 243–253. https://doi.org/10.1080/10420949809386423
Engel M. S. 2000. A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera, Apidae). American Museum Novitates **3296**: 1–11.
Engel M. S. 2001. A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). Bulletin of the American Museum of Natural History **259**: 1–192. https://doi.org/10.1206/0003-0090(2001)259%3C0001:AMOTBA%3E2.0.CO;2
Engel M. S. 2005. A remarkable kalligrammatid lacewing from the Upper Jurassic of Kazakhstan (Neuroptera: Kalligrammatidae). Transactions of the Kansas Academy of Science **108**: 59–62. doi: 10.1660/0022-8443(2005)108[0059:ARKLFT]2.0.CO;2
Engel M. S., Breitkreuz L. C. V. 2013. A male of the bee genus *Agapostemon* in Dominican amber (Hymenoptera: Halictidae). Journal of Melittology **16**: 1–9. https://doi.org/10.17161/jom.v0i16.4572
Engel M. S., Breitkreuz L. C. V., Ohl M. 2014. The first male of the extinct bee tribe Melikertini (Hymenoptera: Apidae). Journal of Melittology **30**: 1–18. https://doi.org/10.17161/jom.v0i30.4698
Engel M. S., Grimaldi D. A., Gonzalez V. H., Hinojosa-Díaz I. A., Michener C. D. 2012. An exomalopsine bee in Early Miocene amber from the Dominican Republic (Hymenoptera: Apidae). American Museum Novitates **3758**: 1–16. https://doi.org/10.1206/3758.2
Engel M. S., Michener C. D. 2013. A minute stingless bee in Eocene Fushan amber from northeastern China (Hymenoptera: Apidae). Journal of Melittology **14**: 1–10. https://doi.org/10.17161/jom.v0i14.4560
Engel M. S., Ortega-Blanco J., Nascimbene P. C., Singh H. 2013. The bees of Early Eocene Cambay amber (Hymenoptera: Apidae). Journal of Melittology **25**: 1–12. https://doi.org/10.17161/jom.v0i25.4659
Engel M. S., Wang B., Alqarni A. S., Jia L.-B., Su T., Zhou Z., Wappler T. 2018. A primitive honey bee from the Middle Miocene deposits of southeastern Yunnan, China (Hymenoptera, Apidae). Zookeys **775**: 117–129. doi: 10.3897/zookeys.775.24909
Eskov K. Y., Lukashevich E. D. 2015. On the history of ranges of two relict nematoceran families, Ptychopteridae and Tanyderidae (Insecta: Diptera): a biogeographical puzzle. Russian Entomological Journal **24** (3): 257–270.
Evenhuis N. L. 1984. A reassessment of the taxonomic position of the fossil species *Protophthiria palpalis* and *P. atra* (Diptera: Bombyliidae). International Journal of Entomology **26**: 157–161.
Evenhuis N. L. 1994. Catalogue of the Fossil Flies of the World (Insecta: Diptera). Leiden: Backhuys, 600 p.
Evenhuis N. L. 2007. A remarkable new species of *Empidideicus* (Diptera: Mythicomyiidae) from Madagascar. Zootaxa **1474** (1): 55–62. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1474.1.2
Evenhuis N. L. 2020. Catalog of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera) (Version 2.0) [URL: http://hbs.bishopmuseum.org/fossilcat] (accessed June 2020).
Fachin D. A., Santos C. M. D., Amorim D. 2018. First two species of *Austroleptis* Hardy (Diptera: Brachycera: Austroleptidae) from Brazil. Zootaxa **4369** (4): 557–574. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4369.4.6
Fedotova Z. A., Perkovsky E. E. 2019. First findings of gall midges (Diptera, Cecidomyioidea, Cecidomyiidae) of the tribes Karshomyiini (Mexican amber) and Bremiini (Dominican amber). Paleontological Journal **53** (10): 1060–1073. https://doi.org/10.1134/S0031030119100058
Feild T. S. et al. 2011. Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences **108** (20): 8363–8366. https://doi.org/10.1073/pnas.1014456108
Freeman P. 1960. A new genus and species of Sciaridae (Diptera, Nematocera) from South Africa. Annals of the Natal Museum **15** (6): 75–77.
Friedman W. E. 2009. The meaning of Darwin's 'abominable mystery'. American Journal of Botany **96** (1): 5–21. https://doi.org/10.3732/ajb.0800150
Friis E. M. 1985. *Actinocalyx* gen. nov., sympetalous angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of southern Sweden. Review of Palaeobotany and Palynology **45** (3–4): 171–183. https://doi.org/10.1016/0034-6667(85)90001-6
Friis E. M., Raunsgaard Pedersen K., Crane P. R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **232** (2–4): 251–293. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.07.006
Friis E. M., Raunsgaard Pedersen K., Crane P. R. 2010. Diversity in obscurity: fossil flowers and the early history of angiosperms. Philosophical Transactions of the Royal Society B **365** (1539): 369–382. doi: 10.1098/rstb.2009.0227
Friis E. M., Raunsgaard Pedersen K., Crane P. R. 2011. Early Flowers and Angiosperm Evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 585 p. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01260.x
Gad A. M. 1951. The head-capsule and mouth-parts in the Ceratopogonidae. Bulletin de la Société Fouad Premier d'Entomologie **35**: 17–75.

Gagné R. J., Byers G. 1984. A remarkable new Neotropical species of *Contarinia* (Diptera: Cecidomyiidae). Journal of Kansas Entomological Society **57**: 736–738.

Gall L. F., Tiffney B. H. 1983. A fossil noctuid moth egg from the Late Cretaceous of Eastern North America. Science **219** (4584): 507–509. doi: 10.1126/science.219.4584.507

Gao J., Shih C., Kopeć K., Krzemiński W., Ren D. 2015. New species and revisions of Pediciidae (Diptera) from the Middle Jurassic of Northeastern China and Russia. Zootaxa **3963** (2): 240–249. http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3963.2.5

Gao T., Shih C., Labandeira C. C., Santiago-Blay J. A., Yao Y., Ren D. 2016. Convergent evolution of ramified antennae in insect lineages from the Early Cretaceous of Northeastern China. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **283** (1839): 20161448. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1448

Garcette-Barrett B. R., Klassen Dück C. H. 2010. Biological observations on the genus *Ceramiopsis* Zavattari (Insecta: Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay **16**: 8–17.

Genise J. F., Bellosi E. S., Sarzetti L. C., Krause J. M., Dinghi P. A., Sánchez M. V., Umazano A. M., Puerta P., Cantil L. F., Jicha B. R. 2020. 100 Ma sweat bee nests: Early and rapid co-diversification of crown bees and flowering plants. PLoS ONE **15** (1): e0227789. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227789

Gilbert F., Jervis M. 1998. Functional, evolutionary and ecological aspects of feeding-related mouthpart specializations in parasitoid flies. Biological Journal of the Linnean Society **63** (4): 495–535. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb00327.x

Giłka W., Zakrzewska M., Makarchenko E. A. 2020. *Burmochlus* gen. nov., the first Cretaceous member of *Archaeochlus* cluster (Diptera: Chironomidae: Podonominae). Cretaceous Research **106**: 104261. doi: 10.1016/j.cretres.2019.104261

Gillaspy J. E. 1963. A revisionary study of the genus *Steniolia* (Hymenoptera: Sphecidae: Bembicini). Transactions of the American Entomological Society **89** (1/2): 1–117.

Gillung J. P., Winterton S. L. 2018. A review of fossil spider flies (Diptera: Acroceridae) with descriptions of new genera and species from Baltic amber. Journal of Systematic Palaeontology **16** (4): 325–350. doi: 10.1080/14772019.2017.1289566

Goldblatt P., Bernhardt P., Vogan P., Manning J. C. 2004. Pollination by fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae) and self-recognition sites in *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae). Plant Systematics and Evolution **244**: 56–67. https://doi.org/10.1007/s00606-003-0067-1

Goldblatt P., Manning J. S. 2000. The long-proboscid fly pollination system in Southern Africa. Annals of the Missouri Botanical Garden **87** (2): 146–170. doi: 10.2307/2666158

González C. R., Flores P. 2004.Comparative study of mouthparts of three species of horse flies of the tribe Pangoniini of Chilean distribution (Diptera: Tabanidae). Zootaxa **579** (1): 1–15. https://doi.org/10.11646/zootaxa.579.1.1

Gorelick R. 2001. Did insect pollination cause increased seed plant diversity? Biological Journal of the Linnean Society **74**: 407–427. doi:10.1006/bijl.2001.0602

Grant J. I., Djani D. M., Lehnert M. S. 2012. Functionality of a reduced proboscis: Fluid uptake by *Phigalia strigataria* (Minot) (Geometridae: Ennominae). Journal of the Lepidopterists' Society **66** (4): 211–215.

Greenwalt D. E., Wingerath J. G., Evenhuis N. L. 2015. Two new and disparate fossil bee flies (Bombyliidae: Anthracinae) from the Americas and reassessment of *Anthrax dentoni* Lewis, 1969. Palaeontologia Electronica **18.3.51A**: 1–10. https://doi.org/10.26879/582

Grimaldi D. 1999. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. Annals of the Missouri Botanical Garden **86** (2): 373–406. doi: 10.2307/2666181

Grimaldi D. A. 2016. Diverse orthorrhaphan flies (Insecta: Diptera: Brachycera) in amber from the Cretaceous of Myanmar: Brachycera in Cretaceous amber, Part VII. Bulletin of the American Museum of Natural History **408**: 1–131. https://doi.org/10.1206/0003-0090-408.1.1

Grimaldi D., Blagoderov V. 2001. A new genus of Lygistorrhinidae from Vietnam (Diptera: Sciaroidea), and phylogenetic relationships in the family. Studia Dipterologica **8**: 43–57.

Grimaldi D., Johnston M. A. 2014. The long-tongued Cretaceous scorpionfly *Parapolycentropus* Grimaldi and Rasnitsyn (Mecoptera: Pseudopolycentropodidae): New data and interpretations. American Museum Novitates **3793**: 1–24. doi: 10.1206/3793.1

Grimaldi D. A. 2018. Basal Cyclorrhapha in amber from the Cretaceous and Tertiary (Insecta: Diptera), and their relationships: Brachycera in Cretaceous amber, Part IX. Bulletin of the American Museum of Natural History **423**: 1–97. https://doi.org/10.1206/0003-0090-423.1.1

Grimaldi D. A., Arillo A., Cumming J. M., Hauser M. 2011. Brachyceran Diptera (Insecta). In: Cretaceous ambers, Part IV, Significant new orthorrhaphous taxa. ZooKeys **148**: 293–332. doi: 10.3897/zookeys.148.1809

Grimaldi D. A., Cumming J. 1999. Brachyceran Diptera in Cretaceous ambers and Mesozoic diversification of the Eremoneura. Bulletin of the American Museum of Natural History **239**: 1–124.

Grimaldi D. A., Engel M. S., Nascimbene P. C. 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): Its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. American Museum Novitates **3361**: 1–72. doi: 10.1206/0003-0082(2002)3612.0.CO;2

Grimaldi D. A., Junfeng Z., Fraser N. C., Rasnitsyn A. 2005. Revision of the bizarre Mesozoic scorpionflies in the Pseudopolycentropodidae (Mecopteroidea). Insect Systematics and Evolution **36** (4): 443–458. https://doi.org/10.1163/187631205794761021

Grimaldi D. A., Peñalver E., Barrón E., Herhold H. W., Engel M. S. 2019. Direct evidence for eudicot pollen-feeding in a Cretaceous stinging wasp (Angiospermae; Hymenoptera, Aculeata) preserved in Burmese amber. Communications Biology **2**: 408. https://doi.org/10.1038/s42003-019-0652-7

Grimstad P. R., DeFoliart G. R. 1974. Nectar sources of Wisconsin mosquitoes. Journal of Medical Entomology **11** (3): 331–341. doi: 10.1093/jmedent/11.3.331

Grund M. 2012. A long-beaked fungus gnat in Dominican amber. Annales Zoologici **62** (4): 639–642. https://doi.org/10.3161/000345412X659704

Hall J. P. W., Robbins R. K., Harvey D. J. 2004. Extinction and biogeography in the Caribbean: New evidence from a fossil riodinid butterfly in Dominican amber. Proceedings of the Royal Society B **271**: 789–801. doi: 10.1098/rspb.2004.2691

Han Y. E., Cai Y., Ren D., Wang Y. 2019. A new fossil snipe fly with long proboscis from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China (Diptera: Rhagionidae). Zootaxa **4691** (2): 153–160. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4691.2.4

Hancock E. G. 2011. Order Diptera, family Limoniidae. Arthropod Fauna of the United Arab Emirates **4**: 684–695.

Handlirsch A. 1906–1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen, Vol. 1–3. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1430 p.

Handlirsch A. 1919. Eine neue Kalligrammide (Neuroptera) aus dem Solnhofener Plattenkalke. Senckenbergiana **1**: 61–63.

Harbach R. 2020. Mosquito Taxonomy Inventory. [URL: http://mosquito-taxonomic-inventory.info] (accessed: June 2020).

Harbach R. E., Greenwalt D. 2012. Two Eocene species of *Culiseta* (Diptera: Culicidae) from the Kishenehn Formation in Montana. Zootaxa **3530** (1): 25–34. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3530.1.2

Harder L. D. 1983. Functional differences of the proboscides of short- and long-tongued bees (Hymenoptera, Apoidea). Canadian Journal of Zoology **61** (7): 1580–1586. https://doi.org/10.1139/z83-212

Heer O. 1856. Ueber die fossilen Insekten von Aix in der Provence. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich **1**: 1–40.

Heikkilä M., Simonsen T. J., Solis M. A. 2018. Reassessment of known fossil Pyraloidea (Lepidoptera) with descriptions of the oldest fossil pyraloid and a crambid larva in Baltic amber. Zootaxa **4483** (1): 101–127. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4483.1.4

Hennig W. 1966. Bombyliidae im Kopal und im baltischen Bernstein (Diptera: Brachycera). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde **166**: 1–20.

Hennig W. 1972. Insektenfossilien aus der Unteren Kreide. IV. Psychodidae (Phlebotominae), mit einer kritischen Übersicht über das phylogenetische System der Familie und die bisher beschriebenen Fossilien (Diptera). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde **241**: 1–69.

Herendeen P. S., Friis E. M., Pedersen K. R., Crane P. R. 2017. Palaeobotanical redux: revisiting the age of the angiosperms. Nature Plants **3**: 17015. https://doi.org/10.1038/nplants.2017.15

Hermes M. G., Melo G. A. R. 2006. Two new species of *Trimeria* de Saussure from Brazil, with biological notes and a key to the Brazilian taxa (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae). Zootaxa **1155** (1): 61–68. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1155.1.6

Hippa H., Mattsson I., Vilkamaa P. 2005. New taxa of the Lygistorrhinidae (Diptera: Sciaroidea) and their implications for a phylogenetic analysis of the family. Zootaxa **960**: 1–34.

Hippa H., Vilkamaa P. 2006. Recharacterization of *Rhynchoheterotricha* Freeman (Diptera, Sciaroidea), with description of *R. chandleri* sp. n. from South Africa. Zootaxa **1167**: 61–68.

Hodges S. A. 1997. Floral nectar spurs and diversification. International Journal of Plant Sciences **158** (S6): 81–88. https://doi.org/10.1086/297508

Hoffeins C., Hoffeins H. W., Jaschhof M. 2010. First record of *Antlemon* Loew (Diptera: Keroplatidae) in Baltic amber. Studia Dipterologica **17**: 143–149.

Houston T. F. 1983. An extraordinary new bee and adaptation of palpi for nectar-feeding in some Australian Colletidae and Pergidae (Hymenoptera). Australian Journal of Entomology **22** (3): 263–270. doi: 10.1111/j.1440-6055.1983.tb01894.x

Huang D., Azar D., Cai C., Garrouste R., Nel A. 2015. The first Mesozoic pleasing lacewing (Neuroptera: Dilaridae). Cretaceous Research **56**: 274–277. doi: 10.1016/j.cretres.2015.06.001

Huang D. et al. 2016. New fossil insect order Permopsocida elucidates major radiation and evolution of suction feeding in hemimetabolous insects (Hexapoda: Acercaria). Scientific Reports **6**: 23004. https://doi.org/10.1038/srep23004

Hull F. M. 1945. A revisional study of the fossil Syrphidae. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology **95**: 251–355.

Ibáñez-Bernal S., Solórzano Kraemer M., Stebner F., Wagner R. 2014. A new fossil species of Phlebotominae sand fly from Miocene amber of Chiapas, Mexico (Diptera: Psychodidae). Paläontologische Zeitschrift **88** (2): 227–233. doi: 10.1007/s12542-013-0191-3

Ishida C., Kono M., Sakai S. 2009. A new pollination system: brood-site pollination by flower bugs in *Macaranga* (Euphorbiaceae). Annals of Botany **103** (1): 39–44. https://doi.org/10.1093/aob/mcn212

Iwasaki Y. 1987. Distribution and bionomics of the short-winged type of *Panorpodes paradoxa* MacLachlan (Mecoptera, Panorpodidae) in the mountainous regions of Central Japan. Bulletin of the Sugadaira Montane Research Center, University of Tsukuba **8**: 73–82.

Janzen D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science **171** (3967): 203–205. doi: 10.1126/science.171.3967.203

Jaschhof M. 2017. *Heterotricha*-group (Sciaroidea, unassigned to family). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Suricata 5. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 601–605.

Jaschhof M., Kallweit U. 2004. The genus *Aphrastomyia* Coher & Lane, 1949 in Costa Rica (Insecta: Diptera: Mycetophilidae). Faunistische Abhandlungen **25**: 107–123.

Jervis M. 1998. Functional and evolutionary aspects of mouthpart structures in parasitoid wasps. Biological Journal of the Linnean Society **63** (4): 461–493. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb00326.x

Jervis M., Vilhelmsen L. 2000. Mouthpart evolution in adults of the basal, 'symphytan', hymenopteran lineages. Biological Journal of the Linnean Society **70** (1): 121–146. https://doi.org/10.1006/bijl.1999.0396

Kania I. 2014. Subfamily Limoniinae Speiser, 1909 (Diptera, Limoniidae) from Baltic amber (Eocene): the genus *Helius* Lepeletier & Serville, 1828. Zootaxa **3814** (3): 333–352. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3814.3.2

Kania I. 2015a. Subfamily Limoniinae Speiser, 1909 (Diptera, Limoniidae) from Baltic amber (Eocene): the genus *Elephantomyia* Osten Sacken, 1860. PLoS ONE **10** (2): e0117434. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117434

Kania I. 2015b. The taxonomy of selected genera of the subfamily Limoniinae (Diptera: Limoniidae) from Baltic amber (Eocene), with notes on their phylogeny. Annales Zoologici **65** (1): 71–100. https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2015.65.1.007

Kania I., Krzemiński W., Arillo A. 2016. First representative of the genus *Helius* Lepeletier and Serville, 1828 (Diptera, Limoniidae) from the Lower Cretaceous Álava amber (Spain). Cretaceous Research **63**: 33–38. doi: 10.1016/j.cretres.2016.02.018

Kania I., Krzemiński W., Arillo A. 2018. A new peculiar species of the genus *Helius* Lepeletier & Serville, 1828 (Diptera, Limoniidae) from Cretaceous Álava amber (Spain). Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh **107** (2–3): 231–237. doi: 10.1017/S1755691017000299

Kania I., Krzemiński W., Azar D. 2013. The oldest representative of *Helius* Lepeletier & Serville 1828 (Limoniidae, Diptera) from Lebanese amber (Early Cretaceous). Insect Systematics and Evolution **44** (2): 231–238. doi: 10.1163/1876312X-44032093

Karolyi F., Colville J. F., Handschuh S., Metscher B. D., Krenn H. W. 2014. One proboscis, two tasks: Adaptations to blood-feeding and nectar-extracting in long-proboscid horse flies (Tabanidae, *Philoliche*). Arthropod Structure & Development **43** (5): 403–413. https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.07.003

Karolyi F., Szucsich N. U., Colville J. F., Krenn H. W. 2012. Adaptations for nectar-feeding in the mouthparts of long-proboscid flies (Nemestrinidae: *Prosoeca*). Biological Journal of the Linnean Society **107** (2): 414–424. doi: 10.1111/j.1095-8312.2012.01945.x

Kastinger C., Weber A. 2001. Bee-flies (*Bombylius* spp., Bombyliidae, Diptera) and the pollination of flowers. Flora **196** (1): 3–25. https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30015-4

Kato M., Inoue T., Nagamitsu T. 1995. Pollination biology of *Gnetum* (Gnetaceae) in a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. American Journal of Botany **82** (7): 862–868. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb15702.x

Kearns C. A. 1992. Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. The American Midland Naturalist **127** (1): 172–182. doi: 10.2307/2426332

Kerr P. H. 2010. Phylogeny and classification of Rhagionidae, with implications for Tabanomorpha (Diptera: Brachycera). Zootaxa **2592** (1): 1–133. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2592.1.1

Kevan P. G. 1972. Insect pollination of High Arctic flowers. Journal of Ecology **60** (3): 831–847. doi: 10.2307/2258569

Kevan P. G., Baker H. G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Annual Review of Entomology **28**: 407–453. https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.002203

Khramov A. V., Chen J. 2020. A new species of Aetheogrammatidae (Insecta: Neuroptera) with a preserved proboscis from the Lower Cretaceous of NE China. Acta Geologica Sinica (English Edition) **94** (5): 1714–1715. https://doi.org/10.1111/1755-6724.14593

Khramov A. V., Lukashevich E. D. 2019. A Jurassic dipteran pollinator with an extremely long proboscis. Gondwana Research **71**: 210–215. doi: 10.1016/j.gr.2019.02.004

Khramov A. V., Nam G.-S., Vasilenko D. V. 2020. First long-proboscid flies (Diptera: Zhangsolvidae) from the Lower Cretaceous of South Korea. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology **44** (1): 160–168. https://doi.org/10.1080/03115518.2019.1664634

Khramov A. V., Yan E., Kopylov D. S. 2019. Nature's failed experiment: Long-proboscid Neuroptera (Sisyridae: Paradoxosisyrinae) from Upper Cretaceous amber of northern Myanmar. Cretaceous Research **104**: 104180. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.07.010

Knab F. 1911. The food-habits of *Megarhinus*. Psyche **18**: 80–82.

Kopeć K., Kania I., Krzemiński W. 2016. New and little known crane-fly species of the genera *Helius*, *Elephantomyia* and *Toxorhina* (Diptera, Limoniidae) from Dominican and Mexican amber. Palaeontologia Electronica **19.2.25A**: 1–14.

Kopylov D. S. et al. 2020. The fossil insect Lagerstätte Khasurty. Paleontological Journal **54** (11): 1221–1394 [в печати].

Krassilov V. A., Rasnitsyn A. P., Afonin S. A. 2007. Pollen eaters and pollen morphology: co-evolution through the Permian and Mesozoic. African Invertebrates **48** (1): 3–11.

Krassilov V., Shuklina S. 2008. Arthropod trace diversity on fossil leaves from the mid-Cretaceous of Negev, Israel. Alavesia **2**: 239–245.

Krenn H. W. 2010. Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: Structure, function, and evolution of the mouthparts. Annual Review of Entomology **55**: 307–327. doi: 10.1146/annurev-ento-112408-085338

Krenn H. W. 2019. Fluid-feeding mouthparts. In: H. W. Krenn (ed.). Insect Mouthparts. Form, Function, Development and Performance. Zoological Monographs, vol. 5. Cham (Switzerland): Springer Nature, p. 47–99. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29654-4_3

Krenn H. W., Bauder J. A.-S. 2018. Morphological fine tuning of the feeding apparatus to proboscis length in Hesperiidae (Lepidoptera). Journal of Morphology **279** (3): 396–408. https://doi.org/10.1002/jmor.20780

Krenn H., Gereben-Krenn B., Steinwender B., Popov A. 2008. Flower visiting Neuroptera: Mouthparts and feeding behaviour of *Nemoptera sinuata* (Nemopteridae). European Journal of Entomology **105** (2): 267–277. doi: 10.14411/eje.2008.037

Krenn H. W., Kristensen N. P. 2000. Early evolution of the proboscis of Lepidoptera (Insecta): External morphology of the galea in basal glossatan moths lineages, with remarks on the origin of the pilifers. Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology **239** (2): 179–196.

Krenn H. W., Mauss V., Plant J. 2002. Evolution of the suctorial proboscis in pollen wasps (Masarinae, Vespidae). Arthropod Structure & Development **31** (2): 103–120. https://doi.org/10.1016/S1467-8039(02)00025-7

Krenn H. W., Plant J. D., Szucsich N. U. 2005. Mouthparts of flower-visiting insects. Arthropod Structure & Development **34**: 1–40. doi: 10.1016/j.asd.2004.10.002

Kristensen N. P., Nielsen E. S. 1981. Double-tube proboscis configuration in neopseustid moths (Lepidoptera: Neopseustidae). International Journal of Insect Morphology and Embryology **10** (5–6): 483–486. https://doi.org/10.1016/0020-7322(81)90027-1

Kristensen N. P., Scoble M. J., Ole K. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. Zootaxa **1668** (1): 699–747. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.30

Krzemiński W., Ansorge J. 2005. A new rhagionid fly from the Lower Jurassic of Germany. Polskie Pismo Entomologiczne **74**: 369–372.

Krzemiński W., Blagoderov V., Azar D., Lukashevich E., Szadziewski R., Wedman S., Nel A., Collomb F.-M., Waller A., Nicholson D. B. 2019. True flies (Insecta: Diptera) from the late Eocene insect limestone (Bembridge Marls) of the Isle of Wight, England, UK. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh **110** (3–4): 495–554. doi: 10.1017/S1755691018000464

Krzemiński W., Jarzembowski E. 1999. *Aenne triassica* sp. n., the oldest representative of the family Chironomidae (Insecta: Diptera). Polskie Pismo Entomologiczne **68**: 445–449.

Krzemiński W., Kania I., Azar D. 2014. The Early Cretaceous evidence of rapid evolution of the genus *Helius* Lepeletier & Serville, 1828 (Limoniidae, Diptera). Cretaceous Research **48**: 96–101. doi: 10.1016/j.cretres.2013.12.001

Krzemiński W., Krzemińska E. 2003. Triassic Diptera: descriptions, revisions and phylogenetic relations. Acta Zoologica Cracoviensia **46** (Supplement): 153–184.

Krzemiński W., Krzemińska E., Kania I., Ross A. J. 2013. New taxa of Tanyderidae (Diptera) from Eocene Baltic amber. Zootaxa **3599** (1): 59–66.

Krzemiński W., Krzemińska E., Papier F. 1994. *Grauvogelia arzvilleriana* sp. n. – the oldest Diptera species (Lower/Middle Triassic of France). Acta Zoologica Cracovensia **37**: 95–99.

Labandeira C. C. 1998. How old is the flower and the fly? Science **280**: 57–59.
Labandeira C. C. 2000. The paleobiology of pollination and its precursors. In: R. A. Gastaldo, W. A. DiMichele (eds). Phanerozoic Terrestrial Ecosystems. Paleontological Society Papers **6**: 233–269. https://doi.org/10.1017/S1089332600000784
Labandeira C. C. 2005. Fossil history and evolutionary ecology of Diptera and their associations with plants. In: D. K. Yeates, B. M. Wiegmann (eds). The Evolutionary Biology of Flies. New York: Columbia University Press, p. 217–273.
Labandeira C. C. 2010. The pollination of mid mesozoic seed plants and the early history of long-proboscid insects. Annals of the Missouri Botanical Garden **97** (4): 469–513. https://doi.org/10.3417/2010037
Labandeira C. C. 2019. The fossil record of insect mouthparts: innovation, functional convergence, and associations with other organisms. In: H. W. Krenn (ed.). Insect Mouthparts. Form, Function, Development and Performance. Zoological Monographs, vol. 5. Cham (Switzerland): Springer Nature, p. 567– 670. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29654-4_17
Labandeira C. C., Currano E. D. 2013. The fossil record of plant-insect dynamics. Annual Review of Earth and Planetary Sciences **41**: 287–311. https://doi.org/10.1146/annurev-earth-050212-124139
Labandeira C. C., Dilcher D. L., Davis D. R., Wagner D. L. 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Paleobiological insights into the meaning of co-evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences **91** (25): 12278–12282. https://doi.org/10.1073/pnas.91.25.12278
Labandeira C. C., Kvaček J., Mostovski M. B. 2007. Pollination drops, pollen, and insect pollination of Mesozoic gymnosperms. Taxon **56** (3): 663–695. doi: 10.2307/25065853
Labandeira C. C., Yang Q., Santiago-Blay J. A., Hotton C. L., Monteiro A., Wang Y., Goreva Y., Shih C., Siljeström S., Rose T. R., Dilcher D. L., Ren D. 2016. The evolutionary convergence of mid-Mesozoic lacewings and Cenozoic butterflies. Proceedings of the Royal Society B **283** (1824): 20152893. doi: 10.1098/rspb.2015.2893
Lall S. B., Davies D. M. 1971. An intergeneric comparison of cephalic structure in tabanids (Diptera) in relation to feeding habits. Journal of Medical Entomology **8** (6): 700–706. https://doi.org/10.1093/jmedent/8.6.700
Lambkin C., Sinclair B., Pape T., Courtney G. W., Skevington J. H., Meier R., Yeates D. K., Blagoderov V., Wiegmann B. 2013. The phylogenetic relationships among infraorders and superfamilies of Diptera based on morphological evidence. Systematic Entomology **38**: 164–179. doi: 10.1111/j.1365-3113.2012.00652.x
Lantsov V. I. 2015. A new species of the genus *Geranomyia* Haliday, 1833 (Diptera: Limoniidae) from Transcaucasia. Caucasian Entomological Bulletin **11** (2): 411–415. doi: 10.23885/1814-3326-2015-11-2-411-414
Laroca S., Michener C. D., Hofmeister R. M. 1989. Long mouthparts among "short-tongued" bees and the fine structure of the labium in *Niltonia* (Hymenoptera, Colletidae). Journal of the Kansas Entomological Society **62** (3): 400–410.
Larson B. M. H., Kevan P., Inouye D. 2001. Flies and flowers: Taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. The Canadian Entomologist **133** (4): 439–465. https://doi.org/10.4039/Ent133439-4
Lehnert M. S., Mulvane C. P., Brothers A. 2014. Mouthpart separation does not impede butterfly feeding. Arthropod Structure & Development **43** (2): 97–102. doi: 10.1016/j.asd.2013.12.005
Lin X., Labandeira C. C., Shih C., Hotton C. L., Ren D. 2019. Life habits and evolutionary biology of new two-winged long-proboscid scorpionflies from mid-Cretaceous Myanmar amber. Nature Communications **10** (1): 1235. https://doi.org/10.1038/s41467-019-09236-4
Lin X., Shih M. J. H., Labandeira C. C., Ren D. 2016. New data from the Middle Jurassic of China shed light on the phylogeny and origin of the proboscis in the Mesopsychidae (Insecta: Mecoptera). BMC Evolutionary Biology **16** (1): 1–22. https://doi.org/10.1186/s12862-015-0575-y
Liu Q., Khramov A. V., Zhang H., Jarzembowski E. A. 2015. Two new species of *Kalligrammula* Handlirsch, 1919 (Insecta, Neuroptera, Kalligrammatidae) from the Jurassic of China and Kazakhstan. Journal of Paleontology **89** (3): 405–410. https://doi.org/10.1017/jpa.2015.25
Liu Q., Lu X., Zhang Q., Chen J., Zheng X., Zhang W., Liu X., Wang B. 2018a. High niche diversity in Mesozoic pollinating lacewings. Nature Communications **9**: 3793. https://doi.org/10.1038/s41467-018-06120-5
Liu Y., Huang D. 2019. A large new nemestrinid fly from the lower Cretaceous Yixian formation at Liutiaogou, Ningcheng County, Inner Mongolia, NE China. Cretaceous Research **96**: 107–112. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.11.018
Liu Z. J., Huang D., Cai C., Wang X. 2018b. The core eudicot boom registered in Myanmar amber. Scientific Reports **8**: 16765. https://doi.org/10.1038/s41598-018-35100-4
Lloyd D. G., Wells M. S. 1992. Reproductive biology of a primitive angiosperm, *Pseudowintera colorata* (Winteraceae), and the evolution of pollination systems in the Anthophyta. Plant Systematics and Evolution **181**: 77–95. https://doi.org/10.1007/BF00937588
Loew H. 1850. Ueber den Bernstein und Bernsteinfauna. Programm der Königlichen Realschule zu Meseritz. Berlin: E. S. Mittler und Sohn, 44 p.

Lu X. M., Zhang W. W., Liu X. Y. 2016a. New long-proboscid lacewings of the mid Cretaceous provide insights into ancient plant-pollinator interactions. Scientific Reports **6**: 25382. doi: 10.1038/srep25382

Lu X. M., Zhang W. W., Liu X. Y. 2016b. Nomenclatural validation of new genera and species of the superfamily Psychopsoidea (Insecta: Neuroptera) from the mid-Cretaceous amber of Myanmar. Zoological Systematics **41** (3): 323–326. doi: 10.11865/zs.201636

Lukashevich E. D. 2009. Limoniidae (Diptera) in the Upper Jurassic of Shar Teg, Mongolia. Zoosymposia **3**: 131–154. https://doi.org/10.11646/zoosymposia.3.1.12

Lukashevich E. D., Huang D.-Y., Lin Q.-B. 2006. Rare families of nematoceran Diptera (Hennigmatidae, Blephariceridae, Perissommatidae) from the Jurassic of China. Studia Dipterologica **13**: 127–143.

Lukashevich E. D., Krzemiński W. 2009. New Jurassic Tanyderidae (Diptera) from Asia with first find of larva. Zoosymposia **3**: 155–172.

Lukashevich E. D., Przhiboro A. A. 2011. New Chironomidae (Diptera) with elongated proboscises from the Late Jurassic of Mongolia. ZooKeys **130**: 307–322. doi: 10.3897/zookeys.130.1555

Lukashevich E. D., Ribeiro G. C. 2019. Mesozoic fossils and the phylogeny of Tipulomorpha (Insecta: Diptera). Journal of Systematic Palaeontology **17** (2): 635–652. doi: 10.1080/14772019.2018.1448899

Lukashevich E. D., Shcherbakov D. E. 1997. A first find of net-winged midges (Blephariceridae, Diptera) in the Mesozoic. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte **1997** (11): 639–646.

Ma N., Huang J., Hua B. 2013. Functional morphology and sexual dimorphism of mouthparts of the short-faced scorpionfly *Panorpodes kuandianensis* (Mecoptera: Panorpodidae). PLoS ONE **8**: e60351. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060351

Ma N., Huang J., Hua B. Z. 2014. Fine structure and functional morphology of the mouthparts of *Bittacus planus* and *Terrobittacus implicatus* (Insecta: Mecoptera: Bittacidae). Zoologischer Anzeiger **253** (6): 441–448. https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.05.001

Mackay M. R. 1970. Lepidoptera in Cretaceous amber. Science **167** (3917): 379–380. doi: 10.1126/science.167.3917.379

Magnarelli L. A. 1983. Nectar sugers and caloric reserves in natural populations of *Aedes canadensis* and *Aedes stimulans* (Diptera: Culicidae). Environmental Entomology **12** (5): 1281–1286.

Maheu A., Nel A. 2020. The oldest representative of the bombyliid bee fly in the earliest Eocene French amber. Acta Palaeontologica Polonica **65** (1): 81–83. https://doi.org/10.4202/app.00657.2019

Maheu A., Nel A. 2020. The oldest representative of the bombyliid bee fly in the earliest Eocene French amber. Acta Palaeontologica Polonica **65** (1): 81–83. https://doi.org/10.4202/app.00657.2019

Makarkin V. N. 2016. Enormously long, siphonate mouthparts of a new, oldest known spongillafly (Neuroptera, Sisyridae) from Burmese amber imply nectarivory or hematophagy. Cretaceous Research **65**: 126–137. doi: 10.1016/j.cretres.2016.04.007

Makarkin V. N. 2017. New taxa of unusual Dilaridae (Neuroptera) with siphonate mouthparts from the mid-Cretaceous Burmese amber. Cretaceous Research **74**: 11–22. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2016.12.019

Manchester S. R., Dilcher D. L., Judd W. S., Corder B., Basinger J. F. 2018. Early eudicot flower and fruit: *Dakotanthus* gen. nov. from the Cretaceous Dakotat Formation of Kansas and Nebraska, USA. Acta Palaeobotanica **58** (1): 27–40. doi: 10.2478/acpa-2018-0006

Marshall S. A., Kirk-Spriggs A. H. 2017. Natural history of Diptera. In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 1. Introduction Chapters and Keys to Diptera Families. Suricata 4. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 135–152.

Matile L. 1988. Dipteres Mycetophiloidea de Nouvelle-Caledonie 2. Keroplatidae. In: S. Tillier (ed.). Zoologia Neocaledonica. Vol. l. Mémories du Museum national d'Histore naturelle Sér. A – Zoologie **142**. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle, p. 89–135.

Mauss V., Kuba K., Krenn H. W. 2019. Evolution of the multifunctional mouthparts of adult Vespidae. In: H. W. Krenn (ed.). Insect Mouthparts. Form, Function, Development and Performance. Zoological Monographs 5. Cham (Switzerland): Springer Nature, p. 443–478. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29654-4_14

Mazzarolo L. A., Amorim D. S. 2000. *Cratomyia macrorrhyncha*, a Lower Cretaceous brachyceran fossil from the Santana Formation, Brazil, representing a new species, genus and family of the Stratiomyomorpha (Diptera). Insect Systematics & Evolution **31**: 91–102.

Meillon B. de, Wirth W. W. 1979. Subsahar Ceratopogonidae (Diptera) IV. *Rhinohelea*, a new subgenus of *Forcipomyia* from the south-west Cape Province, South Africa. Annals of the Natal Museum **23** (3): 881–886.

Meillon B. de, Wirth W. W. 1991. The genera and subgenera (excluding *Culicoides)* of the Afrotropical biting midges (Diptera: Ceratopogonidae). Annals of the Natal Museum **32**: 27–147.

Melander A. L. 1903. A review of the North American species of *Nemotelus*. Psyche **10**: 171–183. https://doi.org/10.1155/1903/48943

Melander A. L., Cockerell T. D. A., Cockerell W. P. 1949. A report on some Miocene Diptera from Florissant, Colorado. American Museum Novitates **1407**: 1–63.

Mesler M. R., Ackerman J. D., Lu K. L. 1980. The effectiveness of fungus gnats as pollinators. American Journal of Botany **67** (4): 564–567. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07685.x

Meunier F. 1904. Monographie des Cecidomyidae, des Sciaridae, des Mycetophilidae et des Chironomidae de l'ambre de la Baltique. Brussels: 264 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.8565

Meunier F. 1916. Sur quelques diptères (Bombylidae, Leptidae, Dolichopodidae, Conopidae et Chironomidae) d'ambre de la Baltique. Tijdschrift voor Entomologie **59**: 274–286.

Michelsen V. 2000. Oldest authentic record of a fossil calyptrate fly (Diptera): a species of Anthomyiidae from early Coenozoic Baltic amber. Studia Dipterologica **7**: 11–18.

Michener C. D. 2007. The Bees of the World. 2nd Edition. Baltimore: John Hopkins University Press, 953 p.

Michener C. D., Grimaldi D. A. 1988. The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences **85** (17): 6424–6426. https://doi.org/10.1073/pnas.85.17.6424

Michez D., De Meulemeester T., Rasmont P., Nel A., Patiny S. 2009. New fossil evidence of the early diversification of bees: *Paleohabropoda oudardi* from the French Paleocene (Hymenoptera, Apidae, Anthophorini). Zoologica Scripta **38** (2): 171–181. https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00362.x

Michez D., Vanderplanck M., Engel M. S. 2011. Fossil bees and their plant associates. In: S. Patiny (ed.). Evolution of Plant–Pollinator Relationships. Cambridge: Cambridge University Press, p. 103–164. https://doi.org/10.1017/CBO9781139014113.006

Midgley J. J., Bond W. J., Jarzembowski E. A., Grubb P. J. 1991. How important is biotic pollination and dispersal to the success of the angiosperms? [and Discussion]. Philosophical Transactions: Biological Sciences **333** (1267): 209–215.

Miller W. E. 1997. Diversity and evolution of tongue length in hawkmoths (Sphingidae). Journal of the Lepidopterists' Society **51** (1): 9–31.

Mochizuki K., Kawakita A. 2018. Pollination by fungus gnats and associated floral characteristics in five families of the Japanese flora. Annals of Botany **121** (4): 651–663. https://doi.org/10.1093/aob/mcx196

Mohrig W., Kauschke E. 2017. New black fungus gnats (Diptera, Sciaridae) of North America. Part IV. Genera *Eugnoriste* Coquillett and *Keilbachia* Mohrig. Zootaxa **4319** (1): 53–76. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4319.1.3

Mostovski M. B. 1999. A brief review of brachycerous flies (Diptera, Brachycera) in the Mesozoic, with descriptions of some curious taxa. In: P. Vrsansky (ed.). Proceedings of the First Palaeoentomological Conference, Moscow, 1998. AMBA Projects International, Bratislava, p. 103–110.

Mostovski M. B. 2009. Brachyceran assemblages (Insecta: Diptera) as indicators of terrestrial palaeoenvironments in the Late Mesozoic. Palaeontologia Africana **44**: 121–125.

Mostovski M. B., Jarzembowski E. A. 2000. The first brachycerous flies (Diptera: Rhagionidae) from the Lower Jurassic of Gondwana. Paleontological Journal **34** (Suppl. 3): 367–369.

Mostovski M. B., Martínez-Delclòs X. 2000. New Nemestrinoidea (Diptera: Brachycera) from the Upper Jurassic – Lower Cretaceous of Eurasia, taxonomy and palaeobiology. Entomological Problems **31** (2): 137–148.

Müller G. C., Revay E. E., Schlein Y. 2011. Relative attraction of the sand fly *Phlebotomus papatasi* to local flowering plants in the Dead Sea region. Journal of Vector Ecology **36** (Suppl. 1. Special Issue: Sand Fly Research and Control): 187–194. https://doi.org/10.1111/j.1948-7134.2011.00130.x

Müller H. 1873. Probosces capable of sucking the nectar of *Anagraecum sesquipedale*. Nature **8** (194): 223. doi: 10.1038/008223a0

Myskowiak J., Azar D., Nel A. 2016. The first fossil hilarimorphid fly (Diptera: Brachycera). Gondwana Research **35**: 192–197. http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2015.05.003

Nagatomi A., Nagatomi H. 1990. A new *Arthroteles* from South Africa (Diptera, Rhagionidae). South Pacific Study **10** (2): 309–316.

Nagatomi A., Soroida K. 1985. The structure of the mouthparts of the orthorrhaphous Brachycera (Diptera) with special reference to blood-sucking. Beiträge zur Entomologie **35** (2): 263–368. doi: 10.21248/contrib.entomol.35.2.263–368

Nagatomi A., Yang D. 1998. A review of extinct Mesozoic genera and families of Brachycera (Insecta, Diptera, Orthorrhapha). Entomologists' Monthly Magazine **132**: 95–192.

Naugolnykh S. V., Oskolski A. A. 2010. An advanced peltasperm *Permoxylocarpus trojanus* Naug. from the Lower Permian of the Urals (Russia): an ancient case of entomophily in gymnosperms? Wulfenia **17**: 29–43.

Nel A. 2006. Oldest records of Bombyliidae: Phthiriinae and Mythicomyiidae: Glabellulinae from the Lowermost Eocene amber of France (Diptera: Bombylioidea). European Journal of Entomology **103** (1): 109–114. doi: 10.14411/eje.2006.016

Nel A. 2008. The oldest bee fly in the French Paleocene (Diptera: Bombyliidae). Comptes Rendus Palevol **7** (7): 401–405. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.08.001

Nel A., de Ploëg G. 2004. New fossil bee flies (Diptera: Bombylioidea) in the Lowermost Eocene amber of the Paris Basin. Geologica Acta **2** (1): 57–65. https://doi.org/10.1344/105.000001635

Nel A., Petrulevičius J. F. 2003. New Palaeogene bees from Europe and Asia. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology **27** (4): 277–293. https://doi.org/10.1080/03115510308619108

Nel A., Roques P., Nel P., Prokop J., Steyer J. S. 2007. The earliest holometabolous insect from the Carboniferous: A «crucial» innovation with delayed success (Insecta Protomeropina Protomeropidae). Annales de la Société Entomologique de France **43** (3): 349–355. doi: 10.1080/00379271.2007.10697531

Nepi M., von Aderkas P., Wagner R., Mugnaini S., Coulter A., Pacini E. 2009. Nectar and pollination drops: how different are they? Annals of Botany **104** (2): 205–219. doi: 10.1093/aob/mcp124

Ngô-Muller V., Garrouste R., Pouillon J.-M., Christophersen V., Christophersen A., Nel A. 2019. The first representative of the fly genus *Trentepohlia* subgenus *Mongoma* in amber from the Miocene of Sumatra (Diptera: Limoniidae). Historical Biology published online https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1610948

Ngô-Muller V., Jouault C., Garrouste R., Nel A. 2020. Potential new evidences of bee fly parasitoidism on ground-dwelling insects in 'mid'-Cretaceous Burmese amber (Diptera: Bombyliidae). Cretaceous Research **114**: 104524. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104524

Nicolson S. W. 2007. Nectar consumers. In: S. W. Nicolson, M. Nepi, E. Pacini (eds). Nectaries and Nectar. Dordrecht: Springer, p. 289–342.

Nidergas V., Hadrava J., Garrouste R., Prokop J., Schubnel T., Nel A. 2018. The first pipizine hoverfly from the Oligocene of Céreste, France. Acta Palaeontologica Polonica **63** (3): 539–548. https://doi.org/10.4202/app.00500.2018

Nilsson L. A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. Nature **334**: 147–149. https://doi.org/10.1038/334147a0

Nixon K. C., Crepet W. L. 1993. Late Cretaceous fossil flowers of ericalean affinity. American Journal of Botany **80** (6): 616–623. doi: 10.2307/2445430

Novokshonov V. G. 2002. Order Panorpida Latreille, 1802. The scorpionflies. In: A. P. Rasnitsyn, D. L. J. Quicke (eds). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 194–199.

Okuyama Y., Pellmyr O., Kato M. 2008. Parallel floral adaptations to pollination by fungus gnats within the genus *Mitella* (Saxifragaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution **46**: 560–575. doi: 10.1016/j.ympev.2007.09.020

Ollerton J. 2017. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics **48**: 353–376. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919

Ollerton J., Masinde S., Meve U., Picker M., Whittington A. 2009. Fly pollination in *Ceropegia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae): biogeographic and phylogenetic perspectives. Annals of Botany **103** (9): 1501–1514. doi: 10.1093/aob/mcp072

Ollerton J., Winfree R., Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos **120** (3): 321–326. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x

Oosterbroek P. 2020. Catalogue of the Crane-Flies of the World. (Diptera, Tipuloidea: Pediciidae, Limoniidae, Cylindrotomidae, Tipulidae). [URL: https://ccw.naturalis.nl/index.php]. (Last updated 4 July 2020).

Orford K. A., Vaughan I. P., Memmott J. 2015. The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **282** (1805): 20142934. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2934

Palmer C. M. 2010. Diversity of feeding strategies in adult Mecoptera. Terrestrial Arthropod Reviews **3**: 111–128. doi: 10.1163/187498310X519716

Pape T., Blagoderov V., Mostovski M. B. 2011. Order Diptera Linnaeus, 1758. In: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa **3148** (1): 222–229.

Papier F., Nel A., Grauvogel-Stamm L. 1996. Deux nouveaux insectes Mecopteroidea du Buntsandstein supérieur (Trias) des Vosges (France). Paleontologia Lombarda, Nuova serie **5**: 37–45.

Pauw A., Stofberg J., Waterman R. J. 2009. Flies and flowers in Darwin's race. Evolution **63** (1): 268–279. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00547.x

Peñalver E., Arillo A., Pérez-de la Fuente R., Riccio M. L., Delclòs X., Barrón E., Grimaldi D. A. 2015. Long-proboscid flies as pollinators of Cretaceous gymnosperms. Current Biology **25** (14): 1917–1923. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.05.062

Peñalver E., Grimaldi D. 2006. Assemblages of mammalian hair and blood-feeding midges (Insecta: Diptera: Psychodidae: Phlebotominae) in Miocene amber. Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences **96**: 177–195.

Penney D., Jepson J. E. 2014. Fossil Insects: An Introduction to Palaeoentomology. Manchester: Siri Scientific Press, 224 p.

Pérez-de la Fuente R., Delclòs X., Peñalver E., Arillo A. 2011. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from the Early Cretaceous El Soplao amber (N Spain). Cretaceous Research **32** (6): 750–761. doi: 10.1016/j.cretres.2011.05.003

Peris D., Pérez-de la Fuente R., Penalver E., Delclòs X., Barron E., Labandeira C. C. 2017. False blister beetles and the expansion of gymnosperm-insect pollination modes before angiosperm dominance. Current Biology **27** (6): 897–904. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.009

Petersen M. J., Berton M. A., Wiegmann B. M. 2010. Phylogenetic synthesis of morphological and molecular data reveals new insights into the higher-level classification of Tipuloidea (Diptera). Systematic Entomology **35** (3): 526–545. https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2010.00524.x

Petts S. L., Tang Y., Ward R. D. 1997. Nectar from a wax plant, *Hoya* sp., as a carbohydrate source for *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae). Annals of Tropical Medicine & Parasitology **91** (4): 443–446. doi: 10.1080/00034989761085

Pielowska A., Sontag E., Szadziewski R. 2018. Haematophagous arthropods in Baltic amber. Annales Zoologici **68** (2): 237–249. doi: 10.3161/00034541ANZ2018.68.2.003

Pinto I. D. 1972. Permian insects from the Paraná Basin, South Brazil – I. Mecoptera. Revista Brasileira de Geociências **2**: 105–116.

Podenas S. 1997. New *Marochile* Loew, 1950 (Diptera, Tanyderidae) from the Baltic amber. Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg **80**: 173–177.

Podenas S. 2001. New species of *Tricyphona* crane flies (Diptera: Pediciidae) from Baltic amber (Eocene). Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **151**: 31–39. doi: 10.1635/0097-3157(2001)151[0031:NSOTCF]2.0.CO;2

Podenas S. 2002. New species of *Helius* crane flies (Diptera: Limoniidae) from Baltic amber (Eocene). Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hämburg **86**: 229–238.

Podenas S. 2003. A new subgenus for *Trentepohlia* crane flies (Diptera: Limoniidae) with elongated mouth parts, from Baltic amber (Eocene). Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **153** (1): 67–71. https://doi.org/10.1635/0097-3157(2003)153[0067:ANSFTC]2.0.CO;2

Podenas S. 2005. *Trentepohlia* Bigot, 1854, crane flies (Diptera: Limoniidae) from Baltic amber (Eocene). Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles **128**: 145–154. http://doi.org/10.5169/seals-89636

Podenas S., Poinar G. O. 1999. New crane flies (Diptera: Limoniidae) from Dominican amber. Proceedings of the Entomological Society of Washington **101** (3): 595–610.

Podenas S., Poinar G. O. 2001. New crane flies (Diptera: Tipulidae, Limoniidae) from Dominican and Mexican ambers. Proceedings of the Entomological Society of Washington **103** (4): 863–878.

Podenas S., Poinar G. O. 2009. New crane flies (Diptera: Limoniidae) from Burmese amber. Proceedings of the Entomological Society of Washington **111** (2): 470–492. https://doi.org/10.4289/0013-8797-111.2.470

Podenas S., Poinar G. O. 2012. New short-palped crane flies (Diptera: Limoniidae) from Mexican amber. Proceedings of the Entomological Society of Washington **114** (3): 347–371. doi: 10.4289/0013-8797.114.3.347

Poinar G. Jr. 2004. *Palaeomyia burmitis* (Diptera: Phlebotomidae), a new genus and species of Cretaceous sand flies with evidence of blood-sucking habits. Proceedings of the Entomological Society of Washington **106** (3): 598–605.

Poinar G. Jr. 2010. *Cascoplecia insulitis* (Diptera: Cascopleciidae), a new family, genus and species of flower-visiting, unicorn fly (Bibionomorpha) in Early Cretaceous Burmese amber. Cretaceous Research **31**: 71–76. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2009.09.007

Poinar G. Jr. 2019. A new genus of moths (Lepidoptera: Gracillarioidea: Douglasiidae) in Myanmar amber. Historical Biology **31** (7): 898–902. https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1402016

Poinar G. O. Jr. 2020. Discoscapidae fam. nov. (Hymenoptera: Apoidea), a new family of stem lineage bees with associated beetle triungulins in mid-Cretaceous Burmese amber. Palaeodiversity **13** (1): 1–9. https://doi.org/10.18476/pale.v13.a1

Poinar G. Jr., Brown A. E. 2004. A new genus of primitive crane flies (Diptera: Tanyderidae) in Cretaceous Burmese amber, with a summary of fossil tanyderids. Proceedings of the Entomological Society of Washington **106** (2): 339–345.

Poinar G. Jr., Brown A. E. 2006. The enigmatic *Dacochile microsoma* Poinar & Brown: Tanyderidae or Bruchomyiinae? Zootaxa **1162**: 19–31. doi: 10.11646/zootaxa.1162.1.2

Poinar G. O., Danforth B. N. 2006. A fossil bee from Early Cretaceous Burmese amber. Science **314** (5799): 614. doi: 10.1126/science.1134103

Poinar G. O., Zavortink T. J., Brown A. 2019. *Priscoculex burmanicus* n. gen. et sp. (Diptera: Culicidae: Anophelinae) from mid-Cretaceous Myanmar amber. Historical Biology **32** (9): 1157–1162. doi: 10.1080/08912963.2019.1570185

Poinar G. O., Zavortink T. J., Pike T., Johnston P. A. 2000. *Paleoculicis minutus* (Diptera: Culicidae) n. gen., n. sp., from Cretaceous Canadian amber, with a summary of described fossil mosquitoes. Acta Geologica Hispanica **35**: 119–128.

Pont A. C. 1993. Observations on anthophilous Muscidae and other Diptera (Insecta) in Abisko National Park, Sweden. Journal of Natural History **27** (3): 631–643. https://doi.org/10.1080/00222939300770361

Popa M. E. 2019. Review of the bennettitalean genus *Weltrichia*. Journal of Palaeogeography **8**: 12. https://doi.org/10.1186/s42501-019-0023-9

Popov G. V. 2015. Syrphidae from the Cretaceous—refuted? In: H. Humphrey-Patton, X. Mengual (eds). 8th International Symposium on Syrphidae, Monschau, 4–8 June 2015, Germany. Programme and Abstracts. Bonn: Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, p. 47.

Portillo N., Alomar O., Wäckers F. 2012. Nectarivory by the plant-tissue feeding predator *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Heteroptera: Miridae): Nutritional redundancy or nutritional benefit? Journal of Insect Physiology **58** (3): 397–401. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.12.013

Primack R. B. 1978. Variability in New Zealand montane and alpine pollinator assamblages. New Zealand Journal of Ecology **1**: 66–72.

Quate L. W., Vockeroth J. R. 1981. Psychodidae. In: J. F. McAlpine, D. M. Wood (eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 27. Ottawa, p. 293–300.

Rader R. et al. 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. Proceedings of the National Academy of Sciences **113** (1): 146–151. https://doi.org/10.1073/pnas.1517092112

Rasnitsyn A. P., Michener C. D. 1991. Miocene fossil bumblebee from the Soviet Far East with comments on the chronology and distribution of fossil bees (Hymenoptera: Apidae). Annals of the Entomological Society of America **84** (6): 583–589. https://doi.org/10.1093/aesa/84.6.583

Rayner R. J., Waters S. B. 1990. A Cretaceous crane-fly (Diptera: Tipulidae): 93 million years of stasis. Zoological Journal of the Linnean Society **99** (4): 309–318. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1990.tb00557.x

Reinert J. F., Harbach R. E., Kitching I. J. 2009. Phylogeny and classification of tribe Aedini (Diptera: Culicidae). Zoological Journal of the Linnean Society **157**: 700–794.

Ren D. 1998a. Late Jurassic Brachycera from Northeastern China (Insecta: Diptera). Acta Zootaxonomica Sinica **23**: 65–83.

Ren D. 1998b. Flower-associated Brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. Science **280** (5360): 85–88. doi: 10.1126/science.280.5360.85

Ren D., Labandeira C. C., Santiago-Blay J. A., Rasnitsyn A., Shih C., Bashkuev A., Logan M. A. V., Hotton C. L., Dilcher D. 2009. A probable pollination mode before angiosperms: Eurasian long-proboscid scorpionflies. Science **326**: 840–847. doi: 10.1126/science.1178338

Ren D., Labandeira C. C., Shih C. 2010a. New Mesozoic Mesopsychidae (Mecoptera) from Northeastern China. Acta Geologica Sinica **84** (4): 720–731. https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2010.00244.x

Ren D., Shih C., Labandeira C. C. 2010b. New Jurassic pseudopolycentropodids from China (Insecta: Mecoptera). Acta Geologica Sinica **84** (1): 22–30. https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2010.00166.x

Ribeiro G. C. 2002. A new fossil *Helius* (Diptera, Limoniidae) from Burmese amber. Studia Dipterologica **9** (2): 403–408.

Ribeiro G. C. 2008. Phylogeny of the Limnophilinae (Limoniidae) and early evolution of the Tipulomorpha (Diptera). Invertebrate Systematics **22** (6): 627–694. doi: 10.1071/IS08017

Ribeiro G. C., Amorim D. S. 2002. A review of the genus *Elephantomyia* Osten Sacken in Brazil, with description of two new species (Diptera, Tipulomorpha, Limoniidae). Zootaxa **46** (1): 1–16. https://doi.org/10.11646/zootaxa.46.1.1

Rocha L. S. G., Burt T. O., de Mello-Patiu C. A., Skevington J. H. 2015. The first *Stylogaster* Macquart, 1835 (Diptera: Conopidae) fossil, from Oligo-Miocene Dominican amber, and some phylogenetic and biogeographic considerations. Fossil record **18** (2): 119–125. https://doi.org/10.5194/fr-18-119-2015, 2015

Saether O. A., Andersen T. 2003. Redescription of *Rhinocladius* Edwards (Diptera: Chironomidae: Orthocladiinae). Zootaxa **217** (1): 1–20. doi: 10.11646/zootaxa.217.1.1

Schneider D., Wink M., Sporer F., Lounibos P. 2002. Cycads: their evolution, toxins, herbivores and insect pollinators. Naturwissenschaften **89**: 281–294. https://doi.org/10.1007/s00114-002-0330-2

Schönenberger J., Friis E. M. 2001. Fossil flowers of ericalean affinity from the Late Cretaceous of Southern Sweden. American Journal of Botany **88** (3): 467–480. doi: 10.2307/2657112

Scudder S. H. 1875. Fossil butterflies. Memoirs of the American Association for the Advancement of Science **1**: 1–99.

Scudder S. H. 1877. The first discovered traces of fossil insects in the American Tertiaries. Bulletin of the United States Geological Survey **3**: 741–762.
Shcherbakov D. E., Lukashevich E. D., Blagoderov V. A. 1995. Triassic Diptera and initial radiation of the order. International Journal of Dipterological Research **6** (2): 75–115.
Shields O. 1976. Fossil butterflies and the evolution of Lepidoptera. Journal of Research on the Lepidoptera **15**: 132–143.
Shih C., Yang X., Labandeira C. C., Ren D. 2011. A new long-proboscid genus of Pseudopolycentropodidae (Mecoptera) from the Middle Jurassic of China and its plant-host specializations. Zookeys **130**: 281–297. https://doi.org/10.3897/zookeys.130.1641
Shneider D., Wink M., Sporer F. 2002. Cycads: their evolution, toxins, herbivores and insect pollinators. Naturwissenschaften **89**: 281–294. https://doi.org/10.1007/s00114-002-0330-2
Sinclair B. J., Dauderon C. 2017. Empididae (Empidid dance flies or balloon flies). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera. Vol. 2. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 1221–1235.
Singer R. B. 2001. Pollinaion biology of *Habenaria parviflora* (Orchidaceae: Habenariinae) in southeastern Brazil. Darwiniana **39** (3): 201–207.
Skalski A. W. 1979. Records of the oldest Lepidoptera. Nota Lepidopterologica **2** (1 & 2): 61–66.
Skalski A. W. 1990. An annotated review of fossil records of lower Lepidoptera. Bulletin of the Sugadeira Montane Research Center, Tsukuba University **11**: 125–128.
Smith D. M., Moe-Hoffman A. P. 2007. Taphonomy of Diptera in lacustrine environments: A case study from Florissant Fossil Beds, Colorado. Palaios **22** (6): 623–629. http://dx.doi.org/10.2110/palo.2006.p06-119r
Smith D. R., Naito T. 2015. Studies on Adelestini (Hymenoptera, Tenthredinidae), particularly the long-tongued *Nipponorhynchus* Takeuchi of Japan. Journal of Hymenoptera Research **45** (1398): 1–14. doi: 10.3897/JHR.45.5442
Sohn J., Labandeira C. C., Davis D. R. 2015. The fossil record and taphonomy of butterflies and moths (Insecta, Lepidoptera): implications for evolutionary diversity and divergence-time estimates. BMC Evolutionary Biology **15**: 12. https://doi.org/10.1186/s12862-015-0290-8
Sohn J. C., Labandeira C. C., Davis D., Mitter C. 2012. An annotated catalog of fossil and subfossil Lepidoptera (Insecta: Holometabola) of the world. Zootaxa **3286** (1): 1–132. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3286.1.1
Sohn J. C., Lamas G. 2013. Corrections, additions, and nomenclatural notes to the recently published world catalog of fossil and subfossil Lepidoptera. Zootaxa **3599** (4): 395–399. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3599.4.8
Solórzano Kraemer M. M. 2007. Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from the Mexican amber. Palaeontographica Abteilung A **282** (1–6): 1–133. doi: 10.1127/pala/282/2007/1
Soponis A. R. 1980. *Pseudorthocladius macrostomus*, a new species of chironomid (Diptera) with a long proboscis. Florida Entomologist **63** (4): 485–490. doi: 10.2307/3494533
Stebner F., Singh H., Rust J., Grimaldi D. A. 2017. Lygistorrhinidae (Diptera: Bibionomorpha: Sciaroidea) in early Eocene Cambay amber. PeerJ **5**:e3313. doi: 10.7717/peerj.3313
Stebner F., Solórzano Kraemer M. M., Ibáñez-Bernal S., Wagner R. 2015. Moth flies and sand flies (Diptera: Psychodidae) in Cretaceous Burmese amber. PeerJ **3**: e1254. doi: 10.7717/peerj.1254
Steffan W. A. 1981. Sciaridae. In: J. F. McAlpine, D. M. Wood (eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 27. Ottawa, p. 247–255.
Strelow J., Solórzano Kraemer M. M., Ibáñez-Bernal S., Rust J. 2013. First fossil horsefly (Diptera: Tabanidae) in Miocene Mexican amber. Paläontologische Zeitschrift **87** (3): 437–444. doi: 10.1007/s12542-013-0171-7
Stuckenberg B. R. 1956. Notes on the genus *Arthroteles* Bezzi, with descriptions of two new species (Diptera: Errinidae). Annals of the Natal Museum **13**: 313–335.
Stuckenberg B. 1998. A new Namibian wormlion species, with an account of the biogeography of *Leptynoma* Westwood s. str. and its association with anthophily in the Fynbos and Succulent Karoo Biomes (Diptera, Vermileonidae). Annals of the Natal Museum **39**: 165–183.
Stuckenberg B. R. 2000. *Namamyia*, a new genus of Vermileonidae (Diptera) from Namaqualand, with a conspectus of the Southern African genera and an account of their adaptations for anthophily. Annals of the Natal Museum **41**: 181—202.
Stuckenberg B. 2004. Labial morphology in Blephariceridae (Diptera: Nematocera): a new interpretation with phylogenetic implications, and a note on colocephaly. African Invertebrates **45**: 223–236.
Sukatsheva I. D., Beattie R., Mostovski M. B. 2007. *Permomerope natalensis* sp. n. from the Lopingian of South Africa, and a redescription of the type species of *Permomerope* (Trichoptera: Protomeropidae). African Invertebrates **48** (2): 245–251.
Szadziewski R. 1988. Biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) from Baltic amber. Polskie Pismo Entomologiczne **58** (1): 3–283.

Szadziewski R. 1993. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from Miocene Saxonian amber. Acta Zoologica Cracoviensia **35**: 603–656.

Szadziewski R. 1996. Biting midges from Lower Cretaceous amber of Lebanon and Upper Cretaceous Siberian amber of Taimyr (Diptera, Ceratopogonidae). Studia Dipterologica **3**: 23–86.

Szadziewski R. 1998. New mosquitoes from Baltic amber (Diptera: Culicidae). Polskie Pismo Entomologiczne **67**: 233–244.

Szadziewski R. 2018. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) as indicators of biostratigraphy, ecological reconstructions and identification of amber deposits. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh **107** (2–3): 219–230. doi: 10.1017/S1755691017000378

Szadziewski R., Arillo A. 1998. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from the Lower Cretaceous amber from Alava, Spain. Polskie Pismo Entomologiczne **67**: 291–298.

Szadziewski R., Dominiak P., Sontag E., Krzemiński W., Wang B., Szwedo J. 2019a. Haematophagous biting midges of the extant genus *Culicoides* Latrielle (Diptera: Ceratopogonidae) evolved during the mid-Cretaceous. Zootaxa **4688** (4): 535–548. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4688.4.5

Szadziewski R., Gilka W. 2011. A new fossil mosquito, with notes on the morphology and taxonomy of other species reported from Eocene Baltic amber (Diptera: Culicidae). Polskie Pismo Entomologiczne **80** (4): 765–777. doi: 10.2478/v10200-011-0057-5

Szadziewski R., Grogan W. L. 1998. Biting midges from Dominican amber. IV. Species of the tribes Dasyheleini and Forcipomyiini (Diptera: Ceratopogonidae). Polskie Pismo Entomologiczne **67**: 255–290.

Szadziewski R., Sontag E. 2013. A new species of *Forcipomyia* from Paleocene Sakhalin amber (Diptera: Ceratopogonidae). Polskie Pismo Entomologiczne **82** (1): 59–62. doi: 10.2478/v10200-012-0023-x

Szadziewski R., Sontag E., Dominiak P. 2018. A new chironomid with long proboscis from Eocene Baltic amber (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae). Annales Zoologici **68** (3): 601–608. doi: 10.3161/00034541ANZ2018.68.3.014

Szadziewski R., Sontag E., Krzemiński W., Szwedo J. 2019b. Two new genera of insectivorous biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from mid-Cretaceous Burmese amber. Palaeoentomology **2** (6): 657–664. https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.2.6.17

Szadziewski R., Sontag E., Swedo J. 2019c. Mosquitoes of the extant avian malaria vector *Coquillettidia* Dyar, 1905 from Eocene Baltic amber (Diptera: Culicidae). Palaeoentomology **2** (6): 650–656. https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.2.6.16

Szucsich N. U., Krenn H. W. 2000. Morphology and function of the proboscis in Bombyliidae (Diptera, Brachycera) and implications for proboscis evolution in Brachycera. Zoomorphology **120**: 79–90. https://doi.org/10.1007/s004350000025

Taylor T. N., Millay M. A. 1979. Pollination biology and reproduction in early seed plants. Review of Palaeobotany and Palynology **27** (3–4): 329–355. https://doi.org/10.1016/0034-6667(79)90016-2

Terry I., Moore C. J., Walter G. H., Forster P. I., Roemer R. B., Donaldson J. D., Machin P. J. 2004. Association of cone thermogenesis and volatiles with pollinator specificity in *Macrozamia* cycads. Plant Systematics and Evolution **243**: 233–247. https://doi.org/10.1007/s00606-003-0087-x

Tiusanen M., Hebert P. D. N., Schmidt N. M., Roslin T. 2016. One fly to rule them all—muscid flies are the key pollinators in the Arctic. Proceedings of the Royal Society B **283** (1839): 20161271. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1271

Théobald N. 1937. Les Insectes Fossiles des Terrains Oligocenes de France. Nancy: Imprimerie Georges Thomas, 473 p.

Thien L. B. 1969. Mosquitos and *Habenaria obtusata* (Orchidaceae). Mosquito News **29**: 252–255.

Thien L. B., Bernhardt P., Devall M. S., Chen Z., Luo Y., Fan J. H., Yuan L. C., Williams J. H. 2009. Pollination biology of basal angiosperms (ANITA Grade). American Journal of Botany **96**: 166–182.

Thompson F. C. 1975. Notes on the genus *Lygistorrhina* Skuse with the description of the first Nearctic species (Diptera: Mycetophiloidea). Proceedings of the Entomological Society of Washington **77**: 434–435.

Tonnoir A. P. 1933. Descriptions of remarkable Indian Psychodidae and their early stages, with a theory of the evolution of the ventral suckets of dipterous larvae. Records of Indian Museum **35**: 53–75.

Van der Niet T., Johnson S. D. 2012. Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. Trends in Ecology & Evolution **27** (6): 353–361. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.02.002

Van Eldijk T. J. B., Wappler T., Strother P. K., van der Weijst C. M. H., Rajaei H., Visscher H., van de Schootbrugge B. 2018. A Triassic-Jurassic window into the evolution of Lepidoptera. Science Advances **4** (1): e1701568. doi: 10.1126/sciadv.1701568

Vockeroth J. R. 1981. Mycetophilidae. In: J. F. McAlpine, D. M. Wood (eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 27. Ottawa, p. 223–246.

Von Aderkas P., Prior N. A., Little S. A. 2018. The evolution of sexual fluids in gymnosperms from pollination drops to nectar. Frontiers in Plant Science **9**: 1844. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01844

Vogel S., Martens J. 2000. A survey of the function of the lethal kettle traps of *Arisaema* (Araceae), with records of pollinating fungus gnats from Nepal. Botanical Journal of the Linnean Society **133** (1): 61–100. https://doi.org/10.1006/bojl.1999.0317

Waddington K. D., Herbst L. H. 1987. Body size and the functional length of the proboscis of honey bees. Florida Entomologist **70**: 124–128.

Wahlberg N., Wheat C. W., Peña C. 2013. Timing and patterns in the taxonomic diversification of Lepidoptera (butterflies and moths). PLoS ONE **8**: e80875. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080875

Walther J. 1904. Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke: Bionomisch betrachtet. Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena **11**: 133–214.

Wardhaugh C. W. 2015. How many species of arthropods visit flowers? Arthropod-Plant Interactions **9** (6): 547–565. https://doi.org/10.1007/s11829-015-9398-4

Wang X. Q., Ran J. H. 2014. Evolution and biogeography of gymnosperms. Molecular Phylogenetics and Evolution **75**: 24–40. doi: 10.1016/j.ympev.2014.02.005

Waters S. B. 1989. A Cretaceous dance fly (Diptera: Empididae) from Botswana. Systematic Entomology **14** (2): 233–241. https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1989.tb00280.x

Wedmann S., Yeates D. K. 2008. Eocene records of bee flies (Insecta, Diptera, Bombyliidae, *Comptosia*): their palaeobiogeographic implications and remarks on the evolutionary history of bombyliids. Palaeontology **51** (1): 231–240. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00745.x

Westerweel J., Roperch P., Licht A., Dupont-Nivet G., Win Z., Poblete F., Ruffet G., Swe H. H., Thi M. K., Aung D. W. 2019. Burma Terrane part of the Trans-Tethyan arc during collision with India according to palaeomagnetic data. Nature Geoscience **12** (10): 863–868. doi: 10.1038/s41561-019-0443-2

Wetschnig W., Depisch B. 1999. Pollination biology of *Welwitschia mirabilis* Hook. f. (Welwitschiaceae, Gnetopsida). Phyton **39** (1): 167–183.

Whalley P. 1986. A review of the current fossil evidence of Lepidoptera in the Mesozoic. Biological Journal of the Linnean Society **28** (3): 253–271. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01756.x

Wichard W., Ggohn C., Seredzus F. 2009. Aquatic Insects in Baltic Amber – Wasserinsekten im Baltischen Bernstein. Remagen-Oberwinter: Verlag Kessel, 336 p.

Wiegmann B. M. et al. 2011. Episodic radiations in the fly tree of life. Proceedings of the National Academy of Sciences **108** (14): 5690–5695. https://doi.org/10.1073/pnas.1012675108

Wiegmann B. M., Yeates D. K. 2017. Phylogeny of Diptera. In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 1. Introduction Chapters and Keys to Diptera Families. Suricata 4. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 253–265.

Wilhelmi A. P., Krenn H. W. 2012. Elongated mouthparts of nectar-feeding Meloidae (Coleoptera). Zoomorphology **131**: 325–337. https://doi.org/10.1007/s00435-012-0162-3

Willkommen J., Grimaldi D. A. 2007. Diptera: true flies, gnats and crane flies. In: D. M. Martill, G. Bechly, R. F. Loveridge (eds). The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World. Cambridge: Cambridge University Press, p. 369–387.

Willmann R. 1989. Evolution und phylogenetisches System der Mecoptera (Insecta: Holometabola). Frankfurt a. M.: W. Kramer, 153 p. (Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft **544**).

Willmer P. G., Cunnold H., Ballantyne G. 2017. Insights from measuring pollen deposition: quantifying the pre-eminence of bees as flower visitors and effective pollinators. Arthropod-Plant Interactions **11**: 411–425. https://doi.org/10.1007/s11829-017-9528-2

Wirth W. W. 1994. The subgenus *Atrichopogon* (*Lophomyidium*) with a revision of the Nearctic species (Diptera: Ceratopogonidae). Insecta Mundi **8**: 17–36.

Wirth W. W., Hubert A. A. 1962. The species of *Culicoides* related to *piliferus* Root and Hoffman in Eastern North America (Diptera, Ceratopogonidae). *Annals of the Entomological Society of America* **55**: 182–195.

Wood D. M., Borkent A. 1989. Phylogeny and classification of the Nematocera. In: J. F. McAlpine, D. M. Wood (eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 3. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 32. Ottawa, p. 1333–1370.

Woodcock T. S., Larson B. M. H., Kevan P. G., Inouye D. W., Linau K. 2014. Flies and flowers II: floral attractants and rewards. Journal of Pollination Ecology **12**: 63–94. http://dx.doi.org/10.26786/1920-7603%282014%295

Wu S., Krzemiński W., Soszyńska-Maj A., Ren D. 2019. New fossil representative of the genus *Helius* (Diptera, Limoniidae) from the little known and newly discovered locality Caergen Village of northeastern Tibetan Plateau (China). Palaeontologia Electronica **22.1.2A**: 1–8. https://doi.org/10.26879/817

Yang Q., Makarkin V. N., Shih C., Ren D. 2015. New Aetheogrammatidae (Insecta: Neuroptera) from the Lower Cretaceous Yixian Formation, China. Cretaceous Research **55**: 25–31. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.01.005

Yang Q., Shi C., Ren D., Wang Y., Pang H. 2018. New genus and species of sisyrids (Insecta, Neuroptera) from the Late Cretaceous Myanmar amber. ZooKeys **739**: 151–158. https://doi.org/10.3897/zookeys.739.22310

Yang Q., Wang Y., Labandeira C. C., Shih C., Ren D. 2014. Mesozoic lacewings from China provide phylogenetic insight into evolution of the Kalligrammatidae (Neuroptera). BMC Evolutionary Biology **14**: 126. https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-126

Yang Q., Zhao Y., Ren D. 2009. An exceptionally well-preserved fossil kalligrammatid from the Jehol Biota. Chinese Science Bulletin **54**: 1732–1737. https://doi.org/10.1007/s11434-009-0284-2

Ye X., Yao G., Shih C., Ren D., Wang Y. 2019. New bee flies from the mid-Cretaceous Myanmar amber (Brachycera: Asiloidea: Bombyliidae). Cretaceous Research **100**: 5–13. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.03.026

Yeates D. K. 1994. The cladistics and classification of the Bombyliidae (Diptera: Asiloidea). Bulletin of the American Museum of Natural History **219**: 1–191.

Yeates D. K. 2002. Relationships of extant lower Brachycera (Diptera): a quantitative synthesis of morphological characters. Zoologica Scripta **31** (1): 105–121. https://doi.org/10.1046/j.0300-3256.2001.00077.x

Yeates D. K., Greathead D. 1997. The evolutionary pattern of host use in the Bombyliidae (Diptera): a diverse family of parasitoid flies. Biological Journal of the Linnean Society **60** (2): 149–185. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01490.x

Yong T. H. 2003. Nectar-feeding by a predatory ambush bug (Heteroptera: Phymatidae) that hunts on flowers. Annals of the Entomological Society of America **96** (5): 643–651. https://doi.org/10.1603/0013-8746(2003)096[0643:NBAPAB]2.0.CO;2

Zalessky J. M. 1946. A new representative of the Permian Neuroptera. Comptes Rendus (Doklady) de l'Académie des Sciences de l'URSS. **51** (7): 543–544.

Zavortink T., Poinar G. J. 2008. *Toxorhynchites* (*Toxorhynchites*) *mexicanus*, n. sp. (Diptera: Culicidae) from Mexican amber: a New World species with Old World affinities. Proceedings of the Entomological Society of Washington **110** (1): 116–125.

Zenker M. M., Penz C., de Paris M., Specht A. 2011. Proboscis morphology and its relationship to feeding habits in noctuid moths. Journal of Insect Science **11** (42): 42. https://doi.org/10.1673/031.011.0142

Zeuner F. E., Manning F. J. 1976. A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea). Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology **27**: 149–268.

Zhang H. (ed.). 2007. The Fossils of China. Wuhan: Chinese Geological University Publishing House, 500 p.

Zhang J. 2013. Snipe flies (Diptera: Rhagionidae) from the Daohugou Formation (Jurassic), Inner Mongolia, and the systematic position of related records in China. Palaeontology **56** (1): 217–228. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01192.x

Zhang J., Lukashevich E. D. 2007. The oldest known net-winged midges (Insecta: Diptera: Blephariceridae) from the late Mesozoic of northeast China. Cretaceous Research **28** (2): 302–309. doi: 10.1016/j.cretres.2006.05.012

Zhang K. Y., Yang D., Ren D. 2007. Notes on the extinct family Protapioceridae, with description of a new species from China (Insecta: Diptera: Asiloidea). Zootaxa **1530** (1): 27–32. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1530.1.3

Zhang Q., Chen K., Wang Y., Xue R., Jarzembowski E. A., Wang B. 2019. Long-proboscid zhangsolvid flies in mid-Cretaceous Burmese amber (Diptera: Stratiomyomorpha). Cretaceous Research **98**: 18–25. doi: 10.1016/j.cretres.2019.01.019

Zhang Q., Rasnitsyn A. P., Wang B., Zhang H. 2018. Hymenoptera (wasps, bees and ants) in mid-Cretaceous Burmese amber: A review of the fauna. Proceedings of the Geologists' Association **129**: 736–747. doi: 10.1016/j.pgeola.2018.06.004

Zhang Q., Wang B. 2017. Evolution of lower brachyceran flies (Diptera) and their adaptive radiation with angiosperms. Frontiers in Plant Science **8**: 631. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00631

Zhang X., Li Y., Yang D. 2015. A review of the genus *Elephantomyia* Osten Sacken from China, with descriptions of two new species (Diptera, Limoniidae). Zootaxa **3919** (3): 553–572. doi: 10.11646/zootaxa.3919.3.6

Zhao X., Wang B., Bashkuev A. S., Aria C., Zhang Q., Zhang H., Tang W., Engel M. S. 2020. Mouthpart homologies and life habits of Mesozoic long-proboscid scorpionflies. Science Advances **6**: eaay1259. doi: 10.1126/sciadv.aay1259

Zherikhin V. V. 2002. Anthophily and evolution of entomophily. In: A. P. Rasnitsyn, D. L. J. Quicke (eds). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 353–358.

Zimmermann D., Randolf S., Aspöck U. 2019. From chewing to sucking via phylogeny—from sucking to chewing via ontogeny: mouthparts of Neuroptera. In: H. W. Krenn (ed.). Insect Mouthparts. Form, Function, Development and Performance. Zoological Monographs, vol. 5. Cham (Switzerland): Springer Nature, p. 361–385. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29654-4_11.

Zwick P. 1998. Australian net-winged midges of the tribe Apistomyiini (Diptera: Blephariceridae). Australian Journal of Entomology **37** (4): 289–311. https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1998.tb01587.x

THE FOSSIL RECORD OF LONG-PROBOSCID NECTARIVOROUS INSECTS

Khramov A. V., Bashkuev A. S., Lukashevich E. D.

Key words: nectarivory, entomophily, pollination, flowering plants, pollination drops.

SUMMARY

The paper overviews the fossil record of insects with long mouthparts and beaks adapted for feeding on floral nectar and pollination drops of extinct gymnosperms. For the first time the presence of siphonate mouthparts is demonstrated for the Permian scorpionflies Permochoristidae и Permotanyderidae. The long-proboscid scorpionflies Mesopsychidae are newly recorded from the Upper Jurassic of Kazakhstan. A new finding of a detached head of a long-proboscid nectar-feeding brachyceran fly is reported from the Lower Cretaceous of Transbaikalian region. Three major radiations of the long-proboscid nectar feeders – the Paleozoic, the Mesozoic and the Cenozoic – are identified. They were related to the Paleozoic seed ferns, the Bennettitales and other Mesozoic entomophilous gymnosperms, and the flowering plants, respectively. The earliest long-proboscid nectar feeders, found in the Lower Permian deposits of the Cis-Urals, belong to Protomeropidae (stem-Amphiesmenoptera). Among few other Paleozoic insects specialized for nectarivory probably were also long-proboscid scorpionflies Permochoristidae. The diversity of long-proboscid nectar feeders shows a dramatic increase since the Middle Jurassic. About 70 Mesozoic species in 12 families and three orders (Mecoptera, Neuroptera and Diptera) with preserved long mouthparts are known to date, which could be clustered into three morphogroups. With the beginning of the Cenozoic the long-proboscid Mecoptera and Neuroptera were supplanted by Hymenoptera and Lepidoptera in the nectar-feeding niche, while Diptera, on the whole, continued to stick to this specialization. Abundance of the long-proboscid nectar feeders before the appearance of flowers with hidden nectar indicates that complex pollination systems first evolved with gymnosperms. Therefore, insect pollination could not be considered as a key innovation of flowering plants crucial for their evolutionary success.

УДК 632.937+574.22

СТАФИЛИНИДЫ (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE) В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ АГРОЛАНДШАФТОВ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

© 2020 г. О. Г. Гусева

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
e-mail: olgaguseva-2011@yandex.ru

Поступила в редакцию 14.05.2020 г.
После доработки 1.09.2020 г.
Принята к публикации 1.09.2020 г.

В модельном агроландшафте Ленинградской области на Северо-Западе России зарегистрировано 147 видов стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae). Кластерный анализ показал, что население Staphylinidae на возделываемых землях обособлено от населения в окружающих биотопах (на обочинах полей и опушках лесов). Агроценозы многолетних трав (клевера и тимофеевки) характеризуются более высокими показателями видового разнообразия стафилинид по сравнению с ценозами однолетних трав, зерновых и пропашных культур, подвергающихся сильной антропогенной трансформации.

Ключевые слова: Staphylinidae, Ленинградская область, биотопическое распределение, видовое разнообразие, кривые разрежения.

DOI: 10.31857/S0367144520040024

Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) – одна из доминирующих групп насекомых в агроландшафтах как по числу видов, так и по обилию особей в отдельных биотопах. Они играют существенную роль в сложнейших процессах естественной регуляции плотности популяций вредителей (Гусева, Коваль, 2013). Многие виды этих жесткокрылых могут служить индикаторами определенных стадий сукцессионных процессов в биогеоценозах, а также влажности, кислотности почвы и других показателей (Бабенко, 1998). Изучение биотопического распределения стафилинид в агроландшафте с неоднородной территорией, характеризующейся различной степенью антропогенного воздействия, необходимо поэтому как для изучения экологических особенностей отдельных видов, так и для оценки общих закономерностей формирования комплексов этих жесткокрылых.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование биотопического распределения стафилинид проводилось в модельном агроландшафте Меньковского Филиала Агрофизического НИИ (МФ АФИ) в Гатчинском р-не Ленинградской обл. (59°2456.6″ N, 30°02′03.9″ E). Почвы в данном районе дерново-подзолистые супесчаные. Работа велась в период с 2004 по 2019 г. на территории экспериментального полевого севооборота и примыкающих к полям обочинах, заросших разнотравьем и кустарниками,

а также на опушках лесов. Наличие развернутого во времени и пространстве севооборота, окруженного лесным массивом, позволяет сравнивать население стафилинид на участках агроландшафта, различающихся по степени антропогенной трансформации. Выращивание зерновых культур, однолетних трав и картофеля связано с ежегодными обработками почвы и сменой культур, а посевы многолетних трав (клевера и тимофеевки) второго и последующих годов жизни становятся для жесткокрылых более стабильными местами обитания.

Работа выполнена в рамках комплексного изучения распределения членистоногих в агроландшафте с характерным для Ленинградской обл. и Северо-Запада России набором культур в агроценозах и типов окружающих биотопов. Учеты жуков велись с мая по август с помощью почвенных (Гусева, Коваль, 2011, 2015; Гусева, 2019) и оконных ловушек (Guseva, Koval, 2020a), а также методом кошения (Guseva, Shpanev, 2019). Кроме того, проводились разбор почвенных проб, просеивание подстилки с помощью почвенных сит и ручной сбор (Голуб и др., 2012).

Всего было собрано более 6000 экз. имаго жуков-стафилинид. Помощь в определении их видовой принадлежности оказали В. И. Гусаров (Музей естественной истории Университета Осло, Норвегия), В. Н. Прасолов (Зоологический институт РАН, С.-Петербург), М. А. Сальницкая (Санкт-Петербургский государственный университет), А. В. Ковалев (Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, С.-Петербург) и С. А. Курбатов (Всероссийский центр карантина растений, Московская обл., пос. Быково). Имаго массовых видов определены автором с помощью определительных таблиц (Киршенблат, 1965; Assing, Schülke, 2012). Названия видов приведены в соответствии с каталогом палеарктических жесткокрылых (Löbl, Smetana, 2004) при учете более поздних изменений (Assing, Schülke, 2012).

Статистическая обработка данных проводилась на основе стандартных матриц, в которых строки соответствуют биотопам, колонки – видам, а в ячейках приведены данные по встречаемости каждого вида в соответствующем биотопе. Вычисления на основе матриц проводились в среде языка программирования R[1] с использованием пакетов vegan и pvclust. Применение функции рарефакции (rarecurve) из пакета vegan позволило построить кривые разрежения для сравнения видовой структуры сообществ стафилинид на различных участках агроландшафта. Этот метод позволяет сравнивать видовое богатство при одинаковом количестве собранных особей. Сравнение сборов стафилинид из различных биотопов проводили путем вычисления дистанционных матриц и их кластеризации (пакет pvclust).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего в модельном агроландшафте в Гатчинском р-не Ленинградской обл. различными методами было выявлено 147 видов стафилинид, относящихся к 11 подсемействам (табл. 1). Эти виды различаются по требованиям к условиям окружающей среды, что определяет особенности их размещения в изучаемом ландшафте и значительные различия между биотопами в видовом составе стафилинид.

Кластерный анализ показал четкие различия между видовым составом стафилинид на возделываемых землях и в примыкающих к ним биотопах (на опушках лесов и обочинах полей) (рис. 1). Это связано с тем, что многие виды, обитающие на обочинах полей и опушках лесов, – *Eusphalerum luteum* (Marsh.), *Olophrum fuscum* (Grav.), *Anthophagus angusticollis* (Mnnh.), *Stenus kolbei* Gerh., *Parabolitobius formosus* (Grav.), *Ocalea badia* Er., *Oxypoda abdominalis* (Mnnh.), *O. alternans* Grav. и др., – не были зарегистрированы на возделываемых землях (табл. 1). Подобная закономерность, отражающая обособленность фауны насекомых сельскохозяйственных угодий, была установлена и для других жесткокрылых, например, жужелиц и щелкунов (Guseva, Koval, 2020b).

[1] R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL https://www.R-project.org/.

Таблица 1. Видовой состав и биотопическое распределение стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в модельном агроландшафте Ленинградской области

Подсемейство, вид	Тип биотопа или возделываемая культура							Методы сбора
	1	2	3	4	5	6	7	
Подсем. OMALIINAE								
Eusphalerum luteum (Marsh.)	–	–	–	–	–	+	–	К
Eu. minutum (F.)	–	–	+	–	–	+	+	К
Deliphrum tectum (Pk.)	–	–	+	–	–	+	–	П, О
Omalium caesum Grav.	–	–	+	+	+	+	+	П, К
Olophrum assimile (Pk.)	+	–	–	–	+	+	+	П
O. fuscum (Grav.)	–	–	–	–	–	–	+	П
Arpedium brachypterum (Grav.)	–	–	–	–	+	–	–	П
A. quadrum (Grav.)	+	+	–	–	+	+	–	П
Acidota crenata (F.)	–	–	–	–	+	–	–	П
Anthobium atrocephalum (Gyll.)	–	–	–	–	+	+	+	П
Anthophagus angusticollis (Mnnh.)	–	–	–	–	–	+	+	П, О
A. caraboides (L.)	+	–	–	–	–	+	–	П, К, О
A. omalinus Zett.	–	+	–	+	–	–	–	П, К
Подсем. PROTEININAE								
Megarthrus denticollis (Beck)	–	–	–	+	+	–	–	П, О
M. nitidulus Kraatz	–	–	–	+	–	+	–	О
Proteinus laevigatus Hochh.	–	–	–	+	–	–	+	П, О
Подсем. OXYTELINAE								
Carpelimus elongatulus (Er.)	–	–	–	+	–	–	–	О
C. subtilis (Er.)	–	–	–	+	–	–	–	О
Anotylus nitidulus (Grav.)	+	+	+	+	+	+	+	П, О
A. rugosus (F.)	+	+	+	+	+	+	–	П, К, О
Bledius gallicus (Grav.)	–	–	–	+	–	+	+	П
Bledius sp.	–	–	+	+	+	–	–	П
Подсем. OXYPORINAE								
Oxyporus rufus (L.)	–	–	–	+	–	–	+	К
Подсем. STENINAE								
Stenus biguttatus (L.)	+	+	+	+	+	–	–	П
S. brunnipes brunnipes Steph.	–	–	–	–	+	–	–	П
S. canaliculatus Gyll.	+	+	–	–	+	–	–	П
S. cicindeloides (Schall.)	–	+	–	–	–	–	–	К
S. clavicornis (Scop.)	–	–	+	–	+	+	+	П
S. comma LeConte	–	–	+	–	–	–	–	Р
S. fulvicornis Steph.	–	+	+	–	+	–	–	П, К
S. kolbei Gerh.	–	–	–	–	–	–	+	П

Таблица 1 (*продолжение*)

Подсемейство, вид	Тип биотопа или возделываемая культура							Методы сбора
	1	2	3	4	5	6	7	
Stenus lustrator Er.	–	+	–	–	–	–	–	О
S. nanus Steph.	–	+	–	+	+	+	–	П
S. pusillus Steph.	–	–	+	–	+	–	–	П
S. similis (Hbst.)	–	+	+	–	+	+	+	К
Подсем. EUAESTETHINAE								
Euaestethus sp.	–	–	–	+	–	–	–	П
Подсем. PAEDERINAE								
Rugilus erichsoni (Fauv.)	–	+	–	–	+	+	+	П, К
R. rufipes Germ.	–	+	–	–	+	+	+	П, О
Lathrobium brunnipes (F.)	+	–	–	–	+	+	–	П
L. fulvipenne Grav.	+	+	+	+	+	–	–	П
L. longulum Grav.	–	+	–	+	+	+	+	П
Tetartopeus zetterstedti (Rye)	–	–	+	–	+	–	+	П
Ochthephilum fracticorne (Pk.)	+	+	+	–	+	+	+	П
Подсем. STAPHYLININAE								
Gyrohypnus angustatus Steph.	+	+	+	+	+	+	+	П, К, О
G. punctulatus (Pk.)	–	–	–	–	–	–	+	П
Xantholinus distans Muls.	+	+	+	+	+	–	–	П
X. laevigatus Jac.	+	–	+	–	–	+	+	П
X. linearis (Oliv.)	+	–	–	–	+	–	–	П
X. tricolor (F.)	+	+	+		+	+	+	П, О
Atrecus affinis (Pk.)	–	–	–	+	+	–	+	О
Othius myrmecophilus Kiesw.	–	–	–	–	–	+	+	П
O. punctatulus (Gz.)	+	–	–	–	–	+	+	П
O. subuliformis Steph.	–	–	–	–	–	–	+	П
O. volans J. Sahlb.	+	+	–	–	–	–	–	П, О
Gabrius appendiculatus Sharp	+	+	+	+	+	–	–	П
G. breviventer (Sperk)	+	+	+	+	+	+	–	П, К, О
G. osseticus (Kol.)	+	–	–	+	+	+	+	П, О
Bisnius fimetarius (Grav.)	–	–	–	–	–	+	–	О
Philonthus addendus Sharp	–	+	–	+	+	+	–	П
Ph. atratus (Grav.)	+	–	–	+	–	–	–	П
Ph. carbonarius (Grav.)	+	+	+	+	+	+	–	П, О
Ph. cognatus Steph.	+	+	+	+	+	+	–	П, О
Ph. concinnus (Grav.)	–	+	+	+	+	+	–	П, К, О
Ph. cruentatus (Gmel.)	–	+	–	–	+	–	–	П
Ph. decorus (Grav.)	–	–	–	–	+	+	+	П
Ph. laminatus (Creutz.)	–	–	+	+	+	–	–	П, О, Р

Таблица 1 (*продолжение*)

Подсемейство, вид	Тип биотопа или возделываемая культура							Методы сбора
	1	2	3	4	5	6	7	
Philonthus mannerheimi Fauv.	+	–	–	–	–	+	–	П
Ph. nitidus (F.)	–	+	–	–	–	–	–	О
Ph. pseudovarians A. Strand	–	+	–	+	+	–	–	П, К
Ph. rotundicollis (Mén.)	+	+	+	+	+	–	–	П
Ph. succicola Thoms.	–	+	+	+	+	+	–	П, О
Ontholestes murinus (L.)	–	+	–	–	–	–	–	О
O. tessellatus (Geoffr.)	–	–	–	–	+	–	–	П
Staphylinus caesareus Ced.	–	+	+	+	+	+	+	П
S. erythropterus L.	–	–	–	–	–	+	+	П
Ocypus fuscatus (Grav.)	–	–	+	–	+	+	–	П
Quedius curtipennis Bernh.	–	–	–	–	+	+	+	П
Q. fuliginosus (Grav.)	–	–	–	–	+	+	+	П
Q. fulvicollis (Steph.)	–	–	–	+	–	–	–	П
Q. molochinus (Grav.)	+	–	–	–	–	+	+	П
Q. xanthopus Er.	–	–	–	–	–	–	+	О
Heterothops sp.	+	–	–	–	–	–	–	П
Подсем. TACHYPORINAE								
Mycetoporus bimaculatus Lac.	+	+	+	+	+	–	–	П, К
M. lepidus (Grav.)	–	+	+	+	+	+	–	П, О
Bryoporus cernuus (Grav.)	–	–	–	–	–	–	+	П
Lordithon lunulatus (L.)	–	–	–	–	–	+	+	П
L. thoracicus (F.)	–	–	–	–	+	–	–	П
Parabolitobius cingulatus (Mnnh.)	–	–	–	–	–	–	+	П
P. formosus (Grav.)	–	+	–	+	+	+	–	П
Ischnosoma bergrothi Hell.	–	–	–	–	+	–	+	П, О
I. splendidum (Grav.)	–	+	–	+	+	+	+	П
Sepedophilus immaculatus (Steph.)	–	+	–	+	+	+	+	П
S. marshami (Steph.)	–	+	+	+	+	+	+	П
S. pedicularius (Grav.)	+	–	–	–	+	+	+	П
Tachinus corticinus Grav.	+	+	+	+	+	+	+	П
T. laticollis Grav.	–	–	–	–	+	–	+	П
T. marginellus (F.)	+	–	–	–	+	+	+	П
T. pallipes (Grav.)	–	–	+	–	+	–	–	П
T. proximus Kr.	–	–	–	–	–	+	–	О
T. rufipes (L.)	+	+	+	+	+	+	+	П
Tachyporus abdominalis (F.)	–	–	–	–	–	+	+	П
T. atriceps Steph.	+	–	–	+	+	–	–	П

Таблица 1 (*продолжение*)

Подсемейство, вид	Тип биотопа или возделываемая культура							Методы сбора
	1	2	3	4	5	6	7	
Tachyporus chrysomelinus (L.)	+	+	+	+	+	+	+	П, К
T. dispar (Pk.)	+	–	–	–	+	–	–	П
T. ?*formosus* Mat.	–	+	–	–	–	–	–	К
T. hypnorum (F.)	+	+	+	+	+	+	–	П, К
T. nitidulus (F.)	+	+	+	+	+	+	–	П, К
T. obtusus (L.)	–	–	+	–	–	+	–	К
T. pusillus Grav.	+	–	+	+	+	+	–	П, К
T. transversalis Grav.	+	–	–	–	–	–	–	П
Подсем. ALEOCHARINAE								
Gyrophaena sp.	–	+	+	+	–	+	+	П, О
Bolitochara sp.	+	–	–	–	–	–	+	П
Silusa rubiginosa Er.	–	–	–	–	–	–	+	О
Cypha sp.	–	+	–	–	–	–	–	П
Drusilla canaliculata (F.)	+	+	–	+	+	+	+	П
Pella cognata (Märk.)	–	–	–	–	–	+	+	П
P. humeralis (Grav.)	–	–	–	–	–	+	+	П
Ilyobates benetti Don.	+	+	–	–	+	–	+	П
Autalia rivularis (Grav.)	–	+	–	–	–	–	–	О
Calodera sp.	–	–	–	–	+	–	–	П
Ocalea badia Er.	–	–	–	–	–	+	+	П
Oxypoda abdominalis (Mnnh.)	–	–	–	–	–	+	–	П
O. alternans (Grav.)	–	–	–	–	–	+	+	П
O. brevicornis (Steph.)	–	–	–	+	+	–	–	П, К
O. exoleta Er.	+	–	–	+	+	+	+	П
O. lividipennis Mnnh.	–	–	+	–	–	–	–	П
Nehemitropia sp.	+	–	–	–	–	–	–	К
Parocyusa rubicunda Er.	+	+	–	–	–	–	–	П
Amischa analis (Grav.)	+	+	+	+	+	+	+	П, К, О
A. bifoveolata (Mnnh.)	+	–	–	–	+	–	–	П
A. nigrofusca (Steph.)	+	–	–	–	–	–	–	П
Aloconota gregaria (Er.)	+	+	+	+	+	+	+	П, К
Atheta celata (Er.)	–	+	–	+	–	–	–	О
A. crassicornis (F.)	–	–	–	–	–	+	–	О
A. laticollis (Steph.)	–	+	+	+	+	+	+	П, К, О
A. longicornis (Grav.)	–	–	–	+	–	–	–	О
A. paracrassicornis Brundin	–	–	–	–	–	+	–	О
Mocyta fungi fungi (Grav.)	+	+	+	+	+	+	+	П, К
Dinaraea angustula (Gyll.)	+	+	+	+	+	+	+	П

Таблица 1 (*продолжение*)

Подсемейство, вид	Тип биотопа или возделываемая культура							Методы сбора
	1	2	3	4	5	6	7	
Geostiba circellaris (Grav.)	+	–	–	–	–	+	+	П
Aleochara bilineata (Gyll.)	+	+	+	+	+	+	+	П, К, О
A. bipustulata (L.)	+	+	+	+	+	+	–	П, К, О
A. brevipennis (Grav.)	+	+	+	–	+	+	–	П
A. curtula (Gz.)	+	+	–	+	+	+	–	П, О
A. fumata Grav.	–	–	–	+	–	–	+	О, Р
Tinotus morion (Grav.)	–	–	–	+	–	–	–	О
Подсем. SCYDMAENINAE								
Stenichnus collaris (Müll. et Kunze)	–	–	+	+	+	+	+	П
Число видов	56	61	51	64	84	80	67	

Примечание. 1 – картофель, 2 – яровые зерновые, 3 – озимые зерновые, 4 – однолетние травы (вика с овсом и рапс), 5 – многолетние травы, 6 – обочины полей, 7 – опушки лесов. К – кошение энтомологическим сачком, О – оконные ловушки, П – почвенные ловушки, Р – ручной сбор.

Различия между населением стафилинид в агроценозах и смежных с ними биотопах были отмечены также в агроландшафте Тосненского р-на Ленинградской обл., однако там на дерново-подзолистой суглинистой почве, характеризующейся высокой влагоудерживающей способностью, отмечено только 68 видов стафилинид (Гусева, 2017). Затопление почвы в условиях избыточного увлажнения неблагоприятно для жесткокрылых, использующих для обитания скважность почвы.

Отдельные биотопы модельного агроландшафта МФ АФИ существенно различались по структуре доминирования стафилинид. В табл. 2 приведены данные по относительному обилию видов, доля которых от общего числа стафилинид, собранных почвенными ловушками, в отдельных биотопах превышала 2 %. Эти виды относятся к 5 подсемействам: Omaliinae (2 вида), Oxytelinae (1), Staphylininae (6), Tachyporinae (5) и Aleocharinae (8). Сходные результаты были получены в Канаде, где обычные для агроэкосистем виды принадлежали к подсемействам Aleocharinae, Omaliinae, Oxytelinae, Paederinae, Staphylininae, Steninae и Tachyporinae (Klimaszewski et al., 2018).

По результатам учетов почвенными ловушками (табл. 2), наиболее массовыми видами стафилинид на полях картофеля были *Aleochara bipustulata* (L.) и *Aloconota gregaria* (Er.), для которых благоприятны рыхлая почва, формирующаяся в результате систематических обработок междурядий и внесения органических удобрений (Гусева, Коваль, 2011, 2015). При разборе почвенных проб в агроценозе картофеля МФ АФИ чаще встречались жуки *Aloconota gregaria*. Доля особей этого вида составила 66.7 % от общего числа зарегистрированных стафилинид, а плотность всех представителей семейства (X ± SE) составляла 1.3 ± 0.6 особи на 1 м^2. В сходных условиях в Норвегии особи *A. gregaria* также предпочитали участки с рыхлой открытой почвой (Andersen, 1999).

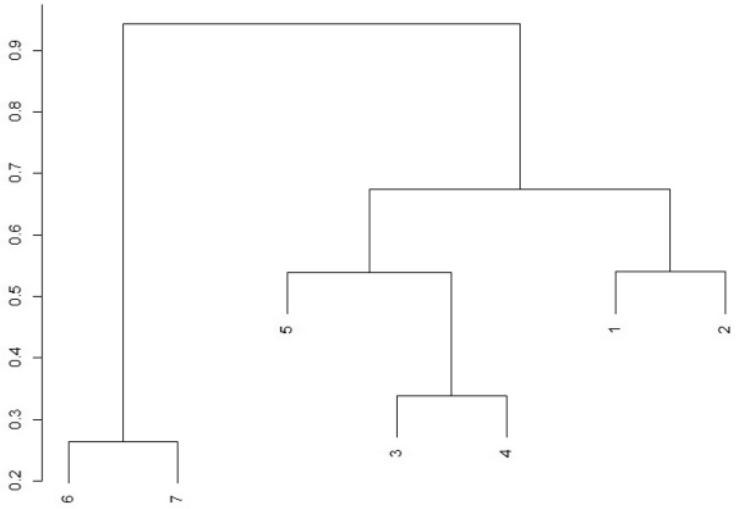


Рис. 1. Дендрограмма кластерного анализа списков видового состава стафилинид различных биотопов модельного агроландшафта Ленинградской области.

Дистанционная матрица получена с помощью индекса Жаккара. Кластеризация проведена методом *complete*. *По вертикальной оси* – мера различия между объектами классификации.

1 – картофель, *2* – яровые зерновые, *3* – озимые зерновые, *4* – однолетние травы, *5* – многолетние травы, *6* – обочины полей, *7* – опушки лесов.

На полях яровых зерновых культур, по результатам учетов почвенными ловушками, также преобладали особи *A. gregaria* (табл. 2). Этот вид в агроценозах пропашных и яровых зерновых культур Ленинградской обл. был одним из наиболее многочисленных напочвенных хищников (Гусева, 2014), однако чаще встречался на полях с хорошо окультуренной почвой (Гусева, Коваль, 2015). В отдельные годы на посевах яровых зерновых культур наиболее массовым видом был *Philonthus cognatus* Steph. (Гусева, 2019). В агроценозах озимых зерновых культур помимо *A. gregaria* часто встречались *Philonthus rotundicollis* (Mén.) и *Ph. cognatus* (см. табл. 2). Эти виды преобладали также на полях, занятых вико-овсяной смесью. Как было установлено ранее (Гусева, Коваль, 2011), *Ph. cognatus* в агроценозах Ленинградской обл. предпочитает участки с густым травостоем, по всей вероятности, как и большинство крупных стафилинид, выбирая местообитания с высокой влажностью воздуха (Тихомирова, 1968, 1973). В агроценозах других регионов России *Ph. cognatus* также относится к числу наиболее массовых. Так, было отмечено высокое обилие этого вида в окрестностях Екатеринбурга на темно-серой лесной тяжелосуглинистой почве, на поле яровой пшеницы с подсевом клевера (Бельская, Солодовников, 2003).

На полях, занятых озимыми зерновыми культурами и вико-овсяной смесью, в почвенных пробах часто встречались также жуки *Aloconota gregaria*. Доля особей этого вида составила 40.0 % от общего количества зарегистрированных стафилинид на полях озимой ржи и 55.6 % – на полях вики с овсом. Средняя плотность всех представителей семейства составила 6.2 ± 1.5 на полях озимой ржи и 4.5 ± 1.5 особи на 1 м^2 на полях однолетних трав.

Таблица 2. Относительное обилие (в % от общего количества особей) массовых видов стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в модельном агроландшафте Ленинградской области по результатам учетов почвенными ловушками

Вид	Тип биотопа или возделываемая культура						
	1	2	3	4	5	6	7
Omalium caesum Grav.	0	0	0	0.1	0.1	0.2	5.7
Olophrum assimile (Pk.)	0	0	0	0	0.1	3.4	1.4
Anotylus rugosus (F.)	10.5	5.8	2.7	3.0	3.7	0	0
Gyrohypnus angustatus Steph.	3.4	4.2	5.3	0.8	3.0	2.3	1.5
Philonthus carbonarius (Grav.)	5.0	2.6	5.9	2.8	6.0	0.1	0
Ph. cognatus Steph.	4.1	6.6	14.7	22.0	9.3	0.1	0
Ph. rotundicollis (Mén.)	0.5	0.1	21.6	15.1	8.6	0	0
Staphylinus caesareus Ced.	0	0	3.2	0.9	3.3	0.7	0.2
S. erythropterus L.	0	0	0	0	0	2.3	2.2
Sepedophilus marshami (Steph.)	0	0.1	0.2	0	0.1	5.1	7.7
Tachinus corticinus Grav.	0.2	0.2	0.3	0.5	0.7	1.9	3.7
T. rufipes (L.)	0.3	0.1	3.7	4.9	9.8	0.7	3.3
Tachyporus chrysomelinus (L.)	6.4	11.3	6.4	2.8	13.5	0.2	0.2
T. hypnorum (F.)	4.0	3.9	5.3	3.8	2.3	0	0
Drusilla canaliculata (F.)	0.3	0.1	0	0.3	0.5	59.2	42.3
Pella humeralis (Grav.)	0	0	0	0	0	4.1	2.4
Ocalea badia Er.	0	0	0	0	0	0.7	2.4
Amischa analis (Grav.)	1.6	0.2	0.3	4.3	0.3	1.2	0.3
Aloconota gregaria (Er.)	14.7	31.4	16.0	17.9	1.6	0.3	0.1
Mocyta fungi fungi (Grav.)	6.7	0.3	1.9	2.6	18.0	2.7	9.0
Dinaraea angustula (Gyll.)	13.2	16.9	0.8	8.9	1.2	0.6	0
Aleochara bipustulata (L.)	21.0	5.0	0.1	3.0	0	0.1	0
Другие виды	8.1	11.2	11.6	6.3	17.9	14.1	17.6
Средняя уловистость (особей на 10 ловушко-суток, X ± SE)	4.4 ± 2.6	3.8 ± 1.5	3.7 ± 0.9	5.3 ± 0.8	4.3 ± 1.6	11.2 ± 2.8	14.4 ± 3.5

Примечание. 1 – картофель, 2 – яровые зерновые, 3 – озимые зерновые, 4 – однолетние травы (вика с овсом), 5 – многолетние травы, 6 – обочины полей, 7 – опушки лесов.

Отдельные особи *A. gregaria* встречались также на полях многолетних трав, однако наиболее многочисленный вид стафилинид в этом биотопе – *Mocyta fungi fungi* (Grav.). Доля его особей составила 18.0 % от общего числа жуков этого семейства, собранных на полях клевера и тимофеевки почвенными ловушками (см. табл. 2), и 50.0 % стафилинид, зарегистрированных в почвенных пробах из этого биотопа. Средняя плотность стафилинид на полях многолетних трав составила при этом 21.6 ± 5.2 особи на 1 м^2. Исследования, проведенные в Германии (Topp et al., 2008) и Польше (Gruss et al., 2018), также выявили значительное влияние особенностей растительного покрова на обилие *M. fungi fungi*.

Наиболее массовый вид стафилинид в биотопах, примыкающих к полям МФ АФИ, по результатам учетов почвенными ловушками, – *Drusilla canaliculata* (F.) (см. табл. 2). Повышенное обилие данного вида отмечено на границе поля с обочиной, а наибольшая динамическая плотность – на участках с мощным слоем листовой подстилки (Гусева, 2019). Высокие показатели обилия *D. canaliculata* на обочинах полей и опушках леса отмечались также и в Тосненском р-не Ленинградской обл. (Гусева, 2017). В Московской обл. также было показано, что особи *D. canaliculata* предпочитали обочины полям (Соболева-Докучаева и др., 2002), а в агроценозах Западной Сибири (Томская и Кемеровская области) *D. canaliculata* заселяли в основном поля пропашных культур (Бабенко и др., 2018).

Обочины полей и опушки лесов характеризуются более высокими по сравнению с агроценозами показателями динамической плотности стафилинид (см. табл. 2), прежде всего за счет высокой активности в этих биотопах *D. canaliculata*. Кроме того, на обочинах, заросших разнотравьем и кустарниками, а также на опушках формируются условия, пригодные для обитания многих видов муравьев и связанных с ними насекомых-мирмекофилов. Эти биотопы, в меньшей степени подверженные антропогенной трансформации, благоприятны для строительства гнезд муравьев, поэтому в них было отмечено высокое обилие *Myrmica rubra* (L.), *Formica fusca* L. и *F. aquilonia* Yar. (Hymenoptera, Formicidae) (Гусева, Коваль, 2019). Известно, что некоторые массовые виды стафилинид, обитающие на обочинах полей и опушках лесов и не отмеченные на полях, в частности представители родов *Pella* и *Ocalea*, мирмекофильны (Päivinen et al. 2002). Так, многочисленный на обочинах полей и опушках лесов в изучаемом агроландшафте *Pella humeralis* (Grav.) обычно сопутствует колониям муравьев из рода *Formica* (Päivinen et al., 2002; Гореславец, 2016). Связаны с муравьями и менее массовые виды, обитающие в смежных с агроценозами МФ АФИ биотопах: *Pella cognata* (Märk.), *Sepedophilus immaculatus* (Steph.), *S. marshami* (Steph.), *Stenichnus collaris* (Müll. et Kunze) (см. табл. 1 и 2) и др.

Несмотря на высокое обилие на них стафилинид, обочины полей и опушки лесов не могут способствовать значительному увеличению их численности на полях из-за обособленности видового состава населения этих жуков в агроценозах от населения окружающих биотопов. В окружающих ценозах доминируют виды, редкие на возделываемых участках агроландшафтов. Только один вид – *Mocyta fungi fungi* – нередок и в агроценозах, и на опушках лесов (Гусева, Коваль, 2017). Особи *M. fungi fungi* на опушках лесов МФ АФИ составили 9.0 % от общего количества зарегистрированных стафилинид (см. табл. 2). Данный вид многочислен и в лесах Свердловской обл. (Бельская, Колесникова, 2011). Как было показано ранее (Guseva, Shpanev, 2019), в Ленинградской обл. жуки *M. fungi fungi* отмечены также при кошении на обочинах полей, опушках леса и в различных агроценозах.

Для сравнения видового богатства стафилинид в разных биотопах агроландшафта МФ АФИ были построены кривые разрежения (рис. 2). Анализ показал, что видовое разнообразие на полях многолетних трав (клевера и тимофеевки) выше, чем в других биотопах, в том числе на обочинах полей и опушках лесов (рис. 2). Расчеты показывают, что при сборе 300 экз. в агроценозах картофеля, яровых зерновых и однолетних трав было бы выявлено 30 видов, а на полях многолетних трав – более 40 видов этих жесткокрылых. Однолетние культуры, отличающиеся бóльшим по сравнению с полями многолетних трав антропогенным воздействием, характеризуются меньшим видовым богатством стафилинид (рис. 2).

Этот вывод подтверждают и расчеты традиционных показателей биоразнообразия, проведенные для населения стафилинид различных биотопов. Так, в агроландшафте МФ АФИ наиболее высокие индексы Шеннона H (1.2) и Маргалефа Dmg (6.9) были отмечены на поле клевера с тимофеевкой (Гусева, Коваль, 2011).

Таким образом, многолетние травы в агроландшафте являются важным биотопом, способствующим сохранению биоразнообразия стафилинид. Подобные выводы были сделаны и в Чехии, где число видов стафилинид на полях многолетних полевых культур также больше, чем на полях с однолетними культурами (Boháč, 1999).

На обочинах полей и опушках лесов зарегистрировано больше видов стафилинид, чем в агроценозах однолетних культур (см. табл. 1). При этом индексы Шеннона H и Маргалефа Dmg, отражающие биоразнообразие, на обочинах полей также выше, чем на возделываемых землях, занятых посевами зерновых культур, однолетних трав и посадками картофеля (Гусева, Коваль, 2011; Гусева, 2019). Большее видовое разнообразие стафилинид на обочинах полей и опушках лесов по сравнению с агроценозами однолетних культур подтверждается также и кривыми разрежения (рис. 2).

Богатство видового состава стафилинид полей многолетних трав (так же как обочин полей и опушек лесов) связано с благоприятным микроклиматом и формированием на поверхности почвы этих биотопов слоя отмирающих листьев, создающего условия, пригодные для обитания многих видов жуков. Известно, что стафилиниды, населяющие подстилку, играют значительную роль в формировании фауны жесткокрылых и в других регионах – на Северо-Востоке России (Колесникова, 2002) и в Молдавии (Остафийчук, 1989). Обилие стафилинид и других жуков в лесном и прочем растительном опаде объясняется тем, что эволюция Staphylinoidea тесно связана с подстилкой из мертвых и отмирающих частей растений, заселенной множеством мелких беспозвоночных, грибами и микроорганизмами (McKenna et al., 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Население стафилинид модельного агроландшафта Северо-Запада России включает 147 видов 11 подсемейств. Наибольшее число видов относится к подсемействам Staphylininae (39), Aleocharinae (36) и Tachyporinae (28), которые включают и большинство обычных в агроценозах видов.

Поля многолетних трав (клевера и тимофеевки), в меньшей степени подвергающиеся антропогенной трансформации, характеризуются более высокими показателями биоразнообразия стафилинид и способствуют сохранению видового богатства данного семейства в агроландшафте. Посевы многолетних трав характеризуются также наиболее высокой среди возделываемых земель численностью коротконадкрылых жуков – более 20 особей на 1 м^2. Высокие показатели численности и биораз-

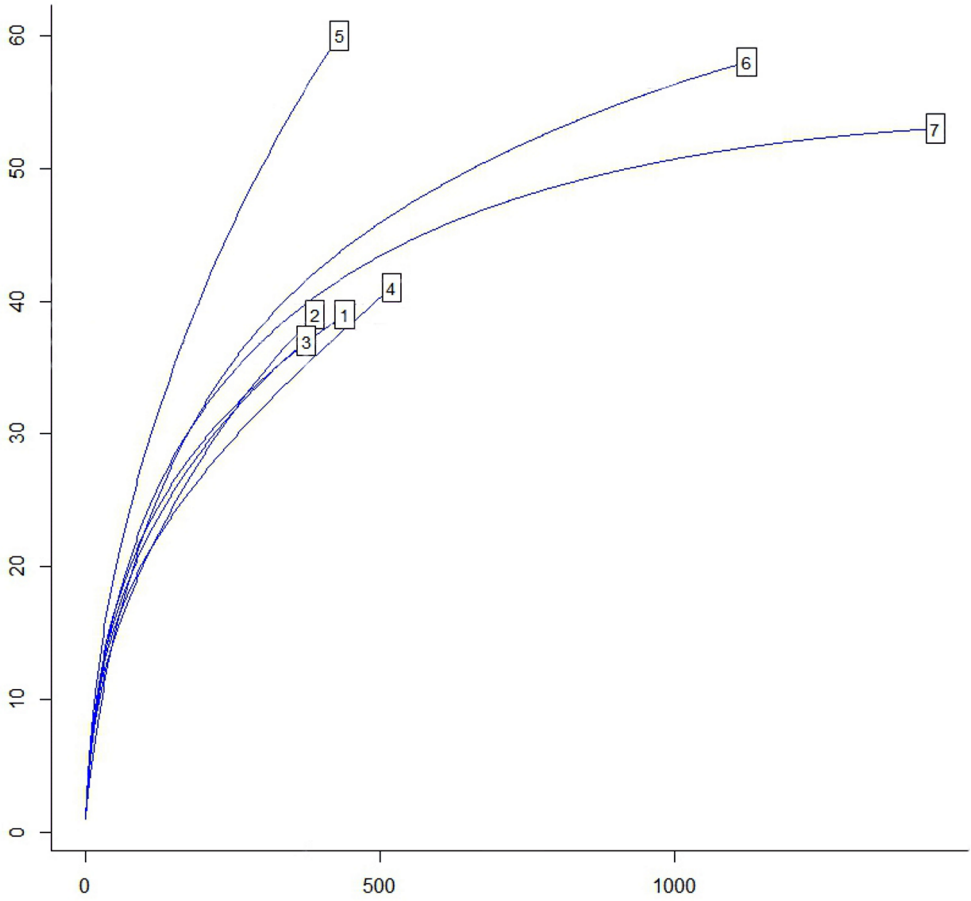


Рис. 2. Кривые разрежения для сборов имаго стафилинид в различных биотопах модельного агроландшафта Ленинградской области (по результатам учетов почвенными ловушками).

По горизонтальной оси – число экземпляров в выборке, *по вертикальной оси* – число видов в биотопе.

Обозначения как на рис. 1.

нообразия связаны с особенностями микроклимата в густом травостое и формированием на поверхности почвы слоя отмирающих листьев, что создает благоприятные условия для обитания стафилинид.

Видовое разнообразие стафилинид в биотопах, не подвергающихся антропогенной трансформации, выше, чем в агроценозах однолетних культур. Опушки лесов и обочин полей характеризуются высокими показателями обилия, специфическим видовым составом и преобладанием редко встречающихся в агроценозах видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко благодарна В. И. Гусарову (Осло), А. В. Ковалеву (Санкт-Петербург), М. А. Сальницкой (Санкт-Петербург) и С. А. Курбатову (Московская обл., пос. Бы-

ково), а также покойному В. Н. Прасолову (Санкт-Петербург) за помощь в определении видовой принадлежности стафилинид. Я искренне признательна также А. Г. Ковалю (Санкт-Петербург) за помощь в подготовке рукописи статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0665-2014-0009.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бабенко А. С. 1998. Экология стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) лесных и антропогенно трансформированных экосистем юга Западной Сибири. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Новосибирск: Новосибирский государственный университет, 39 с.

Бабенко А. С., Класс А. Я., Бокова У. А. 2018. Особенности видового разнообразия стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в агроценозах таежной зоны Западной Сибири. В кн.: А. М. Асатурова (ред.). Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Материалы Международной научно-практической конференции (11–13 сентября 2018 г., Краснодар). Краснодар: ИП С. А. Дедкова, с. 74–76.

Бельская Е. А., Колесникова А. А. 2011. Видовой состав и экологические характеристики стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) южной тайги Среднего Урала. Энтомологическое обозрение **90** (1): 123–137.

Бельская Е. А., Солодовников А. Ю. 2003. Влияние пиретроидного инсектицида дециса на популяции жуков-стафилинид (Coleoptera: Staphylinidae) в агроценозе яровой пшеницы. Агрохимия **6**: 53–58.

Голуб В. Б., Цуриков М. Н., Прокин А. А. 2012. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала. М.: Товарищество научных изданий КМК, 339 с.

Гореславец И. Н. 2016. Эколого-фаунистические характеристики стафилинид (Coleoptera: Staphylinidae) – обитателей муравьиных гнезд Самарской области. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии **25** (3): 133–151.https://www.elibrary.ru/item.asp?id=26569221

Гусева О. Г. 2014. Стафилин *Aloconota gregaria* Er. (Coleoptera, Staphylinidae) как многоядный хищник в агроландшафтах Северо-Запада России. Вестник защиты растений **1**: 17–20.

Гусева О. Г. 2017. Стафилиниды (Coleoptera, Staphylinidae) в агроландшафте Ленинградской области. Вестник защиты растений **4** (94): 39–42. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=30792832

Гусева О. Г. 2019. Изучение биоразнообразия и распределения стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в агроландшафте на Северо-Западе России. Acta Biologica Sibirica **5** (1): 12–18. doi: 10.14258/abs.v5.i1.5185

Гусева О. Г., Коваль А. Г. 2011. Пространственное распределение жужелиц и стафилинид в агроэкосистеме. Сельскохозяйственная биология **1**: 118–123.

Гусева О. Г., Коваль А. Г. 2013. Оценка роли напочвенных хищных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) в регуляции плотности популяций вредителей в агроэкосистемах. Энтомологическое обозрение **92** (2): 241–250.

Гусева О. Г., Коваль А. Г. 2015. Влияние окультуривания дерново-подзолистой почвы на структуру комплексов и обилие напочвенных хищных жесткокрылых (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae) на Северо-Западе России. Энтомологическое обозрение **94** (3): 519–531.

Гусева О. Г., Коваль А. Г. 2017. Алеохарины (Staphylinidae, Aleocharinae) в агроландшафтах с различными почвами на Северо-Западе России. Информационный бюллетень ВПРС МОББ **52**: 99–103.

Гусева О. Г., Коваль А. Г. 2019. Распределение муравьев (Hymenoptera, Formicidae) в агроландшафте на Северо-Западе России. Acta Biologica Sibirica **5** (2): 138–144. doi: 10.14258/abs.v5.i2.6209

Киршенблат Я. Д. 1965. Сем. Staphylinidae – стафилины, или коротконадкрылые жуки. В кн.: Е. Л. Гурьева, О. Л. Крыжановский (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Т. 2. Жесткокрылые и веерокрылые. М.; Л.: Наука, с. 111–155.

Колесникова А. А. 2002. Жуки-стафилиниды (Coleoptera: Staphylinidae) европейского Северо-Востока России. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Воронеж: Воронежский государственный университет, 20 с.

Остафийчук В. Г. 1989. Распределение стафилинид в агробиоценозах Молдавии. В кн.: А. И. Мунтяну (ред.). Фауна антропогенного ландшафта Молдавии. Тезисы докладов Республиканской научной конференции «Проблемы управления и конструирования фаунистических комплексов в антропогенном ландшафте Молдавии» (Кишинев, 14–15 ноября 1989 г.). Кишинев: Штиинца, с. 43–44.

Соболева-Докучаева И. И., Чернышев В. Б., Афонина В. М., Тимохов А. В. 2002. Сезонная динамика размещения массовых видов стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae) в агроэкосистемах. Зоологический журнал **81** (4): 451–456.

Тихомирова А. Л. 1968. Сравнительные данные по гигропреферендуму стафилинид (Coleoptera, Staphylinidae). Зоологический журнал **47** (10): 1498–1505.
Тихомирова А. Л. 1973. Морфоэкологические особенности и филогенез стафилинид (с каталогом фауны СССР). М.: Наука, 191 с.
Andersen A. 1999. Plant protection in spring cereal production with reduced tillage. II. Pest and beneficial insects. Crop Protection **18** (10): 651–657.
Assing V., Schülke M. 2012. Die Käfer Mitteleuropas. Band 4. Staphylinidae (exklusive Aleocharinae, Pselaphinae und Scydmaeninae). Zweite neubearbeitete Auflage. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag, XII + 560 S.
Boháč J. 1999. Staphylinid beetles as bioindicators. Agriculture, Ecosystems and Environment 7**4**: 357–372.
Gruss I., Twardowski J. P., Hurej M., Kozak M. 2018. Effect of intercropping narrow-leafed lupin with spring triticale on the abundance and diversity of rove beetles. Biotechnology, Agronomy, Society and Environment **22** (4): 220–229. doi: 10.25518/1780-4507.17202
Guseva O. G., Koval A. G. 2020a. Flight activity of rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae) in the agricultural landscape in the Leningrad Region. Russian Entomological Journal **29** (2): 153–156. doi: 10.15298/rusentj.29.2.05
Guseva O. G., Koval A. G. 2020b. The distribution of the surface-active beetles (Coleoptera: Carabidae, Staphylinidae, Elateridae) in the agricultural landscapes of Northwestern Russia. BIO Web of Conferences. Proceedings of IV AII-Russian Plant Protection Congress (Saint Petersburg, Russia, September 9–11, 2019), vol. 18: 00014. https://doi.org/10.1051/bioconf/20201800014
Guseva O. G., Shpanev A. M. 2019. Rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) on agrolandscape herbaceous vegetation in the Leningrad Region. Russian Entomological Journal **28** (4): 373–376. doi: 10.15298/rusentj.28.4.05
Klimaszewski J., Brunke A. J., Work T. T., Venier L. 2018. Rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) as bioindicators of change in boreal forests and their biological control services in agroecosystems: Canadian case studies. In: O. Betz, U. Irmler, J. Klimaszewski (eds). Biology of Rove Beetles (Staphylinidae). Life History, Evolution, Ecology and Distribution. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, p. 161–182.
Löbl I., Smetana A. (eds). 2004. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Vol. 2. Hydrophiloidea – Histeroidea – Staphylinoidea. Stenstup: Apollo Books, 942 p.
McKenna D. D., Farrell B. D., Caterino M. S. et al. 2015. Phylogeny and evolution of Staphyliniformia and Scarabaeiformia: forest litter as a stepping stone for diversification of nonphytophagous beetles. Systematic Entomology **40** (1): 35–60. https://doi.org/10.1111/syen.12093
Päivinen J., Ahlroth P., Kaitala V. 2002. Ant-associated beetles of Fennoscandia and Denmark. Entomologica Fennica **13** (1): 20–40. https://doi.org/10.33338/ef.84133
R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.
Topp W., Kappes H., Rogers F. 2008. Response of ground-dwelling beetle (Coleoptera) assemblages to giant knotweed (*Reynoutria* spp.) invasion. Biological Invasions **10**: 381–390.

ROVE BEETLES (COLEOPTERA, STAPHYLINIDAE) UNDER THE CONDITIONS OF ANTHROPOGENIC AGROLANDSCAPE TRANSFORMATION IN NORTHWESTERN RUSSIA

O. G. Guseva

Key words: Staphylinidae, Leningrad Province, biotopic distribution, species richness, rarefaction curves.

SUMMARY

As many as 147 species of rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) are found in the model agricultural landscape of Northwestern Russia. The cluster analysis shows that complexes of Staphylinidae in the cultivated lands are different from those in adjacent habitats (field margins, forest edges and natural meadows). Rove beetles have their highest species diversity in the agrocenoses of perennial grasses (clover, timothy grass) in contrast to those prone to severe anthropogenic transformation (potato, grain crops, annual grasses).

УДК 595.768.24; 582.284.3

ВЛИЯНИЕ ПИРОГЕННОГО ФАКТОРА И ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ НА ПОПУЛЯЦИОННУЮ ДИНАМИКУ *SCOLYTUS KOENIGI* SCHEVYREW, 1890 (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE) В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

© 2020 г. А. В. Петров,* Г. Б. Колганихина**

Институт лесоведения РАН
Советская ул., 21, с. Успенское, Московская обл., 143030 Россия
*e-mail: hylesinus@list.ru, **e-mail: kolganihina@rambler.ru

Поступила в редакцию 4.10.2020 г.
После доработки 6.11.2020 г.
Принята к публикации 6.11.2020 г.

Описана популяционная динамика кленового заболонника *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890 в дубравах лесостепной зоны европейской части России на примере Теллермановского опытного лесничества на участках леса, поврежденных низовым пожаром и дереворазрушающими грибами.

Ключевые слова: пирогенный фактор, ксилотрофные базидиомицеты, Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae, *Scolytus*, короеды, клен, лесостепь, европейская часть России.

DOI: 10.31857/S0367144520040036

Изучение влияния экологических факторов на популяционную динамику ксилофильных сообществ в лесных экосистемах важно при анализе численности дереворазрушающих грибов и насекомых-ксилобионтов – потенциальных вредителей в насаждениях европейской части России. Пожары – один из важных абиотических факторов, воздействующих на лесные экосистемы, наряду с эдафическими условиями, температурным режимом, освещенностью и увлажнением. В последние десятилетия лесные пожары приобретают особое значение в связи с изменением климата. В лесостепной зоне европейской части России высокие летние температуры и незначительное количество атмосферных осадков определяют высокую опасность возникновения и быстрого распространения пожаров на больших территориях. Обычно пожары приводят к негативным изменениям структуры древостоев, почвы и лесной фауны. Постпирогенные сукцессии сопровождаются снижением резистентности деревьев и обеднением почвы в лесном биогеоценозе, что создает предпосылки для ускоренного развития стволовых и корневых гнилей ослабленных пожаром деревьев (Мелехов, 1985; Исаева, 2000; Ильина, 2011; Щеглова, 2012; Каницкая, 2013; Щеглова и др.,

2013). В поврежденных пожаром и дереворазрушающими грибами дубравах лесостепной зоны России формируется специфический комплекс ксилобионтов.

Значение ксилофильных насекомых может быть различным. Бóльшая часть ксилобионтов выступает в роли редуцентов и положительно влияет на процессы формирования и сохранения устойчивости лесных экосистем, однако агрессивные ксилофаги способны преодолевать защитные реакции и развиваться в тканях физиологически здоровых деревьев, которые при этом остаются жизнеспособными в течение нескольких лет. Наиболее опасны для лесов насекомые – переносчики патогенов растений. Формирование комплексов ксилофильных насекомых с патогенными микроорганизмами (бактериями и грибами) и нематодами повышает риск развития и распространения сосудистых болезней деревьев.

В большинстве случаев доминантом в ксилофильном комплексе лесов России выступают короеды (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Долгое время оставался дискуссионным вопрос о колонизации короедами физиологически здоровых деревьев во время резкого роста численности в лесных экосистемах, ослабленных абиотическими факторами. Мы изучали динамику численности кленового заболонника *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890 в дубравах лесостепной зоны на этапе, предшествовавшем ослаблению насаждения, на этапе пирогенного воздействия и этапе постпирогенных сукцессий.

Scolytus koenigi (рис. 1, *1*, *2*) распространен в Европе и Северной Африке, включая Алжир и Марокко, в лесостепной зоне европейской части России (Белгородская, Воронежская, Ульяновская и Саратовская области), на Крымском полуострове, Кавказе и в Закавказье, Турции, Туркмении, Ираке (Спесивцев, 1925; Виноградов-Никитин, Зайцев, 1926; Schedl, 1948; Старк, 1952; Мандельштам, Исаев, 2006; Володченко, 2011; Knížek, 2011; Петров, 2013; Sarikaya, Knížek, 2013; Nikulina et al., 2015; Штапова, Петров, 2018; Петров, Штапова, 2019). В насаждениях Туркмении, на Северном Кавказе и в лесостепной зоне европейской части России мы наблюдали предпочтение этим заболонником деревьев, ослабленных низовым пожаром. В не поврежденных пожаром лесах *Scolytus koenigi* заселяет стволы и толстые ветви кленов (*Acer campestre* L., *A. hyrcanum* Fisch. et C. A. Mey., *A. monspessulanum* L., *A. platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. turkestanicum* Pax).

В июле 2020 г. нами найден маточный ход с самкой *Scolytus koenigi* на поваленном стволе *Fraxinus excelsior* L. Рост плотности поселений заболонника мы наблюдали на *Acer campestre*, *A. platanoides* и *A. turkestanicum* на участках насаждений со следами низовых пожаров. В лесах, поврежденных пожаром, заболонник заселяет усохшие на корню и поваленные деревья (рис. 1, *3*, *4*).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в нагорных дубравах Теллермановского опытного лесничества (филиал Института лесоведения РАН) в кварталах № 7, 8, 18 и 19, поврежденных низовым пожаром в 2014 г. Популяционная динамика ксилофильных насекомых учитывалась на 3 временных пробных площадях на высоте от 155 до 167 м над ур. м. (общая площадь 300 м^2) с 2012 по 2020 г. Координаты пробных площадей: 51°20′40.8″ с. ш., 41°59′29.2″ в. д.; 51°20′34.4″ с. ш., 41°59′34.5″ в. д.; 51°20′44.1″ с. ш., 41°59′23.8″ в. д. Формула состава древостоя: 4Кл2Д2Лп1Я. Сомкнутость крон – 0.7–0.8. Такая структура древостоя характерна для трансформированных смешанных лиственных насаждений с доминированием дуба черешчатого

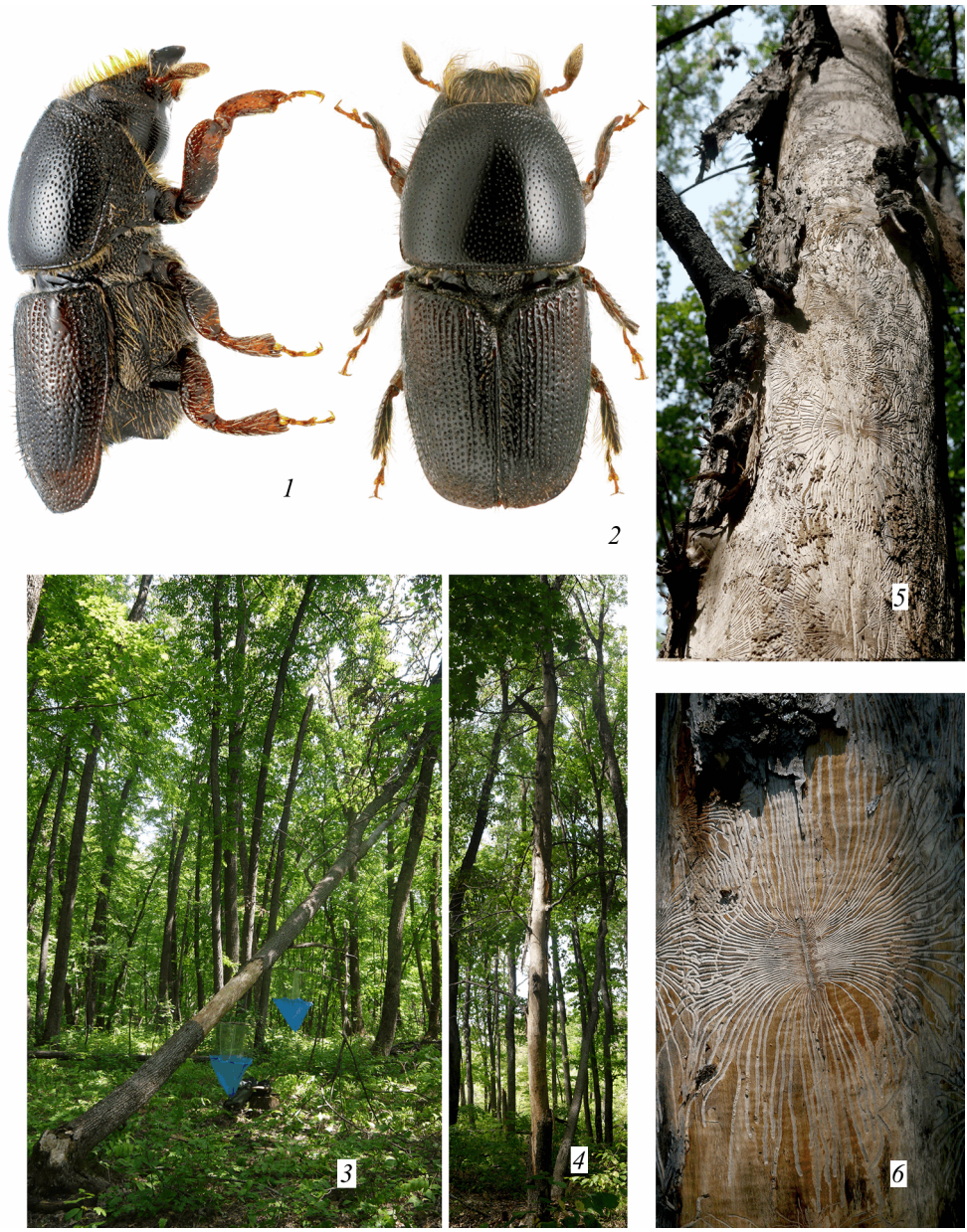


Рис. 1. *1* – *Scolytus koenigi* Schevyrew, самец, вид сбоку; *2* – то же, вид сверху; *3* – поваленное дерево клена остролистного, поврежденное пожаром и дереворазрушающими грибами в основании ствола; *4* – стоящий на корню клен остролистный с поврежденным пожаром снованием ствола, заселенный; *5* – фрагмент ствола клена остролистного с высокой плотностью поселения *S. koenigi*; *6* – система ходов *S. koenigi* на стволе клена остролистного.

(Романовский и др., 2004). В результате пожара на участках насаждений от огня пострадало 90–100 % от общего числа деревьев. При проведении оценки жизнеспособности деревьев после низового пожара использовалась 3-бальная шкала глазомерной оценки физиологического состояния (Щеглова, 2012; Щеглова и др., 2013): нормальная (Н), пониженная (ПН) и низкая сублетальная (НЗ). В кварталах 8 и 18 в годы наблюдений происходил массовый отпад деревьев клена остролистного (*Acer platanoides* L., 1753), липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill., 1768), дуба черешчатого (*Quercus robur* L., 1753) и ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L., 1753) – деревьев I и II ярусов.

До пожара значительная часть деревьев клена, ясеня и липы была поражена настоящим трутовиком (*Fomes fomentarius* (L.) Fr. (Basidiomycota: Polyporales)), на отдельных дубах были отмечены плодовые тела *Fomitiporia robusta* (P. Karst.) Fiasson & Niemelä (Basidiomycota: Hymenochaetales). Оба вида относятся к числу наиболее распространенных и значимых для насаждений опытного лесничества патогенов (Вакин, 1954; Оганова, 1958; Колганихина, 2017, 2020). Воздействие огня способствовало большему ослаблению деревьев, усилению развития гнилей и увеличению количества бурелома. На поврежденных пожаром стволах и корневых лапах деревьев нами были зафиксированы факультативные и сапротрофные виды грибов, такие как *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., *Cerioporus mollis* (Sommerf.) Zmitr. & Kovalenko, *Ischnoderma resinosum* (Schrad.) P. Karst., *Trametes versicolor* (L.) Lloyd. (Basidiomycota: Polyporales), *Schizophyllum commune* Fr. (Basidiomycota: Agaricales), *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers. (Basidiomycota: Russulales).

В первый год после пожара (2015–2016 гг.) ядро ксилофильного комплекса на основных лесообразующих породах составляли Cerambycidae, Buprestidae и Scolytinae: в комплексе ксилобионтов дуба – *Cerambyx scopoli* Füssli, 1775, *Plagionotus detritus* (L., 1758), *Phymatodes testaceus* (L., 1758) (Cerambycidae); *Chrysobothris affinis* (F., 1794) (Buprestidae); *Scolytus intricatus* (Ratzeburg, 1837), *Xyleborus monographus* (F., 1792), *Xyleborinus saxesenii* (Ratzeburg, 1837) (Curculionidae: Scolytinae); на ясенях – ясеневые лубоеды *Hylesinus crenatus* (F., 1787), *H. toranio* (D'Anthoine, 1788), *H. varius* (F., 1775) Curculionidae: Scolytinae), на ильмовых породах доминировали виды рода *Scolytus* Geoffroy, 1762: *S. multistriatus* (Marsham, 1802), *S. pygmaeus* (F., 1787) и *S. sulcifrons* Rey, 1892.

Фенологические наблюдения и изучение популяционной динамики *Scolytus koenigi* мы проводили на модельных деревьях и отдельных побегах кленов остролистного и полевого (*Acer platanoides* L. и *A. campestre* L., 1753) в кварталах 7, 8 и 18 в 2017–2020 гг. Для определения сроков лёта жуков использовались оконные ловушки оригинальной конструкции. Часть заселенных заболонником деревьев распиливали на отрубки длиной 1 м (всего 28 за период исследований). Входные отверстия маточных ходов обозначали маркером на ранних этапах заселения побегов. Для проведения учета популяционных показателей на отрубках мы применяли методику поэтапного вскрытия коры над маточным и личиночными ходами с интервалами в 1–2 недели, что позволило отследить развитие потомства заболонника кленового без воздействия на живых личинок и куколок в исследуемых ходах. Для учета фактической плодовитости самок и определения смертности заболонника на стадиях яйца и личинок I и II возрастов мы проводили вскрытие маточных ходов во 2-й декаде июля и в 1-й декаде августа (в зависимости от времени заселения деревьев жуками). Личинки III и IV возрастов при вскрытии маточных ходов располагались на расстоянии более 4 см от маточного хода. При вскрытии коры над маточными ходами и ходами личинок I возраста нами не повреждались участки с перезимовавшими личинками старших возрастов. Полное вскрытие оставшихся ходов короедов проводили один раз в неделю в течение месяца на отдельных отрубках для определения сроков окукливания и появления первых молодых жуков *S. koenigi*. После вылета молодых жуков кору вскрывали полностью на всех отрубках и производили учет смертности личинок старших возрастов, куколок и молодых жуков.

Помимо определения популяционной динамики кленового заболонника на отдельных отрубках в 2017–2020 гг. нами проведены тотальный учет ходов и анализ популяционных показа-

телей *S. koenigi* на 8 модельных деревьях *Acer platanoides*, поваленных ветром на прилегающих к модельным площадям участках.

Собранный энтомологический материал был определен А. В. Петровым и хранится коллекции Московского зоологического музея МГУ им. М. В. Ломоносова, 14 самцов и 11 самок *Scolytus koenigi* переданы в Зоологический институт РАН. Сбор и определение дереворазрушающих грибов выполнены Г. Б. Колганихиной. Фотографии жуков выполнены фотокамерой Canon 50D с применением макрообъектива MP-E6.5. Сшивание слоев проводилось с помощью компьютерной программы CombineZP, в дальнейшем изображения обрабатывали с использованием программы Adobe Photoshop CC 2018.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Фенологические особенности кленового заболонника в северной части ареала изучались нами с 2017 по 2020 г в дубравах Теллермановского опытного лесничества. Сроки заселения стволов и побегов клена в нагорных дубравах в пойме р. Хопёр в период наблюдений были разными. В июне 2020 г. с температурой воздуха до +45 °C заселение деревьев кленовым заболонником мы наблюдали со 2-й декады июня. В 2016 и 2017 гг. заболонник заселял клены со 2-й декады июля по 1-ю декаду августа. В Саратовской и Ульяновской областях жуков *S. koenigi* на деревьях собирали в первой декаде августа (Мандельштам, Исаев, 2006; Володченко, 2011). Выгрызание яйцевых камер и откладывание самкой яиц начинается через 1–5 дней после начала построения маточных ходов. Личинки I возраста появлялись через 12–17 дней после начала построения ходов, продолжительность развития яиц заболонника колебалась от 5 до 12 дней. Сроки развития личинок в нагорных дубравах поймы р. Хопёр составили от 42 до 340 дней (с учетом зимовки личинок III возраста). Первые куколки появлялись с 3-й декады мая, массовое окукливание в зависимости от среднесуточных температур в разные годы продолжалось с 1-й декады июня (2019 и 2020 гг.) до 2-й декады июля (2016–2018 гг.). Первые молодые жуки появлялись с 1-й декады июня (2020 г.) по 1-ю декаду июля (2017 и 2018 гг.). Отродившиеся жуки оставались в ходах в течение 4–7 дней.

В нагорной дубраве в пойме Хопра в 2014–2017 гг. заболонник кленовый встречался спорадически на побегах, страдающих от морозобоин, и на стволах кленов, пораженных дереворазрушающими грибами и пожаром. Плотность поселения на усыхающих ветвях в кроне составляла 2.5 ± 1.5 маточного хода (м. х.)/дм^2, длина маточного хода – 3.6 ± 1.1 см. Фактическая плодовитость самок – 11 ± 9 яиц/м. х. (максимальная 56 яиц/м. х.). На стволах плотность поселения составляла от 1 до 2 м. х./дм^2 (при общей численности от 4 до 26 м. х. на стволах высотой 23–25 м). Средняя длина маточных ходов 4.5 ± 1.1 см. Фактическая плодовитость 51 ± 9 яиц/м. х. (максимальная 105 яиц/м. х.).

На участках леса, поврежденных пожаром, мы наблюдали резкий рост численности *S. koenigi* на 4-й год после пожара на деревьях в ослабленном состоянии (Н и НЗ). Из спорадически встречающегося вида кленовый заболонник в 2019–2020 гг. перешел в разряд доминантного вида в ядре ксилофильного комплекса клена остролистного. Деревья клена заселялись совместно с усачами *Saperda scalaris* (L., 1758), *Leioderus kollari* Redtenbacher, 1849 (Coleoptera: Cerambycidae), златкой *Agrilus viridis* (L., 1758) (Coleoptera: Buprestidae) и короедом *Xyleborinus saxesenii.* Средние показатели плотности поселения *S. koenigi* на модельных деревьях выросли от 4 м. х./дерево (максимальное число на 27-метровом стволе – 26) в 2016 г. до 320 м. х./дерево (максимальное

число на 25-метровом стволе – 570) в 2018 г. На отдельных участках ствола плотность поселения увеличилась до 5.5 ± 3.5 м. х./дм^2 (рис. 1, *5*). В 2018–2020 гг. на модельных деревьях нами зафиксировано увеличение длины маточных ходов до 5.4 ± 0.7 см (максимальная длина – 9.1 см) и отмечен рост показателей средней величины фактической плодовитости самок до 81 ± 13 яиц/м. х. (максимальная – 198 яиц/м. х.) (рис. 1, *6*). Выживаемость в годы наблюдений составляла от 5.5 % в 2017 г. до 46.1 ± 18.1 % в 2019 г. В основании стволов деревьев, пораженных белой гнилью, мы наблюдали 100%-ную гибель потомства заболонника кленового из-за переувлажнения и непригодности пищевого субстрата для развития яиц и питания личинок. На участках деревьев без белой гнили смертность яиц составляла 34.6 ± 4.8 %, смертность личинок определялась питанием *Picus canus* Gmelin, 1788 – 29.5 ± 0.5 %, паразитическими перепончатокрылыми *Dendrosoter protuberans* (Nees, 1834) (Braconidae: Doryctinae) – 17 ± 8.5 % и личинками хищных жуков *Clerus mutillarius* (F., 1775) (Coleoptera: Cleridae) – от 0.5 %. Молодых имаго в период расселения кленового заболонника уничтожали жуки *Clerus mutillarius* и насекомоядные птицы.

На контрольной модельной площади и на участках, прилегающих к гарям, мы не наблюдали нападения жуков *Scolytus koenigi* на здоровые побеги в периоды массового выплода жуков. Анализ тканей проводящих сосудов заселенных кленовым заболонником деревьев не выявил сосудистых болезней, вызываемых патогенными микроорганизмами.

ВЫВОДЫ

Кленовый заболонник *Scolytus koenigi* – типичный неагрессивный вид флеофагов в комплексе дендрофильных насекомых лесостепной зоны европейской части России, однако на участках леса, поврежденных пожаром, численность его может резко возрастать. В лесных экосистемах с нарушенной устойчивостью *S. koenigi* может доминировать в составе ядра ксилофильного комплекса клена. В настоящее время мы не обнаружили потенциальной угрозы формирования комплекса заболонника с патогенными микроорганизмами, способными вызывать сосудистые заболевания и приводить к резкому ослаблению деревьев. Влияние базидиальных дереворазрушающих грибов на популяционную динамику *Scolytus koenigi*, по нашим наблюдениям, может быть двояким: с одной стороны, они опосредованно способствуют увеличению численности жуков, ускоряя процесс ослабления деревьев после повреждения пожаром и подготавливая тем самым для них кормовую базу; с другой – отчасти, наоборот, ее снижают, препятствуя полноценному развитию личинок из-за обильного развития мицелия в короедных ходах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Теллермановского опытного лесничества за помощь в организации исследований.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований и Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований № 20-54-00045.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вакин А. Т. 1954. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса. Труды Института леса АН СССР, т. 16. М.: Издательство АН СССР, с. 5–109.

Виноградов-Никитин П. З., Зайцев Ф. А. 1926. Материалы к изучению короедов Кавказа. Известия Тифлисского государственного политехнического института им. В. И. Ленина, вып. 2, с. 257–292.

Володченко А. Н. 2011. Итоги изучения фауны короедов среднего Прихоперья. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, вып. 196, с. 109–117.

Ильина В. Н. 2011. Пирогенное воздействие на растительный покров. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии **20** (2): 4–30.

Исаева Л. К. 2000. Экология пожаров, техногенных и природных катастроф: учебное пособие. М.: Академия ГПС МВД России, 301 с.

Каницкая Л. В. 2013. Лесная пирология. Иркутск: Издательство БГУЭП, 206 с.

Колганихина Г. Б. 2020. Разнообразие грибной биоты Теллермановского леса. Информационные технологии в исследовании биоразнообразия. В кн.: Материалы III Национальной научной конференции с международным участием, посвященной 100-летию со дня рождения акад. РАН П. Л. Горчаковского. Екатеринбург, УрФУ им. первого Президента России Б. Н. Ельцина, 5–10 октября. Екатеринбург: Гуманитарный университет, с. 293–295.

Колганихина Г. Б. 2017. Некоторые результаты изучения дендротрофной микобиоты Теллермановского леса. В кн.: Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению. Материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета, Тверь, 8–11 ноября 2017 г. Тверь: Тверской государственный университет, с. 165–168.

Мандельштам М. Ю., Исаев А. Ю. 2006. Жуки-короеды (Coleoptera, Curculionoidea: Scolytidae) Ульяновской области. Бюллетень Самарская Лука **17**: 90–100.

Мелехов И. С. 1985. Лесная пирология: учебное пособие. М.: МЛТИ, 296 с

Оганова Э. А. 1958. Болезни стволов ясеня в зависимости от лесорастительных условий. Лесное хозяйство **6**: 41– 44.

Петров А. В. 2013. Новые данные о синонимии и фауне короедов рода *Scolytus* Geoffroy, 1762 (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) на территории России и сопредельных стран. Лесной вестник **98** (6): 39–47.

Петров А. В., Штапова Н. Н. 2019. Особенности биологии кленового заболонника *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890 в лесостепной зоне европейской части России. Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, выпуск 228, с. 29–41

Романовский М. Г., Мамаев В. В., Селочник Н. Н., Гопиус Ю. А., Жиренко Н. Г., Кондрашова Н. К., Рубцов В. В., Уткина И. А. 2004. Экосистемы Теллермановского леса. М.: Наука, 340 с.

Спесивцев П. Н. 1925. Определитель короедов. М.; Л.: Издательство «Новая деревня», 114 с.

Старк В. Н. 1952. Жесткокрылые. Короеды. Фауна СССР, Т. 31. М.; Л.: Издательство АН СССР, 462 с.

Штапова Н. Н., Петров А. В. 2018. Фауна короедов (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) Теллермановского опытного лесничества Воронежской области. Лесной вестник **5**: 34–41. DOI: 10.18698/2542-1468-2018-5-34-41

Щеглова Е. Г. Влияние низовых пожаров на лиственные леса Оренбуржья. Вестник Оренбургского государственного университета **10** (146): 15–20.

Щеглова Е. Г., Нестеренко Ю. М., Шабаев В. М. 2013. Лесные пожары и их роль в формировании и развитии лесных биоценозов в пойменных лесах лесной зоны. Известия Оренбургского государственного аграрного университета. **2** (40), ч. 1: 8–11.

Kašák J., Foit J., Holuša O., Knížek M. 2015. *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890 (Coleoptera: Curculionidae): new bark beetle for the Czech Republic and notes on its biology. Journal of Forest Science **61** (9): 377–381. doi: 10.17221/65/2015-JFS

Knížek M. 2011. Subfamily Scolytinae Latreille, 1804. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Vol. 7. Curculionoidea I. Stenstrup: Apollo Books, p. 86–87, 204–251.

Nikulina T., Mandelshtam M., Petrov A., Nazarenko V., Yunakov N. 2015 A survey of the weevils of Ukraine. Bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Curculionidae: Platypodinae and Scolytinae). Monograph. Zootaxa **3912** (1): 1–61. doi.org/10.11646/zootaxa.3912.1.1

Pfeffer A. 1995. Zentral- und Westpaläarktische Borken- und Kernkäfer (Coleoptera: Scolytidae, Platypodidae). Prague, 310 p.

Sarikaya O., Knížek M. 2013. *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890: A new record for Turkish Scolytinae (Coleoptera: Curculionidae) fauna. Journal of the Entomological Research Society **15** (3): 95–99.

IMPACT OF THE PYROGENIC FACTOR AND XYLOTROPHIC FUNGI ON POPULATION DYNAMICS OF *SCOLYTUS KOENIGI* SCHEVYREW, 1890 (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: SCOLYTINAE) IN THE FOREST-STEPPE ZONE OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA

A. V. Petrov, G. B. Kolganikhina

Key words: pyrogenic factor, xylotrophic basidiomycetes, Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae, *Scolytus*, bark beetles, maple, forest-steppe zone, European part of Russia.

SUMMARY

Abiotic factors, such as fires, have always negatively influenced forest structure, soil and forest fauna. Often, post-pyrogenic successions are accompanied by accelerated development of xylotrophic fungi in weakened trees. A specific complex of xylobionts is formed in oak trees damaged by fire and xylotrophic fungi. As a rule, bark beetles (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) dominate the xylophilic complex. The question of successful colonization of living host trees by bark beetles remains debatable. We consider the population dynamics of bark beetle in a forest damaged by fire on the example of *Scolytus koenigi* Schevyrew, 1890. The paper presents the results of *S. koenigi* study in oak groves in Voronezh Province. This bark beetle species turns from a rare to dominant species in the xylophages complex due to damage to trees by the pyrogenic factor and biotrophic fungi. Despite noticeable increase of the *S. koenigi* population, it did not increase the risks in forests, such as an attack on viable trees.

УДК 595.773

ВИДЫ РОДА *CHIASTOCHETA* POKORNY (DIPTERA, ANTHOMYIIDAE) И ИХ СВЯЗЬ С АЗИАТСКИМИ ВИДАМИ РОДА *TROLLIUS* L. (RANUNCULACEAE)

© 2020 г. Э. П. Нарчук, [1]* Л. В. Буглова, [2] А. С. Гусар [2]*****

[1] Зоологический институт РАН
Университетская наб. 1, С.-Петербург, 199034 Россия
*e-mail: chlorops@zin.ru
[2] Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090 Россия
e-mail: astro11@rambler.ru, * e-mail gusara663@gmail.com

Поступила в редакцию 18.05.2020 г.
После доработки 26.05.2020 г.
Принята к публикации 26.05.2020 г.

Впервые в России в природных условиях изучены мухи рода *Chiastocheta* Pokorny, 1889 (Diptera: Anthomyiidae), опылители и потребители семян растений рода *Trollius* L. (Ranunculaceae), и их связи с эндемичными азиатскими видами этого рода. Впервые найдены в Западной Сибири *Chiastocheta rotundiventris* Hennig, 1953 и *Ch. trollii* (Zetterstedt, 1845), известные ранее только из Европы, и *Ch. latispinigera* Fan, Chen et Jiang, 1982, известный из Китая, Японии и с о. Сахалин. Впервые показана связь исследованных видов *Chiastocheta* с *Trollius sajanensis*, *T. altaicus* и *T. apertus*, а для *Ch. latispinigera* также с *T. europaeus.* Установлено, что летнецветущие виды *Trollius chinensis*, *T. ledebourii*, *T. pumilus* и *T. riederianus*, цветение которых в Новосибирском ботаническом саду начинается после 7 июня, не опыляются представителями местных популяций *Chiastocheta* и не подвергаются заражению их личинками. Описан и проиллюстрирован фотографиями генитальный аппарат самцов исследованных видов и выявлена изменчивость строения некоторых его структур.

Ключевые слова: мухи, Anthomyiidae, *Chiastocheta*, *Trollius*, Западная Сибирь.

DOI: 10.31857/S0367144520040048

Отношения насекомых и растений многогранны. Иногда один и тот же вид насекомых в имагинальной стадии может выступать как опылитель и способствовать образованию семян, а на личиночной стадии потреблять семена этого же растения. Этот феномен привлекает большое внимание экологов и эволюционистов. Такие взаимоотношения обозначают как облигатный мутуализм и считают результатом сопряженной эволюции (= коэволюции; Pellmyr, 1989; Jaeger, Després, 1998; Fenster et al., 2004). Виды рода *Chiastocheta* Pokorny, 1889 (Diptera, Anthomyiidae) – опылители и одновременно фитофаги семян растений рода *Trollius* L. (Ranunculaceae). Имаго этих видов питаются нектаром и пыльцой и опыляют цветки *Trollius*, а личинки поедают семена растения. Взаимоотношениям видов *Chiastocheta* с *Trollius europaeus* посвящены

многочисленные работы (Jaeger et al., 2000; Ibanez, Desprès, 2009, и др.). «Плата» за опыление – частичная потеря реальной семенной продуктивности растения-хозяина (Després et al., 2007; Ibanez, Després, 2009; Klank et al., 2010; Suchan et al., 2015; Gusar, Buglova, 2018). Тем не менее, эти взаимоотношения определяются как облигатно мутуалистические, поскольку 33–58 % семян избегает уничтожения личинками (Pellmyr, 1992; Desprès et al., 2007).

Род *Chiastocheta* – голарктический, преобладающее большинство видов распространено в Палеарктике. Лишь 2 вида известны в Северной Америке – *Ch. glauca* Cocquillet, 1900 и *Ch. solidiceps* Huckett, 1966, оба распространены преимущественно на западе от Аляски до Калифорнии (Huckett, 1966). Род *Trollius* также голарктический и включает 30 видов (Doroszewska, 1974), лишь один из них обитает в Северной Америке – *T. laxus* Salisb. на западе Канады.

Первые два вида *Chiastocheta* были описаны из Швеции: *Ch. inermella* (Zetterstedt, 1838) и *Ch. trollii* (Zetterstedt, 1845) (Zetterstedt, 1838, 1845). Видовая синонимика в роде *Chiastocheta* осложнена разным пониманием специалистами этих видов. Длительное время считалось, что в Европе распространен только один вид, для которого использовалось название *Ch. trollii* (Mik, 1895). Шведский энтомолог О. Рингдал (Ringdahl, 1939) принимал для него название *Ch. inermella* (Zetterstedt, 1838), считая *Ch. trollii* младшим синонимом. В. Хенниг (Hennig, 1953) в ревизии европейской фауны рода *Chiastocheta* выделил в ней 5 видов: *Ch. dentifera* Hennig, 1953, *Ch. macropyga* Hennig, 1953, *Ch. rotundiventris* Hennig, 1953, *Ch. setifera* Hennig, 1953 и *Ch. inermella* (Zetterstedt, 1838), а *Ch. trollii* (Zetterstedt, 1845) счел младшим синонимом последнего, следуя трактовке О. Рингдаля. В число синонимов *Ch. inermella* им были включены также *Ch. lacteipennis* Schnabl et Dziedzicki, 1911 и *Ch. lophota* Karl, 1943; последний теперь рассматривается как самостоятельный вид. Под рисунком брюшка *Ch. inermella* (вид сбоку) в этой работе ошибочно стоит название *Ch. intermedia* (Zett.). Через год после публикации В. Хеннига вышла работа Дж. Коллина (Collin, 1954), посвященная этому роду, в которой автор принял другую трактовку *Ch. trollii*. Он признал самостоятельность всех четырех видов, описанных В. Хеннигом, а вид, который И. Шнабл и Х. Дзедзицкий (Schnabl, Dziedzicki, 1911) обозначали как *Ch. trollii* (Zett.), Коллин описал как *Ch. schnabli* Collin, 1954. *Chiastocheta inermella* (Zetterstedt, 1838) Дж. Коллин считал species dubium, так как типовой экземпляр – самка. В. Хенниг в новой работе (Hennig, 1976) признал, что его концепция *Ch. inermella* в работе 1953 г. включала два вида – *Ch. schnabli* Collin, 1954 и *Ch. trollii* в трактовке Коллина (Collin, 1954). Однако В. Михелсен (Michelsen, 1985) считает, что это неверно в отношении последнего, так как *Ch. trollii* в трактовке Дж. Коллина идентичен распространенному в Северной и Западной Европе *Ch. inermella* (Zetterstedt, 1838), который в Центральной Европе замещает *Ch. lophota* Karl, 1943. Михелсен (Michelsen, 1985) в ревизии типов Anthomyiidae, описанных Й. Цеттерстедтом, восстанавливает *Ch. trollii* (Zetterstedt, 1845) как валидный вид, числит в его синонимах *Ch. schnabli* Collin, 1954 и этикетирует лектотип *Ch. trollii* (Zetterstedt, 1845) в коллекции. Ранее В. Хенниг (Hennig, 1953) рассматривал этот экземпляр как лектотип, но не этикетировал его соответствующим образом в коллекции. Типовая серия *Ch. trollii* (Zetterstedt, 1845) состоит из 12 экземпляров и, по мнению В. Михелсена, включает 3 вида, Из этой серии В. Хенниг видел только один экземпляр из Скандинавской коллекции в Лунде. В ней стоят два отдельно наколотых экземпляра, первый из них имеет оригинальную этикетку Цеттерстедта «*Ch. trollii»* и у него

видны сурстили, которые выдаются из брюшка. Это соответствует описанию Й. Цеттерстедта – «appendiculis 2 parvis ventralibus suffultus». Именно этот экземпляр В. Михелсен снабдил этикеткой «лектотип *Ch. trollii* Zetterstedt, 1845». Михелсен (Michelsen, 1985) признает валидным также *Ch. inermella* (Zetterstedt, 1838); типовой экземпляр этого вида в коллекции Цеттерстедта – самка.

К настоящему времени из Европы описано 10 видов рода *Chiastocheta* (Michelsen, 2012). В Каталоге Палеарктических двукрылых как валидные перечисляются *Ch. dentifera* Hennig, 1953, *Ch. inermella* (Zetterstedt, 1838), *Ch. latispinigera* Fan, Cheng et Jiang, 1982, *Ch. lophota* Karl, 1943, *Ch. macropyga* Hennig, 1953, *Ch. rotundiventris* Hennig, 1953, *Ch. setifera* Hennig, 1953, а три названия – *Ch. trollii* (Zetterstedt, 1845), *Ch. lacteipennis* Schnabl, in Scnabl, Dziedzicki, 1911 и *Ch. schnabli* Collin, 1954 сведены в синонимы к *Ch. inermella* (Dely-Draskovits, 1993). В «Определитель двукрылых насекомых европейской части России» включены 6 видов: *Ch. macropyga*, *Ch. rotundiventris*, *Ch. dentifera*, *Ch. schnabli*, *Ch. setifera* и *Ch. trollii*, с указанием распространения в Западной Европе и на северо-западе европейской части для всех видов, за исключением *Ch. setifera*, для которого приведена только Западная Европа (Эльберг, 1970). Трактовка видов в определителе совпадает с принятой Дж. Коллином (Collin, 1954).

Все виды, распространенные в Европе симпатрически или аллопатрически, связаны исключительно с одним европейским растением-хозяином *Trollius europaeus* L., у которого цветки имеют шаровидную форму. Кроме названного вида, такая форма цветков только у близкого к нему *T. altissimus* Crantz, распространенного в Восточной Европе, (Карпаты); самостоятельность его подвергается сомнению (Maciejewska-Rutkowska et al., 2007). В Карпатах виды *Chiastocheta* не изучались.

На Дальнем Востоке России только предположительно был указан один вид *Ch. latispinigera* с распространением от Северо-Восточного Китая и Японии (о. Хоккайдо) до (под вопросом) Иркутска (Сува и др., 2004). Позднее на Сахалине был найден *Ch. latispinigera* и с острова был описан *Ch. sachalinensis* Suwa, 2013, в качестве растения-хозяина которого указан *Trollius* sp. (Suwa, 2013). Из Китая и Японии известны 4 вида: *Ch. trollii*, *Ch. curvibasis* Fan et Chen, 1988, *Ch. latispinigera*, *Ch. pellmyri* Suwa, 1989 (Suwa, 1974, 1989, 1999; Fan et al., 1982). В Японии виды *Chiastocheta* живут на *Trollius riederianus* var. *japonicus* (Suwa, 1999).

Во всех цитированных работах исследовались только имаго видов рода *Chiastocheta*. О. Пеллмир (Pellmyr, 1992) совсем иначе подошел к изучению системы *Chiastocheta–Trollius*. В гербариях многих музеев он обследовал цветки разных видов *Trollius*, фиксировал обнаруженные яйца *Chiastocheta*, исследовал их форму, размер и места откладки. В итоге О. Пеллмир пришел к выводу, что род *Chiastocheta* должен содержать 17 видов, которые он разбил на группы, названные по уже описанным видам. Предположительно неописанные виды были обозначены буквами и цифрами, использовано только одно новое видовое название *abruptiventris* с авторством Михелсена из группы *rotundiventris*, но вид не был описан. Эти 17 видов перечислены следующим образом: группа *rotundiventris*, *abruptiventris* включает также неописанные виды: *R3*, *R4*, *R5*, *R6*; группа *trollii – T2*; группа *inermella – lophota*, *latispinigera*, *I5*, *pellmyri*; группа *setifera – S3*; далее перечислены «?*curvibasis*, *macropyga*, *dentifera*».

Распространение всех выделенных Пеллмиром видов показано на карте Евразии. На основании морфологических особенностей яиц он также высказал предположение

о распространении *Ch. curvibasis* и *Ch. latispinigera* в южной части Сибири. На цветках североамериканских видов *Trollius* О. Пеллмир не нашел яиц *Chiastocheta* и считает, что относимые к этому роду североамериканские виды должны быть отнесены к другому роду Anthomyiidae,

Исследователи молекулярной филогении *Chiastocheta* выделили 5 групп видов (Deprés, Jaeger, 1999). Первая содержит только *Ch. dentifera*, который авторы определяют как паразитический вид, так как личинки питаются семенами, а имаго не участвуют в опылении цветков. Вторая группа включает *Ch. intermella*, *Ch. setifera*, *Ch. trollii* и *Ch. macropyga* и обозначается как «промежуточная», имаго опыляют цветки и откладывают яйца, а отродившиеся личинки питаются семенами. Третья группа включает *Ch. rotundiventris* и *Ch. abruptiventris.* Только эта группа названа мутуалистической, эти виды также опыляют цветки и откладывают на них яйца, а отродившиеся личинки питаются семенами. Различие между второй и третье группами определено по степени участия имаго в опылении и количестве отложенных яиц и уничтоженных личинками семян. В первой и второй группах выявлено по нескольку гаплотипов, а *Ch. rotundiventris* и *Ch. abruptiventris* имеют единый гаплотип. Молекулярные исследования были продолжены на более обширном материале (Després et al., 2002). Для молекулярного анализа авторы получили 4 экз. мух рода *Chiastocheta* из европейской части России (С.-Петербург и Кольский полуостров и 9 экз. мух из азиатской части страны, но не совсем понятно из какой местности. В разделе «Материал» указана Чита, а в табл. 2 с анализом материала – Красноярск, Додоново и Казанка. Видовая принадлежность полученных мух и их пол не указаны, названо только растение, *Trollius europaeus* для мух из Европы и *T. asiaticus* для мух из Сибири. Необходимо подчеркнуть, что на одном виде *Trollius* развивается несколько видов *Chiastochaeta.* При анализе мух, собранных с *Trollius asiaticus*, было выявлено 5 гаплотипов Si, Si2, Si3, Si4 и Si5, которые соответствуют 3 разным видам из разных выделяемых авторами групп. Единство гаплотипа *Ch. rotundiventris* и *Ch. abruptiventris* установлено и в этом исследовании.

В России и, в частности, в Сибири, виды рода *Chiastocheta* в природе и их связи с разными видами *Trollius* ранее не изучались. В европейской части России распространен только *Trollius europaeus*, в азиатской части этот род представлен 11 видами (Фризен, 1993). В коллекции Зоологического института РАН в С.-Петербурге есть экземпляры *Chiastocheta macropyga*, *Ch. rotundiventris*, *Ch. dentifera* и *Ch. trollii*, собранные А. А. Штакельбергом на юге Ленинградской обл. без указания на их связь с *Trollius*. На основании данных материалов эти виды в Интернет-ресурсе Fauna Europaea указаны для Северо-Запада европейской части России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились в 2017–2019 гг. на видах рода *Trollius* в биоресурсной научной коллекции Центрального Сибирского Ботанического Сада – USU № 440534 – и аборигенном виде *T. asiaticus* L. Коллекция размещается в пределах территории ЦСБС на двух площадках по 0.03 га каждая (54.819º N, 83.102º E) среди сосново-березового леса с дикорастущими *T. asiaticus* (рис. 1). В коллекции высажены и произрастают раннелетнецветущие виды *Trollius*, перечисленные в таблице, и летнецветущие виды *T. chinensis* Bunge, *T. ledebourii* Reichenb., *T. pumilus* D. Don и *T. riederianus* Fisch. et Mey., цветение которых в Новосибирском ботаническом саду начинается после 7 июня. Растения получены из ботанических садов или привезены из собственных экспедиций. Наличие в культуре наряду с местным *T. asiaticus* других видов рода *Trollius*, произраста-

Рис. 1. Расположение исследовательских площадок на территории ЦСБС.

1 – Главный корпус с прилегающими постройками; *2* – коллекционные участки с представителями рода *Trollius* L.; *3* – участки естественных лесов, включающие природные популяции *T. asiaticus* L.

ющих в Сибири на удаленных территориях, создало уникальные экспериментальные условия для исследования кормовых связей аборигенных видов *Chiastocheta*. Сроки цветения у всех культивируемых раннелетнецветущих видов слегка различаются, но перекрываются со сроками цветения местных популяций *T. asiaticus*. Наиболее длительный период цветения у местных популяций *Trollius asiaticus*, почти месяц с 22 мая по 27 июня. Первым, 5−15 мая, зацветает *T. sajanensis*, который в ранней работе, посвященной феноритмотипам *Trollius*, был определен как *T. kytmanovii* Reverd. (Буглова, 2011). Цветение этого вида начинается на 7−12 дней раньше, чем у *T. asiaticus* в природных местообитаниях, а сроки перекрываются только на последней неделе цветения. Чуть позднее зацветает *T. apertus*, среднемноголетний срок начала цветения у этого вида приходится на 10 мая, массовое цветение продолжается с 15 мая по 5 июня (табл. 1). Затем, примерно в 20-х числах мая, начинают цветение интродуцированные *T. asiaticus* из высокогорных популяций республик Алтай и Тува, сроки цветения которых в природе отстают примерно на 5 дней и длятся, по среднемноголетним данным, с 25 мая по 15 июня. Сроки начала цветения *T. altaicus* близки к срокам у *T. asiaticus*, а окончание его заметно раньше – примерно 10 июня; *T. europaeus* расцветает на 5−7 дней позже аборигенного *T. asiaticus*. Кроме того, на опытных участках высажены летнецветущие виды *T. chinensis*, *T. ledebourii* Reichenb., *T. pumilus* и *T. riederianus* с началом цветения после 7 июня (Буглова, 2011).

Насекомых собирали Л. В. Буглова и А. С. Гусар во время цветения растений-хозяев сачком с 9.00 до 15.00 через каждые 1−2 дня и 1 раз в неделю с 8.00 до 20.00. Насекомых для съемки фиксировали в 70%-ном спирте, затем мацерировали в 10%-ном растворе КОН. Определение видов проводили по строению внешних гениталий самцов (Hennig, 1953, 1976; Collin, 1954;

Таблица 1. Состав и среднемноголетние сроки цветения весенне-летнецветущих и раннелетнецветущих видов рода *Trollius* L. в биоресурсной коллекции растений ЦСБС

Вид	Характеристики			
	Происхождение материала	Сроки		Форма цветков
		Цветения	Созревания плодов	
T. altaicus C. A. Meyer	Республика Алтай, окр. Семинского перевала, кедровые редколесья; 51.05º N, 85.62º E; h = 1780 м	17 мая – 10 июня	3 июня – 5 июля	Открытая бокаловидная
T. apertus Perfil. ex Igoschina	Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина, г. Кировск	15 мая – 7 июня	28 мая – 27 июня	Открытая
T. asiaticus L.	Окр. ЦСБС СО РАН, 5 4.8969º N, 83.1332º E; березово-сосновый лес	22 мая – 27 июня	7 июня – 4 июля	Открытая бокаловидная
T. europaeus L.	г. Хемниц, Германия, растения природной флоры	2 июня – 5 июля	15 июня – 15 июля	Закрытая шаровидная
T. sajanensis (Malyshev) Sipl.	Иркутская обл., западный склон хр. Хамар-Дабан	5 мая – 1 июня	22–17 июня	Широко открытая

Примечание. Определила Л. В. Буглова.

Suwa, 1974, 2013). Яйца учитывали визуально на отмеченных растениях во время цветения – созревания плодов каждый день утром с помощью простой лупы. Личинок изучали после извлечения из созревающих плодов. Для описания пупариев собирали личинок с дозревающих плодов, помещенных в стеклянный террариум, дно которого выкладывали фильтровальной бумагой. После выпадения личинок их переносили в горшки с *T. asiaticus*, хранили с искусственным укрытием в теплице при температуре 5–15 °C. В осенний или зимний период растения выкапывали и почву послойно рассматривали под лупой. Всего было собрано и обработано более 400 экз. имаго 4 видов *Chiastocheta*: более 200 экз. *Ch. trollii*, 150 экз. *Ch. latispinigera* и 70 экз. *Ch. rotundiventris*. Для изучения гениталий самцов были отпрепарированы 5 экз. *Ch. rotundiventris*, 15 экз. *Ch. trollii* и 10 экз. *Ch. latispinigera*. Строение терминалий самцов насекомых изучали под бинокулярной лупой в воде после обработки 10%-ным раствором КОН. Фотографировали препараты гениталий с использованием стереомикроскопа SteREO Discovery V12 с камерой AxioCam HRc в центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН. Фотографии головы имаго и пупариев сделаны камерой Canon EOS 60D на стереомикроскопе ЛОМО МСП-2. Послойные изображения в дальнейшем сшиты с использованием программы Helicon Focus 6 и обработаны с помощью программы Adobe Photoshop CS 5.1. Фотографии генитальных аппаратов самцов *Chiastocheta rotundiventris* и *C. trollii* публикуются впервые, в описании гениталий указаны варьирующие признаки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На территории ЦСБС СО РАН были обнаружены 4 вида рода *Chiastocheta*.

1. **Chiastocheta trollii** (Zetterstedt, 1845) (рис. 2, *1*, *2*).

Наиболее многочисленный вид, к которому относится почти половина собранных в ходе исследования самцов. *Ch. trollii* впервые найден нами в Западной Сибири, ранее

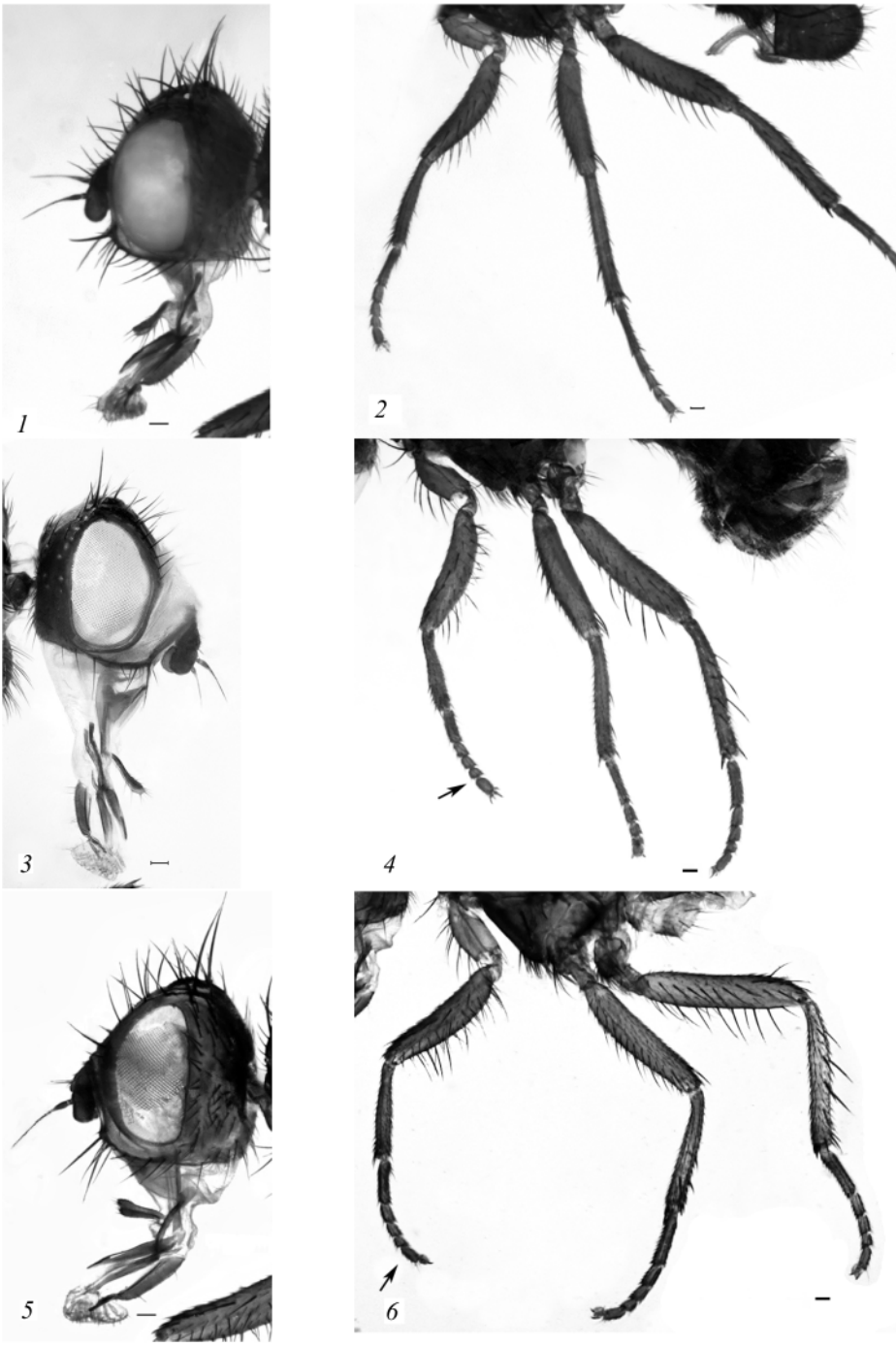


Рис. 2. Головы и ноги самцов *Chiastocheta*: *1, 2 – C. trollii* Zetterstedt, 1845; *3, 4 – C. rotundiventris* Hennig, 1953; *5, 6 – C. latispinigera* Fan, Chen et Jiang, 1982.

Стрелкой показана передняя нога. Масштабная линейка 0.1 мм здесь и на рис. 3–5.

он был известен в Европе, включая северо-запад европейской части России, и в Японии. Вылет имаго происходит во II – в начале III декады апреля. Самки откладывают яйца в верхней части листовки, на переходе плодолистика в стилодий (носик). Личинки развиваются на *Trollius asiaticus*, *T. altaicus*, *T. apertus*, *T. sajanensis* и *T. europaeus*. Ниже для каждого из определенных видов приводятся описание генитального аппарата самца с указанием вариаций в строении отдельных структур и их фотографии.

Гениталии самца (рис. 3). Эпандрий крупный, с прямой нижней стороной, при осмотре в профиль в самом широком месте верхней (тергальной) части слегка шире, чем в нижней. Эпандрий не подогнут, хотя общий контур брюшка в профиль слегка дугообразный. Церки плавно сужены к вершине, и их концы изогнуты к внешней стороне, создавая выемку мезолобуса. Верхний кончик церки образует острый или тупой угол. Церки покрыты по всей поверхности мелкими волосками – у разных экземпляров от совсем коротких до более или менее длинных. Сурстили крупные, при осмотре в профиль плавно изогнуты, при осмотре снизу прямые, по всей поверхности покрыты мелкими выростами, значительно более длинными на вершине. Вырост V стернита брюшка при рассматривании сбоку валенковидный. У некоторых экземпляров может быть выпуклость на выросте V стернита «на пятке», как в описании *Ch. latispinigera* у М. Сувы (Suwa, 2013). При исследовании гениталий самцов были выявлены вариации в строении некоторых структур – наклоне и заостренности кончика церки, форме изгиба сурстиля, наличии выпуклости «на пятке» выроста V стернита. Эти вариации незначительные и не образуют корреляционных плеяд, поэтому нет оснований для описания отдельного таксона.

2. Chiastocheta rotundiventris Hennig, 1953 (рис. 2, *3*, *4*).

Вид впервые найден на территории Западной Сибири, ранее был известен в Европе, включая северо-запад европейской части России. Вылет имаго в разные годы происходит во II или в начале III декады апреля. Самки откладывают яйца на нижние части листовок. Личинки развиваются на *Trollius asiaticus*, *T. altaicus*, *T. apertus*, *T. sajanensis* и *T. europaeus*.

Гениталии самца (рис. 4). Эпандрий маленький, заметно меньше, чем у других видов, полностью, на 180°, подогнут на вентральную сторону брюшка, поэтому сверху оно выглядит короче, чем у других видов. Форма церок весьма стабильна. Верхняя полупрозрачная пластинка, соединяющая половинки мезолобуса, широкообратнояйцевидной или округлой формы. Сурстили короткие, своеобразной формы, голые на большем протяжении. Вырост V стернита плавно сужается, вершина округлая, без выростов. Отличия от рисунков в работе В. Хеннига (Hennig, 1953) незначительные − небольшие симметричные залысины на церках (мезолобусе). Их крайне сложно разглядеть в световой микроскоп, и, скорее всего, их не видели при описании вида, но они четко различимы в сканирующем электронном микроскопе.

3. Chiastocheta latispinigera Fan, Chen et Jiang, 1982 (рис. 2, *5*, *6*).

Ранее был известен из Северо-Восточного Китая и Японии (о. Хоккайдо), а в России – с о. Сахалин и предположительно указывался для Восточной Сибири (Иркутск под вопросом: Сува и др., 2004). В Западной Сибири отмечается впервые, хотя О. Пелмир предполагал его обитание здесь, анализируя морфологию яиц (Pellmyr, 1992).

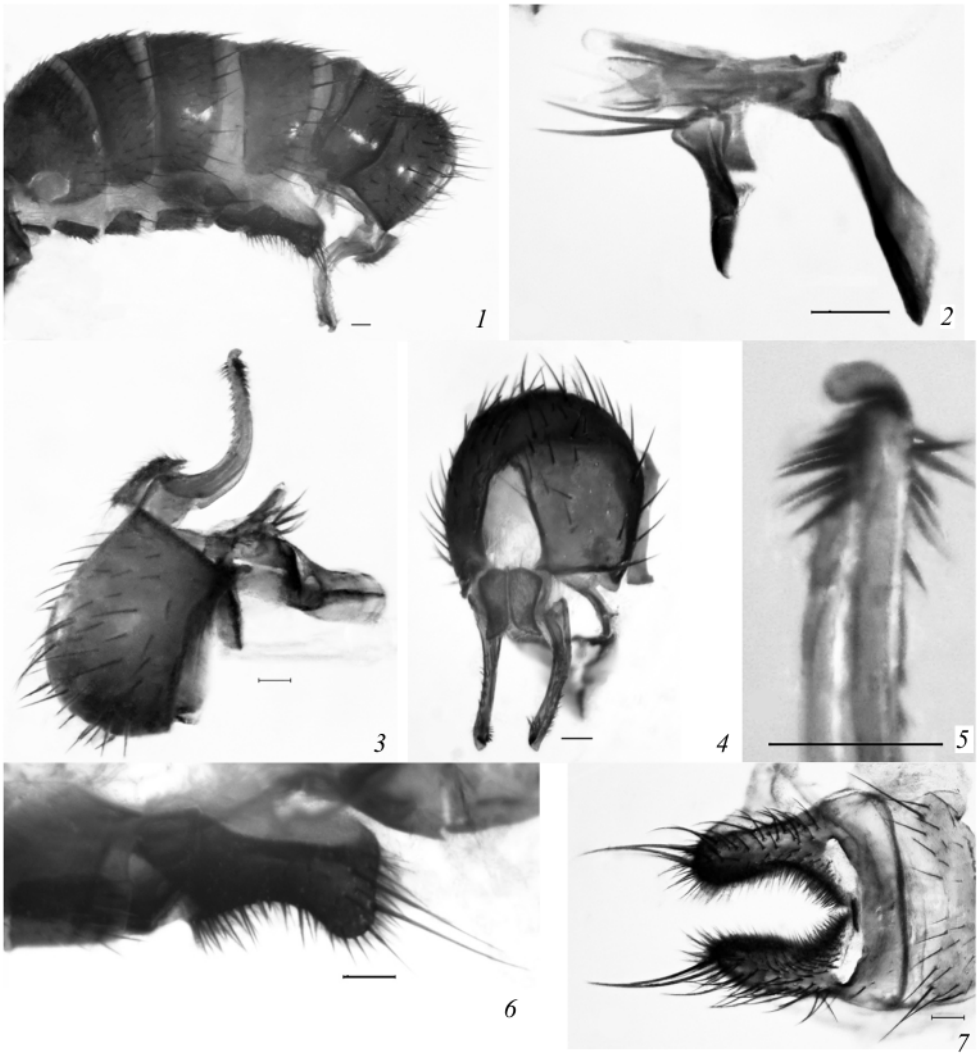


Рис. 3. *Chiastocheta trollii* Zetterstedt, 1845: *1* – вершина брюшка сбоку; *2* – гппандриальный комплекс ; *3* – эпандрий сбоку; *4* – то же сзади; *5* – вершина сурстиля; *6* – V стернит брюшка сбоку; *7* – то же снизу.

Вылет имаго происходит в III декаде апреля. Личинки развиваются на *Trollius asiaticus*, *T. altaicus*, *T. apertus* и *T. europaeus*.

Гениталии самца (рис. 5). Брюшко почти прямое, эпандрий крупный, лишь едва подогнут на вентральную сторону брюшка. Выпуклость на выросте заднего края V стернита брюшка, которая изображена на рисунке М. Сувы (Suwa, 2013), как правило, отсутствует у наших экземпляров. Сурстили чуть короче и загнуты более круто, чем у *Ch. trollii*, по всей длине покрыты мелкими выростами, немного более длинными на вершине, но заметно короче, чем у *Ch. trollii*. От *Ch. trollii* и вида № 4 отлича-

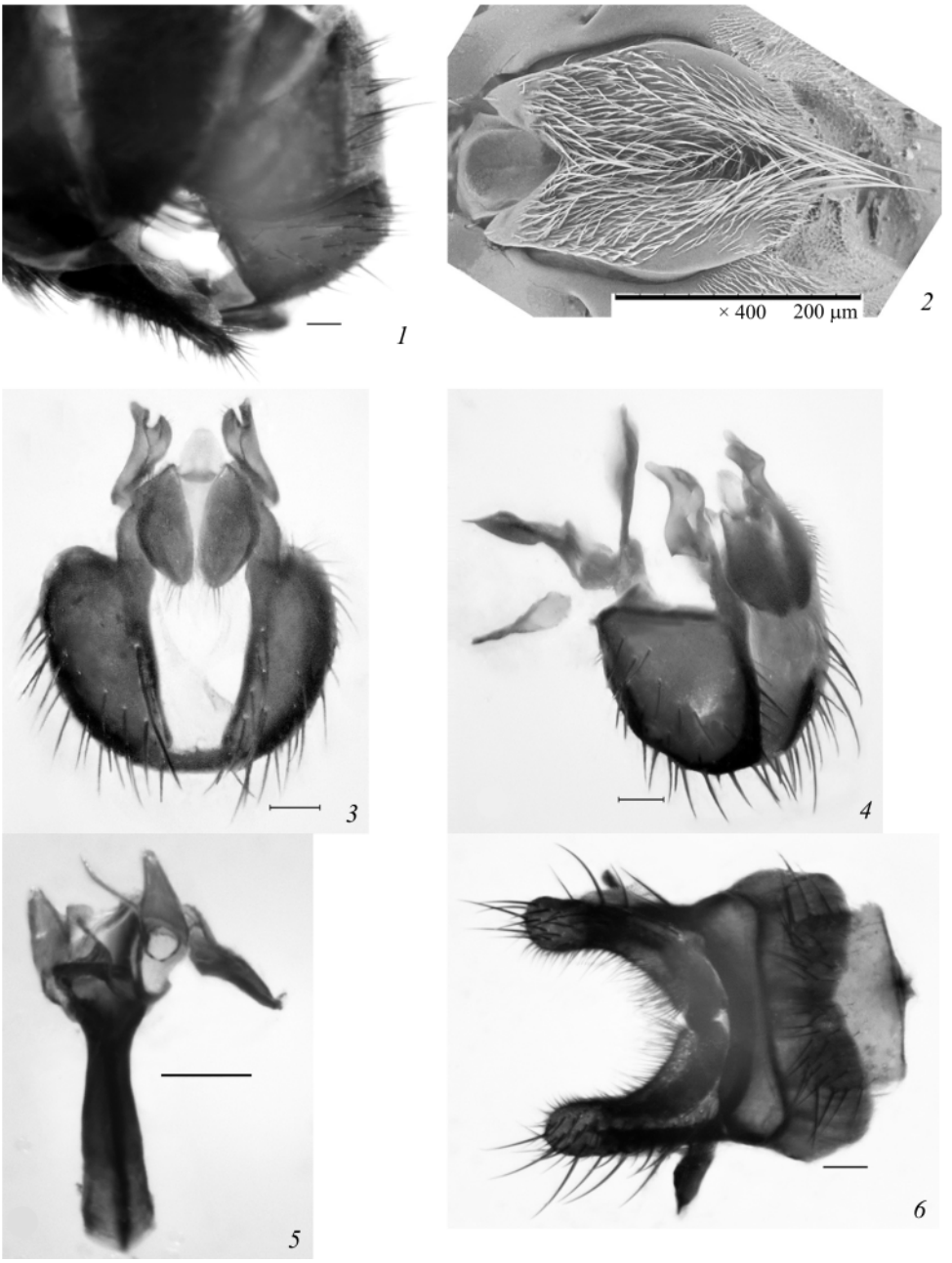


Рис. 4. *Chiastocheta rotundiventris* Hennig, 1953, самец. *1* – вершина брюшка сбоку; 2 – церки (мезолобус), фото в сканирующем микроскопе; *3* – эпандрий снизу; 4 – то же сбоку; *5* – гипандриальный комплекс; 6 – V стернит брюшка снизу.

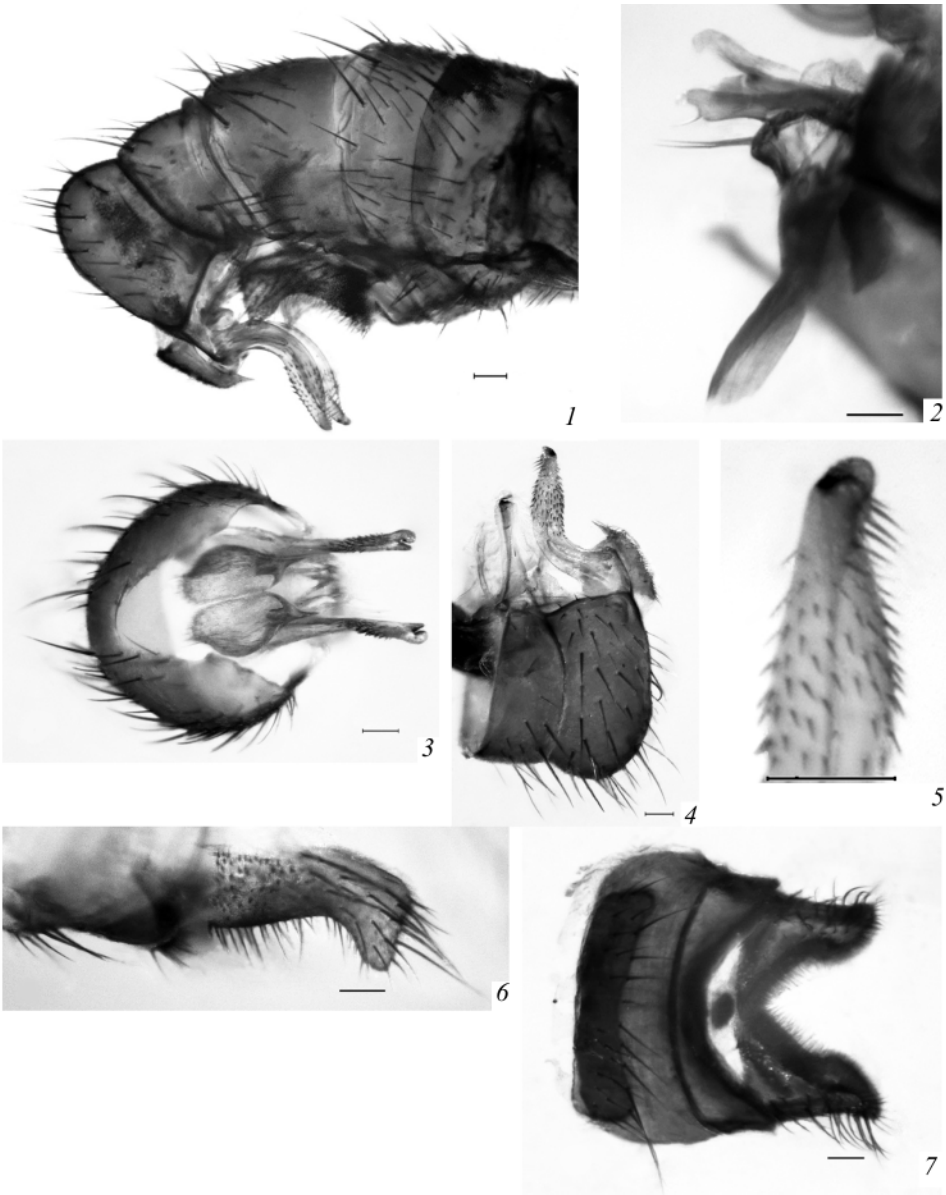


Рис. 5. *Chiastocheta latispinigera* Fan, Chen et Jiang, 1982: *1*– вершина брюшка сбоку; *2* – гппандриальный комплекс, *3* – эпандрий снизу, *4* – эпандрийй сбоку, *5* – вершина сурстиля, *6* – V стернит брюшка сбоку, *7* – то же снизу (щетинки на концах удалены).

ется также прямым голым игловидным кончиком церки, представляющим собой продолжение внешней стороны, и плавным расширением средней части сурстиля. Наши наблюдения подтверждают данные Сувы (Suwa, 1989) о полиморфизме церок у этого вида. Мы обнаружили экземпляры с разной длиной игловидного кончика церок, который бывает длинным или совсем коротким. Варьируют также величина оголенной части церок и кривизна внешней стороны церки

4. Chiastocheta sp.

Этот вид пока не удалось точно идентифицировать. По-видимому, это новый вид, но от его описания мы пока воздерживаемся из-за недостаточности материала. Встречается редко, точные сроки лёта имаго и другие данные жизненного цикла не установлены – за 3 года исследований собраны всего 4 самца. Личинки развиваются на *T. asiaticus* и *T. sajanensis*.

Строение гениталий самца этот вида сходно с рисунком Дж. Коллина (Collin, 1954) для *Ch. inermella*, но эпандрий, более крупный и слабее подогнут на вентральную сторону брюшка. От *Ch. latispinigera* и *Ch. trollii* этот вид отличается почти симметричным расположением тупого кончика церок, более мелким эпандрием, слегка суженным к верхней части, и более крутым наклоном верхней части сурстилей, расширенных в месте прикрепления и плавно сужающихся к вершине.

Цикл развития *Chiastocheta*

Жизненный цикл *Chiastocheta* тесно сопряжен с сезонным циклом развития представителей рода *Trollius*. Вылет имаго *Ch. rotundiventris* и *Ch. trollii* происходит примерно на 4−6 дней раньше, чем у *Ch. latispinigera*. Эти два вида освоили самого раннецветущего хозяина – *T. sajanensis*, интродуцированного в сад с хр. Хамар-Дабан (Восточная Сибирь). По мере расцветания *T. altaicus*, *T. apertus* и *T. europaeus* перечисленные три вида *Chiastocheta* начинают переходить и на эти виды. *Chiastocheta latispinigera* встречается на *T. asiaticus* и зацветающих на 3−6 дней позже *T. altaicus*, *T. apertus* и *T. europaeus*. На коллекционных экземплярах *T. sajanensis* яйца этой мухи не обнаружены. Полный цикл развития мух на *T. sajanensis* мы наблюдали только у *Ch. rotundiventris*. *Chiastocheta trollii* участвует в опылении *T. sajanensis* довольно редко, яйца откладывает, но, по-видимому, все они погибают, так как личинок 3-го возраста, готовых покинуть листовки, мы на *T. sajanensis* не находили. В первые 4−5 дней цветения имаго *Chiastocheta* не обнаруживаются на этом виде *Trollius*.

Мухи наиболее активны в утренние часы с 8.30–9 примерно до 12.30, второй пик активности наблюдается с 14.30−15 примерно до 19 часов. Откладывание яиц совершается на листовки в конце цветения − начале созревания семян *Trollius*. Яйца *Chiastocheta* молочно-белые, с продольной ребристостью, поверхность их мелкоячеистая (рис. 6, *1*). Самка откладывает яйца на 4−7-й день цветения и еще дня 3 после цветения конкретного цветка. Отродившиеся личинки I возраста длиной 1−1.2 мм прогрызают листовки и питаются не только в семенах, но и в тканях цветоложа. Личинки мускоидного типа. Взрослая личинка 3-го возраста около 4.5 (до 4.8 мм) длиной, тело вальковатое, беловато-прозрачное, слабо сегментированное (рис. 6, *2*). Передние дыхальца имеют 9−12, в среднем 10 пальчатых выростов. На головном сегменте видны короткие антенны и слабо склеротизованные коричневатые максиллярные пальпы (рис. 6, *4*). Последний сегмент окружают небольшие мембранозные выросты − 3 пары сверху и одна снизу. Задние дыхальца расположены на небольших выступах. Стигмальная пластинка задних дыхалец коричневатая, небольшая, расстояние между задними дыхальцами в 3−4 раза превышает диаметр стигмального диска (рис. 6, *3*, *5*). Ротоглоточный аппарат длиной около 0.6 мм, массивный, сильно склеротизован, черный. Ротовой крючок массивный, с широким основанием и с одним дополнительным зубцом. Гипостомальный склерит короткий, почти квадратный. Цефалофарингеальный склерит с широким вентральным и узким дорсальным отрост-

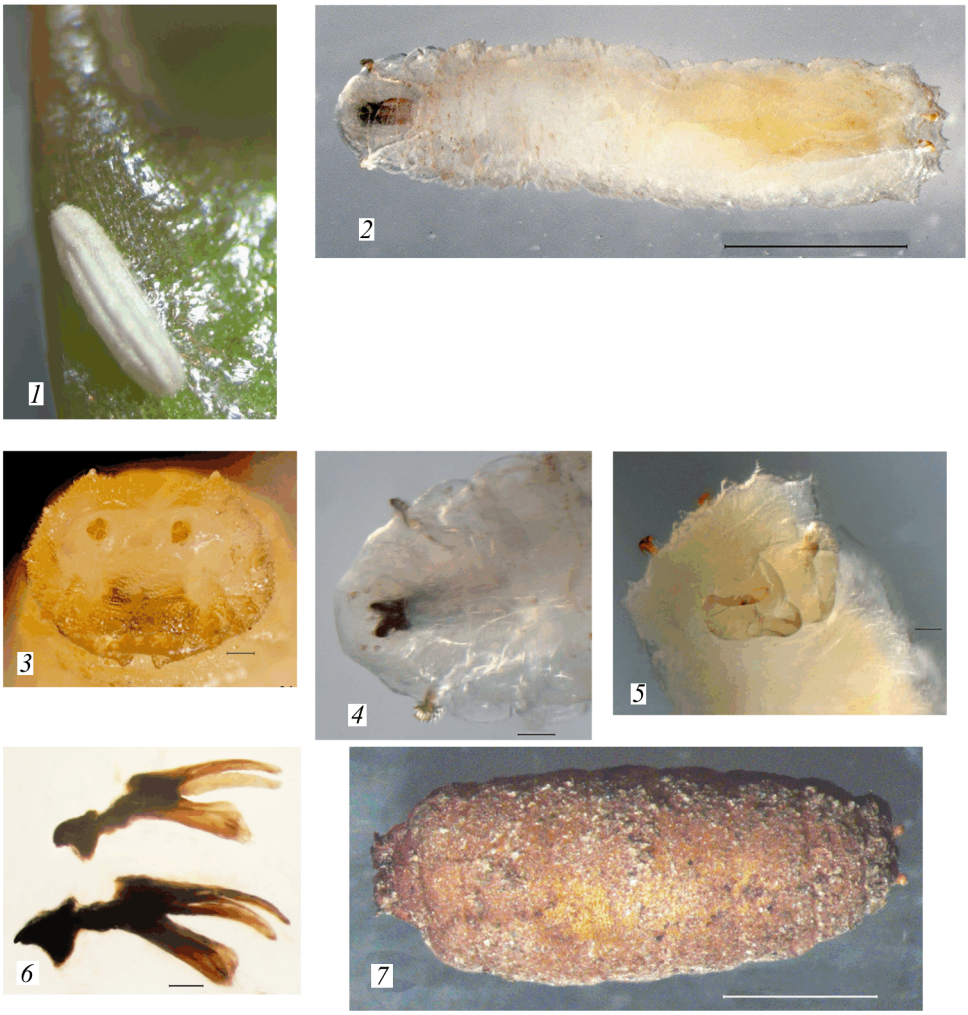


Рис. 6. Жизненные стадии *Chiastocheta*.: *1* – яйцо на листовке *Trollius asiaticus; 2*– личинка III возраста дорсально; *3*– задний конец дичинки; *4* – головной конец личинки вентрально; *5* – задний конец личинки вентрально; *6* – ротоглоточный аппарат личинки II (наверху) и III (внизу) возрастов; *7* – пупарий. Масштабная линейка на *2* и *7* – 1 мм, на остальных – 0.1 мм.

ками (рис. 6, *6*). Личинки в конце фазы питания размещаются в верхней части листовки и после ее растрескивания выпадают в почву, закапываются на глубину 5−10 мм и окукливаются с образованием пупариев. Пупарии коричневого цвета, со слабо выраженной сегментацией и приклеившимися микрочастичками почвы (рис. 6, *7*). Вылет имаго следующего поколения происходит на следующий год.

ОБСУЖДЕНИЕ

Система *Chiastocheta–Trollius* сходна с аналогичными системами *Yucca* spp. – *Tageticula* spp., кактус сенита – сенитакактусовая бабочка, и *Ficus* sp. – перепончато-

крылое сем. Agaonidae (Addicott, 1986; Anstett et al., 1996; Holland, Fleming, 1999). В отличие от упомянутых систем опылитель–фитофаг, включающих только один вид насекомого, в системе *Chiastocheta–Trollius* участвуют несколько симпатрических видов одного рода мух. На территории Финляндии с *Trollius europaeus* связаны 4 вида: *Chiastocheta trollii*, *Ch. inermella*, *Ch. rotundiventris* и *Ch. dentifera* (Pellmyr, 1989; Michelsen, 2012). О. Пеллмир (Pellmyr, 1989) считает 3 первые вида мутуалистами, а *Ch. dentifera* – антагонистом, так как откладка яиц у этого вида происходит после окончания цветения, и он не участвует в опылении. Те же 4 вида обнаружены на территории Дании (Johannesen, Loeschcke, 1996) и в Ленинградской обл. по данным коллекции Зоологического института РАН. Во Французских Альпах на *Trollius europaeus* развиваются 6 видов: *Ch. trollii*, *Ch. inermella*, *Ch. rotundiventris*, *Ch. macropyga*, *Ch. setifera* и *Ch. dentifera* (Després, Jaeger, 1999; Jaeger et al., 2000). Отмечено, что они могут переходить на культивируемый там восточный вид *T. ledebouri*. На Сахалине с *Trollius* sp. связаны 2 вида: *Ch. latispinigera* и *Ch. sachalinensis* (Suwa, 2013), в Китае также 2 вида – *Ch. latispinigera* и *Ch. curvibasis*, в Японии – *Ch. latispinigera* и *Ch. pellmyri* (Suwa, 1989). Нами установлено, что в Западной Сибири с местными популяциями *Trollius asiaticus* связаны 4 вида: *Ch. trollii*, *Ch. latispinigera*, *Ch. rotundiventris* и *Chiastocheta* sp. Уточнено распространение 3 видов *Chiastocheta*, они впервые найдены в Западной Сибири: *Ch. rotundiventris* и *Ch. trollii*, известные ранее только из Европы, и *Ch. latispinigera*, известный из Китая, Японии и с о. Сахалин. Представители рода *Chiastocheta* из популяции, обитающей на аборигенном растении-хозяине *T. asiaticus*, успешно опыляют, а их личинки развиваются на интродуцированных в Ботанический сад видах *Trollius*, как на европейском *T. europaeus*, так и на азиатских *T. altaicus*, *T. apertus* и *T. sajanensis*, на последнем – не все исследуемые виды. Это позволяет предположительно экстраполировать ареалы изученных видов *Chiastocheta* в Сибири на юг до Алтая и на восток до Забайкалья, в соответствии с ареалами вновь выявленных кормовых растений. До наших исследований связи *Ch. rotundiventris* и *Ch. trollii* были известны только с *T. europaeus*, а для *Ch. latispinigera* указывались *Trollius* sp., *T. riderianus* var. *riderianus* и *T. riderianus* var. *japonicus* (Suwa, 1999). Теперь в список их растений-хозяев на основании наблюдений в природе включены *T. asiaticus*, *T. altaicus* и *T. apertus*. *Trollius sajanensis* оказался наименее привлекательным для местных популяций *Chiastocheta* в наших условиях, возможно, причина этого – в его более раннем зацветании, на 7−12 дней опережающее зацветание местных популяций аборигенного *T. asiaticus*.

О. Пеллмир (Pellmyr, 1989) детально исследовал взаимоотношения *T. europaeus* и 4 видов *Chiastocheta*, которые его опыляют и на нем развиваются. Он считает, что в возникновении этих взаимоотношений большое значение имела шарообразная форма цветка *T. europaeus*, при которой при смыкании лепестков остается небольшое отверстие для входа проникающих внутрь цветка имаго *Chiastocheta* и выхода из него. Другие виды *Trollius* с дисковидными или чашевидными открытыми цветами, по его мнению, могут опыляться и другими насекомыми, например, шмелями. Наши исследования показывают, что форма цветка не имеет принципиального значения. Все известные виды *Trollius*, независимо от формы цветка, связаны с *Chiastocheta*, а *T. europaeus*, так же, как и остальные виды, может опыляться другими насекомыми. С этим утверждением согласуются и другие данные. М. Сува (Suwa, 2013) собирал сачком с цветков *Trollius* sp. 2 вида мух, *Ch. latispinigera* и *Ch. sachalinensis* на Сахалине и поместил в статье фото этого вида *Trollius* с открытыми цветками. Нами уста-

новлено, что виды *Chiastocheta* связаны только с теми видами *Trollius*, время цветения которых приходится на весенне-летний период. Летнецветущие представители *Trollius* – *T. chinensis*, *T. ledebourii*, *T. pumilus*, *T. riederianus*, у которых цветение в Новосибирском ботаническом саду начинается после 7 июня, не опыляются представителями местных популяций *Chiastocheta* и не подвергаются заражению их личинками, в это время заканчивается цветение местного вида *T. asiaticus* (Gusar, Buglova, 2018). Мы не можем утверждать, что летнецветущие эти виды в местах естественного произрастания не опыляются и не заражаются местными популяциями *Chiastocheta*. Более того, были найдены и интродуцированы 3 экземпляра *T. asiaticus*, которые предрасположены к более позднему цветению по сравнению с другими растениями своего вида. Эти экземпляры также не заражаются, хотя и опыляются *Chiastocheta. Trollius sajanensis* тоже до некоторой степени выходит из-под влияния *Chiastocheta* за счет более раннего цветения по сравнению с местным дикорастущим *T. asiaticus*. К началу цветения этого вида имаго *Chiastocheta* еще не вылетают из зимующих пупариев. Можно сделать вывод, что для успешного заражения и питания личинок необходимы строго определенные фазы развития цветков и зрелости семян.

Chiastocheta rotundiventris по строению наружных половых придатков самца отличается от других исследованных видов этого рода и, по-видимому, не образует с ними близко родственной группы. Остальные 3 изученных вида *Chiastocheta* морфологически близки между собой. У них более крупный гипопигий, однообразная (валенковидная) форма выростов V стернита брюшка при рассматривании их сбоку и сходная форма нижней стороны церки. Эти виды различаются по степени изгиба и толщине сурстилей и по форме кончиков церок, а также имеют незначительные различия в величине и форме гипопигия.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны М. Суве (M. Suwa, Sapporo, Japan), Э. Кирк-Спригсу (A. Kirk-Spriggs, British Nuseum of Natural History London, Great Britain) и Д. Янгу (D. Yang, Beijing Agriculture University, China) за присылку необходимой литературы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гостемы АААА-А19-119020690082-8 (Э. П. Нарчук) и по государственному проекту VI.52.1.3. «Выявление путей адаптации растений к контрастным условиям обитания на популяционном и организменном уровнях» № АААА-А17-117012610053-9. бот. сад. (Л. В. Буглова, А. С. Гусар) и поддержана программой № 41 «Биоразнообразие естественных систем и биологические ресурсы России» Президиума Российской Академии наук.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буглова Л. В. 2011. Ритмы цветения некоторых видов *Trollius* L. в условиях Новосибирска. Научно-практический журнал. Вестник Иркутской ГСХА **44** (3): 35−41.

Сува М., Сидоренко В. С., Дарваш Б. 2004. Сем. Anthomyiidae – Цветочницы. В кн.: П. А. Лер (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока России. Двукрылые и блохи. Т. 6, ч. 3. Владивосток: Дальнаука, с. 48–98.

Фризен Н. В. 1993. *Trollius* L. – жарок, или купальница. В кн.: Л. И. Малышев (ред.). Флора Сибири. Т. 6. Новосибирск: Наука, с. 103−108.

Эльберг К. Ю. 1970. Сем. Anthomyiidae – Цветочницы. В кн.: А. А. Штакельберг, Э. П. Нарчук (ред.). Определитель насекомых европейской части СССР. Двукрылые, блохи. Т. 5, ч. 2. Л.: Наука, с. 458−464.

Addicott J. E. 1986. Variation in the cost and benefits of mutualism. The interaction between yucca and yucca moths. Oecologia **70**: 486−494. https://doi.org/10.1007/BF00379893

Anstett M.-C., Bronstein J. L., Hossaert-McKey M. 1996. Recourse allocation: A conflict in the fig/figwasp mutualism. Journal of Evolutionary Biology **9** (4): 417−428.

Collin J. E. 1954. The genus *Chiastocheta* Pokorny (Diptera: Anthomyiidae). Proceedings of the Royal Entomological Society of London **23** (5–6): 95–102. https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1954.tb00109.x

Dely-Draskovits A. 1993. Family Anthomyidae. In: Á. Soós, L. Papp (eds). Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 13. Budapest: Akadémiai Kiadó, p. 11–102.

Després L., Ibanez S., Hemborg A. M., Godelle B. 2007. Geographic and within-population variation in the globeflower–globeflower fly interaction: the costs and benefits of rearing pollinators larvae. Oecologia **151** (2): 240–250. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0578-x

Després L., Jaeger N. 1999. Evolution of oviposition strategies and speciation in the globeflower flies *Chiastocheta* species (Anthomyiidae). Journal of Evolutionary Biology 1**2** (4): 822−831. https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.1999.00088.x

Després L., Pettex E., Pompanon F. 2002. Speciation in the globeflower fly *Chiastocheta* spp. (Diptera, Anthomyiidae) in relation to host plant species, biogeography and morphology. Molecular Phylogenetics and Evolution **22** (2): 258−268. doi: 10.1006/mpev.2001.1047

Doroszewska A. 1974. The Genus *Trollius* − A Taxonomical Study. In: Monographiae Botanicae. Vol. 41. Warszawa: Państwowe Wydawnictwo Naukowe, p. 1–167 + pls I–XVI. https://doi.org/10.5586/mb.1974.002

Fan Z., Chen Z., Ma Z., Ge F. 1982. On some new species of the Anthomyiidae from China (Diptera). Contributions from the Shanghai Institute of Entomology **2** [1981]: 221−239. (In Chinese with English summary).

Fan Z., Sun C., Chen Z., Ma S. Y., Wu L., Ge F. X., Xue W. Q., Cui C. Y., Wang C. S., Ma Z. Y., Wang C. J., Jiang T. J., Qian J. Q., Li R. 1988. Diptera: Anthomyiidae. In: Economic Insect Fauna of China. Vol. 37. Beijing: Science Press, p. 1−396. (In Chinese with English summary).

Fenster C. B., Armbruster W. S., Wilson P., Dudash M. R., Thomson J. D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics **35**: 375–403. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347

Gusar A., Buglova L. 2018. Specialized pollinators and seed production of *Trollius* species introduced in Western Siberia. IV(VI)th All-Russia Scientific-Practical Conference «Prospects of Development and Challenges of Modern Botany». BIO Web of Conferences **11**: 1–4. https://doi.org/10.1051/bioconf/20181100018

Hennig W. 1953. Übersicht über die europaischen Arten der Gattung *Chiastocheta*. Beiträge zur Entomologie **3** (6): 655−668.

Hennig W. 1976. Anthomyiidae. In: E. Lindner (ed.). Die Fliegen der Palaearktischen Region. Vol. 7, pt. 1. Stuttgart: Schweizerbart, p. 1–974.

Holland J. N., Fleming T. H. 1999. Geographic and population variation in pollinating seed-consuming interactions between senita cacti (*Lophacereus schottii*) and senita moths (*Upiga virescens*). Oecologia **121** (3): 405−410. doi: 10.1007/s004420050945

Huckett H. C. 1966. New species of Anthomyiidae and Muscidae from California. Proceedings of the California Academy of Sciences **34** (3): 235−305.

Ibanez S., Després L. 2009. Ecological conditions promoting plant specialization on a seed-eating pollinator differ from those stabilizing the interaction. Evolutionary Ecology Research **11** (6): 921–934.

Jaeger N., Després L. 1998. Obligate mutualism between *Trollius europaeus* and its seed-parasite pollinators *Chiastocheta* flies in the Alps. Comptes Rendus de l'Academie des Sciences − Series III − Sciences de la Vie **321** (9):789−796. https://doi.org/10.1016/S0764-4469(98)80019-X

Jaeger N., Till-Bottraud I., Després L. 2000. Evolutionary conflict between *Trollius europaeus* and its seed-parasite pollinators *Chiastocheta* flies. Evolutionary Ecology Research **2**: 885– 96.

Johannesen J., Loeschcke V. 1996. Distribution, abundance and oviposition patterns of four coexisting *Chiastocheta* species (Diptera, Anthomyiidae). Journal of Animal Ecology **65** (5): 567−576. doi: 10.2307/5737

Klank C., Pluess A. R., Ghazoul J. 2010. Effects of population size on plant reproduction and pollinator abundance in a specialized pollination system. Journal of Ecology **98** (6): 1389−1397. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01720.x

Maciejewska-Rutkowska I., Antkowiak W., Jagodziński A. M., Bylka W., Witkowska-Banaszczak E. 2007. Chemical composition and morphology of basal leaves of *Trollius europaeus* L. and *T. altissimus* Crantz (Ranunculaceae). Polish Journal of Environmental Studies **16** (4): 595−605.

Michelsen V. 1985. A revision of the Anthomyiidae described by J. W. Zetterstedt. Steenstrupia **11** (2): 37−65.

Michelsen V. 2012. Anthomyiidae. In: T. Pape, P. Beuk (eds). Diptera Brachycera. Fauna Europaea version 2.5. [URL: http://www.faunaeur.org]

Mik J. 1895. Zur Biologie von *Chirosia trollii* Zett. Wiener Entomologische Zeitung **14**: 296−300.

Pellmyr O. 1989. The cost of mutualism: interactions between *Trollius europaeus* and its pollinating parasites. Oecologia **78**: 53−59. https://doi.org/10.1007/BF00377197

Pellmyr O. 1992. The phylogeny of a mutualism: Evolution and coadaptation between *Trollius* and its seed-parasitic pollinators. Biological Journal of the Linnean society **47** (4): 337–365. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1992.tb00674.x

Ringdahl O. 1939. Diptera der Fam. Muscidae (die Gattungen *Aricia* und *Anthomyza*) von Zetterstedt in «Insecta Lapponica» und «Diptera Scandinaviae» beschrieben. Opuscula Entomologica **4**: 137–159.

Schnabl I., Dziedzicki H. 1811. Die Anthomyiiden. Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum **95** (2): 53−358.

Suchan T., Beauverd M., Trim N., Alvarez N. 2015. Asymmetrical nature of the *Trollius–Chiastocheta* interaction: Insights into the evolution of nursery pollination systems. Ecology and Evolution **5** (21): 4766–4777. http://doi.org/10.1002/ece3.1544

Suwa M. 1974. Anthomyiidae of Japan (Diptera). Insecta Matsumurana **4**: 1–247.

Suwa M. 1989. Notes on the genus *Chiastochela* in Japan, with description of a new species (Diptera: Anthomyiidae). Akitu **110**: 1−14.

Suwa M. 1999. Japanese records of anthomyiid flies (Diptera, Anthomyiidae). Insecta Matsumurana **55**: 203−244.

Suwa M. 2013. Anthomyiid flies from Sakhalin (Diptera: Anthomyiidae). Insecta Matsumurana **69** (1): 133−194.

Zetterstedt J. W. 1838. Sectio tertia. Diptera. Dipterologis Scandinaviae amicis et popularibus Carissimus. In: J. W. Zetterstedt (ed.). Insecta Lapponica. Lipsiae [= Leipzig]: L. Voss, p. 477–868.

Zetterestedt J. W. 1845. Diptera Scandinaviae disposita et descripta. Tomus quartus. Lundae [= Lund]: Officina Lundbergiana, p. 1739−2162. https://doi.org/10.5962/bhl.title.8143

FLIES OF THE GENUS *CHIASTOCHETA* POKORNY, 1889 (DIPTERA, ANTHOMYIIDAE) AND THEIR ASSOCIATIONS WITH *TROLLIUS* SPP. (RANUNCULACEAE)

E. P. Nartshuk, L. V. Buglova, A. D. Gusar

Key words: flies, Anthomyiidae, *Chiastocheta*, *Trollius*, West Siberia.

SUMMARY

Flies of the genus *Chiastocheta* Pokorny, 1889 (Diptera, Anthomyiidae) and their associations with endemic Asian species of *Trollius* L. (Ranunculaceae) are investigated for the first time in natural conditions in Russia. Species of *Chiastocheta* are pollinators and feeders of *Trollius* seeds. Endemic Asian species of *Trollius* are investigated as host plants of *Chiastocheta* species. *Chiastocheta rotundiventris* Hennig, 1953 and *Ch. trollii* (Zetterstedt, 1845), previously known in Europe, and *Ch. latispinigera* Fan, Chen et Jiang, 1982 known from China, Japan and Sakhalin, are found in West Siberia for the first time. Associations of *Ch. rotundiventris* and *Ch. trollii* with *T. sajanensis*, *T. altaicus* and *T. apertus*; and association of *Ch. latispinigera* with *T. europeus* are recorded for the first time. *Trollius chinensis*, *T. ledebourii*, *T. pumilus*, *T. riederianus*, which flower in Novosibirsk Botanical Garden after 7th of June, are not pollinated and injured by local populations of *Chiastocheta* species. The male genital apparatus and its variations in all investigated *Chiastocheta* species are described and illustrated by photos.

УДК 595.773.4

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МАНДИБУЛЯРНОГО СКЛЕРИТА И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ДИАГНОСТИКИ ЛИЧИНОК ТРЕТЬЕГО ВОЗРАСТА СРЕДИЗЕМНОМОРСКОЙ ПЛОДОВОЙ МУХИ *CERATITIS CAPITATA* (WIEDEMANN, 1824) (DIPTERA, TEPHRITIDAE)

© 2020 г. И. О. Камаев,[1*] Т. В. Галинская,[1, 2] О. Г. Овчинникова[3***]**

[1] Научно-методический отдел энтомологии
Всероссийского центра карантина растений
ул. Пограничная, 32, пос. Быково, Раменский р-н, Московская обл., 140150 Россия
*e-mail: ilyakamayev@yandex.ru
[2] Кафедра энтомологии Биологического факультета
Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова
Ленинские горы, 1–12, Москва, 119234 Россия
**e-mail: nuha1313@gmail.com
[3]Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
***e-mail: brach@zin.ru

Поступила в редакцию 9.03.2020 г.
После доработки 23.10.2020 г.
Принята к публикации 23.10.2020 г.

Средиземноморская плодовая муха *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) – важный карантинный вредитель для стран Евразийского экономического союза. Традиционно этот вид идентифицируют морфологическими методами по признакам личинок 3-го возраста, обнаруживаемых в импортируемой плодовой продукции. В связи с разногласиями специалистов в оценке признаков мандибулярного склерита личинок 3-го возраста *C. capitata* в карантинной фитосанитарной диагностике представляется важным исследовать внутривидовую изменчивость данной структуры. В результате изучения коллекционных и изготовленных авторами микропрепаратов было показано, что морфометрические параметры мандибулярного склерита *C. capitata* варьируют в широких пределах. На нашем материале не удалось показать связи состояния признаков с географическим происхождением или видами плодов, в которых обнаружены личинки. Изменчивость признаков внутри выборки из одного региона превышает различия между выборками из разных регионов. Таким образом, полученные данные об изменчивости строения мандибулярного склерита личинки 3-го возраста с учетом сведений об инвазионной активности и широком трофическом спектре этого вида позволяют сделать заключение о широкой норме реакции у средиземноморской плодовой мухи.

Ключевые слова: двукрылые, личинки мух-пестрокрылок, средиземноморская плодовая муха, диагностика, карантинные виды.

DOI: 10.31857/S036714452004005X

Средиземноморская плодовая муха *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) относится к числу экономически значимых вредителей плодовых культур, имеющих статус карантинного вида во многих странах мира, включая страны Евразийского экономического союза. Данный вид повреждает плоды по меньшей мере 80 видов растений, к числу которых относятся многие культуры цитрусовых, тропических и субтропических плодовых растений, а также характерные для умеренных широт косточковые и семечковые культуры. *Ceratitis capitata* принадлежит к видам с высокой инвазионной активностью и в настоящее время отмечен в странах Южной Европы, Передней Азии, Африки, Северной и Южной Америки. Распространяется этот вредитель главным образом с плодовой продукцией, в которой развиваются его личинки (EPPO, 2020; CABI, 2019). По данным Всероссийского центра карантина растений, за 2018 год было отмечено 1219 находок личинок средиземноморской плодовой мухи в подкарантинной продукции и материалах.

Традиционно фитосанитарные лаборатории идентифицируют *Ceratitis capitata* по признакам личинки третьего возраста, выявляемой в импортируемой плодовой продукции. Набор диагностических признаков при этом очень ограничен в связи с редукцией головной капсулы у личинок круглошовных двукрылых, к которым относится семейство мух-пестрокрылок (Tephritidae); среди ее структур сильно склеротизованы только части ротоглоточного аппарата. Одним из важнейших признаков для идентификации данного вида вредителя считается форма мандибулярных склеритов (ротовые крючья), представляющих собой часть ротоглоточного аппарата. В частности, для различения родов мух-пестрокрылок, в том числе *Ceratitis*, использовались направление вентральной аподемы и выраженность шейки мандибулярных склеритов (Frías et al., 2005; ISPM 27, 2015; Balmés, Mouttet, 2017), а также наличие или отсутствие добавочного (преапикального) зубца на вентральном крае мандибулярного склерита (White, Elson-Harris, 1992). В работе М. Н. Кандыбиной (1977) отсутствие добавочного зубца отмечено в качестве признака, отличающего *C. capitata* от не карантинного для ЕАЭС *C. cosyra* (Walker, 1849) – двух наиболее часто встречающихся в плодовой продукции видов. Другие исследователи (Carroll et al., 2004) считают, что добавочный зубец иногда может быть развит у *C. capitata* и его наличие нельзя использовать для разделения видов рода *Ceratitis* **(***C. capitata*, *C. cosyra*, FAR-комплекс: *C. rosa* Karsch, 1887, *C. anonae* Graham, 1908, *C. fasciventris* (Bezzi, 1920)**)** (Steck, Ekesi, 2015). В последней работе (Steck, Ekesi, 2015) на материале по 39 личинкам из разных географических популяций также было показано, что выраженность этого признака варьирует вплоть до полного отсутствия зубца. Обсуждаемый признак (наличие/отсутствие добавочного зубца) был учтен в определительных таблицах личинок мух-пестрокрылок, наиболее часто встречающихся в импортируемой плодовой продукции, в том числе для *C. capitata*, *C. cosyra* и видов FAR-комплекса (Balmés, Mouttet, 2017). При этом сведения об изменчивости мандибулярного склерита *C. capitata* крайне ограничены.

В связи с различной оценкой признаков мандибулярного склерита личинок третьего возраста *C. capitata* в карантинной фитосанитарной диагностике представляется важным исследовать внутривидовую изменчивость данной структуры для развития методов идентификации средиземноморской плодовой мухи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Всего было исследовано 124 коллекционных и приготовленных авторами микропрепаратов личинки третьего возраста *C. capitata* из следующих регионов мира. **Алжир.** Экспертиза,

Центральная карантинная лаборатория (ЦКЛ) (материалы М. Н. Кандыбиной; коллекция ЗИН РАН – далее ЗИН), 2 экз. **Египет.** Экспертиза, ЦКЛ (ЗИН), 1 экз.; апельсины, экспертиза, ЦКЛ, XII.1977 (энтомологический фонд ФГБУ «ВНИИКР» – далее ВНИИКР), 1 экз.; апельсины, сборы и экспертиза, III.2018, XII.2018 (ВНИИКР), 23 экз.; мандарины, экспертиза, XII.2018 (ВНИИКР), 4 экз. **Испания.** Мандарины, XII.2004 (ЗИН), 1 экз. **Италия.** Экспертиза, ЦКЛ (материалы М. Н. Кандыбиной; ЗИН), 1 экз. **Греция.** Плоды сливы, экспертиза, ЦКЛ, 1974 (ВНИИКР), 1 экз. **Украина.** Одесса, очаг[1], 1966, ЦКЛ (материалы М. Н. Кандыбиной; ЗИН), 1 экз. **Турция.** Апельсины, экспертиза, XII.2018, XI.2019 (ВНИИКР), 5 экз.; мандарины, экспертиза, XII.2018, XI.2019 (ВНИИКР), 75 экз.; плоды граната, экспертиза, XII.2018, XI.2019 (ВНИИКР), 3 экз.; плоды сливы, экспертиза, XI.2019 (ВНИИКР), 1 экз. **Перу.** Биофабрика Centro de Production de Moscas de la Fruta, III.2017 (ВНИИКР), 5 экз.

Микропрепараты изготавливали по модифицированной методике на основе общепринятой (ISPM 27, 2015; Камаев, 2017), при которой производились отсечение только анального фрагмента тела и последующее раздельное вываривание частей тела личинки в 10%-ном растворе KOH. В дальнейшем части тела помещали в глицерин или жидкость Хойера таким образом, чтобы передняя часть тела (и, соответственно, ротоглоточный аппарат) находилась в латеральной проекции, а анальный фрагмент наружной поверхностью вверх. По изготовленным препаратам проводили идентификацию личинок или проверку ранних определений с использованием всей совокупности морфологических признаков, предложенных разными авторами (Кандыбина, 1977; White, Elson-Harris, 1992; Carroll et al., 2004; Frías et al., 2005; Balmés, Mouttet, 2017).

Микроскопирование мандибулярного склерита проводили в проходящем свете с помощью микроскопа ZEISS Axio Imager 2 (увеличение 100–200×) на базе Всероссийского центра карантина растений. Фотографирование и последующая обработка с проведением морфометрии были выполнены с программным обеспечением (ПО) Zen 2.3.

Морфометрию мандибулярного склерита 55 личинок третьего возраста *C. capitata* из пяти стран проводили по следующим параметрам (рис. 1): H – высота от середины отрезка L до края вогнутой поверхности вершинного зубца; L – расстояние от апикальной части вершинного зубца до вентральной аподемы; dl_{15} – ширина вентральной аподемы на отрезке прямой, проведенной под углом 15° от середины L; l_{90} – ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под прямым углом от середины L; l_{45} – ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 45° от середины L; l_{30} – ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 30° от середины L; l_{10} – ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 10° от середины L. В тексте и таблицах даны средние значения и стандартное отклонение в μм.

Математический анализ морфометрических параметров был проведен с помощью ПО PAST v. 4.01 (Hammer et al., 2001). Множественное сравнение выборок из-за их неравномерности проводили с помощью непараметрического теста Краскелла–Уоллиса (H). Для выявления влияния разных факторов на морфометрические параметры использовали параметрический двухфакторный дисперсионный анализ (MANOVA) с апостериорными множественными сравнениями при помощи критерия Тьюки (Q) с предварительным тестированием выборок на соответствие нормальному распределению (критерии Шапиро–Уилка и Андерсона–Дарлинга, $p > 0.05$). Корреляционный анализ проводили с использованием коэффициента Спирмена (*rs*). Уровень значимости – $p < 0.05$. Для оценки вклада тех или иных морфометрических параметров в общую изменчивость мандибулярного склерита применяли метод главных компонент (PCA).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Тело личинки 3-го возраста подразделяется на псевдоцефалон (= ложноголова), три грудных сегмента и удлиненное брюшко. Псевдоцефалон втянут в переднегрудь.

[1] Очаг впоследствии был ликвидирован (Кандыбина, 1977).

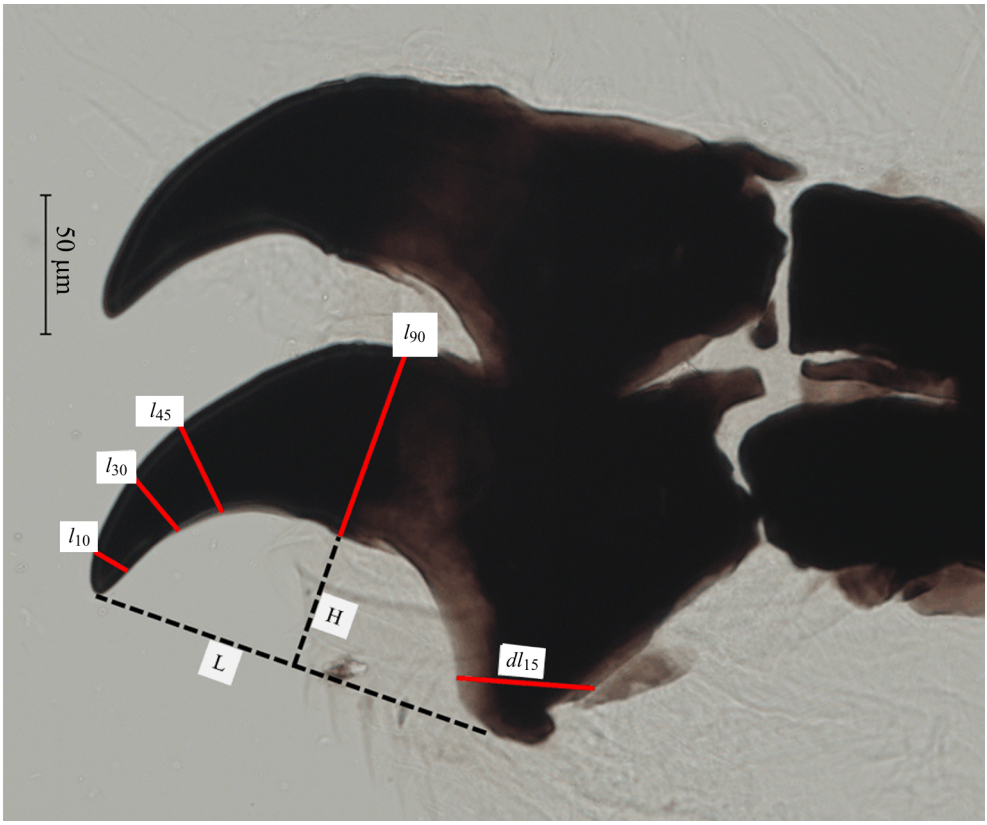


Рис. 1. Мандибулярный склерит *Ceratitis capitata* (Wied.) (Перу).

H – высота от середины отрезка L до края вогнутой поверхности вершинного зубца; L – расстояние от апикальной части вершинного зубца до вентральной аподемы; dl_{15} – ширина вентральной аподемы на отрезке прямой, проведенной под углом 15° от середины L; l_{10} – ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 10° от середины *L*; l_{30} – ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 30° от середины L; l_{45} – ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под углом 45° от середины L; l_{90} – ширина вершинного зубца на отрезке прямой, проведенной под прямым углом от середины L.

Части ротоглоточного аппарата (= цефалофарингеального скелета) сильно склеротизованы и видны сквозь наружную кутикулу. В ротоглоточный аппарат входят парные мандибулярные склериты (ротовые крючья), а также парные зубные, гипостомальные, субгипостомальные (сросшиеся в один), парастомальные, передние, фарингеальные склериты и непарный эпистомальный склерит (Кандыбина, 1977).

Особенности строения мандибулярного склерита *Ceratitis capitata*

Мандибулярные склериты (называемые также ротовыми крючьями (Кандыбина, 1977) или мандибулами (Frías et al., 2005)) личинок третьего возраста Tephritidae представляют собой парные, одинаково развитые образования. Каждый мандибулярный склерит в виде треугольной пластинки с серповидно загнутым вершинным зубцом и расширенным основанием, которое продолжается в оттянутый дорсокаудальный уча-

сток с разной степенью выраженности шейки склерита и отростка, или дорсальной аподемы (Frías et al., 2005) (= постеродорсальный отросток: Кандыбина, 1977). Вентральный край склерита вогнутый и может нести преапикальный (дополнительный, предвершинный) зубец; край продолжается в угловидный выступ (Кандыбина, 1977), или вентральную аподему (Frías et al., 2005). У видов рода *Ceratitis* сзади к вентральной аподеме вплотную примыкает самостоятельное образование – зубной склерит (Кандыбина, 1977).

Мандибулярный склерит личинки третьего возраста *C. capitata* характеризуется следующими особенностями, которые разными авторами предложено использовать в диагностических целях:

– склерит хорошо склеротизован (Frías et al., 2005);

– вершинный зубец короткий, серповидно загнут апикально (Кандыбина, 1977; Frías et al., 2005);

– преапикальный зубец на вентральном (вогнутом) крае склерита отсутствует или развит (Carroll et al., 2004; Steck, Ekesi, 2015; Balmés, Mouttet, 2017);

– задний край склерита с выраженной шейкой (ISPM 27, 2015); этот признак указывается для всех видов рода *Ceratitis*;

– дорсальная аподема заостренная и направлена назад (Frías et al., 2005);

– вентральная аподема не направлена назад, перпендикулярна дорсальному краю мандибулярного склерита; этот признак также указывается для всех видов рода *Ceratitis* (Frías et al., 2005; Balmés, Mouttet, 2017).

Изменчивость мандибулярного склерита *Ceratitis capitata*

П и г м е н т а ц и я. Мандибулярный склерит личинки третьего возраста *C. capitata* хорошо склеротизован, но пигментирован неравномерно. У всех 124 изученных личинок вентральная аподема не полностью пигментированная, в особенности ее передний край (см. рис. 1). У 85 % экземпляров место перехода вершинного зубца в основную часть мандибулярного склерита заметно светлее окружающих участков, иногда светлоокрашенный участок может быть хорошо заметен только при увеличении 200×. Сходная неравномерная пигментация мандибулярного склерита показана на рисунке данного вида М. Н. Кандыбиной (1977), часто наблюдается также у личинок второго возраста *C. capitata* (Frías et al., 2005), у личинок третьего возраста *C. rosa*, *C. fasciventris* (Steck, Ekesi, 2015) и некоторых видов родов *Bactrocera*, *Dacus* и *Zeugodacus* (Кандыбина, 1977; Balmés, Mouttet, 2017).

В е р ш и н н ы й з у б е ц. Форма апикальной части вершинного зубца характеризуется значительной изменчивостью. В результате исследования 121 экз. нами выделены три состояния данного признака: зубец *притупленный* (рис. 2), дорсальный и вентральный (вогнутый) края зубца не сразу соединяются в одной вершине, а разделены плоской, закругленной или скошенной площадкой (67 экз., 55.4 %); *заостренный* (рис. 1, 3), вентральный и дорсальный края зубца сходятся в одной вершине (21 экз., 17.3 %); и *промежуточный* (33 экз., 27.3 %). Первый тип хорошо дифференцируется от двух других по значениям ширины верхней половины вершинного зубца (l_{10} и l_{30}). В случае притупленного зубца среднее значение l_{10} равно 21.3 ± 2.3 и l_{30} – 32.2 ± 3.7 μм

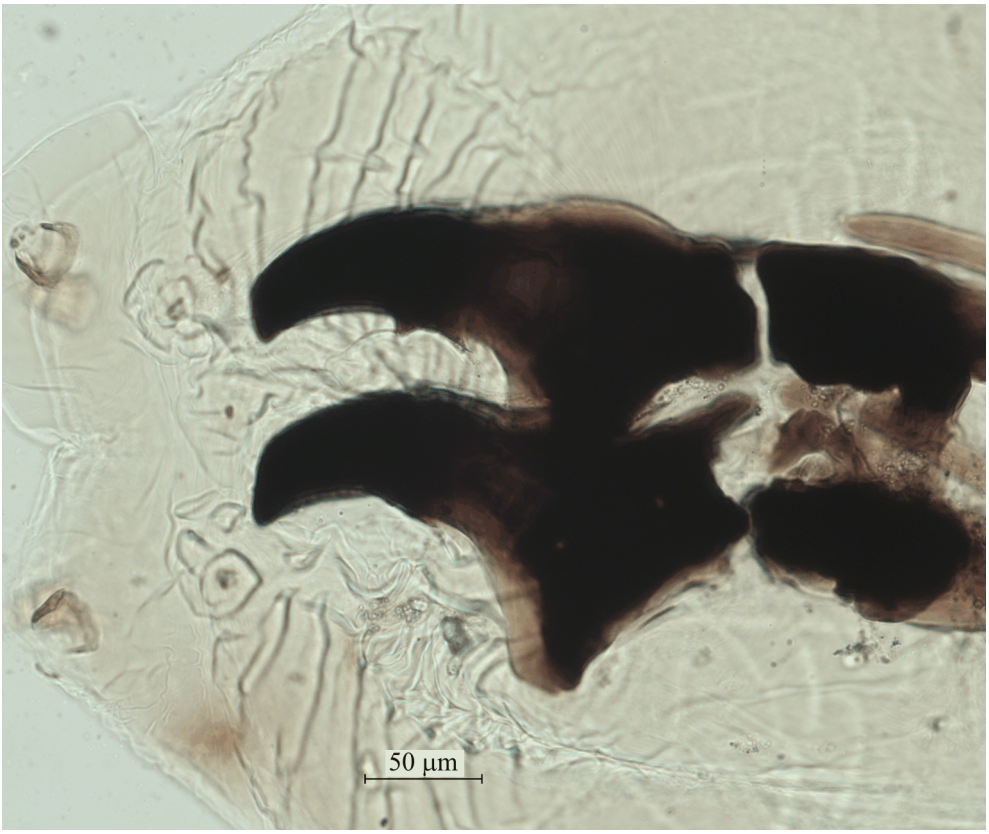


Рис. 2. Притупленный вершинный зубец мандибулярного склерита *Ceratitis capitata* (Wied.) (Турция, плоды мандарина).

(n = 23), тогда как для двух других l_{10} составляет соответственно 15.3 ± 2.4 (n = 15) и 15.6 ± 2.1 μм (n = 17), и l_{30} – 28.3 ± 2.6 μм и 26.8 ± 4.2 μм. Различия статистически значимы: для l_{10}: $F = 32.5$; $df = 54$; $p < 0.001$ и для l_{30}: $F = 7.4$; $df = 54$; $p = 0.001$. Заостренный вершинный зубец *C. capitata* напоминает таковую структуру у *C. cosyra*, *C. rosa*, *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912) и *B. zonata* (Saunders, 1841), которые часто встречаются в импортируемой растительной продукции (Кандыбина, 1977; Steck, Ekesi, 2015; Balmés, Mouttet, 2017).

Вентральный (вогнутый) край вершинного зубца чаще всего неровный и может нести различные образования: преапикальный зубец или складку, которая может в свою очередь прикрывать преапикальный зубец (см. фото SEM в работе Стека и Экеси (Steck, Ekesi, 2015)). В то же время, у 122 экз. (97.5 % от всех изученных) от вентрального края вершинного зубца наблюдается формирование небольшой плоской аподемы, направленной параллельно краю мандибулярного склерита и расширяющейся кзади, часто с потерей пигментации (рис. 1–5). Это образование заметно на фотографиях мандибулярного склерита видов рода *Ceratitis*, включая *C. capitata*, в работе Стека и Экеси (Steck, Ekesi, 2015). Хорошо развитая аподема вентрального края вершинного зубца может быть ошибочно принята за преапикальный зубец. В настоящем исследо-

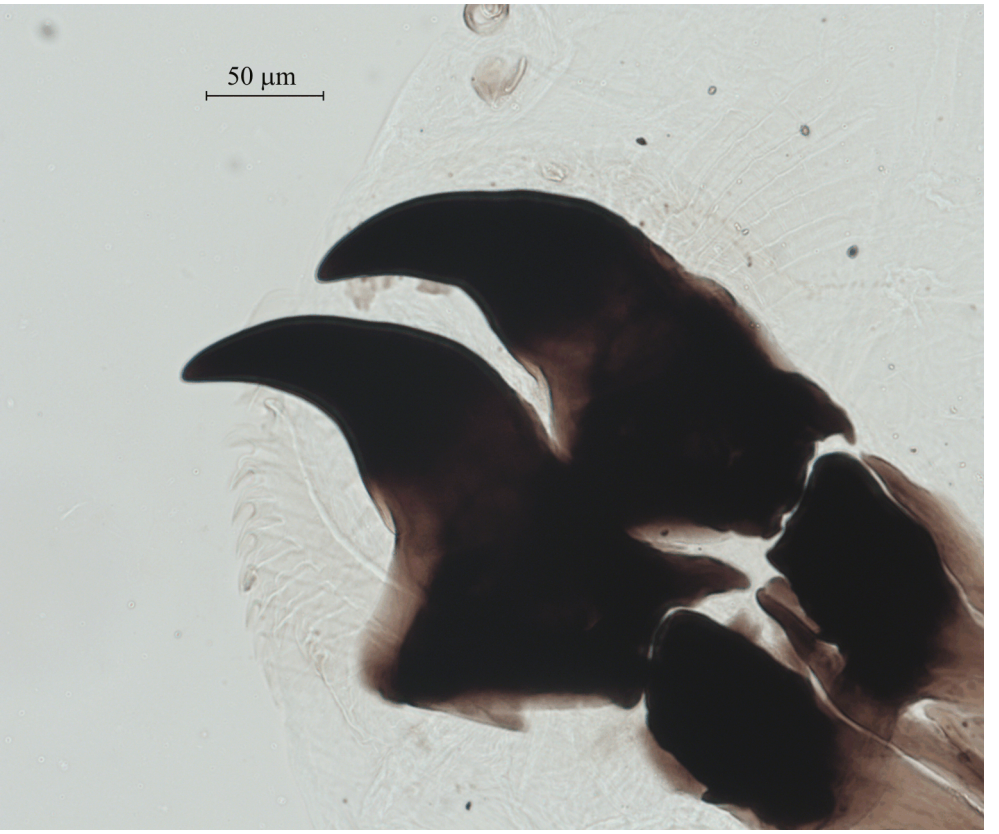


Рис. 3. Заостренный вершинный зубец мандибулярного склерита *Ceratitis capitata* (Wied.) (Перу).

вании во всех случаях, когда у личинок был отмечен преапикальный зубец (42 экз.), наблюдалась и данная аподема. По нашему предположению, которое основано на результатах микротомографии *Bactrocera dorsalis* (Галинская и др., 2020), аподема вогнутого края *C. capitata* служит местом отхождения мембраны, к которой прикрепляются мышцы ротоглоточного аппарата.

Преапикальный зубец. Отсутствие преапикального зубца отмечено у 66.1 % из 124 изученных экземпляров (рис. 3). Частота проявления этого признака различается у личинок из разных стран (табл. 1): в материале из Египта этот показатель составлял 82.8 %, из Турции – 61.9 %.

Мы выделяли три состояния признака «наличие преапикального зубца» – крупный, мелкий или слаборазвитый зубец (рис. 1, 4, 5), в целом следуя подходу Стека и Экеси (Steck, Ekesi, 2015).

Крупный зубец хорошо заметен при небольшом увеличении (100×), отчетливо выступает за складку вентрального (вогнутого) края склерита (см. рис. 4). Это состояние признака отмечено у 18.5 % изученных личинок: в материале из Турции – у экзем-

Таблица 1. Число личинок третьего возраста *Ceratitis capitata* (Wied.) с разным состоянием признака «преапикальный зубец мандибулярного склерита» в материале из разных стран

Страна и число исследованных экземпляров	Состояние признака				
	Отсутствие	Наличие			
		Крупный	Мелкий	Слабо-развитый	Асимметричное проявление
Египет (29)	24	2	2	1	–
Турция (84)	52	18	12	2	4
Перу (5)	3	1	–	1	2
Алжир (2)	2	–	–	–	–
Греция (1)	–	1	–	–	–
Испания (1)	–	1	–	–	–
Италия (1)	–	–	1	–	–
Украина, очаг 1966 г. (1)	1	–	–	–	–

пляров из плодов мандарина и сливы (21.4 %), в материале из Египта – у экземпляров из плодов мандарина (6.9 %), а также у единичных экземпляров из Испании (плоды мандарина), Греции (плоды сливы) и Перу (искусственная питательная среда).

Мелкий зубец плохо заметен на небольшом увеличении (100×) и отчетливо различим при большем увеличении (200×), так как слабо выступает за складку вентрального (вогнутого) края склерита (рис. 5). Это состояние признака представлено у 12.1 % исследованных экземпляров (личинки из Турции, Египта и Италии).

Слаборазвитый зубец неотчетливый, часто слабо различим на фоне неровного края склерита (рис. 1, *сверху*). Отмечен у 3.2 % экземпляров из Египта, Турции и Перу.

Таким образом, проявление признака наличия преапикального зубца разной степени развития наблюдается в разных географических популяциях личинок третьего возраста средиземноморской плодовой мухи. Полученные данные в целом согласуются с уже известными сведениями (Steck, Ekesi, 2015).

Асимметричное проявление признака, а именно формирование преапикального зубца только на одном склерите, тогда как второй лишен данного признака (флуктуирующая асимметрия), отмечено у 4 из 124 исследованных личинок (рис. 5). В литературе данное явление не было отмечено (Carroll et al., 2004; Steck, Ekesi, 2015), ранее нами оно было показано на сравнительно небольшом материале (Kamayev, Galinskaya, 2018).

Шейка мандибулярного склерита выражена и несет хорошо развитую заостренную дорсальную аподему (Frías et al., 2005). Из 124 изученных экзем-

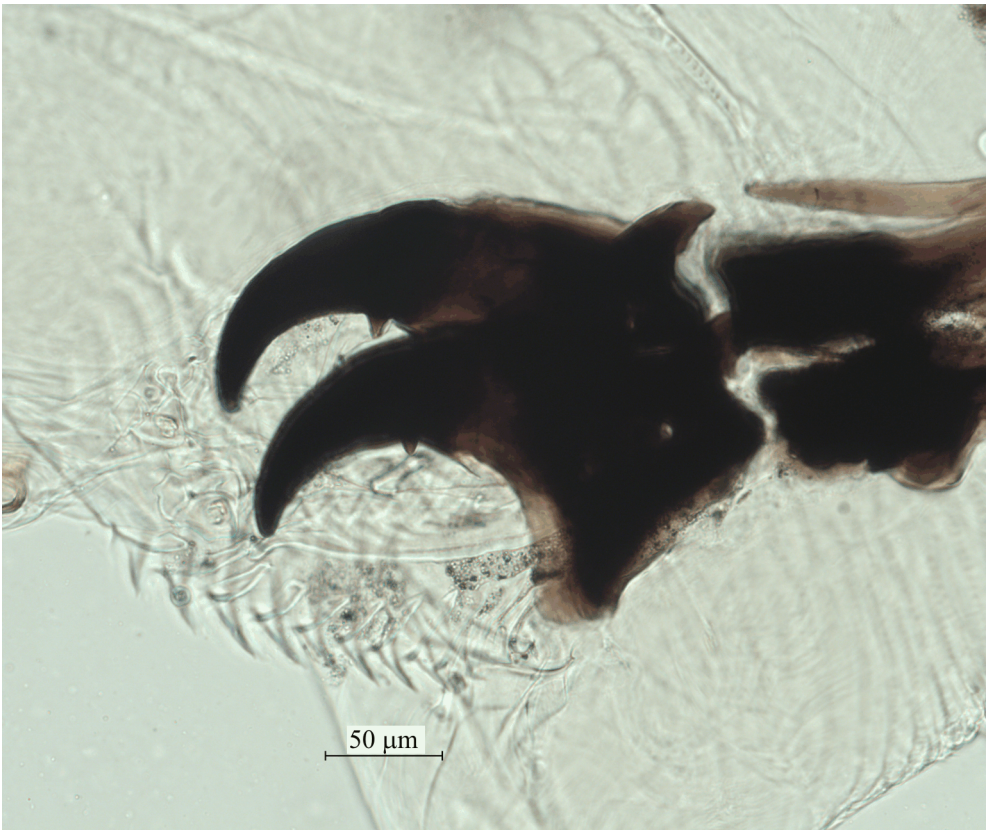


Рис. 4. Крупный преапикальный зубец мандибулярного склерита *Ceratitis capitata* (Wied.) (Турция, плоды мандарина).

пляров у 99 (79.8 %) была выявлена особая структура – отверстие в центральной части шейки склерита, из них у 27 экз. было также обнаружено явное отверстие в склерите в базальной части вентральной аподемы (рис. 4, 5). Возможно, что проявление данного признака зависит от степени склеротизации и пигментации мандибулярного склерита. Аналогичные образования хорошо заметны у представителей родов *Bactrocera* и *Zeugodacus* (Кандыбина, 1977; Balmés, Mouttet, 2017) и некоторых представителей рода *Ceratitis* (Steck, Ekesi, 2015); у изученного нами ранее с помощью микротомографии вида *Bactrocera dorsalis* также имеется сходное отверстие в центральной части шейки мандибулярного склерита. В известных нам публикациях рассматриваемый признак не обсуждается, а назначение данных отверстий неизвестно.

Морфометрические признаки мандибулярного склерита Ceratitis capitata

Расстояние от апикальной части вершинного зубца до вентральной аподемы (L) у изученных личинок третьего возраста *C. capitata* (n = 55) варьирует от 124.3 до 176.3 µм, в среднем составляя 147.3 µм (табл. 2). Статистически значимых различий

Таблица 2. Морфометрические параметры мандибулярного склерита личинок 3-го возраста *Ceratitis capitata* (Wied.) из разных стран, в μм

Параметр	Страна (число исследованных экземпляров)					Среднее значение (для 55 экз.)
	Египет (29)	Турция (18)	Перу (5)	Алжир (2)	Греция (1)*	
L	147.5 ± 11.3 (124.3; 176.3)	146.6 ± 8.3 (134.3; 164.1)	146.2 ± 4.6 (140.2; 151.5)	144.6 ± 3.0 (142.5; 146.7)	165.2	147.3 ± 9.8
H	51.3 ± 6.8 (40.5; 67.9)	48.3 ± 7.5 (37.6; 63.6)	46.4 ± 1.7 (44.7; 48.9)	47.6 ± 2.8 (45.6; 49.5)	43.8	49.6 ± 6.8
l_{90}	69.2 ± 11.5 (51.4; 98.3)	68.3 ± 7.6 (51.4; 79.7)	72.5 ± 3.1 (67.4; 75.9)	63.1 ± 5.4 (59.2; 66.9)	76.5	69.1 ± 9.6
l_{45}	36.7 ± 5.1 (27.4; 49.6)	41.0 ± 5.2 (35.0; 52.3)	36.0 ± 1.2 (34.9; 37.7)	33.2 ± 0.0	42.0	38.0 ± 5.2
l_{30}	28.0 ± 4.5 (19.7; 41.5)	32.4 ± 3.6 (26.2; 39.4)	26.4 ± 1.2 (24.8; 27.6)	26.1 ± 0.4 (25.8; 26.4)	32.3	29.3 ± 4.5
l_{10}	17.3 ± 3.9 (12.5; 30.5)	20.3 ± 3.1 (14.7; 26.5)	13.1 ± 1.4 (10.9; 14.6)	15.8 ± 0.1 (15.7; 15.9)	22.8	18.0 ± 4.0
dl_{15}	37.3 ± 7.6 (23.1; 52.2)	41.9 ± 4.6 (32.6; 50.1)	46.6 ± 2.4 (43.3; 49.8)	40.6 ± 1.3 (39.6; 41.5)	43.3	39.9 ± 6.8

Примечание. Расшифровка обозначений параметров приведена в тексте раздела «Материал и методика». В таблице даны средние значения параметра и стандартное отклонение, в скобках указаны его минимальные и максимальные. * – отмеченные знаком данные не включены в математический анализ попарного сравнения выборок.

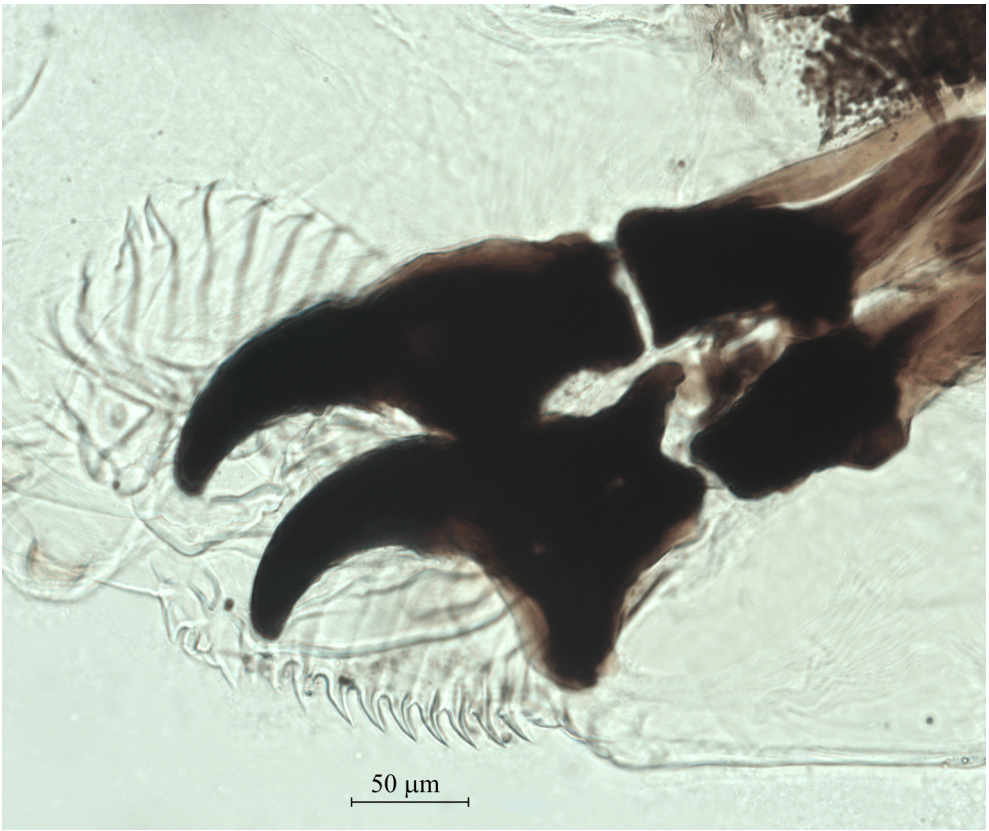


Рис. 5. Мелкий преапикальный зубец мандибулярного склерита *Ceratitis capitata* (Wied.) (Турция, плоды мандарина).

по этому параметру между личинками, происходящими из разных регионов, не выявлено (H = 3.05; p = 0.54).

Высота от середины отрезка L до края вогнутой поверхности вершинного зубца (H) изменяется в пределах от 37.6 до 67.9 µм, в среднем – 49.6 µм. Различий между географическими популяциями выявлено не было (H = 6.1; p = 0.19).

Ширина вентральной аподемы (dl_{15}) является вариабельным показателем, в частности для личинок из Египта наблюдался самый широкий диапазон изменчивости этого показателя – 23.1–52.2 µм. Среднее значение этого параметра для всех изученных экземпляров – 39.9 µм.

Значения ширины вершинного зубца от центральной части к его апикальной части (ряд промеров $l_{90} - l_{45} - l_{30} - l_{10}$) последовательно уменьшаются, составляя в среднем для всех изученных экз. 69.1 – 38.0 – 29.3 – 18.0 µм соответственно указанному выше ряду промеров, однако сами показатели варьируют в широких пределах (табл. 2) и в какой-то мере определяются формой апикальной части вершинного зубца. Корреляционный анализ позволил выявить статистически значимую положительную связь

между значениями ширины вершинного зубца близкорасположенных отрезков: l_{45}–l_{30} (rs = 0.88; p < 0.01) и l_{30}–l_{10} (rs = 0.75; p < 0.01).

На следующем этапе оценивали влияние факторов «плоды растения-хозяина» и «географическое происхождение» методом двухфакторного дисперсионного анализа на наиболее многочисленном материале из Египта и Турции для плодов апельсина и мандарина (табл. 3). Полученные результаты показывают, что изменчивость признаков внутри групп, выделенных по географическому происхождению материала, довольно высокая; при этом влияние фактора «плоды растений-хозяев» на морфометрические параметры однозначно не определяется, поэтому в дальнейшем анализе этот фактор не учитывали.

Многомерный анализ морфометрических параметров мандибулярного склерита личинок третьего возраста средиземноморской мухи проводили методом главных компонент (рис. 6). На первые две компоненты приходится 62.1 % общей изменчивости. Первая компонента (41.6 % общей изменчивости) в высокой степени скоррелирована с признаками ширины вершинного зубца (l_{45} – l_{30} – l_{10}), вторая компонента (20.5 %) – с расстоянием от апикальной части вершинного зубца до вентральной аподемы (L) и шириной в центральной части вершинного зубца (l_{90}). Кроме того, полученные данные и корреляционный анализ позволили определить тенденции к обратной зависимости между глубиной мандибулярного склерита (H) и шириной апикальной части вершинного зубца (l_{10}). Следует отметить, что изученные морфометрические параметры не позволяют дифференцировать личинок *C. capitata* по географическому происхождению из-за значительной вариабельности признаков мандибулярного склерита, так как изменчивость внутри групп выше уровня различий между группами.

Таблица 3. Морфометрические параметры мандибулярного склерита личинок 3-го возраста *Ceratitis capitata* (Wied.) из Египта и Турции, завезенных в плодах апельсина и мандарина, в μм

Параметр	Египет		Турция	
	Плоды апельсина (n = 24)	Плоды мандарина (n = 4)	Плоды апельсина (n = 4)	Плоды мандарина (n = 12)
L	149.3 ± 10.1	142.7 ± 12.9	145.5 ± 5.5	147.0 ± 9.8
H	51.1 ± 6.2^{ab}	52.1 ± 11.4^{ab}	55.1 ± 9.0^{a}	45.0 ± 5.4^{b**}
l_{90}	68.3 ± 11.0	74.9 ± 16.0	67.5 ± 11.8	69.6 ± 6.5
l_{45}	37.4 ± 5.2^{ab}	34.1 ± 3.1^{a}	39.2 ± 3.2^{ab}	42.0 ± 5.9^{b**}
l_{30}	28.3 ± 4.7^{a}	27.4 ± 3.0^{a}	33.5 ± 4.0^{b**}	32.7 ± 3.3^{ab}
l_{10}	17.6 ± 4.0	16.7 ± 3.9	20.2 ± 1.7	21.0 ± 3.2
dl_{15}	37.2 ± 7.7	37.3 ± 8.3	38.3 ± 5.6	43.4 ± 4.1

Примечание. Обозначения как в табл. 1. Приведены средние значения параметра и стандартное отклонение. Статистически значимые различия, определенные в ходе апостериорных множественных сравнений с помощью критерия Тьюки при проведении двухфакторного дисперсионного анализа, отмечены разными надстрочными буквами (** при 0.01 < p < 0.05).

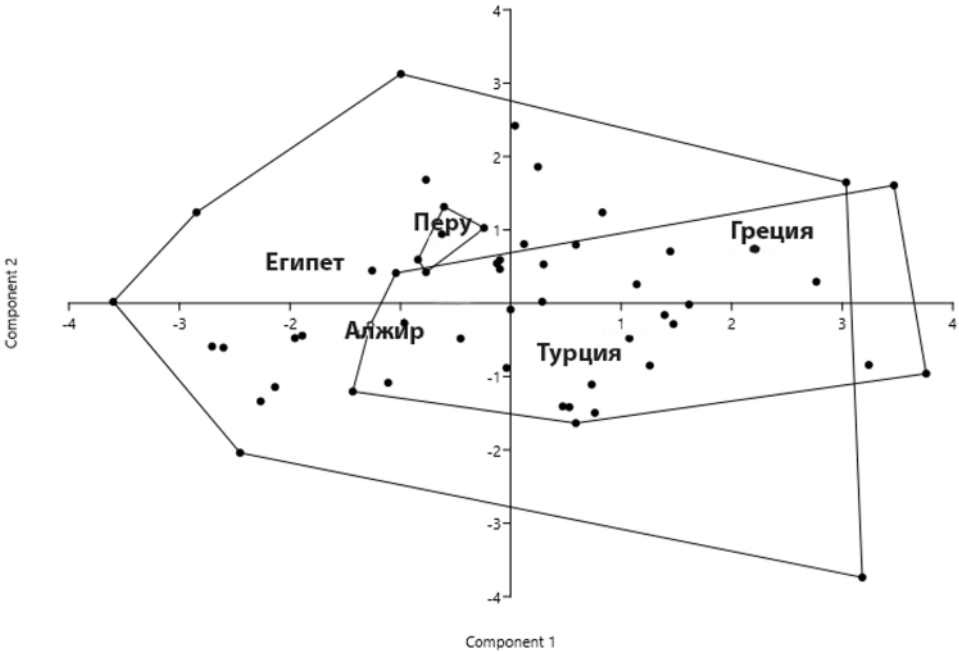


Рис. 6. Результаты ординации морфометрических параметров мандибулярного склерита личинок 3-го возраста *Ceratitis capitata* (Wied.) в зависимости от их географического происхождения методом главных компонент (PCA).

Точками показаны изученные особи (55 экз.) в системе координат из первой и второй компонент (component 1 и 2 соответственно). Многоугольниками показаны географические популяции (от наименьшего к наибольшему) из Перу, Турции и Египта.

ОБСУЖДЕНИЕ

Строение мандибулярного склерита *C. capitata* – один из ключевых признаков, используемых для диагностики этого карантинного вредителя. При этом, как было показано в настоящем исследовании, указанной структуре свойственна чрезвычайно высокая степень изменчивости формы, в частности, апикальной части вершинного зубца, наличия преапикального зубца и степени его развития. Последний признак проявляется в различных географических популяциях и обнаружен нами в материале из Греции, Испании, Италии, Турции, Египта и Перу. Ранее уже было отмечено, что признак наличия и степени развития преапикального зубца не может быть использован для дифференциации наиболее часто встречающихся в импортируемых плодах видов рода *Ceratitis* (Steck, Ekesi, 2015). К тому же проявление флуктуирующей асимметрии затрудняет использование некоторых диагностических схем, в которых преапикальный зубец является одним из ключевых разграничивающих признаков. Более того, по ряду признаков мандибулярный склерит *C. capitata* напоминает таковой других близких или сходных видов, которые встречаются в импортируемой плодовой продукции.

Нами была изучена также аподема вентрального края вершинного зубца мандибулярного склерита *C. capitata*, которая представлена у подавляющего большинства из-

ученных экземпляров. Мы предполагаем, что к этой аподеме может быть прикреплена мембрана, к которой идут мышцы ротоглоточного аппарата. Данная структура наряду с отверстиями в шейке и в основании вентральной аподемы склерита отмечена у других видов мух-пестрокрылок, часто встречающихся в сходных видах импортируемой продукции.

Морфометрические параметры мандибулярного склерита *C. capitata* варьируют в широких пределах, на нашем материале не удалось показать значение факторов «географическое происхождение» и «плоды растений-хозяев». Полученные данные показывают, что изменчивость внутри групп, выделенных по географическому принципу, превышает различия между этими группами. Для карантинной фитосанитарной диагностики полученные сведения означают, что существующие диагностические протоколы для идентификации личинок третьего возраста *C. capitata* морфологическими методами нуждаются в тщательном анализе и корректировке.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность специалистам ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений», особую признательность – зав. лабораторией М. Г. Коваленко, Е. Н. Лозовой и агроному Новороссийского филиала ФГБУ «ВНИИКР» Д. А. Беляеву, а также специалистам биофабрики Centro de Production de Moscas de la Fruta (Перу) за предоставленный при выполнении данной работы материал.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа И. О. Камаева выполнена на базе ФГБУ «Всероссийский центр карантина растений» (гостема АААА-А19-119042590049-4). Работа Т. В. Галинской выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 18-74-00035). Работа О. Г. Овчинниковой выполнена на базе Зоологического института РАН (гостема АААА-А19-119020690082-8) и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-00354-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Галинская Т. В., Овчинникова О. Г., Камаев И. О., Арапова М. Ю., Крючкова Л. Ю. 2020. Компьютерная микротомография личинки 3-го возраста восточной фруктовой мухи *Bactrocera dorsalis* (Hendel, 1912) (Diptera, Tephritidae) с новыми данными о морфологических признаках личинок мух-пестрокрылок для видовой диагностики. Энтомологическое обозрение **99** (2): 399–412.

Камаев И. О. 2017. Идентификация личинок карантинных для Российской Федерации видов мух-пестрокрылок (Diptera: Tephritidae). Карантин растений. Наука и практика **22** (4): 52–64.

Кандыбина М. Н. 1977. Личинки плодовых мух-пестрокрылок (Diptera, Tephritidae). Л.: Наука, 211 с.

Balmés V., Mouttet R. 2017. Development and validation of a simplified morphological identification key for larvae of tephritid species most commonly intercepted at import in Europe. Bulletin OEPP/EPPO Bulletin **47** (1): 91–99.

CABI [Интернет-документ]. 2019. Invasive Species Compendium. URL: https://www.cabi.org/isc/datasheet/12367 (дата обращения: 1.03.2020).

Carroll L. E., Norrbom A. L., Dallwitz M. J., Thompson F. C. [Интернет-документ] 2004. Pest fruit flies of the world – larvae. Version: 9th April 2019. URL: delta-intkey.com (дата обращения: 1.03.2020).

EPPO Global Database [Интернет документ]. 2020. URL:https://gd.eppo.int/taxon/CERTCA (дата обращения: 1.03.2020).

Frías D., Hernandez-Ortiz V., Vaccaro N. C., Bartolucci A. F., Salles L. A. 2005. Comparative morphology of immature stages of some frugivorous species of fruit flies (Diptera: Tephritidae). Biotaxonomy of Tephritoidea. Israel Journal of Entomology **35–36**: 423–457.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica **4** (1): 1–9.
ISPM 27 [Интернет документ]. 2015. DP 09: Genus *Anastrepha* Schiner. 33 p. [URL: https://www.ippc.int/ru/publications/81502/]
Kamayev I. O., Galinskaya T. V. 2018. Apical tooth of the third-instar Medfly *Ceratitis capitata* (Wiedemann) larvae (Tephritidae). 9th International Congress of Dipterology, Windhoek 2018, Abstract Volume, p. 128.
Steck G. J., Ekesi S. 2015. Description of third instar larvae of *Ceratitis fasciventris*, *C. anonae*, *C. rosa* (FAR complex) and *C. capitata* (Diptera, Tephritidae). ZooKeys **540**: 443–466.
White I. M., Elson-Harris M. M. 1992. Fruit Flies of Economic Significance: Their Identification and Bionomics. Wallingford: CAB International, 601 p.

VARIABILITY OF MANDIBULAR SCLERITE AND ITS VALUE IN THE DIAGNOSTICS OF THE 3RD INSTAR LARVAE OF THE MEDITERRANEAN FRUIT FLY *CERATITIS CAPITATA* (WIEDEMANN, 1824) (DIPTERA, TEPHRITIDAE)

I. O. Kamayev, T. V. Galinskaya, O. G. Ovtshinnikova

Key words: Diptera, larvae of fruit flies, Mediterranean fruit fly, diagnostics, quarantine species.

SUMMARY

The Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) is an important quarantine pest for the countries of the Eurasian Economic Union. Traditionally, this species is identified by morphological methods by characters of the 3rd instar larvae, detected in imported fruit products. In connection with the existing discrepancies in the use of characters of mandibular scleritis of third-instar larvae of *C. capitata* in quarantine phytosanitary diagnostics, it is important to study the intraspecific variability of this structure for the correction of identification keys to discriminate the Mediterranean fruit fly. Based on the study of micropreparations it is shown that the morphometric parameters of *C. capitata* mandibular sclerites vary over a wide range. Our material failed to show the significance of the factors «geographical origin» and «fruits of host plants». The data obtained indicate that the variability within the groups allocated according to the geographical principle exceeds the differences between these groups. Thus, the data on the qualitative and quantitative characters of the mandibular sclerite of the third-instar larva, together with the information on the invasive activity of the Mediterranean fruit fly and its broad trophic spectrum, allow us to draw a conclusion about wide reaction norm of this species.

УДК 595.768.23

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ РЕДКИХ И МАЛОИЗУЧЕННЫХ НАЕЗДНИКОВ-АФИДИИД (HYMENOPTERA, APHIDIIDAE)

© 2020 г. Е. М. Давидьян

Всероссийский НИИ защиты растений
шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург–Пушкин, 196608 Россия
e-mail: gdavidian@yandex.ru

Поступила 8.06.2020 г.
После доработки 14.06.2020 г.
Принята к публикации 14.06.2020 г.

Trioxys rokkoensis Davidian, 2007 впервые указан из России, *Dyscritulus dzhungaricus* Davidian, 2019 – из России и Монголии, *Pauesia* (*Pauesia*) *japonica* (Ashmead, 1906) – из Китая, *Trioxys annae* Davidian, 2005, *T. betulae* Marshall, 1896 и *T. tamarae* Davidian, 2005 –из Республики Корея. Уточняется распространение 9 видов, ранее отмечавшихся в России: *Trioxys pannonicus* Starý, 1960 впервые найден на юге европейской части России и в Восточной Сибири; *Diaeretus leucopterus* (Haliday, 1834) и *Toxares deltiger* (Haliday, 1833) – в Западной Сибири; *Adialytus ambiguus* (Haliday, 1834), *Aphidius avenae* Haliday, 1834, *Trioxys inulaecola* Starý, 1987, *Ephedrus brevis* Stelfox, 1941 и *Pseudopraon mindariphagum* Starý, 1975 – в Восточной Сибири; *Trioxys phyllaphidis* Mackauer, 1961 – в Алтайском крае.

Ключевые слова: **Aphidiidae**, паразитоиды, фауна, Россия, Монголия, Китай, Республика Корея.

DOI: 10.31857/S0367144520040061

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на основе коллекции Зоологического института РАН (Санкт-Петербург; ЗИН). Общие сведения о распространении видов приводятся по Аннотированному каталогу перепончатокрылых России (Davidian, 2019b). Новые находки наездников обозначены звездочкой (*), большая часть их сделана Е. В. Целих, К. И. Фадеевым (ЗИН) и К. П. Томковичем (Зоологический музей Московского государственного университета (ЗММУ)).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Приведены новые находки 15 видов редких и малоизученных паразитоидов тлей из родов *Adialytus* Foerster, 1862 (1), *Aphidius* Nees, 1802 (1), *Diaeretus* Foerster, 1862 (1), *Pauesia* Quilis, 1931 (1), *Trioxys* Haliday, 1833 (7), *Ephedrus* Haliday, 1833 (1), *Toxares* Haliday, 1833 (1), *Dyscritulus* Hincks, 1896 (1), *Pseudopraon* Starý, 1975 (1).

Сем. **APHIDIIDAE**

Подсем. APHIDIINAE

Род **ADIALYTUS** Foerster, 1862

Adialytus ambiguus (Haliday, 1834).

Материал. **Россия.** *Иркутская обл.*, Слюдянский р-н, пос. Слюдянка, Шаманский мыс, 5.VIII.2019 (Е. В. Целих), 1 ♀.

Хозяева. Тли сем. Aphididae (Aphidinae).

Распространение. Россия: европейская часть (Центр, Восток, Крым), Западная Сибирь (Новосибирская и Кемеровская области), Восточная Сибирь* (Иркутская обл.), юг Дальнего Востока (Приморский край). – Транспалеарктический вид.

Род **APHIDIUS** Nees, 1802

Aphidius avenae Haliday, 1834.

Материал. **Россия.** *Иркутская обл.*, о. Ольхон, пос. Хужир, дюны, 31.VII.2019 (Е. В. Целих), 1 ♀.

Хозяева. Тли сем. Aphididae (Aphidinae).

Распространение. Россия: европейская часть (Север, Северо-Запад, Юг), Урал, Западная Сибирь (Тюменская обл., Алтайский край), Восточная Сибирь* (Иркутская обл.). – По-видимому, транспалеарктический вид.

Род **DIAERETUS** Foerster, 1862

Diaeretus leucopterus (Haliday, 1834).

Материал. **Россия.** *Алтайский край*: 8 км Ю пос. Манжерок, «Бирюзовая Катунь», лес на берегу р. Катунь, 14.VIII.2018, 1 ♂; 17.VIII.2018, 1 ♂; там же, пос. Манжерок, 18–19.VIII.2018, 1 ♀ (Е. В. Целих).

Хозяева. Тли из родов *Cinara*, *Eulachnus*, *Mindarus* и *Schizolachnus*.

Распространение. Россия: европейская часть (Север, Северо-Запад, Центр, Юг), Урал, Западная Сибирь* (Алтайский край), юг Дальнего Востока (Амурская обл.). – Вся Европа, Ближний Восток, Средняя Азия, Китай, Республика Корея, Япония, Индия, Таиланд.

Род **PAUESIA** Quilis, 1931

Pauesia (Pauesia) japonica (Ashmead, 1906).

Материал. **China.** *Yunnan Prov.*, Laojunshan Mts., NE of Liming, 1.6 km SSW of Muzhengdu, 27°08′00″ N, 99°44′47″ E, H = 2370 m, выведен из тли на *Pinus* sp., 2.VI.2016 (I. I. Kabak, G. E. Davidian), 1 ♂.

Хозяева. Тли рода *Lachnus*.

Распространение. Россия: Западная Сибирь (Алтайский край), Восточная Сибирь (Иркутская обл.), юг Дальнего Востока (Приморский край). – Китай*, Республика Корея, Япония.

Примечание. Вид описан из Японии. Согласно дополненному описанию Такады (Takada, 1965), у самки усики 21–23-члениковые, у самца – 25–29-члениковые, про-

подеум внутри широкого вдавления морщинистый. У экземпляра из Юньнани усики 24-члениковые, проподеум именно такой.

Род **TRIOXYS Haliday, 1833**

Trioxys annae Davidian, 2005.

Материал. **Republic of Korea.** *Gyeongsangbuk-do Prov.*, Gumi-si, 36°13′00.09″ N, 128°29′82.54″ E, 23.VI.2015 (E. V. Tselikh), 1 ♀.

Распространение. Россия: юг Дальнего Востока (Приморский край, Сахалинская обл.). – Республика Корея*.

Примечание. Ранее вид был известен только по типовым экземплярам.

Trioxys betulae Marshall, 1896.

Материал. **Republic of Korea.** *Gyeongsangbuk-do Prov.*, Yeongyang-gun, Irwol-myeon, 36°48′29″ N, 129°05′25″ E, 14–25.VII.2015 (Е. В. Целих), 1 ♀.

Хозяева. Тли сем. Aphididae (Calaphidinae).

Распространение. Россия: европейская часть (Север, Северо-Запад, Центр, Северный Кавказ), Урал, Западная Сибирь (Новосибирская обл., Алтайский край), юг Дальнего Востока (Приморский край, Сахалинская обл.). – Вся Европа, Казахстан, Китай, Республика Корея*, Северная Америка.

Trioxys inulaecola Starý, 1987.

Материал. **Россия.** *Иркутская обл.*, Иркутский р-н, «Большая байкальская тропа Листвянка – Большие Коты», 51.860190° N, 104.939976° E, 25–26.VII.2019 (Е. В. Целих), 1 ♀.

Хозяева. Тли рода *Capitophorus*.

Распространение. Россия: европейская часть (Северо-Запад, Юг), Восточная Сибирь* (Иркутская обл.), юг Дальнего Востока (Приморский край, Сахалинская обл.). – Западная Европа.

Trioxys pannonicus Starý, 1960.

Материал. **Россия.** *Астраханская обл.*, Красноярский р-н, пос. Досанг, 46°54′24.3″ N, 47°54′42.8″ E, 24.V.2019 (К. И. Фадеев), 1 ♂. *Иркутская обл.*: Иркутский р-н, пос. Тальцы, 51°59′40″ N, 104°39′58″ E, 20.VII.2019, 1 ♂; Слюдянский р-н, пос. Слюдянка, Шаманский мыс, 5.VIII.2019, 3 ♂; о. Ольхон, пос. Хужир, 53°11.6510′ N, 107°21.2613′ E, 30.VII.2019, 1 ♂; там же, пос. Хужир, дюны, 1–2.VIII.2019, 2 ♂, 1 ♀ (Е. В. Целих).

Хозяева. Тли из родов *Macrosiphoniella* и *Titanosiphon*.

Распространение. Россия: европейская часть (Центр, Восток, Юг*), Урал, Восточная Сибирь (Иркутская обл.*, Бурятия), юг Дальнего Востока (Приморский край). – Вся Европа, Средняя и Центральная Азия, Иран, Пакистан, Индия.

Примечание. От близкого *T. asiaticus* Telenga,1953 отличается меньшим числом члеников в усиках (11-члениковые у самки, 12- или 13-члениковые у самца), а также гладким, без ячейки и килей проподеумом. У *T. asiaticus* усики 12-члениковые у самки и 14-члениковые у самца, проподеум в вершинной части с короткими килями.

Trioxys phyllaphidis Mackauer, 1961.

Материал. **Россия.** *Алтайский край*, 8 км Ю пос. Манжерок, «Бирюзовая Катунь», лес на берегу р. Катунь, 14.VIII.2018 (Е. В. Целих), 1 ♀.

Хозяева. Тли родов *Phyllaphis* и *Therioaphis*.

Распространение. Россия: европейская часть (Северо-Запад, Центр, Юг), Урал, Западная Сибирь (Кемеровская обл., Алтайский край*), Восточная Сибирь (Тува). – Западная, Южная и Восточная Европа, Кавказ, Средняя Азия.

Trioxys rokkoensis Davidian, 2007.

Материал. **Россия.** *Приморский край*, Шкотовский р-н, 1 км Ю с. Домашнино, бухта Безымянная, 14.VIII.2019 (Е. В. Целих), 1 ♀.

Хозяева неизвестны.

Распространение. Россия*: юг Дальнего Востока (Приморский край). – Япония.

Примечание. Вид был известен по голотипу.

Trioxys tamarae Davidian, 2005.

Материал. **Republic of Korea.** *Gyeongsangbuk-do Prov.*: Gumi-si, 36°13′00.09″ N, 128°29′82.54″ E, 23.VI.2015, 1 ♀; Bonghwa-gun, Myeongho-myeon, Gwanchang-ri, 14.VII.2015, 2 ♀ (E. V. Tselikh).

Хозяева неизвестны.

Распространение. Россия: юг Дальнего Востока (Приморский край). – Республика Корея*, Япония.

Примечание. Ранее вид был известен только по типовым экземплярам.

Подсем. EPHEDRINAE

Род **EPHEDRUS** Haliday, 1833

Ephedrus brevis Stelfox, 1941.

Материал. **Россия.** *Бурятия*, пос. Аршан, Тункинский национальный парк, 6.VIII.2019 (Е. В. Целих), 1 ♀.

Хозяева. Тли на *Betula* и *Alnus*.

Распространение. Россия: европейская часть (Север, Северо-Запад), Урал, Западная Сибирь (Тюменская обл.), Восточная Сибирь* (Бурятия), юг Дальнего Востока (Приморский край, Сахалинская обл.). – Западная, Северная и Восточная Европа, Монголия, Япония, Северная Америка.

Род **TOXARES** Haliday, 1833

Toxares deltiger (Haliday, 1833).

Материал. **Россия.** *Ямало-Ненецкий АО*, Приуральский р-н, пос. Собь, 67.06° N, 65.46° E, 26–31.VII.2011 (К. П. Томкович), 1 ♀. *Алтайский край*, 8 км Ю пос. Манжерок, «Бирюзовая Катунь», лес на берегу р. Катунь, 12.VIII.2018, 1 ♂; там же, пос. Манжерок, 18–19.VIII.2018, 1 ♂ (Е. В. Целих). *Сахалинская обл.*, северо-западная часть о. Кунашир, нижнее течение р. Северянка, 8–10.VI.2014 (Л. и Ю. Сундуковы), 1 ♀.

Хозяева. Тли сем. Aphididae (Aphidinae, Calaphidinae, Drepanosiphinae и Eriosomatinae).

Распространение. Россия: европейская часть (Север, Северо-Запад, Центр, Юг), Урал, Западная Сибирь* (Ямало-Ненецкий АО, Алтайский край), Восточная Сибирь (Иркутская обл., Забайкальский край), Дальний Восток (Камчатка, Амурская обл., Приморский край, Сахалинская обл.: о. Кунашир*). – Вся Европа, Турция, Пакистан, Китай, Индия, Северная Америка.

Подсем. PRAINAE

Род **DYSCRITULUS** Hincks, 1896

Dyscritulus dzhungaricus Davidian, 2019.

Материал. **Россия.** *Иркутская обл.*: Иркутский р-н, пос. Тальцы, 51°59′40″ N, 104°39′58″ E, 20.VII–3.VIII.2019, 1 ♂; Слюдянский р-н, пос. Слюдянка, Шаманский мыс, 5.VIII.2019, 2 ♂; о. Ольхон, пос. Хужир, дюны, 31.VII.2019, 1 ♂; там же, пос. Хужир, 53°11.6510′ N, 107°21.2613′ E, 1.VIII.2019, 4 ♂; там же, Рыбхоз, 53°12.9787′ N, 107°23.77.33′ E, 3.VIII.2019, 5 ♂, 1 ♀ (Е. В. Целих). **Монголия.** *Центральный аймак* (= *аймак Туве*), сомон Сонгино (сейчас район Улан-Батора Сонгинохайрхан), степь, 18.VI.1967 (И. М. Кержнер), 1 ♂.

Хозяева неизвестны.

Распространение. Россия*: Восточная Сибирь (Иркутская обл.). – Казахстан, Монголия*.

Примечание. Ранее вид был известен только по типовым экземплярам (Davidian, 2019a). В описании *D. dzhungaricus* сведений о числе члеников усиков самки нет, так как усики у голотипа обломаны. Изучение дополнительного материала позволило установить, что усики у самки 15-члениковые, у самца – 17–19-члениковые, проподеум с короткими или длинными килями, расходящимися от вершинного края к дыхальцам.

Род **PSEUDOPRAON** Starý, 1975

Pseudopraon mindariphagum Starý, 1975.

Материал. **Россия.** *Хакасия*, Ширинский р-н, оз. Шира, 350–355 м, 54.485° N, 90.224° E, лиственнично-березовый лес, 21–24.VI.2011 (К. П. Томкович), 1 ♀.

Хозяева. Тли рода *Mindarus*.

Распространение. Россия: европейская часть (Юг), Восточная Сибирь* (Хакасия), юг Дальнего Востока (Приморский край). – Восточная Европа.

Примечание. Усики у изученной самки 14-члениковые. Согласно описанию, усики самки 12- или 13-члениковые (Starý, 1975).

БЛАГОДАРНОСТИ

Я искренне признательна Е. В. Целих, К. И. Фадееву (ЗИН) и К. П. Томковичу (ЗММУ) за интересные материалы, предоставленные ими для изучения. Особую благодарность хочу выразить С. А. Белокобыльскому за постоянную поддержку и внимание к моей работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Давидьян Е. М. 2005. Обзор видов подрода *Trioxys* s. str. рода *Trioxys* Hal. (Hymenoptera, Aphidiidae) фауны России и сопредельных стран. Энтомологическое обозрение **84** (3): 579–609.

Давидьян Е. М. 2007. Сем. Aphidiidae. В кн.: А. С. Лелей (ред.). Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. 4. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 5. Владивосток: Дальнаука, с. 192–255.

Давидьян Е. М. 2019. Список наездников-афидиид подсем. Prainae (Hymenoptera, Aphidiidae) фауны России и сопредельных стран. Энтомологическое обозрение **98** (4): 787–803.

Davidian E. M. 2019a. To the knowledge of the aphidiid wasps of the genera *Dyscritulus* Hincks, 1943 and *Pseudopraon* Starý, 1975 (Hymenoptera, Aphidiidae: Prainae). Entomological Review **99** (4): 853–857.

Davidian E. M. 2019b. Family Aphidiidae. 55. In: S. A. Belokobylskij, K. G. Samartsev, A. S. Il'inskaya (eds). Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Volume 2. Apocrita: Parasitica, p. 329–340. (Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences. Supplement 8).

Starý P. 1975. *Pseudopraon mindariphagum* gen. n., sp. n. (Hymenoptera, Aphidiidae) – description and life history of a parasite of *Mindarus abietinus* (Homoptera, Mindaridae) in Central Europe. Acta Entomologica Bohemoslovaca **72**: 249–258.

Takada H. 1965. A revision of the genus *Pauesia* Quilis in Japan, with descriptions of three new species (Hymenoptera: Aphidiidae). Insecta Matsumurana **28** (1): 1–24.

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF RARE AND LITTLE KNOWN APHIDIID WASPS (HYMENOPTERA, APHIDIIDAE)

E. M. Davidian

Key words: Aphidiidae, fauna, parasitoids, Russia, Mongolia, China, Republic of Korea.

SUMMARY

Trioxys rokkoensis Davidian, 2007 is recorded for the first time from Russia, and *Dyscritulus dzhungaricus* Davidian, 2019 – from Russia and Mongolia; *Pauesia* (*Pauesia*) *japonica* (Ashmead, 1906) – from China; *Trioxys annae* Davidian, 2005, *T. betulae* Marshall, 1896 and *T. tamarae* Davidian, 2005 – from the Republic of Korea. The distribution of 9 species already known from Russia is clarified: *Trioxys pannonicus* Starý, 1960 is new to the South of European part of Russia and to Eastern Siberia; *Diaeretus leucopterus* (Haliday, 1834) and *Toxares deltiger* (Haliday, 1833) – to Western Siberia; *Adialytus ambiguus* (Haliday, 1834), *Aphidius avenae* Haliday, 1834, *Trioxys inulaecola* Starý, 1987, *Ephedrus brevis* Stelfox, 1941 and *Pseudopraon mindariphagum* Starý, 1975 – to Eastern Siberia; *Trioxys phyllaphidis* Mackauer, 1961 – to the Altai Territory.

УДК 595.728

СЕМЕЙСТВА STENOPELMATIDAE И ANOSTOSTOMATIDAE (ORTHOPTERA). 1. НАДРОДОВАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ, НОВЫЕ И МАЛОИЗВЕСТНЫЕ ТАКСОНЫ

© 2020 г. А. В. Горохов

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия
e-mail: orthopt@zin.ru

Поступила 28.08.2020 г.
После доработки 2.09.2020 г.
Принята к публикации 2.09.2020 г.

Семейство Stenopelmatidae подразделено лишь на 3 подсемейства: Stenopelmatinae с 4 или 5 трибами (Stenopelmatini, Siini **stat. resurr.,** Maxentiini **trib. n.,** Oryctopterini **trib. resurr.** и, возможно, Oryctopini), Schizodactylinae (= Comicinae Ander, 1939, **syn. n.**), не разделенное на трибы, и Gryllacridinae (= Hyperbaeninae Cadena-Castañeda, 2019, **syn. n.**) с проблематичным составом триб. Описаны следующие новые таксоны: *Sia bugajus* **sp. n.;** *Amaxentius* **subgen. n.** и *Eumaxentius* **subgen. n.** в составе рода *Maxentius* Stål, 1876, **stat. resurr.;** *Comicus orangensis* **sp. n.;** *C. myburghi* **sp. n.** и *C. namibicus* **sp. n.** Роды *Oryctopterus* Karny, 1937, **gen. resurr.** и *Brauckmannia* Martins-Neto, 2007, **gen. resurr.** восстановлены из синонимов *Oryctopus* Brunner-Wattenwyl, 1888 и *Schizodactylus* Brullé, 1835 соответственно. Семейство Anostostomatidae включает только 2 подсемейства: Anostostomatinae с 9 трибами (Anostostomatini, Anabropsini, Lutosini; Cratomelini **stat. n.,** Brachyporini, Deinacridini **stat. n.,** Cooloolini **stat. n.,** Leiomelini **stat. n.,** Glaphyrosomatini) и, возможно, Lezininae, не разделенное на трибы. Род *Anabropsis* Rehn, 1901 считается состоящим из 5 подродов: *Anabropsis* s. str.; *Paterdecolyus* Griffini, 1913, **stat. n.;** *Pteranabropsis* Gorochov, 1988, **stat. n.** (= *Brevipenna* Shi et Bian, 2016, **syn. n.**); *Apteranabropsis* Gorochov, 1988, **stat. n.;** *Carnabropsis* **subgen. n.** Предложены новые комбинации для 20 видов этого рода и описаны следующие новые виды и подвиды: *Apteranabropsis* (*Pteranabropsis*) *intermedia* **sp. n.,** *A.* (*P.*) *falcata pallescens* **subsp. n.,** *A.* (*Apteranabropsis*) *ailaoshanica* **sp. n.,** *A.* (*A.*) *maculata* **sp. n.,** *A.* (*A.*) *tarasovi* **sp. n.,** *A.* (*A.*) *abramovi* **sp. n.,** *A.* (*A.*) *abramovi namlikensis* **subsp. n.** Описаны ранее неизвестные самец *Anabropsis* (*Apteranabropsis*) *minuta* (Gorochov, 2001) и самка *A.* (*A.*) *sinica* Bey-Bienko, 1962. Описаны также *Proctovitettix* **subgen. n.** из рода *Glaphyrosoma* Brunner-Wattenwyl, 1888 и *Spinolezina* **gen. n.** для *S. obscura* (Burr, 1900), **comb. n.** из Lezininae; род *Gryllacropsis* Brunner-Wattenwyl, 1888 условно включен в последнее подсемейство. Приведены определительные таблицы для ряда таксонов и новые данные по распространению некоторых видов.

Ключевые слова: прямокрылые, систематика, новые таксоны, номенклатурные изменения, распространение.

DOI: 10.31857/S0367144520040073

Данное сообщение посвящено вопросам надродовой классификации семейств Stenopelmatidae и Anostostomatidae, а также следующим родам из этих семейств: *Sia* Giebel, 1861; *Maxentius* Stål, 1876; *Comicus* Brunner-Wattenwyl, 1888; *Anabropsis* Rehn, 1901; *Glaphyrosoma* Brunner-Wattenwyl, 1888; *Gryllacropsis* Brunner-Wattenwyl, 1888; *Spinolezina* gen. n. Материал, рассмотренный в данной статье, хранится главным образом в Зоологическом институте РАН, Санкт-Петербург [ЗИН], но некоторые экземпляры – в следующих учреждениях: Музей и Институт зоологии Польской Академии наук (Muzeum i Instytut Zoologii PAN), Варшава [МИЗ]; Институт зоологии Китайской Академии наук (Institute of Zoology, CAS), Пекин [ИЗК].

В течение длительного времени вышеназванные семейства вместе с сем. Rhaphidophoridae обычно рассматривались как родственные и иногда объединялись в одно семейство или надсемейство (Brunner-Wattenwyl, 1888; Karny, 1937; Gorochov, 1984), но мнения об их филогенетических отношениях были весьма различны – они то помещались в основание ствола подотряда Ensifera (Zeuner, 1939) или инфраотряда Tettigoniidea (Ander, 1939), то сближались с надсем. Hagloidea и инфраотрядом Gryllidea (Шаров, 1968). В работах Горохова (1988а, 1988б, 1995а), ставших в некотором роде завершающим этапом построения филогении группы на основе неформальных методов морфологической филогенетики, эти три семейства были объединены в голофилетическое надсем. Stenopelmatoidea, которое считалось родственным голофилетическому надсем. Tettigonioidea, и оба этих надсемейства выводились из одной и той же группы парафилетического надсем. Hagloidea (все эти три надсемейства включались им в особый инфраотряд Tettigoniidea). Эта классификация хорошо согласовывалась с палеонтологическим материалом, что давало основание считать ее более или менее обоснованной, в отличие от классификации более низких таксонов (подсемейств, триб и др.; Gorochov, 2001a).

Однако одновременно с этими работами начали появляться публикации на основе формальных методов морфологической (Gwynne, 1995; Desutter-Grandcolas, 2003) и молекулярной (Flook et al., 1999; Jost, Shaw, 2006) филогенетики, в кладограммах которых обнаружились существенные разногласия. В двух первых из них Stenopelmatoidea оказались как минимум парафилетическими и попали в основание инфраотряда Tettigonioidea, причем одно из подсемейств Stenopelmatidae (Schizodactylinae) то сближалось с инфраотрядом Gryllidea, то оказывалось между Stenopelmatidae и Rhaphidophoridae. Причиной таких разногласий могло бы быть стремление авторов набрать побольше морфологических признаков для кладистического анализа, но филогенетически обоснованных синапоморфий для давно обособившихся групп немного, и авторам пришлось вовлечь в анализ множество слабых признаков, которые легко могли затушевать немногочисленные истинные синапоморфии анализируемых таксонов. В отношении молекулярных признаков надежд было больше, поскольку ожидалось, что гомоплазии среди таких признаков не должны быть многочисленны. Однако установление полярности для молекулярных признаков еще сложнее, чем для морфологических, поскольку палеонтологический тест и эволюционно-логические критерии здесь пока практически неприменимы, в связи с чем синапоморфии могут быть легко спутаны с симплезиоморфиями. Возможно, это и было причиной сближения Rhaphidophoridae, Schizodactylinae и Gryllidea, лишенных надежных общих морфопризнаков, и помещения Tettigonioidea в основание общего ствола этих групп, т. е. между ними и остальными таксонами Stenopelmatoidea (Jost, Shaw, 2006). Тем не менее, в еще одной из перечисленных публикаций (Flook et al., 1999) кладограмма

Ensifera оказалась похожей на филогенетическую схему Горохова, разработанную по данным морфологии (стоит отметить, что молекулярная кладограмма для подотряда Caelifera из той же статьи также оказалась похожей на филогенетическую схему этой группы, предложенную на основе неформальных методов морфологической филогенетики; Горохов, 1995б).

В последнее десятилетие количество опубликованных молекулярных кладограмм заметно возросло, но, вероятно, по рассмотренным выше причинам разногласия между ними уменьшились незначительно. В работах некоторых авторов (Sheffield et al., 2010; Zhang et al., 2013; Zhou et al., 2014; Song et al., 2015) Rhaphidophoridae, а в последней работе и другие группы Stenopelmatoidea (включая Schizodactylinae), сближаются не с Gryllidea, а с Tettigoniidea (как у Горохова), но Rhaphidophoridae располагаются между Schizodactylinae и остальными Stenopelmatoidea (причем ближе к последним). У других же авторов Rhaphidophoridae и Schizodactylinae оказываются синопоморфными относительно других групп Ensifera и сближаются с Gryllidea (Vandergast et al., 2017), либо два близких рода Schizodactylinae помещаются в разные инфраотряды (в Tettigoniidea среди Rhaphidophoridae и в Gryllidea среди Myrmecophilidae; Chintauan-Marquier et al., 2016). Последнее предположение несомненно ошибочно (Gorochov, 2019), и близость этих родов будет продемонстрирована ниже.

Таким образом, следует признать, что молекулярная филогенетика медленно и мучительно подтверждает основные выводы по филогении Ensifera, полученные много лет назад на основе неформального анализа морфологии. В ряде случаев, например, в отношении Schizodactylinae и Rhaphidophoridae, путаница продолжается, и ее причинами могут оказаться 1) утрата очень старой и обособленной группой (Schizodactylinae) большей части молекулярных синапоморфий с ближайшими родственниками и 2) неточное определение филогенетического положения для полностью бескрылого (т. е. утратившего целый набор важных морфологических признаков) сем. Rhaphidophoridae. Поэтому я считаю необходимым обратить внимание коллег на то, что наружные половые органы (включая гениталии самца) и сперматофор в надсем. Stenopelmatoidea очень недостаточно изучены, и что подробное исследование их строения может пролить дополнительный свет как на процесс эволюции этих органов, так и на филогенетическое положение главных групп Stenopelmatoidea.

Некоторые интересные в этом отношении особенности строения таких органов рассматриваются здесь. Гениталии самцов инфраотряда Tettigoniidea обычно полностью мембранозные и довольно простые по строению, состоят из дорсальной и вентральной складок, часто подразделенных на несколько лопастей (рис. 1, *1–12*, *14*, *15*, *21*, *22*), причем если дорсальная складка с лопастями, то их обыкновенно 3 (срединная и 1 пара боковых; рис. 1, *1–8*, *10–12*, *21*, *22*). По литературным данным, сперматофор Tettigonioidea, Stenopelmatidae и Anostostomatidae, а также современных представителей Hagloidea отличается от такового у Rhaphidophoridae, Schizodactylidae и Grylloidea наличием пары содержащих сперму капсул (Gwynne, 1995), т. е. ампула такого сперматофора двойная, состоит из 1 пары флаконов, частично или почти полностью слитых один с другим (Болдырев, 1914; Weissman, 2001: fig. 19.10). Но для некоторых Anostostomatidae (Gwynne, 1995; Stringer, 2001) и Rhaphidophoridae (Болдырев, 1914) отмечено наличие одиночной ампулы с остатком перегородки, частично отделяющим одну капсулу со спермой от другой и указывающим на то, что у их предков ампула была или могла быть двойной. Следовательно, отсутствие следов этой перегородки у

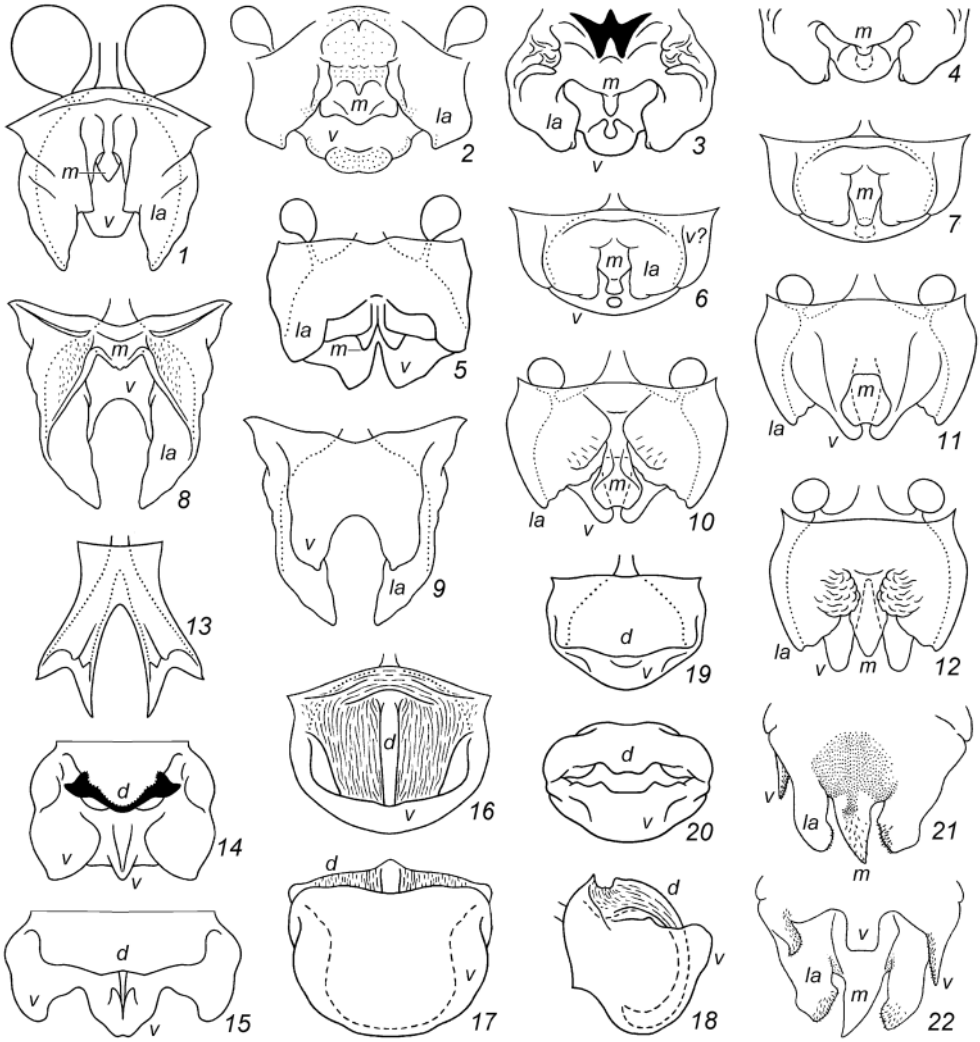


Рис. 1. Гениталии самцов инфраотряда Tettigoniidea, вид сверху (*1–8*, *10*, *12–16*, *19*, *21*), снизу (*9*, *11*, *22*), сзади (*17*, *20*) и сбоку (*18*), но с парой округлых придаточных желез (*1*, *5*, *10–12*) или без них (*2–4*, *6–9*, *13–22*), либо без проксимальной части гениталий (*4*) (схематично).
1 – Prophalangopsidae (*Cyphoderris* Uhler); *2–4* – Tettigoniidae (*2* – *Nesoecia* Scudd.; *3*, *4* – *Clonia* Stål); *5–7* – Anostostomatidae (*5* – *Anabropsis carli* Griff.; *6*, *7* – *Lezina* Walk.); *8–20* – Stenopelmatidae (*8*, *9* – *Stenopelmatopterus* Gor.; *10*, *11* – *Maxentius pinguis* Walk.; *12* – *M. pallidus* Walk.; *13* – *Sia* Giebel; *14* – *Hyperbaenus* Br.-W.; *15* – *Capnogryllacris* Karny; *16–18* – *Schizodactylus* Brullé; *19*, *20* – *Comicus orangensis* sp. n.); *21*, *22* – Rhaphidophoridae (*Tamdaotettix semipullus* Gor.).
5, *21*, *22* – по: Горохов, 1998, с изменениями.
d – дорсальная складка; *la*, *m* – ее боковые (*la*) и срединная (*m*) лопасти; *v* – вентральная складка или ее лопасти. *Линиями из точек* условно отмечены боковые края полости гениталий, расположенной между *d* и *v*; *пунктиром* – края *m*, *v* или *d*, видимые сквозь мембранозные части.

других представителей Rhaphidophoridae (Болдырев, 1912) и у Schizodactylinae (Gwynne, 1995) может быть результатом полного слияния не только флаконов сперматофорной ампулы, но и капсул со спермой внутри образованной таким образом одиночной ампулы.

Формирование двойной ампулы сперматофора происходит, возможно, при замыкании генитальной полости срединной лопастью дорсальной складки, которая может быть короткой, но погруженной внутрь генитальной полости и иногда раздвоенной и складчатой (см. рис. 1, *1*, *2*, *5*, *8*); сходный тип гениталий самца развит у современных Hagloidea, некоторых Tettigoniidae, Stenopelmatidae и Anostostomatidae. Однако у других представителей трех последних семейств срединная лопасть дорсальной складки может быть удлиненной и снабженной на вершине утолщением, которое вставляется в специальное углубление срединной части вентральной складки (рис. 1, *6*, *7*), в выемку между лопастинками этой части (рис. 1, *3*, *4*) или между лопастями этой складки (рис. 1, *10*, *11*); у ряда родов Gryllacridinae имеется тонкий мембранозный срединный вырост в основании нижней части дорсальной складки, вершина которого фиксируется между лопастинками срединной лопасти вентральной складки (рис. 1, *15*).

В некоторых группах Stenopelmatidae такой план строения гениталий самца значительно изменен и будет рассмотрен отдельно (рис. 1, *13*, *16–20*), а у Rhaphidophoridae срединный вырост дорсальной складки сильно вырьирует по длине, но может быть не погружен внутрь генитальной полости. Если к этому добавить маловероятную возможность независимого (от остальных Stenopelmatoidea) частичного разделения капсулы со спермой у некоторых Rhaphidophoridae на две части и учесть иную трактовку последовательности изменений в характере сцепления створок в яйцекладе (Клюге, 2016), то полностью бескрылые Rhaphidophoridae могут оказаться не близкими родственниками Stenopelmatidae, а ответвлением от основания общего ствола Stenopelmatoidea или даже от еще более ранней группы. Кстати, во второй половине мезозоя нам известны две хорошо обособленные (но загадочные) группы крылатых Ensifera (Vitimiidae, ранний мел; Phasmomimidae, поздняя юра), у последней из которых известны тела, несколько напоминающие таковые Rhaphidophoridae (Горохов, 2000; рис. 2, *2*).

Сем. **STENOPELMATIDAE** – лжекузнечики

Это семейство было разбито на 5 подсемейств (Горохов, 1988б): Stenopelmatinae Burmeister, 1838; Oryctopinae Kevan, 1986; Siinae Gorochov, 1988; Schizodactylinae Blanchard, 1845 и Gryllacridinae Blanchard, 1845. Три первых подсемейства – близкородственны и в цитированной работе были объединены в особую группу «Stenopelmatidae», причем морфологические различия между ними не превышают таковых внутри крупного подсем. Phaneropterinae (Tettigoniidae), ранг которого не вызывает ныне больших разногласий среди авторов. По этой причине я считаю нецелесообразным сохранять ранг подсемейства для Oryctopinae и Siinae и предлагаю рассматривать их лишь как трибы подсем. Stenopelmatinae. Таким образом, в настоящем я подразделяю сем. Stenopelmatidae лишь на три подсемейства: Stenopelmatinae, Schizodactylinae и Gryllacridinae. Диагностические признаки этих подсемейств даны в определительной таблице ниже.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДСЕМЕЙСТВ СЕМ. STENOPELMATIDAE

1. Глаза расположены примерно в средней (но не в верхней) части эпикраниума; пространство между усиковыми впадинами широкое и почти без рострума, т. е. практически без какого-либо выступа, направленного вперед и вверх (рис. 2, *3*, *4*). Среднеспинка и заднеспинка в различной степени уменьшенные – короче и

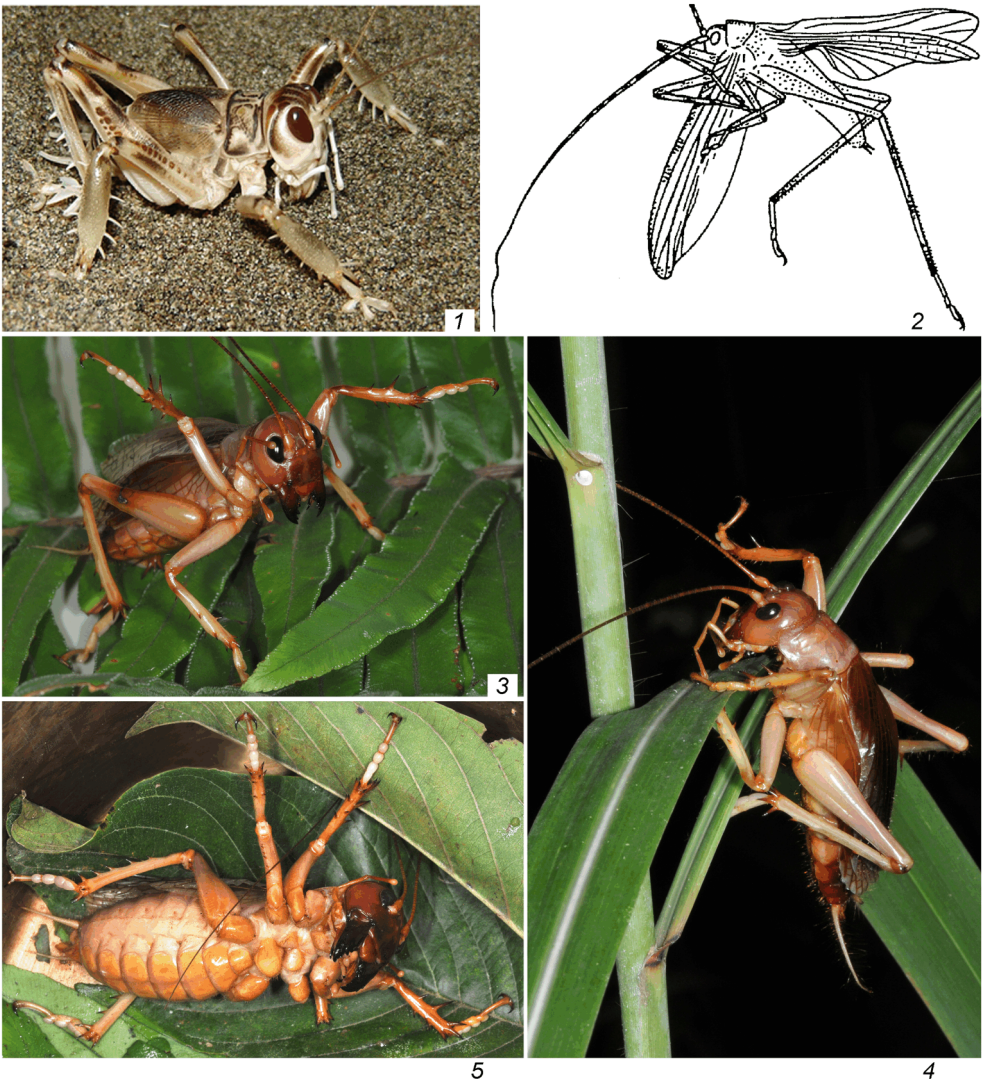


Рис. 2. Stenopelmatidae и Phasmomimidae.

1 – самец *Schizodactylus inexspectatus* (Wern.) в природной обстановке, Турция; *2* – отпечаток самца неопределенного представителя сем. Phasmomimidae из верхней юры Казахстана; *3–5* – *Sia bugajus* sp. n., самец (голотип) в позе угрозы с поднятыми передними ногами (*3*) и в более спокойном состоянии (*4*), самка (паратип) в позе обороны (тело перевернуто на спину) (*5*). *1* – фотография А. В. Горохова; *2* – по: Горохов, 2000; *3–5* – фотографии М. В. Березина.

у́же переднеспинки; плейриты средне- и заднегруди укороченные (рис. 3, *1*, *2*, *6*, *7*, *10–13*); переднее грудное дыхальце с косо-горизонтальной щелью на вертикальной выпуклости, лишенной заднего выступа (рис. 3, *3*, *8*, *14*). Лапки узкие, т. е. без заметных боковых лопастевидных выростов, но с 4 парами маленьких подошвенных подушечек (2 из них на базальном членике и иногда значительно редуцированы; рис. 3, *4*). Продольное жилкование надкрылий, если они развиты, почти полностью параллелизованное (типичное для надсем. Stenopel-

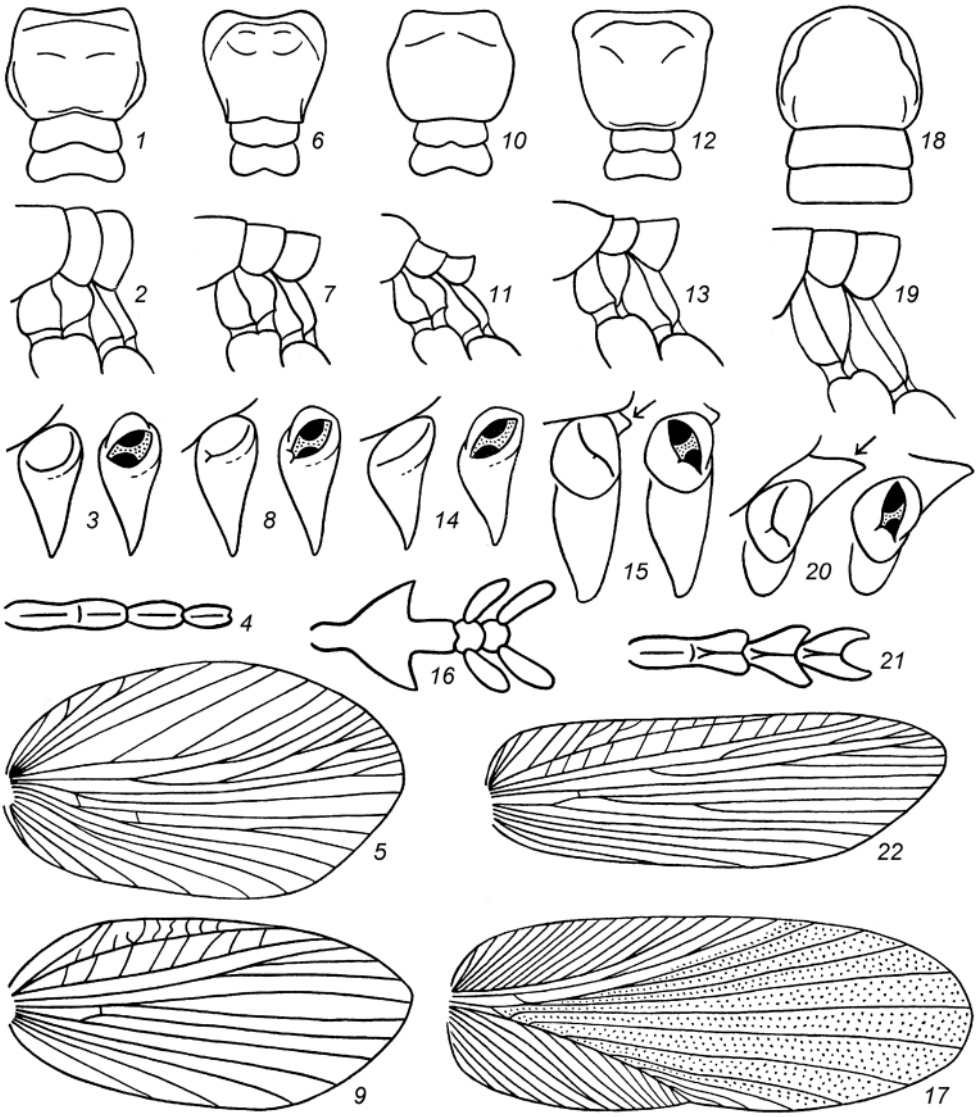


Рис. 3. Stenopelmatidae. Грудь бескрылых экземпляров сверху (*1*, *6*, *10*, *12*, *18*) и их птероторакс с плейритами сбоку (*2*, *7*, *11*, *13*, *19*); переднее грудное дыхальце и выпуклость, на которой оно расположено, с сомкнутыми и раздвинутыми лопастинками дыхальца (*3*, *8*, *14*, *15*, *20*; *стрелка* указывает на задний выступ выпуклости); 3 первых членика задней лапки снизу (*4*, *16*, *21*); надкрылье (*5*, *9*, *17*, *22*; *точками* покрыта веерообразно складывающаяся часть надкрылья, дистальный участок которой закручивается в колечко в покое) (схематично).

1–3 – Maxentius pinguis (Walk.); *4*, *5 – Sia* Giebel; *6–9 – Oryctopterus lagenipes* (Karny), самка (*6*, *7*) и самец (*8*, *9*); *10*, *11 – Oryctopus prodigiosus* Bol., самка; *12–14 – Stenopelmatus talpa* Burm.; *15–17 – Schizodactylus hesperus* B.-Bien.; *18*, *19 – Nippancistroger* Griff.; *21 – Capnogryllacris* Karny; *22 – Hadrogryllacris* Karny. По: Горохов, 1995, с изменениями.

matoidea; рис. 3, *5*, *9*); дистальные части обеих пар крыльев у способных к полету форм не закручиваются в колечки в состоянии покоя (рис. 2, *4*). Нижние части передних тергитов брюшка у форм с развитым феморо-абдоминальным стридуляционным аппаратом снабжены мелкими и беспорядочно разбросанными шипиковидными щетинками, а также одним косо-вертикальным рядом из частых стридуляционных зубчиков на 2-м или 2-м и 3-м тергитах (такой стридуляционный аппарат развит как у имаго, так и у нимф старших возрастов; рис. 4, *1*, *2*, *9*); церки с характерными мелкими грушевидными сенсиллами в проксимально-медиальной части (рис. 4, *3*); гениталии самца мембранозные, с дорсальной и вентральной складками обычно разделенными на 3 и 2 лопасти соответственно (причем срединная лопасть первой складки несколько погружена внутрь генитальной полости; рис. 1, *8–12*), но иногда преобразованными в 2 боковые трубчатые структуры (рис. 1, *13*); яйцеклад значительно укорочен (рис. 4, *7*, *8*, *12*, *13*, *20*, *21*) или редуцирован до нескольких мелких пальцевидных лопастинок, немного выступаюших позади генитальной пластинки .... **Stenopelmatinae.**

– Глаза расположены в верхней части эпикраниума; пространство между усиковыми впадинами узкое или с коротким и округлым в профиль ростральным выступом (рис. 2, *1*; 15, *4*). Среднеспинка и заднеспинка обычно не у́же, а заднеспинка часто не короче переднеспинки; плейриты средне- и заднегруди неукороченные (рис. 3, *18*, *19*); переднее грудное дыхальце с косо-вертикальной щелью на разнообразной по высоте выпуклости, обычно несущей характерный задний выступ в верхней части (рис. 3, *15*, *20*). Лапки с заметными боковыми лопастевидными выростами, а их базальный членик с 1 парой маленьких подошвенных подушечек или без них (рис. 3, *16*, *21*). Строение крыльев также более разнообразно, чем у Stenopelmatinae (рис. 3, *17*, *22*). Беспорядочно разбросанные шипиковидные щетинки феморо-абдоминального стридуляционного аппарата, если он развит, отсутствуют или незаметны, но косо-вертикальный ряд или 2 таких ряда из частых стридуляционных зубчиков на каждой нижней части 2-го и 3-го или 2–4-го тергитов брюшка часто хорошо развиты (в том числе и у нимф старших возрастов; рис. 4, *14*, *15*); церки без грушевидных сенсилл; гениталии самца (рис. 1, *14–20*) с дорсальной складкой обычно почти не подразделенной на лопасти и нередко частично склеротизованной, и с вентральной складкой, полностью мембранозной и довольно разнообразной по строению (но иногда дорсальная складка преобразована в удлиненную структуру, вдающуюся внутрь генитальной полости; рис. 1, *16–18*); яйцеклад от хорошо развитого и длинного до практически совсем редуцированного (рис. 4, *25*, 26; 6, *12*, *19*, *20*) ..... 2.

2. Пространство между усиковыми впадинами очень узкое и без рострального выступа (рис. 2, *1*). Переднее грудное дыхальце расположено на высокой вертикальной выпуклости, снабженной небольшим задним выступом сверху (иногда этот выступ может быть редуцирован; рис. 3, *15*). Лапки с 1 парой довольно тонких боковых лопастевидных выростов на 2-м и 3-м члениках; 1-й членик задней лапки с 1 парой похожих или расширенных выростов и практически без подошвенных подушечек (рис. 3, *16*). Продольное жилкование надкрылий, если они хорошо развиты, частично не параллелизовано, поскольку вдоль бокового края дорсальной плоскости надкрылья расположена продольная жилка, от которой последовательно и косо отходят многочисленные ветви, направленные немного

в разные стороны (рис. 3, *17*); дистальные части обеих пар крыльев у способных к полету форм закручиваются в колечки в состоянии покоя (столь значительные изменения в строении крыльев связаны, наиболее вероятно, с адаптацией к роющему образу жизни, сопровождающейся компактизацией сложенных крыльев и коробчатым, почти как у сверчков, складыванием надкрылий). Феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат, если развит, состоит из 1 ряда стридуляционных шипиков на каждой нижней части 2-го, 2-го и 3-го или 2–4-го тергитов брюшка (рис. 4, *14*); гениталии самца с вентральной складкой не подразделенной на лопасти и с дорсальной складкой сильно удлиненной, полусклеротизованной (полумембранозной) и глубоко вдающейся внутрь генитальной полости (рис. 1, *16–18*), но иногда сильно редуцированной, возможно, в связи с ларвализацией имаго (рис. 1, *19*, *20*); яйцеклад практически совсем редуцирован (рис. 4, *25*, *26*; 6, *12*, *19*, *20*) ..... **Schizodactylinae.**

– Пространство между усиковыми впадинами сравнительно широкое, с коротким, округлым в профиль ростральным выступом (рис. 15, *4*). Переднее грудное дыхальце расположено на сравнительно низкой выпуклости, снабженной крупным задним выступом сверху (рис. 3, *20*). Лапки с 1 парой расширенных боковых лопастевидных выростов на 1-м, 2-м и 3-м члениках; 1-й членик задней лапки также с 1 парой маленьких подошвенных подушечек в проксимальной половине (рис. 3, *21*). Крылья, если хорошо развиты, приблизительно как у Stenopelmatinae (рис. 3, *22*), т. е. без вышеперечисленных специализаций, характерных для Schizodactylinae. Феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат, если развит, обычно состоит из 2 рядов стридуляционных зубчиков на каждой нижней части 2-го и 3-го тергитов брюшка (рис. 4, *15*); гениталии самца полностью мембранозные или с частично склеротизованной дорсальной складкой, причем последняя складка довольно короткая, а вентральная складка обычно подразделена на 3 мембранозные лопасти (рис. 1, *14*, *15*); яйцеклад развит (от длинного до заметно укороченного) ..... **Gryllacridinae.**

Подсем. STENOPELMATINAE – настоящие лжекузнечики

Это подсемейство здесь разделено как минимум на 4 трибы: Stenopelmatini Burmeister, 1838; Siini Gorochov, 1988, stat. resurr.; Maxentiini trib. n.; Oryctopterini Gorochov, 1988, trib. resurr. Первая триба известна лишь из Центральной и Северной Америки и включает следующие роды: *Stenopelmatus* Burmeister, 1838; *Stenopelmatopterus* Gorochov, 1988; *Ammopelmatus* Tinkham, 1965 и *Viscainopelmatus* Tinkham, 1970, близкие к *Stenopelmatus* или похожие на него, но с недостаточно понятными отличиями от этого рода.

Вторая триба содержит один род с Малайского архипелага (*Sia* Giebel, 1861) и один ископаемый род из эоценового балтийского янтаря (*Electrosia* Gorochov, 2010), а третья – только род *Maxentius* Stål, 1876, stat. resurr. из Африки. Следует отметить, что Д. Отте (Otte, 2000) впервые придал Siini статус трибы и сделал *Maxentius* подродом рода *Sia*. Позднее эта триба снова стала рассматриваться как подсемейство (Cigliano et al., 2020), но *Maxentius* продолжал считаться подродом (Weissman, Bazelet, 2013; Cigliano et al., 2020). Такое объединение родов *Maxentius* и *Sia* явно ошибочно, поскольку по строению копулятивного аппарата *Maxentius* более сходен с родами

Stenopelmatini, чем с настоящими представителями рода *Sia*, и заслуживает не только родового статуса, но и обособления в составе отдельной (новой) трибы.

Четвертая триба (Oryctopterini) включает один род из Шри-Ланки (*Oryctopterus* Karny, 1937, gen. resurr.), но может быть синонимом или подтрибой трибы Oryctopini Kevan, 1986, содержащей один род из Индии (*Oryctopus* Brunner-Wattenwyl, 1888). Копулятивные структуры рода *Oryctopus* практически не изучены, а передние голени у его представителей значительно короче и толще, чем у *Oryctopterus*, и снабжены крепкими копательными шипами в дистальной части, тогда как у *Oryctopterus* передние голени тонкие и довольно длинные, снабжены маленькими шипами лишь на вершине и не участвуют в рытье почвы или участвуют в этом особым образом, либо могут использоваться как колющие орудия защиты или нападения. Таким образом, синонимизация этого рода с *Oryctopus* (Johns, 1997) ошибочна, а Oryctopterini с Oryctopini (Cigliano et al., 2020) – преждевременна. Диагностические признаки триб подсем. Stenopelmatinae приведены в определительной таблице ниже.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ТРИБ ПОДСЕМ. STENOPELMATINAE

1. Передние голени умеренно или слабо утолщенные, не тонкие на вершине (рис. 4, *5*, *18*); 1-й стернит брюшка разнообразный по строению (рис. 4, *4*, *16*, *17*); 10-й тергит брюшка самца с 1 парой широко расставленных копулятивных крючков (рис. 4, *6*, *19*; 5, *1*); генитальная пластинка самца без грифельков (рис. 4, *6*, *19*; 5, *1*); гениталии самца короткие, полностью мембранозные и не втяжные, т. е. их проксимальная часть не удлиненно-трубчатая, а более дистальная часть не способна частично втягиваться внутрь трубчатой части; дорсальная складка гениталий подразделена на 3, а вентральная – на 2 лопасти (рис. 1, *8–12*); яйцеклад сильно укорочен (рис. 4, *7*, *8*, *20*, *21*) ..... 2.

– Передние голени примерно такие же, но могут быть сильно утолщенными или тонкими на вершине (рис. 4, *11*, *22*, *24*). 1-й стернит брюшка довольно узкий (его ширина не более чем в 1.5 раза больше длины) и хорошо обособлен от стернита заднегруди (рис. 4, *10*); 10-й тергит брюшка самца без копулятивных крючков (рис. 4, *23*; 5, *2*); генитальная пластинка самца с грифельками или без них (рис. 4, *23*; 5, *3–5*, *9*, *12*); гениталии самца также более разнообразные (рис. 1, *13*; 4, *23*; 5, *7*, *8*, *10*, *11*); яйцеклад заметно укорочен (рис. 4, *12*, *13*) или редуцирован до нескольких мелких пальцевидных выростов, незначительно выступающих позади генитальной пластинки ..... 3.

2. 1-й стернит брюшка довольно широкий (его ширина более чем в 1.5 раза больше длины) и плотно примыкает к стерниту заднегруди (рис. 4, *16*, *17*); феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат отсутствует (полностью редуцирован?); крючки 10-го тергита брюшка самца расположены на особых выступах тергита, направленных назад и вниз (рис. 4, *19*) ..... **Stenopelmatini.**

– 1-й стернит брюшка довольно узкий (его ширина не более чем в 1.5 раза больше длины) и хорошо обособлен от стернита заднегруди (рис. 4, *4*); феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат развит, состоит из множества беспорядочно разбросанных мелких бугорков или палочковидных щетинок на нижних половинах 1–3-го тергитов брюшка, а также 1 почти вертикального ряда из частых стридуляционных зубчиков на каждой нижней части 3-го или 2-го и 3-го тергитов брюшка (рис. 4, *1*, *2*); крючки 10-го тергита брюшка самца расположены на

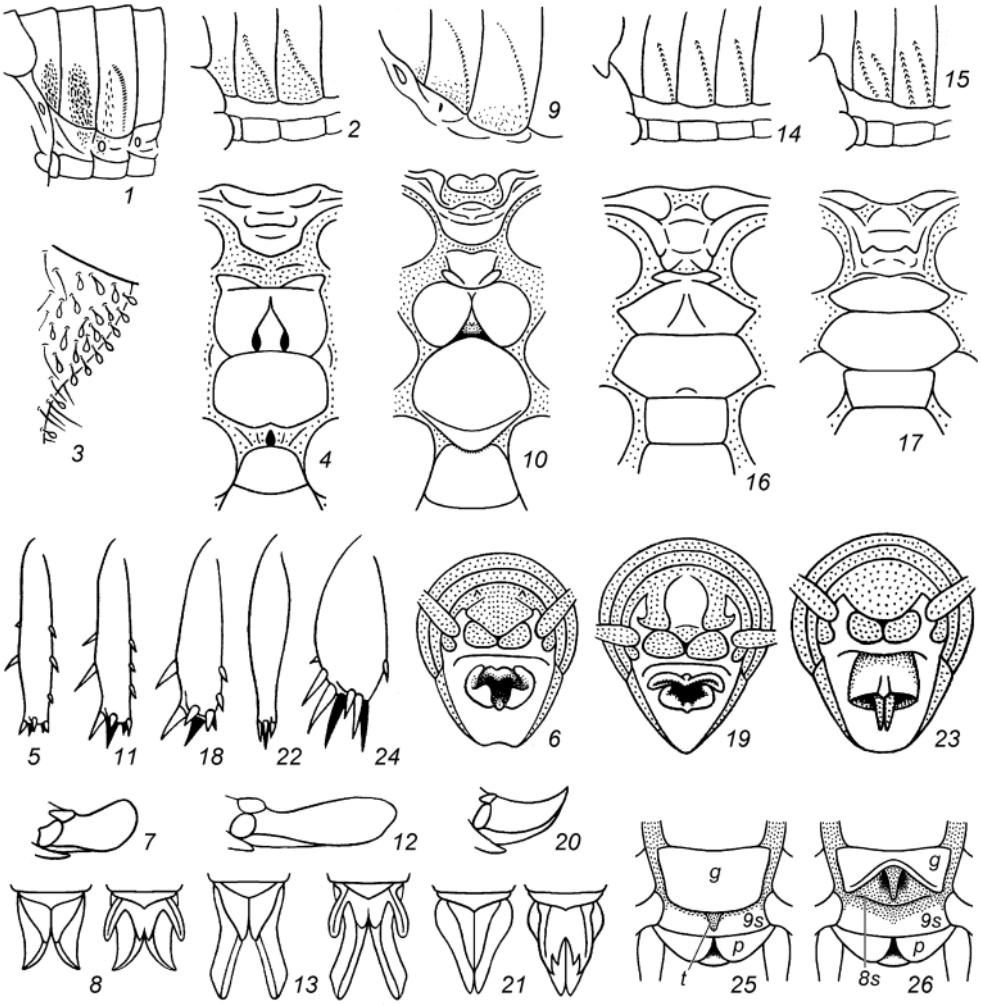


Рис. 4. Stenopelmatidae. Феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат на передних тергитах брюшка (*1*, *2*, *9*, *14*, *15*); медиальная часть основания церка сверху (*3*); стерниты груди снизу (*4*, *10*, *16*, *17*); передняя голень сбоку (*5*, *11*, *18*, *22*, *24*); вершина брюшка самца сзади (*6*, *19*, *23*); яйцеклад сбоку (*7*, *12*, *20*); яйцеклад снизу, но с сомнутыми и раздвинутыми нижними створками (*8*, *13*, *21*); генитальная пластинка самки и область полностью редуцированного яйцеклада снизу, нормальное положение (*25*) и с отогнутой вниз дистальной частью этой пластинки (*26*) (схематично).

1 – Maxentius pallidus (Walk.); *2–8 – M. pinguis* (Walk.); *9*, *10 – Sia bugajus* sp. n.; *11–13 – Sia* sp.; *14 – Schizodactylus* sp., протонимфа; *15 – Diaphanogryllacris* Karny; *16 – Stenopelmatopterus* Gor.; *17–21 – Stenopelmatus talpa* Burm.; *22*, *23 – Oryctopterus lagenipes* (Karny); *24 – Oryctopus prodigiosus* Bol.; *25*, *26 – Schizodactylus hesperus* B.-Bien. *2*, *3*, *5–8*, *11–15*, *18–24* – по: Горохов, 1995, с изменениями.

8s, *9s* – 8-й и 9-й стерниты брюшка; *g* – генитальная пластинка; *p* – парапрокт; *t* – срединный язычок генитальной пластинки.

незначительно увеличенных участках этого тергита (рис. 4, *6*; 5, *1*) .... **Maxentiini** Gorochov, trib. n.

[Типовой и единственный род трибы – *Maxentius* Stål, 1876 (Африка), название его – существительное мужского рода.]

3. Передние голени слабо утолщенные и не тонкие на вершине (рис. 4, *11*). Феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат развит и похож по строению на таковой Maxentiini, но беспорядочно разбросанные бугорки менее многочисленные, а ряд из стридуляционных зубчиков расположен на каждой нижней части 2-го и 3-го тергитов брюшка (рис. 4, *9*); гениталии самца полностью мембранозные или лишь с очень мелкими склеротизованными участками, удлиненные и втяжные, т. е. их проксимальная часть удлиненно-трубчатая, а более дистальная часть способна частично втягиваться внутрь трубчатой части; боковые части генитальной полости самца еще более обособлены одна от другой, чем у Stenopelmatini и Maxentiini, поскольку дистальная половина гениталий преобразована в пару трубчатых структур, открывающихся в единую полость лишь в проксимальной половине гениталий (рис. 1, *13*; 5, *7*, *8*, *10*, *11*); яйцеклад заметно укорочен (рис. 4, *12*, *13*) ..... **Siini.**

– Передние голени слабо утолщенные и тонкие на вершине (рис. 4, *22*), но если *Oryctopini* относятся к этой же трибе, то эти голени могут быть также сильно утолщенными и не тонкими на вершине (рис. 4, *24*). Феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат отсутствует; гениталии самца напоминают таковые Stenopelmatini и Maxentiini, но с дорсальной складкой, лишенной лопастей (кроме очень короткой срединной лопастинки) и, возможно, со значительно более длинными лопастями вентральной складки (рис. 4, *23*); яйцеклад редуцирован до нескольких мелких пальцевидных выростов, незначительно выступающих позади генитальной пластинки ..... **Oryctopterini.**

Род **SIA** Giebel, 1861

Этот род был первоначально описан для одного яванского вида (*Sia ferox* Giebel, 1861). Вскоре тоже с Явы был описан *Anostostoma couloni* Saussure, 1862, который был ошибочно включен в австралийский род, принадлежащий к другому семейству (Anostostomatidae). Для последнего вида дважды и под разными названиями (*Licola* Walker, 1869 и *Bugajus* Brunner-Wattenwyl, 1888) устанавливался самостоятельный род. Но затем все эти виды и роды были синонимизированы (Kirby, 1906; Caudell, 1909), что, вероятно, правильно, но проверить уже невозможно, поскольку сохранился лишь один типовой экземпляр *S. ferox* (самка) (Cigliano et al., 2020). Позднее был обнаружен еще один вид (*S. incisa* Karny, 1926 с Малайского полуострова); сначала он был описан как подвид *S. ferox*, а затем его ранг был поднят до видового (Karny, 1937). В последней работе *S. ferox* также был указан для Суматры, Борнео и о. Оби около Новой Гвинеи, а *S. incisa* был дополнительно, но под вопросом, указан для Борнео. Такое широкое распространение этих очень крупных, плохо летающих и не приспособленных к жизни на древесных стволах видов вызывает большое сомнение. Более того, я имел возможность изучить экземпляры этого рода с Явы, Суматры и Борнео, а также сравнить их с фотографиями типовых экземпляров *S. ferox* и *S. incisa* (см. Cigliano et al., 2020), что позволило выявить три морфологически различимых и географически обособленных вида: один из них (*S. incisa*) распространен на Малай-

ском полуострове и Суматре, которые фаунистически очень близки (за исключением самого юга Суматры, по видовому составу более сходного с Явой); второй вид (*S. ferox*) известен с Явы; третий вид обнаружен в северной части Борнео и описывается ниже как новый для науки.

Sia bugajus Gorochov, sp. n. (рис. 2, *3–5*; 4, *9*, *10*; 5, *2–8*).

М а т е р и а л. **Малайзия,** о. Борнео, *штат Сабах* («*Sabah*»): национальный парк «Crocker Range» недалеко от г. «Keningau», 1000–1300 м, на ветвях кустов у лесной тропы, ночью, 2–6.V.2013 (А. Горохов, В. Горохова), 2 ♂ – голотип и паратип, 1 ♀ – паратип [ЗИН]; гора «Trus Madi», ~1000 м, в лесу, на свет, 13–25.V.2007 (А. Горохов), 1 ♂ – паратип [ЗИН]; «Nord Borneo», «*Sia ferox* Giebel det. Ander», 1 ♂ – паратип [МИЗ].

С а м е ц (голотип). Тело очень крупное, типичного для рода облика (рис. 2, *3*, *4*). Окраска однотонно светло-коричневая, но с коричневыми мандибулами, желтоватыми нижней половиной клипеуса и верхней частью лабрума, желтовато-полупрозрачными мембранами вдоль костального и анального краев надкрылья, почти прозрачными мембранами большей части заднего крыла (кроме костальной лопасти, желтоватой в дистальной части и светло-коричневой проксимальнее) и затемненными дистальными частями шипов и шпор на ногах. Голова крупная, высокая, но довольно короткая (слегка уплощенная спереди); ее ширина приблизительно равна ширине и длине переднеспинки; глаза вертикально удлиненные, овально-почковидные, но суженные в нижней части, расположены в средней (по высоте) части эпикраниума и практически не выступающие по бокам; рострум редуцирован, а на его месте кверху от середины усиковых впадин расположена слабая вогнутость с едва выпуклой срединной частью, которая расширяется книзу и кверху (причем нижняя порция этой части существенно длиннее верхней), а также снабжена низкими и узкими (но отчетливыми) килями по бокам; расстояние между усиковыми впадинами примерно вдвое больше ширины скапуса; клипеальный шов стерт в срединной трети и округло загнут кверху по бокам; ротовые части нормального строения, с мощными мандибулами и тонкими и умеренно длинными щупиками (максиллярный щупик с предпоследним члеником самым длинным, с 3-м члеником почти в 1.3 раза более коротким и с последним – промежуточным между ними по длине). Переднеспинка слегка расширяющаяся кпереди, с довольно глубокой бороздой вдоль переднего края, тянущейся от одной боковой лопасти до другой, и со слабой поперечной вогнутостью на диске вдоль его заднего края; передний и задний края диска слабовогнутые; задняя лопасть переднеспинки очень короткая и отделена от боковых лопастей очень пологими плечевыми выемками; каждая боковая лопасть с округло-угловидным передневерхним выступом и волнистым нижним краем. Крылья длинные; вершины надкрылий и задних крыльев достигают вершины генитальной пластинки в состоянии покоя; ширина надкрылья приблизительно в 2.2 раза меньше длины, а его дистальная часть заметно сужающаяся к закругленной вершине; продольное жилкование, типичное для рода, параллелизованное в надкрыльях и веерообразное в заднем крыле (поперечные жилки в обеих парах крыльев хорошо развиты и умеренно многочисленные). Ноги также типичного для рода строения, сильные и умеренно длинные; переднее и среднее бедра несколько утолщенные, с 4–6 небольшими неотчлененными шипами только на нижнем внутреннем киле среднего бедра; заднее бедро значительно более длинное и заметно (но не сильно) более утолщенное в проксимальной половине (т. е. адаптировано к сравнительно слабым прыжкам), с 4 небольшими неотчлененными шипами лишь на нижнем наружном киле; передняя голень с 2 внутренними и 1 наружным верхними шипами, 2 наружными и 1 внутренним нижними шипами, а также с 2 наружными и 3 внутренними вершинными шпорами, причем только проксимальный верхний шип почти неотчлененный и расположен в средней части бедра, а все остальные шипы и шпоры отчлененные и расположены дистальнее (по величине все шипы и шпоры немного крупнее таковых на бедрах, но дистальный внутренний шип и 2 верхние внутренние вершинные шпоры значительно более длинные); вооружение средней голени похоже на таковое передней, но верхних внутренних шипов 3, нижних шипов 1 пара (внутренний из этих шипов приближен к шпорам), а вершина голе-

ни с 2 внутренними и 3 наружными шпорами, причем все шипы и шпоры отчлененные и некрупные, а проксимальный внутренний верхний шип расположен в основании голени; задняя голень с 5 внутренними и 4 наружными верхними неотчлененными и некрупными шипами, без нижних шипов и с 3 парами вершинных шпор, из которых 2 внутренние и 2 наружные верхние шпоры заметно более длинные. Брюшко сравнительно длинное; феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат развит, включает 1 почти вертикальный и слегка дуговидный ряд стридуляционных зубчиков на каждой нижней части 2-го и 3-го тергитов брюшка, а также беспорядочно разбросанные и немногочисленные короткие шипиковидные бугорки в нижних частях 1–3-го тергитов брюшка (рис. 4, *9*); предпоследний тергит брюшка с очень короткой (едва выпуклой) верхнезадней лопастью, прикрывающей сверху лишь переднюю часть последнего тергита; последний тергит снабжен округло-прямоугольной поперечной верхнезадней лопастью, которая заметно (но не далеко) выступает позади основания церок и имеет едва выемчатую (почти обрубленную) вершину; какие-либо крючки или зубчики на последнем тергите отсутствуют (рис. 5, *2*); эпипрокт и парапрокты небольшие, простые, с широкоокругленными видимыми частями; церки также простые, умеренно длинные и тонкие, без каких-либо иных специализаций кроме тех, что свойственны Stenopelmatinae; генитальная пластинка заметно удлиненная, с расширенным основанием и суженной более дистальной частью, которая по бокам выпуклая (т. е. эта пластинка с S-образными боковыми краями), а на вершине снабжена очень узкой и умеренно глубокой срединной выемкой, а также 1 парой умеренно коротких и почти пальцевидных грифельков (рис. 5, *3*); гениталии практически полностью мембранозные, с каждой из дистальных ветвей несущей сравнительно короткую шиповидную вентромедиальную лопасть и немного более длинную дорсолатеральную лопасть (последняя лопасть снабжена двумя округлыми и почти полумембранозными лопастинками на вершине; рис. 5, *7*, *8*).

Вариации. Другие самцы (паратипы) отличаются от голотипа лишь немного меньшим или незначительно бóльшим числом шипов на среднем и заднем бедрах, а также слегка более глубокой (рис. 5, *4*) или едва более широкой (рис. 5, *5*) вершинной выемкой генитальной пластинки; у самца с горы «Trus Madi» верхняя половина клипеуса интенсивно коричневая, а мандибулы – темно-коричневые.

Самка. Тело похоже на таковое самцов, но еще крупнее; окраска похожа на таковую самца с горы «Trus Madi», но нижняя часть эпикраниума почти вся интенсивно коричневая, а верхняя половина клипеуса почти темно-коричневая; голова очень крупная, немного шире длины переднеспинки; рострум почти без килей в верхней части (выше наиболее узкого участка между килями); расстояние между усиковыми впадинами примерно в 2.3 раза шире скапуса; переднеспинка немного сильнее расширяется кпереди; феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат похож на таковой самца, но 1-й тергит брюшка практически без шипиковидных бугорков; предпоследний тергит без задней лопасти; последний тергит с немного более маленькой (но сходной по форме) задней лопастью; генитальная пластинка треугольная, с отчетливо угловидной и едва оттянутой кзади вершиной, но без какой-либо вершинной выемки (рис. 5, *6*); яйцеклад практически такой же, как на рис. 4, *12*, *13*.

Длина (в мм). Тело: ♂ – 55–65, ♀ – 63; тело с крыльями: ♂ – 61–65, ♀ – 68; переднеспинка: ♂ – 11–12, ♀ – 13; надкрылье: ♂ – 44–47, ♀ – 49; переднее бедро: ♂ – 14.5–15, ♀ – 16; заднее бедро: ♂ – 24–25.5, ♀ – 27; задняя голень: ♂ – 24.5–26, ♀ – 28; задняя лапка: ♂ – 17–18, ♀ – 19; яйцеклад – 6.2.

Сравнение. Новый вид отличается от *S. ferox* менее постепенно сужающейся к вершине генитальной пластинкой самца, менее глубокой и менее широкой вершинной выемкой этой пластинки, значительно более короткими грифельками (ср. рис. 5, *3–5* и 5, *9*), более короткими вентромедиальными лопастями в гениталиях самца, не склеротизованными и не крючковидными вершинными лопастинками их дорсомедиальных лопастей (рис. 5, *7*, *8* и 5, *10*, *11*), а также угловидной (а не закругленной) вершиной

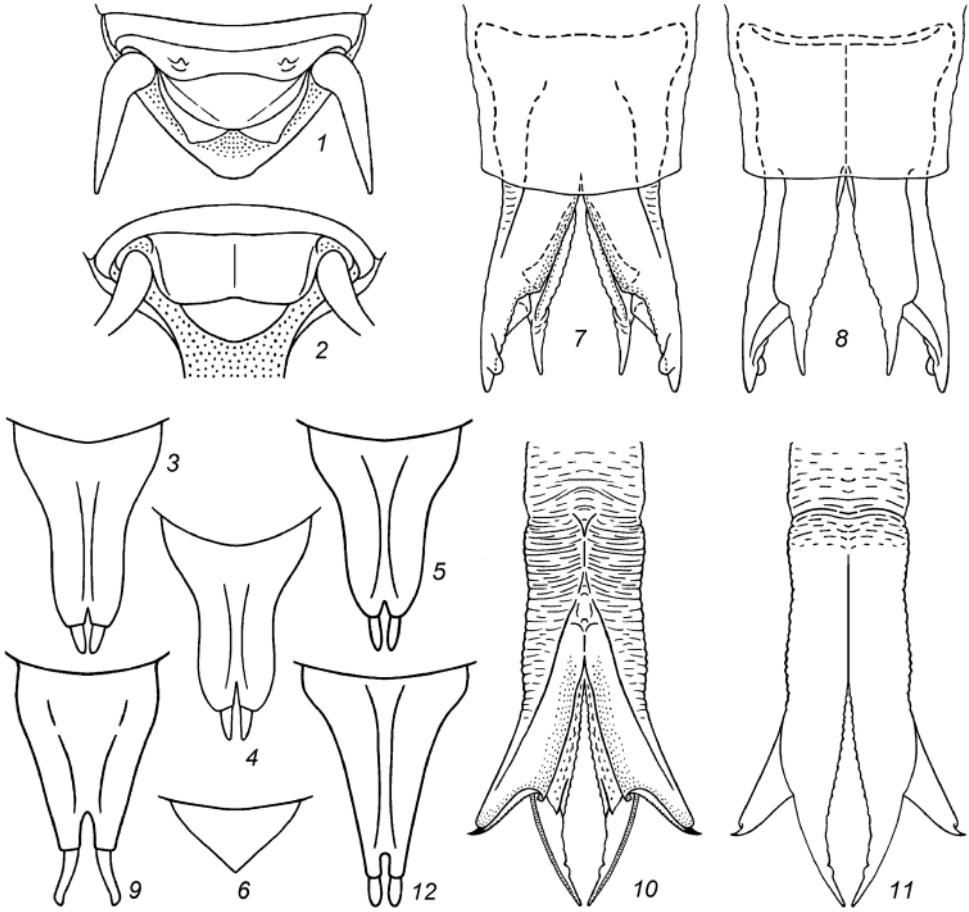


Рис. 5. Stenopelmatinae. Вершина брюшка самца сверху и слегка сзади (*1*, *2*); генитальная пластинка самца (*3–5*, *9*, *12*) и самки (*6*) снизу; гениталии самца с дистальной половиной, втянутой в проксимальную (*7*, *8*), и с обоими половинами, не втянутыми одна в другую (рис. *10*, *11*), сверху (*7*, *10*) и снизу (*8*, *11*) (схематично).

1 – Maxentius pallidus (Walk.); *2–8 – Sia bugajus* sp. n.; *9–11 – S. ferox* Giebel; *12 – S. incisa* Ander.

генитальной пластинки самки (рис. 5, *6*). От *S. incisa* новый вид отличается выпуклыми боковыми краями дистальной половины генитальной пластинки самца, более узкой (угловидной) передней частью вершинной выемки этой пластинки, более широкими несущими грифельки лопастями по бокам от этой выемки (рис. 5, *3–5* и 5, *12*), а также отсутствием какой-либо выемки на вершине генитальной пластинки самки (рис. 5, *6*).

Этимология. Видовое название – существительное мужского рода, дано по родовому названию *Bugajus* (от тюркского корня, означающего быка) в связи с крупными размерами и крепким телосложением.

Sia ferox Giebel, 1861 (рис. 5, *9–11*).

М а т е р и а л. **Индонезия,** о. Ява, «Halimun Salak N. P., WP 677», 20.III.2012 (Н. Юнаков), 1 ♂ [ZIN].

Этот самец внешне очень похож на самцов *S. bugajus* sp. n., но участки клипеуса вдоль остатков клипеального шва и мандибулы коричневые, остальные части клипеуса и весь лабрум светло-коричневые, верхнезадняя лопасть последнего тергита несколько более вогнутая сзади, генитальная пластинка с почти прямыми боковыми краями (если смотреть снизу) и более крупной вершинной выемкой, грифельки этой пластинки значительно более длинные (рис. 5, *9*), а гениталии с вентромедиальными шиповидными лопастями более длинными, чем дорсолатеральные лопасти (причем дистальные лопастинки на каждой из последних лопастей очень короткие: одна из них с маленьким склеротизованным и крючковатым шипиком на вершине, а другая – полностью мембранозная и округлена на вершине; рис. 5, *10*, *11*). Самка этого яванского вида, судя по фотографии его голотипа (Cigliano et al., 2020), отличается от самки *S. bugajus* sp. n. округленной (а не угловидной) вершиной генитальной пластинки.

Sia incisa Karny, 1926 (рис. 5, *12*).

М а т е р и а л. **Индонезия,** о. Суматра, «*Bugajus couloni* Sss», «*Sia incisa* Karny det. Ander», 1 ♂ [МИЗ].

Этот самец отличается от самцов *S. bugajus* sp. n. признаками, перечисленными в разделе о сравнении последнего вида с другими видами рода (ср. рис. 5, *3–5* и 5, *12*). От *S. ferox* он отличается более узкой в дистальной части генитальной пластинкой самца с более маленькой вершинной вырезкой и значительно более короткими грифельками (рис. 5, *9* и 5, *12*), а также гениталиями самца, похожими на таковые *S. bugajus* sp. n., но, возможно, имеющими почти обрубленные дистальные части дорсолатеральных лопастей. Самка *S. incisa*, судя по фотографиям голотипа этого вида с Малайского полуострова (Cigliano et al., 2020) и неправильно определенного экземпляра с Суматры (Desutter-Grandcolas, 2020a: *S. ferox*), отличается от обоих перечисленных выше видов наличием маленькой выемки на вершине генитальной пластинки.

Род **MAXENTIUS** Stål, 1876

Этот род включает 4 вида из Южной Африки (Cigliano et al., 2020): *M. pinguis* (Walker, 1869); *M. pallidus* (Walker, 1869); *M. kuhlgatzi* Karny, 1910 и *M. canus* Péringuey, 1916. Кроме того, в этом роде были описаны еще 4 вида, названия которых были сведены в синонимы к *M. pinguis* и *M. pallidus* в те времена, когда на тонкие признаки стридуляционных аппаратов и копулятивных устройств еще почти не обращали внимания (Kirby, 1906); таким образом, получилось, что эти бескрылые виды имеют весьма широкое распространение (от Центральноафриканской Республики до юга Южной Африки), тогда как другие бескрылые роды того же семейства в Африке (*Comicus*) и Центральной Америке (*Stenopelmatus*) представлены многочисленными видами со значительно более узкими ареалами. Возможно, эти синонимизированные названия или некоторые из них принадлежат хорошим видам, но для выяснения этой проблемы требуется дополнительное исследование. В данный момент можно лишь констатировать, что виды этого рода распадаются на 3 группы, различия между которыми предполагают подродовой уровень дивергенции. Эти различия перечислены ниже в определительной таблице подродов и признанных видов рода *Maxentius*.

1. Передние ноги умеренно короткие (длина их голени приблизительно в 1.3–1.5 раза меньше высоты головы) и с 2 крупными дорсальными шипами на наружном крае голени ..... 3.

– Передние ноги довольно длинные (длина их голени примерно равна высоте головы) и с 3 крупными дорсальными шипами на наружном крае голени. Подрод ***Amaxentius*** Gorochov, subgen. n. ..... 2.

[Состав: типовой вид – *Maxentius kuhlgatzi* Karny, 1910; *M. canus* Péringuey, 1916. Этимология: название образовано от родового названия *Maxentius* с латинизированной греческой приставкой «а-», означающей «не» или «против»).]

2. Окраска контрастная – с поперечными темными полосами на светлом фоне .... **M. (A.) kuhlgatzi.**

– Окраска почти однотонно светлая – лишь с затемненными вершинами шипов и шпор на ногах ..... **M. (A.) canus.**

3. Феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат с 1 рядом стридуляционных зубчиков на каждой нижней части 2-го и 3-го тергитов брюшка, а также с короткими и почти зубчиковидными беспорядочно разбросанными бугорками около этого ряда (рис. 4, *2*; 7, *8*, *9*); последний тергит брюшка самца слит с эпипроктом в срединной части (рис. 4, *6*); гениталии самца с заметно расширенной вершиной срединной лопасти дорсальной складки, т. е. с запирательным механизмом (рис. 1, *10*, *11*) ..... подрод **Maxentius** s. str.

[Состав: типовой вид – *Maxentius repens* Stål, 1876; его возможный синоним – *Stenopelmatus pinguis* Walker, 1869.]

– Феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат с 1 рядом стридуляционных зубчиков на каждой нижней половине только 3-го тергита брюшка, а также с тонкими и умеренно длинными палочковидными, беспорядочно разбросанными щетинками (вместо коротких бугорков) на нижних частях 1–3-го тергитов брюшка (рис. 4, *1*; 7, *7*); последний тергит брюшка самца не слит с эпипроктом (рис. 5, *1*); гениталии самца с узкой (не расширенной) вершиной срединной лопасти дорсальной складки, т. е. без запирательного механизма (рис. 1, *12*) .... подрод **Eumaxentius** Gorochov, subgen. n.

[Состав: типовой вид – *Stenopelmatus pallidus* Walker, 1869; его возможные синонимы: *S. bicolor* Walker, 1869, *S. zonatus* Walker, 1869 и *Maxentius fuscofasciatus* Stål, 1876. Этимология: название образовано от родового названия *Maxentius* с латинизированной греческой приставкой «eu-», означающей «хороший» или «настоящий».]

Подсем. SHIZODACTYLINAE – монстровидные лжекузнечики

Это подсемейство включает 2 близких современных рода: *Shizodactylus* Brullé, 1835 (= *Dactylocomicus* Karny, 1931), распространенный от южной Турции до Юго-Восточной Азии, и *Comicus* Brunner-Wattenwyl, 1888, встречающийся только в Африке. Сравнительно недавно были также описаны ископаемый род *Brauckmannia* Martins-Neto, 2007, gen. resurr. из верхней половины нижнего мела Бразилии и сем. Brauckmanniidae Martins-Neto, 2007 для этого рода. Вскоре они были синонимизиро-

ваны с *Schizodactylus* и Schizodactylinae (Heads, Leuzinger, 2011), что правильно для надродовых таксонов, но очень сомнительно для родовых; здесь я восстанавливаю род *Brauckmannia*, поскольку, судя по приведенной фотографии в вышеупомянутой статье, боковые лопастевидные выросты 1-го членика его задней лапки расположены заметно дистальнее (т. е. более примитивно), чем у *Schizodactylus* и *Comicus*, и, таким образом, 2 последних рода явно синапоморфны по этому признаку в сравнении с *Brauckmannia* и Gryllacridinae (ср. рис. 6, *1–3*, *17*).

Следует также отметить, что для *Comicus* было описано отдельное подсемейство (Comicinae Ander, 1939, syn. n.), которое позднее было понижено в ранге до трибы (Irish, 1986), а здесь синонимизируется с Shizodactylinae. Эта синонимизация вызвана тем, что *Comicus* отличается от *Schizodactylus* в основном лишь редукцией некоторых структур (исчезновением крыльев и заднего выступа выпуклости переднего грудного дыхальца, но также утончением боковых лопастевидных выростов на лапках и, возможно, ларвализацией гениталий самца; рис. 1, *16–20*; 6, *3*, *17*) и обладает сходным строением некоторых других копулятивных структур: последний тергит самца с довольно крупной задней срединной лопастью (более длинной у *Schizodactylus* и короткой у *Comicus*), которая снабжена парой низких килей сверху-сзади, усаженных мелкими щетинковидными шипиками, но у *Schizodactylus* эти кили широкие, уплощенные и расположены почти параллельно и близко один от другого (рис. 6, *4*, *6*), тогда как у *Comicus* кили узкие, расположены в виде пары дуговидных складочек у основания церок и далеко один от другого (рис. 6, *8*); парапрокты самца с крючками, направленными вверх, но у *Schizodactylus* эти парапрокты несколько удлиненные и с мелким крючком на каждом (рис. 6, *4*, *6*), а у *Comicus* они короче и со сравнительно более крупными крючками (рис. 6, *8*); генитальная пластинка самца без грифельков, но у *Comicus* довольно разнообразна по форме (рис. 6, *5*, *7*, *9*, *14*); у самок яйцеклад полностью редуцирован – от него остаются лишь один видимый снизу стернит брюшка (9-й) в форме поперечной частично склеротизованной складки, расположенной между парапроктами и генитальной пластинкой, и мембранозный рудимент 8-го стернита брюшка, полностью прикрытый снизу генитальной пластинкой; у *Schizodactylus* эта пластинка снабжена срединным мягким язычком, выдающимся сзади за ее задний край (рис. 4, *25*, *26*), а у *Comicus* она без такого язычка, но также довольно разнообразна по форме (рис. 6, *11*, *12*, *15*, *18–20*).

Comicus orangensis Gorochov, sp. n. (рис. 1, *19*, *20*; 6, *8–13*; 7, *1*, *2*; 8, *1*).

Материал. **Южная Африка,** *штат «Northern Cape»*, ~80 км к западо-юго-западу от г. «Upington», национальный парк «Augrabies», 300–400 м, полупустыня недалеко от р. Оранжевая, ночью на песке, 5–6.I.2008 (А. Горохов, А. Сочивко), 3 ♂ – голотип и паратипы, 1 ♀ – паратип [ЗИН].

Самец (голотип). Тело маленькое для рода. Окраска желтоватая со следующими отметинами (рис. 7, *1*, *2*; 8, *1*): голова с почти темно-коричневыми глазами, коричневым полем между глазами сверху и чуть позади середины глаз, 1 парой светло-коричневых вертикальных полосок на эпикраниуме под глазами, темно-коричневыми вершинными частями мандибул и коричневатыми вершинными частями максиллярных лациний; переднеспинка с коричневой узкой полоской вдоль заднего края диска; другие тергиты со следами светло-коричневых полосок в их верхней половине вдоль заднего края, но 3 последних тергита почти без затемнений; вершинные части шипов и шпор на ногах светло-коричневые; крючки парапроктов коричневые. Голова очень крупная, немного шире переднеспинки, примерно в 1.4 раза более высокая, чем широкая, но очень короткая (уплощенная спереди) и без рострума (на его месте присутствует заметная

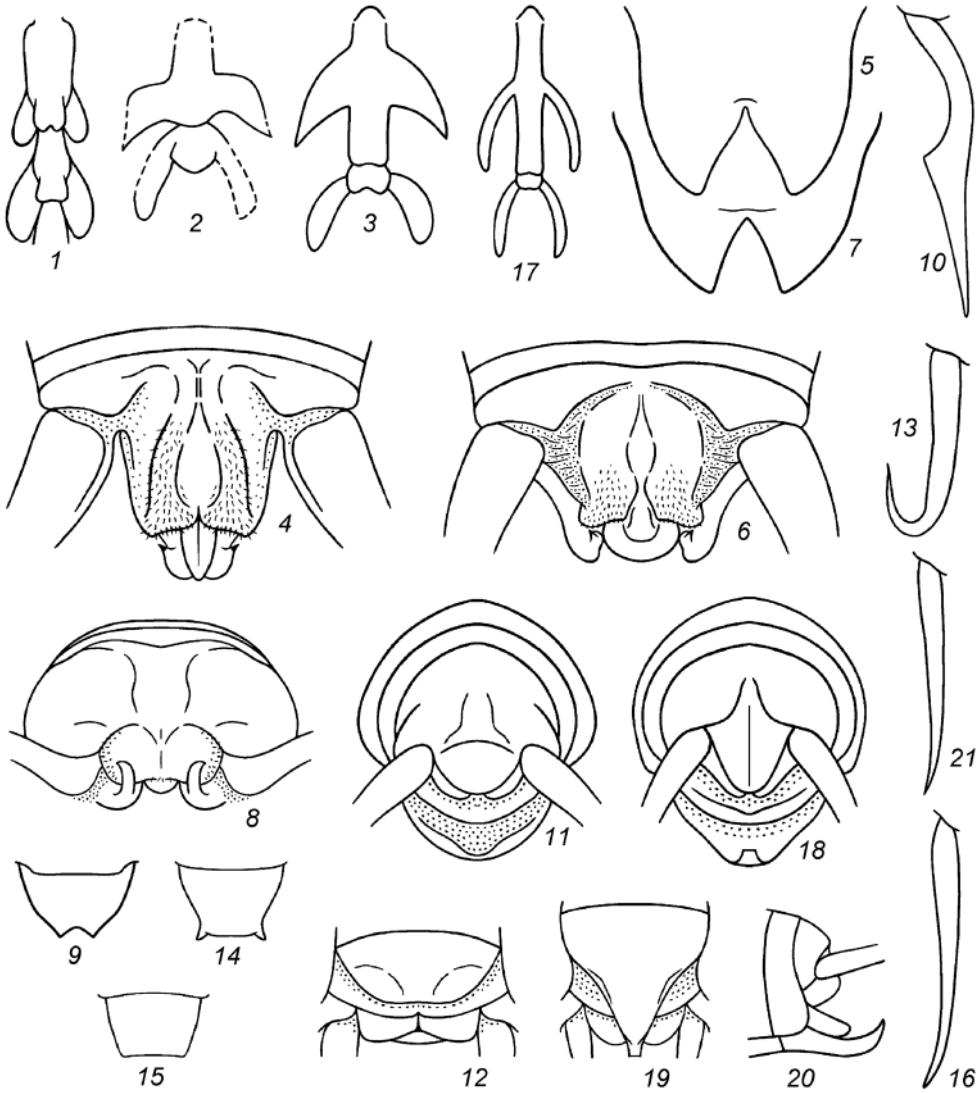


Рис. 6. Schizodactylinae. Два проксимальных членика задней лапки (*1*, *3*, *17*) и их отпечаток (*2*) сверху; вершина брюшка самца без генитальной пластинки (*4*, *6*, *8*) и самки с генитальной пластинкой (*11*, *18*, *20*) сверху и слегка сзади (*4*, *6*), сзади и слегка сверху (*8*, *11*, *18*), и сбоку (*20*); генитальная пластинка самца (*5*, *7*, *9*, *14*) и самки (*15*) снизу; церк самца (*10*, *16*) и самки (*13*, *21*) более или менее сбоку; генитальная пластинка, 9-й стернит брюшка и парапрокты самки снизу и слегка сзади (*12*, *19*) (схематично).

1 – Capnogryllacris sp.; *2 – Brauckmannia groeningae* Martins-Neto; *3–5 – Schizodactylus inexspectatus* (Wern.); *6*, *7 – Sch. hesperus* B.-Bien.; *8–13 – Comicus orangensis* sp. n.; *14–16 – C. myburghi* sp. n.; *17–21 – C. namibicus* sp. n. *2* – по фотографии: Heads, Leuzinger, 2011.

вогнутость над серединой усиковых впадин); минимальное расстояние между усиковыми впадинами почти вдвое меньше ширины скапуса; глаза крупные (высокие) и почти почковидные; глазков нет. Переднеспинка очень короткая, приблизительно в 1.3 раза короче головы; передняя голень с 1 нижним внутренним, 1 нижним наружным и 1 верхним наружным небольшими предвершинными шипами, а также с 5 вершинными шпорами, из которых 2 наружные и 1 нижняя

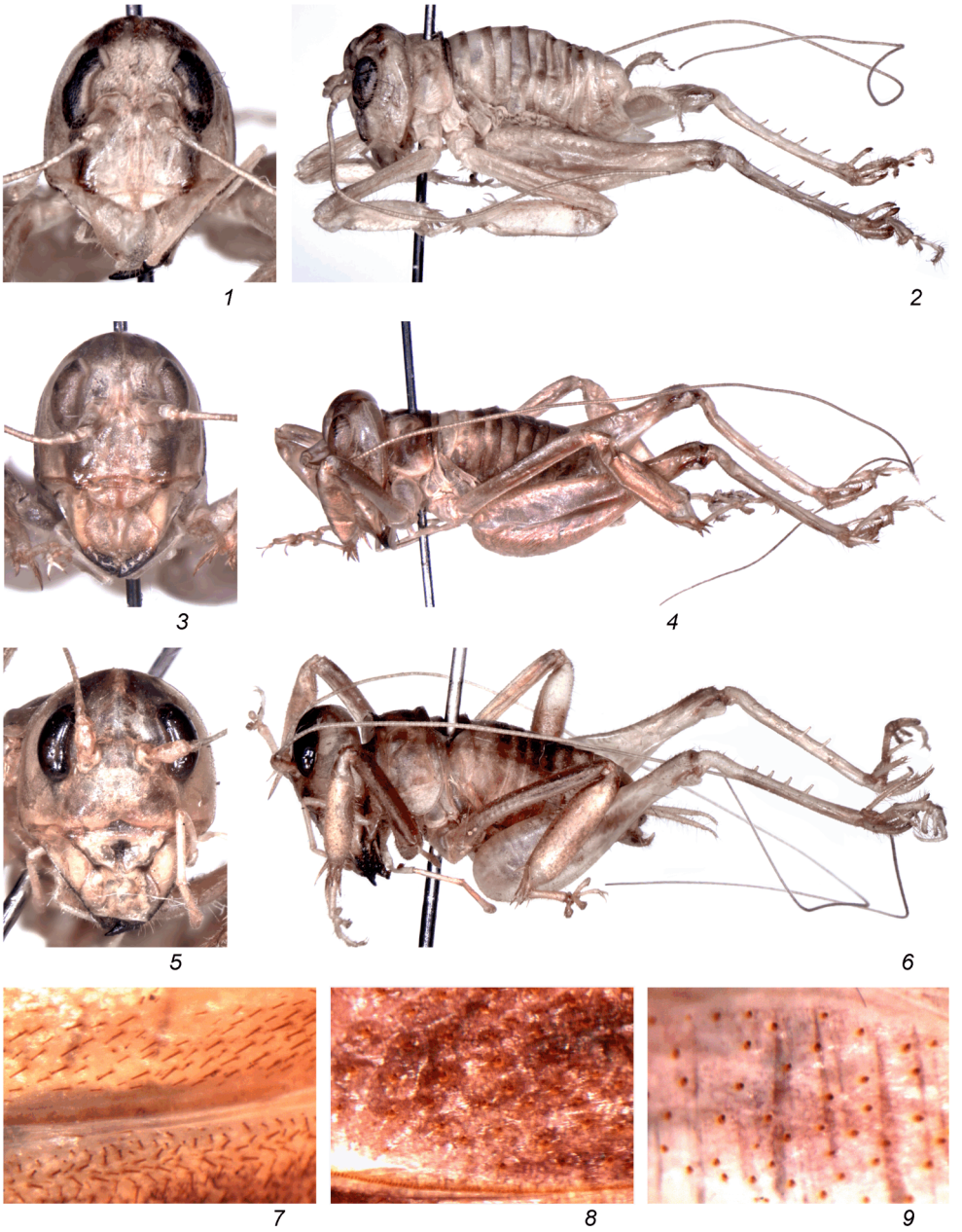


Рис. 7. Stenopelmatidae. Голова самца (*1*, *3*) и самки (*5*) спереди; тело самца (*2*, *4*) и самки (*6*) сбоку; специализированные щетинки на нижнебоковой поверхности 2-го тергита брюшка взрослой самки (*7*) и дейтонимфы самца (*8*, *9*).

1, *2* – *Comicus orangensis* sp. n.; *3*, *4* – *C. myburghi* sp. n.; *5*, *6* – *C. namibicus* sp. n.; *7* – *Maxentius* (*Eumaxentius*) *pallidus* (Walk.); *8* – *M.* (*Maxentius*) *pinguis* Walk. с нормальной (темной) окраской тела; *9* – *M.* (*Maxentius*) sp. со светлой окраской тела.

внутренняя незначительно крупнее шипов, а средняя и верхняя внутренние еще более длинные (причем средняя из них – самая длинная); средняя голень со сходным вооружением, но нижний внутренний и верхний наружный предвершинный шипы отсутствуют, а все вершинные шпоры (3 наружные и 2 внутренние) более или менее сходны по длине с более короткими шпорами передней голени; задняя голень лишь с 4 небольшими верхними внутренними шипами, дистальный из которых расположен примерно на одинаковом расстоянии от ближайшего шипа и от ближайшей шпоры, а также с 3 парами длинных вершинных шпор (эти шпоры длиннее всех шпор передней голени, а самая длинная из них – средняя внутренняя – почти достигает вершины базитарсуса; между этой и верхней внутренней шпорами развит короткий и очень тонкий дополнительный шипик); боковые лопасти на 1–3-м сегментах задней лапки приблизительно вдвое короче таковых, изображенных на рис. 6, *17*; все лапки с 1 парой длинных и тонких коготков, но на задних лапках коготки примерно в 1.7 раза длиннее, чем на передних и средних. Феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат редуцирован – от него остаются лишь следы в виде редких и очень мелких бугорков вдоль задних краев 2–4-го тергитов брюшка; 10-й тергит брюшка увеличен, с парой вздутий в верхнебоковых частях и довольно крупной (но неглубокой) вогнутостью между их медиальными краями, с очень короткой задней срединной лопастью, которая преобразована в 1 пару почти пластинчатых округлых образований, направленных вниз и в стороны и охваченных по бокам и сверху узкими валиками (килями), покрытыми мелкими шипиковидными щетинками (рис. 6, *8*); церк довольно длинный, с очень тонкой вершинной частью и заметным угловидным выступом около середины (немного ближе к основанию церка; рис. 6, *10*); эпипрокт очень маленький, частично покрыт сзади вышеупомянутой лопастью 10-го тергита брюшка, с округлой вершиной; парапрокты округлые, но с довольно крупным и направленным вверх склеротизованным крючком на каждом (рис. 6, *8*); генитальная пластинка овально удлиненная, сужается к слабовыемчатой вершине и снабжена 1 парой почти зубчиковидных выступов (рис. 6, *9*); гениталии мембранозные, но с полумембранозной и очень короткой срединной лопастью на нижней стороне дорсальной складки (рис. 1, *19*, *20*).

В а р и а ц и и. Светло-коричневые полоски на тергитах бывают более заметны, плейриты заднегруди обычно частично затемнены, а угловидный выступ на церках иногда расположен практически посередине церка.

С а м к а. Похожа на более темного самца, но со следующими особенностями: расстояние между усиковыми впадинами примерно в 1.7 раза меньше ширины скапуса; одна из передних голеней без нижнего внутреннего предвершинного шипа; последний тергит брюшка несколько у́же и менее специализированный, чем у самца, но со следами рельефа, отдаленно напоминающими кили самца (рис. 6, *11*); эпипрокт более крупный и округлый в дистальной части, слабо обособлен от последнего тергита (частично слит с ним); парапрокты без крючков (рис. 6, *11*, *12*); церки длинные, с очень тонкой вершинной частью, но без каких-либо специализаций (рис. 6, *13*); генитальная пластинка короткая и округленно-обрубленная на вершине, с 1 парой почти овальных и блестящих (более склеротизованных) участков в заднебоковых частях (рис. 6, *12*); 9-й стернит брюшка в форме поперечной складки между генитальной пластинкой и парапроктами (рис. 6, *12*).

Длина (в мм). Тело: ♂ – 10.5–11, ♀ – 12.5; переднеспинка: ♂ – 1.6–1.7, ♀ – 1.8; переднее бедро: ♂ – 4.6–4.8, ♀ – 5; заднее бедро: ♂ – 8.5–8.7, ♀ – 9; задняя голень: ♂ – 5.9–6.1, ♀ – 6.3; задняя лапка: ♂ – 2.8–2.9, ♀ – 3.

С р а в н е н и е. Новый вид напоминает *C. campestris* Irish, 1986 по форме церка самца, но отличается от него расположением угловидного выступа в середине или перед серединой этого церка, а не позади его середины, а также отчетливо двузубой вершиной генитальной пластинки самца и значительно более широкой генитальной пластинкой самки. Самцы *C. cavillorus* Irish, 1986, *C. calaharicus* Irish, 1986, *C. calcaris* Irish, 1986 и *C. capensis* Brunner-Wattenwyl, 1888 имеют сходный выступ на церке, но он расположен еще более дистально, чем у обоих предыдущих видов, а генитальные

пластинки их самцов и самок также совсем другие. У *C. cabonegrus* Irish, 1986 и *C. arenarius* Ramme, 1931 генитальная пластинка самки несколько похожа на таковую нового вида, но с более заметной вершинной выемкой, а генитальные пластинки их самцов совсем иные по форме; кроме того, задняя голень у *C. cabonegrus* без шипов, а у *C. arenarius* эти шипы отделены от вершинных шпор значительно более длинным промежутком. От *C. carnalli* Irish, 1995, самец которого неизвестен, новый вид легко отличается генитальной пластинкой самки без глубокой задней срединной вырезки.

Этимология. Видовое название образовано от названия р. Оранжевая (Orange River).

Comicus myburghi Gorochov, sp. n. (рис. 6, *14–16*; 7, *3*, *4*; 8, *2*).

Материал. **Южная Африка,** *штат* «*Northern Cape*», окрестности г. «Springbok», ферма «Mr. Maritz Myburgh», 100–200 м, полупустыня (пастбище) с остатками воды в сайре и отдельными деревьями рядом, 9–11.I.2008 (А. Горохов, А. Сочивко), 2 ♂ – голотип и паратип, 1 ♀ – паратип [ЗИН].

Самец (голотип). Тело маленькое для рода. Окраска и строение тела похожи на таковые *C. orangensis* sp. n., но со следующими отличиями (рис. 7, *3*, *4*; 8, *2*): глаза, поле над глазами, 1 пара вертикальных полосок на эпикраниуме под глазами, пятна в срединной части диска переднеспинки, верхние половины боковых лопастей переднеспинки, задние части 1–6-го тергитов брюшка и крючки парапроктов светло-коричневые (затемненные участки переднеспинки связаны чуть более темной полоской вдоль заднего края), а остальные части тела желтоватые; минимальное расстояние между усиковыми впадинами приблизительно в 1.5 раза меньше ширины скапуса; средняя голень с 2 парами небольших и примерно одинаковых по длине вершинных шпор и лишь с 1 (наружным нижним) предвершинным шипом; задняя голень с 4 небольшими верхними внутренними неотчлененными шипами (дистальный из них маленький и удален от ближайшей шпоры на расстояние примерно вдвое большее, чем между этим и ближайшим шипами, а самый проксимальный шип очень маленький); боковые лопасти на 1–3-м сегментах задней лапки примерно в 1.5 раза короче, чем таковые, изображенные на рис. 6, *17*; коготки задней лапки почти вдвое длиннее, чем таковые передней и средней лапок; последний тергит почти без вздутий в верхнебоковых частях; церк без какого-либо выступа в средней или дистальной частях (рис. 6, *16*); генитальная пластинка (рис. 6, *14*) сравнительно короткая, сужается к широкообрубленной вершине, несущей 1 пару коротких и зубчиковидных заднебоковых лопастинок (у сухого экземпляра эта пластинка деформирована – продольно согнута таким образом, что эти лопастинки более или менее сближены одна с другой).

Вариации. У другого самца затемнения над глазами и в средней части диска переднеспинки почти не выражены, затемнения на тергитах короче (в виде более узких поперечных полосок вдоль задних краев), средняя голень с 3 небольшими наружными вершинными шпорами, а задняя голень с дистальным шипом, примерно равным по величине двум ближайшим к нему шипам.

Самка. Окраска и строение тела – примерно как у самцов, но затемненные полоски под глазами расширены в нижней части (почти в форме треугольников), затемнения над глазами в виде 4 коротких продольных полосок, окраска диска переднеспинки – почти как у самца-паратипа, окраска тергитов – как у голотипа, вооружение средней и задней голеней – как у самца-паратипа (но на одной из задних голеней 2 проксимальных шипа маленькие), а расстояние между дистальным шипом задней голени и ближайшей шпорой примерно в 1.5 раза больше, чем между этим и ближайшим шипами. Вершина брюшка похожа на таковую самки *C. orangensis* sp. n., но генитальная пластинка с немного более угловидными заднебоковыми участками (рис. 6, *15*).

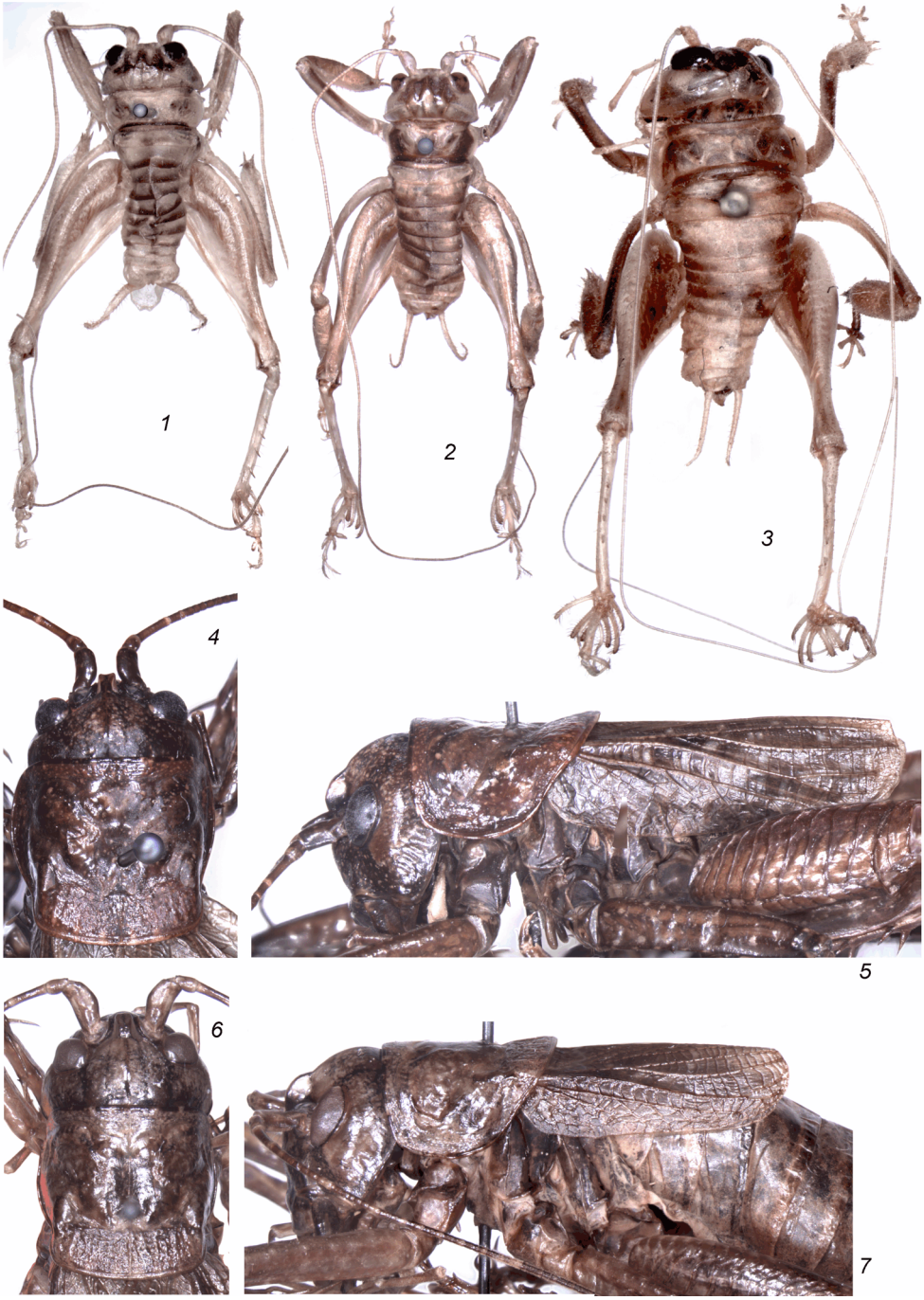


Рис. 8. Stenopelmatidae и Anostostomatidae, тело самца (*1*, *2*) и самки (*3*) сверху; голова и переднеспинка самца (*4*) и самки (*6*) сверху; тело самца (*5*) и самки (*7*) сбоку, но без задней части и ног.

1 – Comicus orangensis sp. n.; *2 – C. myburghi* sp. n.; *3 – C. namibicus* sp. n.; *4*, *5 – Anabropsis* (*Pteranabropsis*) *intermedia* sp. n.; *6*, *7 – A.* (*P.*) *falcata pallescens* subsp. n.

Длина (в мм). Тело: ♂ – 10.2–13.5, ♀ – 14.2; переднеспинка: ♂ – 1.7–1.8, ♀ – 1.9; переднее бедро: ♂ – 4.2–4.4, ♀ – 4.5; заднее бедро: ♂ – 8–8.5, ♀ – 8.7; задняя голень: ♂ – 6–6.5, ♀ – 6.2; задняя лапка: ♂ – 2.6–2.9.

Сравнение. Новый вид напоминает *C. campestris* Irish, 1986 по форме генитальной пластинки самца, но эта пластинка менее короткая, с более развитыми заднебоковыми лопастинками и с практически обрубленным (не волнистым) задним краем между ними, а также церк самца без какого-либо выступа в средней части, и генитальная пластинка самки значительно более широкая. От *C. calcaris* Irish, 1986, слегка похожего на новый вид по форме генитальной пластинки самки, последний отличается совсем иной формой генитальной пластинки самца и отсутствием выступа в дистальной части церка самца. От других видов рода новый вид легко отличается формой генитальных пластинок самца и самки, отсутствием выступа на церке самца или наличием шипов на задней голени.

Этимология. Вид назван в честь хозяина фермы, мистера Маритца Майбурга (Mr. Maritz Myburgh), любезно предоставившего нам возможность для изучения насекомых на своей территории.

Comicus namibicus Gorochov, sp. n. (рис. 6, *17–21*; 7, *5*, *6*; 8, *3*).

Материал. **Namibia**, окр. заповедника «Gondwana Canyon» около национального парка «Fish River Canyon», 200–300 м, пустыня у высохшего ручья, ночью на песке, 6–7.I.2008 (А. Горохов, А. Сочивко), 1 ♀ – голотип [ЗИН].

Самка (голотип). Тело довольно крупное для рода. Окраска похожа на окраску *C. orangensis* sp. n. – желтоватая с немногочисленными затемнениями (рис. 7, *5*, *6*; 8, *3*): голова с темно-коричневыми глазами, вершинными частями мандибул и максиллярных лациний, а также с коричневым небольшим вершинным участком лабрума и светло-коричневым полем на верхней части эпикраниума между глаз (но позади их передних участков); переднеспинка со светло-коричневым крупным пятном в верхней половине каждой боковой лопасти и 1 парой мелких поперечных пятнышек на диске позади его середины; вершинные шпоры передних и средних голеней светло-коричневые со слегка затемненными вершинами; 1–4-й тергиты брюшка с широкой поперечной полосой вдоль заднего края каждый; дистальная половина эпипрокта коричневая сверху. Строение тела (кроме вершины брюшка) также похоже на таковое этого вида, но со следующими отличиями: темя над (между) глазами с 1 парой слабых (сглаженных) продольных бороздок; ростральная вогнутость менее развита (почти незаметна); минимальное расстояние между усиковыми впадинами приблизительно в 1.4 раза больше ширины скапуса; длина переднеспинки примерно равна длине головы; передняя голень с 1 парой нижних предвершинных шипов и 2 парами вершинных шпор, а вооружение средней голени отличается от вышеуказанного лишь отсутствием 1 нижнего внутреннего предвершинного шипа (по величине шипы и шпоры этих голеней близки к таковым *C. orangensis* sp. n.); задние голени с 4 небольшими внутренними верхними шипами, расположенными довольно далеко от шпор (расстояние между дистальным шипом и ближайшей шпорой приблизительно вдвое больше, чем между дистальным и ближайшим к нему шипами; рис. 7, *6*), а также с 1 очень мелким верхним наружным шипиком почти напротив вышеупомянутого дистального шипа на одной из голеней (на этой голени 2 проксимальных верхних внутренних шипа также очень мелкие) и 6 вершинными шпорами, похожими на таковые *C. orangensis* sp. n.; все лапки с неукороченными боковыми лопастями (рис. 6, *17*) и с парными тонкими коготками, но на задней лапке коготки почти вдвое длиннее, чем на передней и средней лапках. Вершина брюшка (рис. 6, *18–21*) отличается от таковой *C. orangensis* sp. n. главным образом несколько более длинным и узким эпипроктом со срединной бороздкой на верхней поверхности, а также половыми признаками: генитальная пластинка с сильно удлиненной и постепенно сужающейся к вершинной части срединной лопастью, при-

чем эта вершинная часть весьма узкая, загнута кверху и обрублена на вершине (рис. 6, *18–20*); 9-й стернит брюшка в форме поперечной лопасти, которая слабо и округло выступает назад, слегка утолщена по краям и расположена между генитальной пластинкой и парапроктами (рис. 6, *19*, *20*).

С а м е ц неизвестен.

Длина (в мм). Тело – 14; переднеспинка – 2.4; переднее бедро – 5.6; заднее бедро – 10; задняя голень – 7; задняя лапка – 4.

С р а в н е н и е. Новый вид по строению генитальной пластинки самки несколько напоминает *C. capensis*, но суженная задняя срединная часть этой пластинки заметно у́же и длиннее, окраска более однотонно светлая, а передняя голень с 2 (а не 3) предвершинными шипами (не учитывая 2 пары вершинных шпор). От остальных видов рода *C. namibicus* sp. n. легко отличается сильно удлиненной суженной срединной частью генитальной пластинки самки, которая в вершинной порции очень узкая и загнута кверху, тогда как у других видов эта пластинка на вершине выемчатая, широкообрубленная или заметно менее узкая и длинная.

Э т и м о л о г и я. Видовое название образовано от названия государства Намибия.

Подсем. GRYLLACRIDINAE – древесные лжекузнечики

Hyperbaeninae Cadena-Castañeda, 2019, syn. n.

Это подсемейство, иногда трактуемое как самостоятельное семейство (Cigliano et al., 2020), недавно было подразделено на 2 подсемейства (номинативное и Hyperbaeninae Cadena-Castañeda, 2019) и несколько триб (Cadena-Castañeda, 2019). Однако такой дробительский подход находится в резком противоречии с классификацией остальных групп длинноусых прямокрылых, поскольку морфологически подсем. Gryllacridinae s. l. весьма близко к другим подсемействам Stenopelmatidae и довольно однообразно (т. е. строение его тела менее разнообразно, чем у таких крупных подсемейств Ensifera, как Podoscirtinae, Phaneropterinae и Conocephalinae, и примерно соответствует по разнообразию Gryllinae, Trigonidiinae и Pleminiinae). Таким образом, даже целесообразность деления Gryllacridinae на трибы сомнительна, но эта проблема требует отдельного исследования. Подобного мнения, очевидно, придерживается и другой исследователь, также опубликовавший недавно крупную работу по таксономии этого подсемейства (Ingrisch, 2018), в которой Gryllacridinae не подразделены на какие-либо надродовые таксоны. Таким образом, Hyperbaeninae syn. n. здесь синонимизируются с Gryllacridinae.

Сем. **ANOSTOSTOMATIDAE** – лжесверчки

В настоящей работе это семейство понимается как родственное сем. Stenopelmatidae и условно разбито лишь на 2 подсемейства: Anostostomatinae Saussure, 1859 и Lezininae Karny, 1932. Ранее это семейство подразделялось на большее число подсемейств (Горохов, 1988а, 1995а; Gorochov, 2001a), но, как и в случае с сем. Stenopelmatidae, ранг многих из них кажется ныне несколько завышенным, поскольку морфологическое разнообразие внутри этих таксонов и морфологические отличия между ними в целом не превышают таковые для триб из семейств Tettigoniidae и Gryllidae. Условность деления Anostostomatidae на 2 подсемейства обусловлена в основном лишь тем, что согласно молекулярным данным филогенетическое положение Lezininae противоречиво:

одни авторы помещают эту группу в стороне от прочих Anostostomatidae (Jost, Shaw, 2006), видимо, считая ее более близкой к Stenopelmatidae; другие – сближают Lezininae с некоторыми группами Anostostomatinae (Vandergast et al., 2017). Однако следует отметить, что морфологически Lezininae ничем особенно не выделяются среди прочих групп этого семейства и вполне могут считаться лишь одной из триб Anostostomatinae (различия между этими двумя условными подсемействами даны в разделе о Lezininae ниже).

Подсем. ANOSTOSTOMATINAE – настоящие лжесверчки

Здесь это подсемейство предварительно разделено на 9 триб: Anostostomatini Saussure, 1859; Cratomelini Brunner-Wattenwyl, 1888, stat. n.; Deinacridini Karny, 1932, stat. n.; Glaphyrosomatini Rentz et Weissman, 1973; Anabropsini Rentz et Weissman, 1973; Cooloolini Rentz, 1980, stat. n.; Lutosini Gorochov, 1988; Brachyporini Gorochov, 2001; Leiomelini Gorochov, 2001, stat. n. Однако многие роды этого подсемейства недостаточно изучены и принадлежность их к какой-либо трибе неясна. Кроме того, специализированная роющая триба Cooloolini часто понимается даже как самостоятельное семейство (Cigliano et al., 2020), хотя морфологические отличия этой трибы от других триб не больше, чем различия между родами *Maxentius* и *Oryctopus* из разных триб подсем. Stenopelmatinae, а по молекулярным данным она ближе к Anostostomatini и Deinacridini, чем к Glaphyrosomatini (Song et al., 2015; Vandergast et al., 2017). Ниже дана упрощенная таблица для определения триб Anostostomatinae.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ТРИБ ПОДСЕМ. ANOSTOSTOMATINAE

1. Задние бедра с хорошо развитым перистым рельефом на наружной стороне (рис. 8, *5*, *7*; 10, *4–6*; 11, *1*, *3*, *5*; 15, *1–3*) ..... 2.

– Задние бедра без такого рельефа или только с его следами (рис. 15, *5*) ..... 6.

2. Предпоследний тергит самца с 1 парой небольших (но заметных) или очень маленьких (слабозаметных) задних лопастинок, разделенных довольно широким промежутком; последний тергит самца не разделен на 2 половины мембранозным участком и несет 1 пару маленьких крючков, также отделенных один от другого довольно широким промежутком (рис. 12, *2*, *3*, *6*, *14*, *19*, *28*) .... **Anabropsini.**

– Предпоследний тергит самца разнообразный; последний тергит самца разделен на 2 половины мембранозным участком и несет 1 пару крючков довольно разной величины и расположения ..... 3.

3. Предпоследний тергит самца без крупных специализаций; медиальные части последнего тергита самца с мелкими сближенными крючками и не отделены какими-либо полусклеротизованными участками от его латеральных частей; задние крылья не превращены в стридуляционный орган ..... 4.

– Предпоследний тергит самца разнообразный; последний тергит самца с крупными крючками, а задние крылья у обоих полов превращены в стридуляционный орган, либо медиальные части этого тергита (несущие крючки) отделены очень узкими полусклеротизованными участками от его латеральных частей ..... 5.

4. Тело в профиль более или менее дуговидное (переднеспинка в профиль с отчетливо выпуклым верхним краем, а остальные тергиты груди с высокими боковыми частями, расположенными примерно как в сем. Rhaphidophoridae); мандибулы без половых специализаций – одинаковые у самца и самки; крылья отсутствуют; тимпанумы и феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат обычно развиты ..... **Lutosini.**

– Тело в профиль не дуговидное (переднеспинка в профиль с почти прямым верхним краем, а остальные тергиты груди с низкими боковыми частями по крайней мере у бескрылых форм и расположены таким образом, что их верхние края в профиль образуют прямую или слегка вогнутую линию); мандибулы самца обычно с половой специализацией (удлиненные и дуговидно изогнутые или с дополнительными выростами) – не похожие на таковые самки; крылья, тимпанумы и феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат развиты или отсутствуют .... **Anostostomatini.**

5. Предпоследний тергит самца разнообразный; задние крылья у обоих полов превращены в стридуляционный орган; медиальные части последнего тергита самца никак не обособлены от его латеральных частей и с крупными крючками .... **Cratomelini.**

– Предпоследний тергит самца с 1 парой задних лопастинок или короткой непарной задней лопастью; крылья отсутствуют; медиальные части последнего тергита самца с небольшими или мелкими крючками и отделены очень узкими полусклеротизованными участками от его латеральных частей ..... **Brachyporini.**

6. Ноги типичного для подсемейства строения (не преобразованы в мощные копательные органы), т. е. с более или менее тонкими голенями, снабженными слабыми (тонкими или маленькими) вершинными шпорами, и с нормальным вооружением задних голеней (их верхние шипы развиты как на внутренней, так и на наружной сторонах); крылья отсутствуют; тимпанумы и феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат обычно развиты ..... 7.

– Ноги в той или иной степени специализированы: преобразованы в мощные копательные органы с утолщенными голенями, снабженными лишь крепкими вершинными шпорами, или тонкие, со слабыми шпорами и с мелкими шипиками на месте верхних шипов лишь на внутренней стороне задней голени; крылья развиты хотя бы у самца; тимпанумы и феморо-абдоминальный стридуляционный аппарат отсутствуют ..... 8.

7. Задние бедра прыгательные – заметно утолщенные в проксимальной половине; предпоследний тергит самца с 1 парой коротких задних лопастей либо с 1 такой лопастью, часто снабженной выемкой посередине; крючки последнего тергита самца разнообразные по величине ..... **Glaphyrosomatini.**

– Задние бедра практически не прыгательные – слабо утолщенные в проксимальной половине; предпоследний тергит самца без каких-либо задних лопастей либо с маленькой и очень короткой непарной задней лопастинкой; крючки последнего тергита самца маленькие ..... **Deinacridini.**

8. Ноги преобразованы в мощные копательные органы (см. антитезу 6); задняя голень без верхних шипов (только с вершинными шпорами); самец со значительно укороченными крыльями, самка бескрылая ..... **Cooloolini.**

– Ноги тонкие, со слабыми шпорами; задняя голень с мелкими шипиками на месте верхних шипов лишь на внутренней стороне (но вершинные шпоры присутствуют); крылья развиты, неукороченные ..... **Leiomelini.**

Род **ANABROPSIS** Rehn, 1901

Этот род, относящийся к трибе Anabropsini, отличается от *Melanabropsis* Wang et Liu, 2020 (другого рода, возможно, принадлежащего к данной трибе) следующими признаками: стерниты передне- и среднегруди с парными шиповидными выростами; стернит заднегруди крупнее стернита среднегруди и с 1 парой крупных выступов или выростов (рис. 9, *1*, *2*, *6*, *8*, *10*, *12*, *13*, *15*, *17*, *21*, *22*, *24*, *25*, *27*, *30*, *31*); предпоследний тергит самца с 1 парой широко расставленных задних лопастинок в верхней части; генитальная пластинка самца со сравнительно маленькими грифельками, которые не сближены один с другим (рис. 9, *3–5*, *7*, *9*, *11*, *16*, *18–20*, *23*, *26*, *28*, *29*, *32–36*). От *Exogryllacris* Willemse, 1963 (еще одного возможного рода этой трибы из Австралии) длиннокрылые виды рода *Anabropsis* отличаются почти не расширенными в дистальной половине надкрыльями, но другие различия между этими родами неясны.

Ранее род *Anabropsis* был разбит на 5 родов (Горохов, 1988a; Griffini, 1913; Shi, Bian, 2016): *Anabropsis*; *Paterdecolyus* Griffini, 1913; *Pteranabropsis* Gorochov, 1988; *Apteranabropsis* Gorochov, 1988; *Brevipenna* Shi et Bian, 2016. Первый из них объединял американские виды, а остальные – азиатские, что вполне логично, поскольку, если не учитывать связанные с редукцией крыльев признаки, азиатские виды несколько более разнообразны по морфологии, чем американские. Более того, короткокрылые и бескрылые американские виды, вероятно, произошли от общего длиннокрылого предка, который смог достичь Америки уже после того, как началась диверсификация этой группы в Старом Свете.

Род *Anabropsis*, скорее всего, относительно молодой, так как морфологические различия между всеми его видами по копулятивным признакам незначительны, да и по другим особенностям внешнего строения внутриродовая дифференциация была связана главным образом с различными редукциями крыльев и тимпанумов, с частичной или полной редукцией плечевых выемок переднеспинки у нелетающих форм и с изменениями в размерах и окраске тела. Остальные различия также невелики, и наиболее важные из них, как мне теперь кажется, характеризуют лишь подроды. Эти различия даны ниже в определительной таблице подродов рода *Anabropsis*, и следует отметить, что в этой таблице бывший род *Apteranabropsis*, недавно снова объединенный с *Paterdecolyus* (Wang, Liu, 2020), рассматривается как подрод, 1 родовое название сводится в синонимы и еще 1 подрод описывается как новый для науки.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДРОДОВ РОДА ANABROPSIS

1. Стернит заднегруди с 1 парой длинных пальцевидных выступов (рис. 9, *1*, *2*, *6*, *8*, *10*); генитальная пластинка самца с почти прямым задним краем между грифельками, либо этот край слабо вогнут или с неглубокой срединной выемкой (рис. 9, *3–5*, *7*, *9*, *11*) ..... 2.

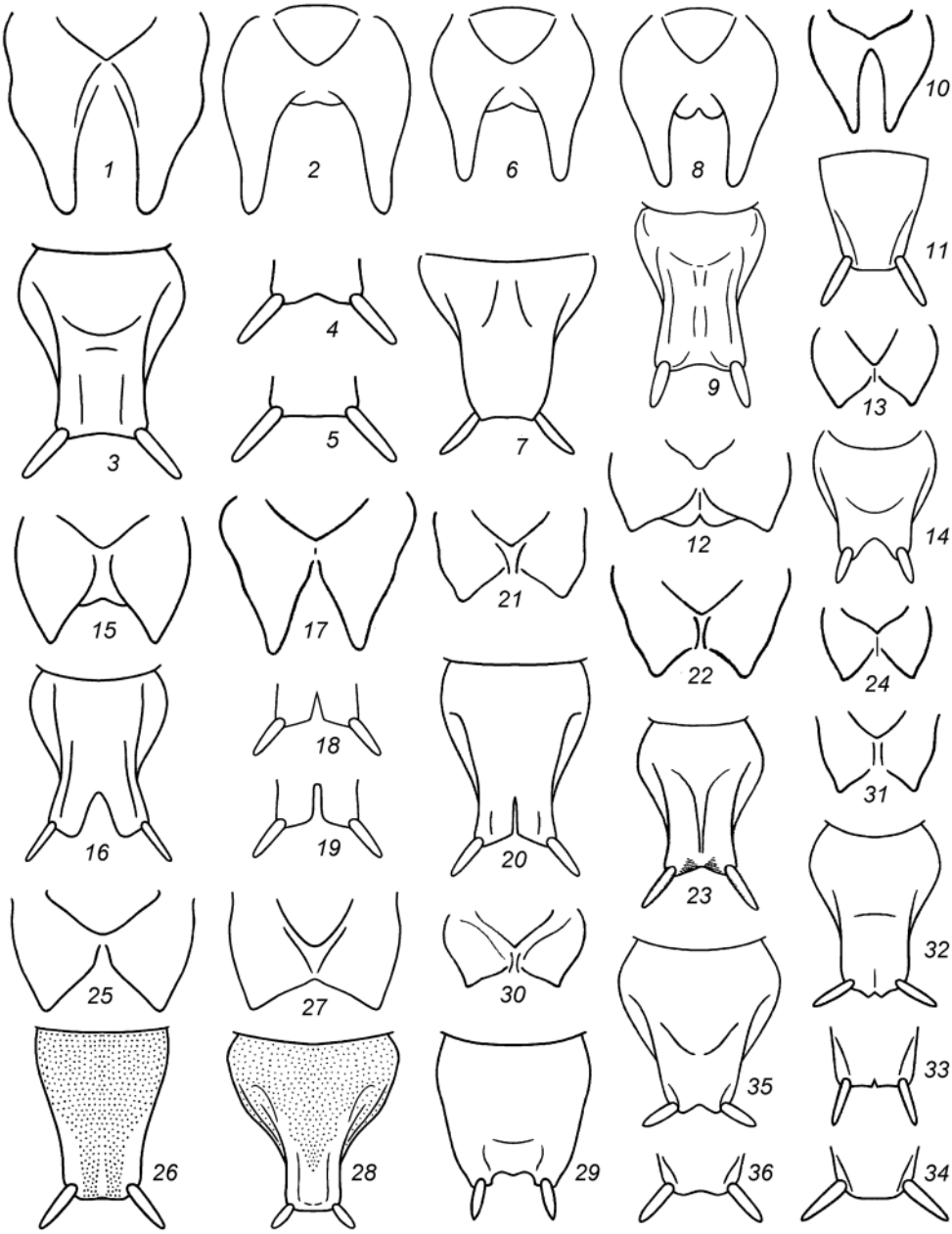


Рис. 9. *Anabropsis* spp, стернит заднегруди снизу (*1*, *2*, *6*, *8*, *10*, *12*, *13*, *15*, *17*, *21*, *22*, *24*, *25*, *27*, *30*, *31*), генитальная пластинка самца (*3*, *7*, *9*, *11*, *14*, *16*, *20*, *23*, *26*, *28*, *29*, *32*, *35*) и ее задняя часть (*4*, *5*, *18*, *19*, *33*, *34*, *36*) снизу.

1–5 – A. (*Pteranabropsis*) *carli* Griff.; *6*, *7 – A.* (*P.*) *intermedia* sp. n.; *8*, *9 – A.* (*P.*) *falcata pallescens* subsp. n.; *10*, *11 – A.* (*Paterdecolyus*) *panteli* (Griff.); *12 – A.* (*Anabropsis*) *longipenna* Gor. et Cad.-Cast.; *13*, *14 – A.* (*A.*) *mexicana* Sauss.; *15*, *16 – A.* (*Carnabropsis*) *pusilla* (Ingr.); *17–20 – A.* (*C.*) *carnarius* (Gor.); *21 – A.* (*Apteranabropsis*) *cervicornis* Karny; *22*, *23 – A.* (*A.*) *tonkinensis* Rehn; *24 – A.* (*A.*) *miser* B.-Bien.; *25*, *26 – A.* (*A.*) *ailaoshanica* sp. n.; *27*, *28 – A.* (*A.*) *tarasovi* sp. n.; *29 – A.* (*A.*) *abramovi* sp. n.; *30 – A.* (*A.*) *costulata* (Gor.); *31–34 – A.* (*A.*) *minuta* (Gor.); *35*, *36 – A.* (*A.) sinica* B.-Bien. *1*, *3*, *10*, *13*, *17*, *20–24*, *30*, *31* – по: Горохов, 1998; Gorochov, 2001b, с изменениями.

– Стернит заднегруди с 1 парой коротких или умеренно удлиненных угловидных выступов сзади (рис. 9, *12*, *13*, *15*, *17*, *21*, *22*, *24*, *25*, *27*, *30*, *31*); генитальная пластинка – как в предыдущей тезе либо с более или менее глубокой срединной выемкой между грифельками (рис. 9, *14*, *16*, *18–20*, *23*, *26*, *28*, *29*, *32–36*) ..... 3.

2. Тело от средних до крупных размеров (длина переднеспинки 6.8–11 мм); передняя голень с 2 хорошо развитыми тимпанумами; крылья длинные или умеренно укороченные (обычно не короче или незначительно короче переднеспинки; рис. 8, *5*, *7*) ..... подрод **Pteranabropsis** stat. n. (= *Brevipenna* syn. n.).

[Состав: типовой вид *Pteranabropsis* – *Anabropsis carli* Griffini, 1911; типовой вид *Brevipenna* – *B. falcata* Shi et Bian, 2016; *Pteranabropsis angusta* Ingrisch, 2019; *P. bavi* Ingrisch, 2019; *P. copia* Ingrisch, 2019; *P. cuspis* Ingrisch, 2019; *A.* (*P.*) *intermedia* sp. n.]

– Тело от мелких до средних размеров (длина переднеспинки 5.3–7.5 мм); передняя голень лишь с внутренним тимпанумом; крылья сильно укороченные (намного короче переднеспинки) или отсутствуют ..... подрод **Paterdecolyus** stat. n.

[Состав: типовой вид – *Paterdecolyus panteli* Griffini, 1913; *Anabropsis griffini* Karny, 1930, синонимизированный с типовым видом (Johns, 1997); *P. magnimaculatus* Bian et Shi, 2019; возможно, *P. dubius* Würmli, 1973.]

3. Стернит заднегруди с короткими (почти угловидными) задними выступами (рис. 9, *12*, *13*, *21*, *22*, *24*, *25*, *27*, *30*, *31*); генитальная пластинка самца с прямым задним краем между грифельками (рис. 9, *26*, *28*, *34*), либо этот край слегка вогнут (рис. 9, *23*, *36*) или со срединной выемкой, но в последнем случае эта выемка от малозаметной (очень маленькой и округленной или угловидной; рис. 9, *32*, *33*, *35*) до умеренно глубокой и довольно широкой (рис. 9, *14*, *29*) ..... 4.

– Стернит заднегруди со слабо или умеренно удлиненными задними выступами (рис. 9, *15*, *17*); генитальная пластинка самца с умеренно глубокой (но узкой) или глубокой задней срединной выемкой (рис. 9, *16*, *18–20*) .... подрод **Carnabropsis** Gorochov, subgen. n.

[Состав: типовой вид – *Pteranabropsis carnarius* Gorochov, 1998; *P. tenchongensis* Wang, Liu et Li, 2015; *P. infuscatus* Wang, Liu et Li, 2015; *P. karnyi* Wang, Liu et Li, 2015; *P. parallelus* Wang, Liu et Li, 2015; *P. crenatis* Song, Bian et Shi, 2016; *P. incisa* Song, Bian et Shi, 2016; *P. guadun* Ingrisch, 2019; *P. pusilla* Ingrisch, 2019. Этимология: название подрода – существительное женского рода, образованное как сочетание частей родового и видового названий типового вида.]

4. Передняя голень с 2 хорошо развитыми тимпанумами, но иногда лишь с 1 таким тимпанумом (внутренним), а наружный тимпанум недостаточно отчетливый, значительно уменьшенный или отсутствует; крылья сильно укорочены (значительно короче переднеспинки), рудиментарны (рис. 12, *1*, *13*) или практически отсутствуют (рис. 12, *29*); генитальная пластинка заметно удлиненная и значительно суженная в дистальной части (рис. 9, *23*, *26*, *28*, *32*, *35*), но у одного вида слабо удлиненная и слабо суженная в дистальной части, причем с довольно широкой и неглубокой вершинной выемкой и срединным бугорком на ее дне (рис. 9, *29*) ..... подрод **Apteranabropsis** stat. n.

[Состав: типовой вид – *Anabropsis miser* Bey-Bienko, 1968; *A. tonkinensis* Rehn, 1906; *A. cervicornis* Karny, 1930; *A. sinica* Bey-Bienko, 1962; *Apteranabropsis costulata* Gorochov, 2001; *A. minuta* Gorochov, 2001; *A. paracostulata* Gorochov, 2010; *A. guangxiensis* Bian et Shi, 2015; 4 новые вида, описываемые ниже.]

– Передняя голень с 2 хорошо развитыми тимпанумами; крылья разнообразны (от длинных – полностью развитых – до рудиментарных), но иногда, возможно отсутствуют; генитальная пластинка самца короткая или слабо удлиненная, со слабо суженной дистальной частью (вершинная выемка этой пластинки, если развита, то округлая либо более или менее угловидная; рис. 9, *14*) ..... подрод **Anabropsis.**

[Состав: типовой вид – *Schoenobates mexicanus* Saussure, 1859; все другие американские виды рода. Отличия *Anabropsis* s. str. от *Apteranabropsis* недостаточно отчетливы, но сходство между этими подродами, вероятно, обусловлено лишь симплезиоморфиями – американские виды, скорее всего, дивергировали независимо от азиатских, что может быть подтверждено или опровергнуто молекулярными исследованиями.]

Подродовая принадлежность некоторых других видов неясна. *Anabropsis tibetensis* (Wang, Liu et Li, 2015), comb. n., судя по фотографии (Wang et al., 2015: fig. E, *Pteranabropsis*), внешне очень похож на виды подрода *Carnabropsis* subgen. n., но генитальная пластинка его самца – как у других подродов рода *Anabropsis*; кроме того, в подписи к этой фотографии написано «Male», но изображена самка (т. е. экземпляры могли быть перепутаны). Для *A. femorata* (Pictet et Saussure, 1893) и *A. frater* (Brunner-Wattenwyl, 1888), описанных из «Les Indes orientalis» (Pictet, Saussure, 1893: *Onosandrus*) и «Hinterindien» (Brunner-Wattenwyl, 1888: *Schoenobates*) соответственно, известны только такие признаки, которые позволяют включить их лишь в *Anabropsis* s. l. Единственный вид из Африки (*A. rehni* Griffini, 1909) также не может быть отнесен к какому-либо из подродов без дополнительного изучения. Голотип *A. chopardi* Karny, 1932 (см. Desutter-Grandcolas, 2020b), происходящий якобы из Мадагаскара, чрезвычайно похож на *A. tonkinensis* из Вьетнама, т. е. самостоятельность и типовая местность *A. chopardi* проблематичны.

Anabropsis (Pteranabropsis) intermedia Gorochov, sp. n. (рис. 8, *4*, *5*; 9, *6*, *7*; 10, *1*; 12, *2*; 13, *3*).

М а т е р и а л. **Вьетнам,** *провинция «Lao Cai»*, гора «Phan Si Pan», лес в окрестностях пос. «Sa Pa», ~1400 м, V.2003 (Н. Орлов, С. Рябов), 1 ♂ – голотип [ЗИН].

С а м е ц (голотип). Тело небольшое для рода. Окраска темно-серо-коричневая со следующим рисунком (рис. 8, *4*, *5*): голова с почти черными глазами, светло-коричневыми боковыми глазками, 1 парой розовых узких вертикальных полосок вдоль боковых килей рострального бугорка, с желтоватыми пятном под этим бугорком и точками на остальной части эпикраниума и клипеусе (на клипеусе эти точки редкие, а на эпикраниуме – многочисленные), со светло-коричневыми в целом максиллярными пальпами (их вершинный членик почти желтоватый, а предвершинный – серо-коричневый) и с мелкими и редкими желтоватыми и светло-коричневыми пятнышками на усиках (но не на скапусах); переднеспинка коричневая с рыжеватым оттенком и умеренно многочисленными желтоватыми точками; надкрылья серо-коричневые с полупрозрачными костальными полями и редкими беловатыми пятнышками на остальных частях (рис. 10, *1*); ноги похожи по окраске на переднеспинку, но тимпанальные мембраны темно-коричневые, а дистальная половина заднего бедра более однотонная и с желтоватым верхним пятном на вершинном участке; брюшко темно-коричневое с многочисленными светло-коричневыми и желтоватыми пятнышка-

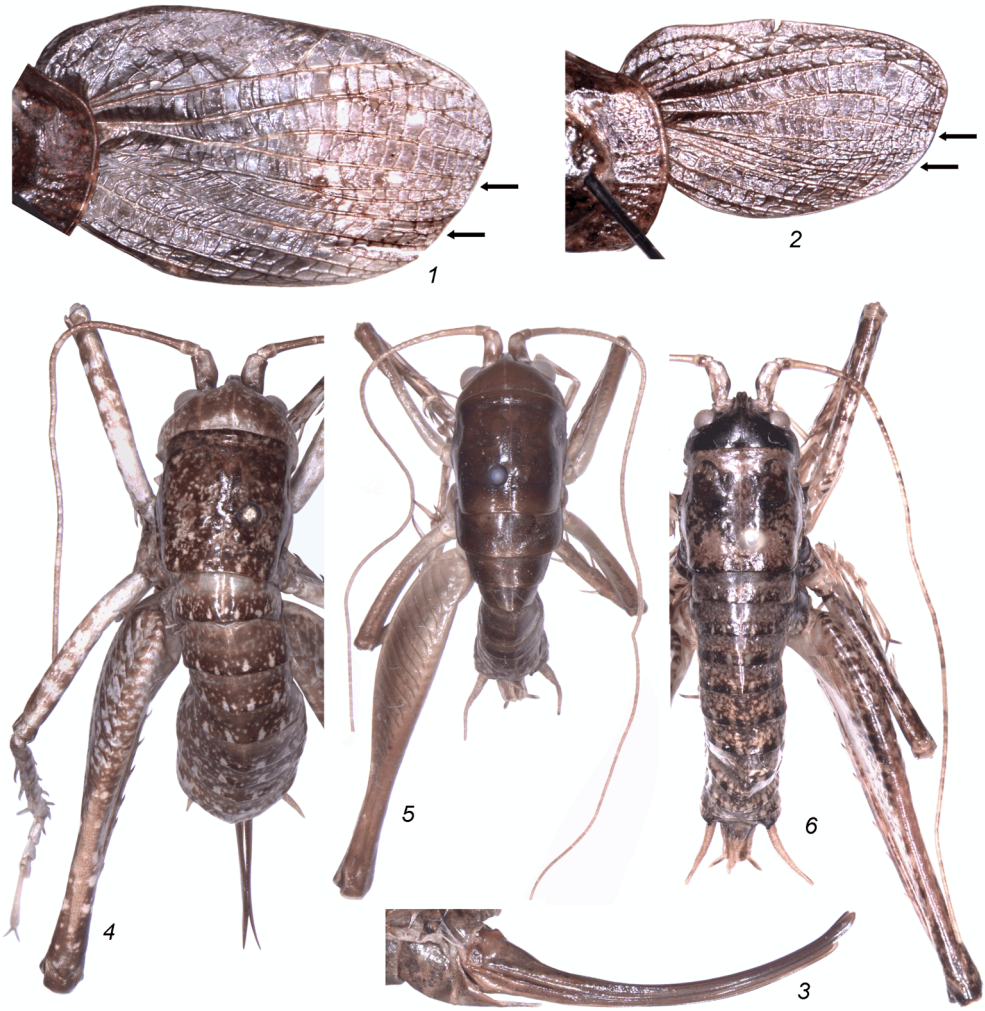


Рис. 10. *Anabropsis* spp., правое надкрылье (*1*, *2*; *стрелки* указывают на интермедиальное и интеркубитальное поля); яйцеклад сбоку (*3*); тело самки (*4*) и самца (*5*, *6*) сверху.

1 – A. (*Pteranabropsis*) *intermedia* sp. n.; *2*, *3 – A.* (*P.*) *falcata pallescens* subsp. n.; *4 – A.* (*Apteranabropsis*) *maculata* sp. n.; *5 – A.* (*A.*) *minuta* (Gor.); *6 – A.* (*A.*) *ailaoshanica* sp. n.

ми, но 2 последних тергита брюшка, церки, эпипрокт, парапрокты и генитальная пластинка однотонные, а задние лопастинки предпоследнего тергита черноватые. Строение тела очень похоже на таковое *A.* (*P.*) *carli*, но с некоторыми отличиями: переднеспинка с очень слабо выраженными плечевыми выемками (рис. 8, *5*); стернит переднегруди с заостренными шипами, которые существенно короче, чем шипы стернита среднегруди, а последние шипы лишь незначительно короче выростов стернита заднегруди (рис. 9, *6*) и так же закруглены на вершине (у *A. carli* все шипы и выросты стернитов груди не заостренные, а разница в длине между шипами стернита среднегруди и шипами и выростами других грудных стернитов примерно одинаковая); крылья укорочены и достигают лишь 8-го тергита брюшка (рис. 8, *5*), причем костальное поле надкрылья почти вдвое у́же, чем у этого вида, а поперечные жилки в остальной части надкрылья более регулярные и более частые (рис. 10, *1*); передние бедра с 3 или 4 нижними внутренними неотчлененным шипиками, а средние – с 1 нижним наружным шипиком, сходным по строению с преды-

дущими, или без него; задние бедра с 4 или 5 наружными и 3–6 внутренними нижними неотчлененными шипиками; передняя голень с 2 хорошо развитыми тимпанумами практически одинакового размера (у *A. carli* тимпанумы обычно тоже одинакового размера, но иногда наружный чуть меньше внутреннего); задняя голень с 10 наружными и 10 внутренними верхними неотчлененными шипами, а также с 2 неотчлененными нижними шипиками; лопастинки предпоследнего и крючки последнего тергитов очень похожи на таковые *A. carli*, но слегка короче (рис. 12, *2*); эпипрокт также незначительно короче (в форме почти равностороннего треугольника); парапроктальные выросты незначительно толще и с немного более загнутыми вверх вершинными частями (основания этих частей с менее выпуклыми нижнезадними расширениями; см. рис. 13, *1*, *2* и 13, *3*); генитальная пластинка со слегка суженной вершинной (но не предвершинной) порцией, а расстояние между грифельками примерно равно длине грифелька (у *A. carli* это расстояние приблизительно равно длине грифелька или немного меньше; рис. 9, *3–5* и 9, *7*); гениталии практически неотличимы от таковых *A.* (*P.*) *carli* (рис. 1, *5*).

С а м к а неизвестна.

Длина (в мм). Тело – 28; переднеспинка – 8.1; надкрылье – 15.5; переднее бедро – 11.5; заднее бедро – 26.5; задняя голень – 25; задняя лапка – 7.

С р а в н е н и е. Новый вид наиболее похож на *A.* (*P.*) *falcata* из Юньнани, но отличается от него чуть более развитыми плечевыми выемками переднеспинки, немного более узкими выростами стернита заднегруди, заметно более длинными крыльями (у *A. falcata* они незначительно короче переднеспинки) и суженной вершинной порцией генитальной пластинки самца (у нового вида расстояние между основаниями грифельков примерно равно длине грифелька, но у *A. falcata* вершинная порция генитальной пластинки не сужена, и длина грифелька отчетливо меньше расстояния между основаниями грифельков). От остальных представителей подрода новый вид отличается главным образом более мелкими размерами, слаборазвитой плечевой выемкой и значительно более короткими крыльями, а также некоторыми другими перечисленными в описании признаками, отличающими новый вид от *A.* (*P.*) *carli*.

Э т и м о л о г и я. Видовое название «intermedia» («промежуточная» на латыни) дано в связи с промежуточной длиной крыльев между короткокрылым *A.* (*P.*) *falcata* и остальными известными представителями подрода с более или менее нормально развитыми крыльями.

Anabropsis (Pteranabropsis) falcata (Shi et Bian, 2016), comb. n. (рис. 13, *3б*).

М а т е р и а л. **Китай,** *провинция Юньнань*: хребет «Wuliangshan», 24º45′02″ с. ш., 100º30′24″ в. д., 2270 м, 12.VI. 2011 (И. Белоусов, И. Кабак, А. Королев), 1 ♂, 6 ♀ [ЗИН]; к востоко-северо-востоку от г. «Lincang», 23º54′58″ с. ш., 100º18′33″ в. д., 2190 м, 25.VI.2011 (И. Белоусов, И. Кабак, А. Королев), 1 ♂, 4 ♀ [ЗИН]; к юго-юго-востоку от г. «Shuangjiang», 23º23′19″ с. ш., 99º55′28″ в. д., 2255 м, 21.VI.2011 (И. Белоусов, И. Кабак, А. Королев), 6 ♀ [ЗИН]; к юго-западу от г. «Dali», 20.V.2019 (И. Белоусов, И. Кабак, Г. Давидьян), 2 ♀ [ЗИН].

Эти экземпляры вполне соответствуют первоописанию этого вида, который был описан в составе монотипического рода *Brevipenna* (Shi, Bian, 2016).

Anabropsis (Pteranabropsis) falcata pallescens Gorochov, subsp. n. (рис. 8, *6*, *7*; 9, *8*, *9*; 10, *2*, *3*; 12, *3–5*; 13, *4–7*).

М а т е р и а л. **Китай,** *провинция Юньнань*, хребет «Ailaoshan» к западу от г. «Shuitangzhen», 24º07′18″ с. ш., 101º27′44″ в. д., 1965–2300 м, 1.VI.2011 (И. Белоусов, И. Кабак, А. Королев), 2 ♂ – голотип и паратип, 1 ♀ – паратип [ЗИН]; тот же хребет, но к северо-западу от

г. «Shuitangzhen», 24º09′51″ с. ш., 101º25′29″ в. д., 2005 м, 7.VI.2011 (И. Белоусов, И. Кабак, А. Королев), 1 ♀ – паратип [ЗИН].

С а м е ц (голотип). Тело немного меньше, чем у *A.* (*P.*) *intermedia* sp. n. Окраска светлее, чем у этого вида (рис. 8, *6*, *7*): голова серо-коричневая с серовато-желтоватыми передней поверхностью рострального бугорка, участком над этим бугорком (эти светлые части практически не соприкасаются одна с другой) и нижней частью эпикраниума (ниже глаз и усиковых впадин, но с вертикальной срединной серо-коричневой полосой), желтоватыми точками на серо-коричневых участках, беловатыми глазка́ми, светло-коричневыми глазами, ротовыми частями (но вершины мандибул затемненные), скапусом и педицелом (скапус и педицел, а также жгутик усиков с мелкими желтоватыми отметинами, более многочисленными в проксимальной части усиков и более редкими – в средней и дистальной частях); переднеспинка светло-коричневая с серо-коричневой средней частью диска, а также с многочисленными светло-коричневыми точками на этой более темной части; надкрылья по окраске – как у *A.* (*P.*) *intermedia* sp. n., но беловатые пятнышки немного более редкие (менее заметные; рис. 10, *2*); ноги также светло-коричневые с малозаметными желтоватыми пятнышками, а заднее бедро с коричневыми продольной срединной линией на наружной поверхности и боковыми участками в вершинной порции; грудь и брюшко более или менее светло-коричневые, но стерниты груди почти желтоватые, а яйцеклад коричневый со светло-коричневым основанием. Строение тела отличается от такового *A.* (*P.*) *intermedia* sp. n. следующими признаками: шипы и выросты всех стернитов груди – примерно как у *A.* (*P.*) *carli* (но выросты стернита заднегруди немного более сближены один с другим, чем у *A. intermedia* sp. n. и некоторых самцов *A. carli*; ср. рис. 9, *2*, *6* и 9, *8*); надкрылья более короткие и узкие, достигают лишь 4-го тергита брюшка (рис. 8, *7*), с интеркубитальным полем почти вдвое более узким, чем интеррадиальное поле (у *A. intermedia* sp. n. эти поля примерно равны по максимальной ширине; рис. 10, *1* и 10, *2*); передние бедра с 2 или 3 нижними внутренними шипиками; средние бедра без шипов и шипиков; задние бедра с 4 наружными и 6 или 7 внутренними нижними неотчлененными шипами; задние голени с 3–5 нижними шипиками, 9 или 10 верхними внутренними и 10 верхними наружными шипами; предпоследний тергит с хорошо развитыми, но немного менее широкими лопастинками (рис. 12, *3*), крючки последнего тергита незначительно мельче, чем у *A.* (*P.*) *intermedia* sp. n., но очень похожи по форме (рис. 12, *4*, *5*); эпипрокт и парапроктальные выросты – как на рис. 12, *3* и 13, *4*; генитальная пластинка почти неотличима от таковой номинативного подвида (рис. 9, *9*); гениталии отличаются от таковых *A.* (*P.*) *carli* менее глубокой задней срединной выемкой дорсальной складки и немного более короткими лопастями вентральной складки, которые отделены одна от другой более глубокой выемкой (ср. рис. 1, *5* и 13, *5*, *6*).

В а р и а ц и и. Второй самец со слегка более темной (серо-коричневой) нижней частью эпикраниума, с надкрыльями достигающими лишь середины 4-го тергита брюшка, и с незначительно отличающимся числом шипиков и шипов на ногах.

С а м к а. Тело похоже на таковое самцов; окраска – как у самца-паратипа, причем у одной из самок переднеспинка более светлая (желтоватая) и с 1 парой очень крупных и отчетливых почти темно-коричневых пятен (эти пятна снабжены желтоватыми точками и отделены одно от другого узкой срединной полоской); у другой самки передние бедра без шипиков. Вершина брюшка типичная для самок этого рода (тергиты и парапрокты не специализированы – без лопастинок, крючков и выростов; эпипрокт – примерно как у самца *A. intermedia* sp. n.), но генитальная пластинка узкая и длинная, с шиповидной дистальной частью, которая лишь незначительно короче остальной части (рис. 13, *7*), а яйцеклад длинный, тонкий, слабодуговидный и с узкозакругленной вершиной (рис. 10, *3*).

Длина (в мм). Тело: ♂ – 21.8–24, ♀ – 24.5–27.5; переднеспинка: ♂ – 5.5–6, ♀ – 6.2–6.8; надкрылье: ♂ – 10–11, ♀ – 9–11; переднее бедро: ♂ – 9–10, ♀ – 9–10.4; заднее бедро: ♂ – 20.5–23, ♀ – 20.7–23.5; задняя голень: ♂ – 19–22.5, ♀ – 20.5–23; задняя лапка: ♂ – 8.3–9, ♀ – 8; яйцеклад – 16–18.

С р а в н е н и е. От *A.* (*P.*) *f. falcata* новый подвид отличается заметно более крупными (длинными) крыльями (у нового подвида надкрылья отчетливо длиннее переднеспинки, а у *A. f. falcata* они примерно равны ей по длине) и более узкой и длинной генитальной пластинкой самки (ср. рис. 13, *7* и 13, *36*). От *A.* (*P.*) *intermedia* sp. n. новый подвид отличается признаками, перечисленными в его описании, включая явно более светлую окраску нижней части тела; от других представителей подрода новый подвид отличается меньшими размерами тела, редукцией плечевых выемок переднеспинки, значительно укороченными крыльями и менее расширенными у вершины парапроктальными выростами самца.

Э т и м о л о г и я. Название нового подвида «pallescens» («светлеющая» на латыни) дано в связи со светловатой окраской нижней части тела.

Anabropsis (Pteranabropsis) carli Griffini, 1911 (рис. 1, *5*; 9, *1–5*; 13, *1*, *2*).

В коллекции ЗИН хранится довольно представительный материал по этому виду – около 60 экз. обоих полов из разных точек китайской провинции Юньнань и 3 северных вьетнамских провинций: «Vinh Phu», «Lao Cai» и «Cao Bang». Эти экземпляры несколько варьируют по величине, окраске, расстоянию между вершинами выростов стернитов заднегруди (рис. 9, *1*, *2*), форме вершинной части парапроктальных выростов самца (рис. 13, *1*, *2*) и генитальной пластинки самца (рис. 9, *3–5*), а также, но менее значительно, варьируют по форме генитальной пластинки самки и длине яйцеклада. Эти вариации иногда достигают различий, указанных С. Ингришем (Ingrisch, 2019) для видов, описанных им из северной части Вьетнама: *A.* (*P.*) *copia* comb. n., *A.* (*P.*) *angusta* comb. n., *A.* (*P.*) *bavi* comb. n., *A.* (*P.*) *cuspis* comb. n. Однако по длине крыльев экземпляры в коллекции ЗИН довольно сходны – вершины крыльев у всех заметно заходят за вершины задних бедер, а у *A. angusta*, *A. bavi* и *A. cuspis* крылья достигают или немного не достигают вершин этих бедер. В связи с этим я допускаю, что последние виды могут быть синонимами или подвидами особого (близкого к *A. carli*) вида, а *A. copia* – лишь подвидом *A. carli*, но для решения этой проблемы необходимо изучение дополнительного материала.

В мае–июне в окрестностях с. «Tam Dao» (вьетнамская провинция «Vinh Phu») первоначально наблюдалось множество нимф старших возрастов двух видов *A.* (*P.*) *carli* и *A.* (*C.*) *carnarius*, сидящих на ветвях в подлеске. Затем эти нимфы начали линять на имаго, причем имаго *A. carnarius* продолжали сидеть на тех же местах, а имаго *A. carli* куда-то исчезали, хотя в садках линька обоих видов проходила одновременно. Возможно, имаго *A. carli* после линьки сразу улетали, что менее вероятно, или перемещались в более высокий ярус леса. Было бы интересно проверить эти данные для других видов подродов *Pteranabropsis* и *Carnabropsis* subgen. n.

Anabropsis (Carnabropsis) carnarius Gorochov, 1998 (рис. 9, *17–20*; 13, *8*).

Этот вид также хорошо представлен в коллекции ЗИН – около 50 экз. из следующих северных провинций Вьетнама: «Ba Vi», «Lao Cai», «Vinh Phu» и «Cao Bang». Самцы и самки из этих мест почти столь же вариабельны, как и *A.* (*P.*) *carli* (рис. 9, *18–20*). Однако в последние годы было описано множество новых видов из Южного Китая и северного Вьетнама (Wang et al., 2015; Song et al., 2016; Ingrisch, 2019), явно близких к *A.* (*C.*) *carnarius* и с отличиями, которые укладываются в рамки изменчивости *A. carnarius* или лишь незначительно превышают ее: *A.* (*C.*) *tenchongensis* comb. n.,

A. (*C.) infuscatus* comb. n., *A.* (*C.*) *karnyi* comb. n., *A.* (*C.*) *parallelus* comb. n., *A.* (*C.*) *crenatis* comb. n., *A.* (*C.*) *incisa* comb. n., *A.* (*C.*) *guadun* comb. n., *A.* (*C.*) *pusilla* comb. n. Для *A. pusilla* видовая самостоятельность относительно *A. carnarius* не вызывает сомнений (см. ниже), но остальные виды нуждаются в проверке их вариабельности и возможной синонимии с двумя последними видами.

Anabropsis (Carnabropsis) pusilla Ingrisch, 2019 (рис. 9, *15*, *16*; 13, *9*).

Материал. **Вьетнам:** *провинция «Lao Cai»*, 6 км к З от пос. «Sa Pa», северный склон горы «Phan Si Pan», национальный парк «Hoang Lien», станция «Tram Ton», 22º21′ с. ш., 103º46′ в. д., 1930–2000 м, V.2008 (А. Абрамов), 1 ♂ [ЗИН]. *Провинция «Cao Bang»*, гора «Phia Oac», 1600 м, 16.VII.2009 (М. Багатуров), 1 ♀ [ЗИН]; те же провинция и гора, но национальный парк «Phia Oac – Phia Den» на восточном склоне (40 км к западу от г. «Cao Bang»), 22º36′27″ с. ш., 105º52′00″ в. д., 1600–1800 м, 22.V–6.VI.2018 (Л. Анисюткин, А. Абрамов), 1 ♀ [ЗИН]; те же данные, но 22º37′41.8″ с. ш., 105º54′41.5″ в. д., 900 м, 3–15.VI.2019 (Л. Анисюткин), 1 ♀ [ЗИН].

Этот вид отличается от *A.* (*C.*) *carnarius* более мелкими размерами (длина переднеспинки у *A. pusilla* – 6.8–8.1 мм, а у *A. carnarius* – 9.5–12 мм), генитальной пластинкой самца с более крупной (глубокой и широкой) задней срединной выемкой и с выступающими назад (позади основания грифельков) округлыми медиальными выступами между этой выемкой и грифельками (ср. рис. 9, *16* и 9, *18–20*), почти не изогнутыми вверх выростами парапроктов самца (рис. 13, *8* и 13, *9*), а также более короткими крыльями у самки (у нее крылья незначительно заходят за вершины задних бедер или только достигают их, тогда как у самца этого вида и у обоих полов *A. carnarius* крылья значительно заходят за эти вершины).

Anabropsis (Apteranabropsis) ailaoshanica Gorochov, sp. n. (рис. 9, *25*, *26*; 10, *6*; 11, *1*, *2*; 12, *6–10*; 13, *10–14*).

Материал. **Китай,** *провинция Юньнань*, хр. «Ailaoshan» к северу от г. «Shuitangzhen», 24º09′51″ с. ш., 101º25′29″ в. д., 2005 м, 7.VI.2011 (И. Белоусов, И. Кабак, А. Королев), 2 ♂ – голотип и паратип, 1 ♀ – паратип [ЗИН].

Самец (голотип). Тело сравнительно маленькое для подрода. Окраска умеренно пестрая (рис. 10, *6*; 11, *1*): эпикраниум серо-коричневый с желтоватыми глазами, глазка́ми и пятном между усиковыми впадинами, с темно-коричневой верхней частью (включая остальные части боковых поверхностей рострального бугорка) и с многочисленными светло-коричневыми точками (частично сливающимися одна с другой) на щеках и ниже глаз и усиковых впадин; усики светло-коричневые с несколькими коричневыми отметинами на скапусах и педицелах, а также с довольно частыми умеренно затемненными и мелкими пятнышками на жгутиках; ротовые части также серо-коричневые, но с немного более светлой верхней частью клипеуса и немного более темной остальной его частью, со светло-коричневыми максиллами и лабиумом (включая их щупики), а также с рыжевато-светло-коричневым лабрумом и темными вершинами мандибул; переднеспинка светло-коричневая с 1 парой крупных темно-коричневых пятен на боковых лопастях, заходящих на диск и почти соприкасающихся одно с другим вдоль срединной линии диска, а также с темной полоской вдоль заднего края диска, частично прерванной 6 мелкими желтоватыми пятнышками; остальные тергиты серо-коричневые с многочисленными светло-серо-коричневыми точками и с темной полоской вдоль каждого заднего края (эта полоска также прервана несколькими желтоватыми пятнышками, но 2 последних тергита почти однотонно серо-коричневые с 1 парой темных лопастинок 9-го тергита брюшка и 1 парой темных крючков 10-го тергита брюшка); плейриты средне- и заднегруди темно-коричневые; ноги светло-коричневые с коричневыми пятнышками на коксах, бедрах и голенях, сливающимися в более крупные пятна в верхней части передней коксы, дистальной половине среднего бедра и на вершине задне-

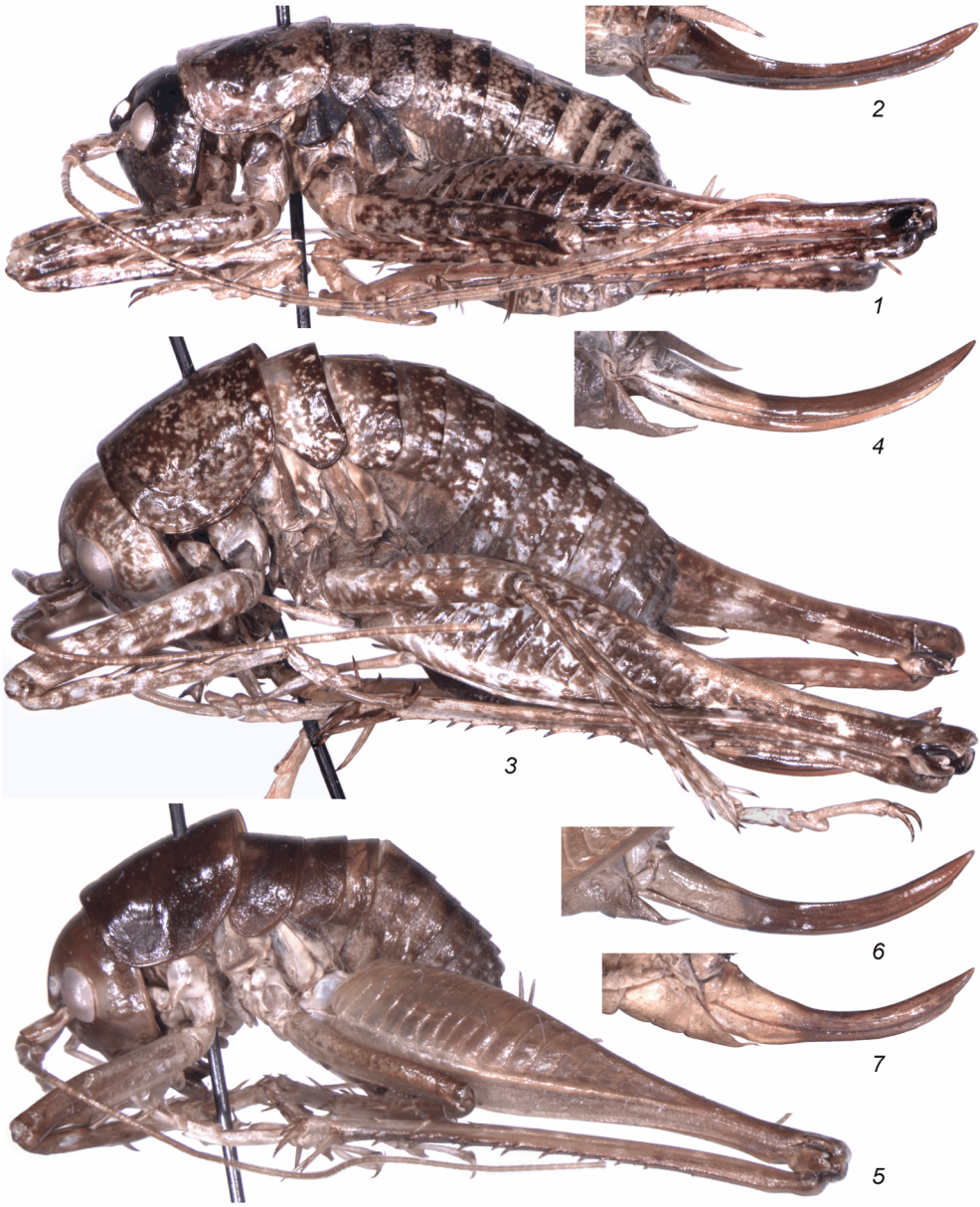


Рис. 11. *Anabropsus* (*Apteranabropsis*) spp., тело самца (*1*, *5*) и самки (*3*) сбоку; яйцеклад сбоку (*2*, *4*, *6*, *7*).

1, *2* – *A. ailaoshanica* sp. n.; *3*, *4* – *A. maculata* sp. n.; *5*–*7* – *A. minuta* (Gor.).

го бедра (вершина шипа передней коксы светлая, а дистальная половины заднего бедра перед вершинным затемнением почти однотонно рыжеватая); стерниты груди светло-коричневые с легким затемнением в основании стернита заднегруди, а стерниты брюшка и генитальная пластинка слегка затемнены, но с желтоватыми как точками на стернитах, так и боковыми частями задней половины генитальной пластинки (включая грифельки; рис. 9, *26*); эпипрокт серо-коричневый; парапрокты коричневые с желтоватыми выростами; церки светло-коричневые. Строение

тела типичное для подрода, но со следующими особенностями: бугорок рострума с узкой вертикальной вмятиной спереди; темя со слабозаметным срединным швом (рис. 10, *6*); боковые глазки́ довольно крупные (рис. 11, *1*); расстояние между усиковыми впадинами приблизительно в 2.2 раза меньше ширины скапуса; переднеспинка почти одинаковая по длине и ширине, ее передний и задний края почти прямые, а боковые лопасти без каких-либо плечевых выемок (рис. 11, *1*); средне- и заднеспинка с крохотными рудиментами крыльев в нимфальном положении (эти рудименты в покое полностью прикрыты задними частями впередилежащих тергитов и очень похожи на таковые *A. cervicornis*; рис. 12, *1*); стернит заднегруди – как на рис. 9, *25*; передняя голень с хорошо развитым внутренним тимпанумом и с маленьким (почти втрое более мелким) наружным; заднее бедро с 9 или 10 мелкими внутренними нижними шипиками; задняя голень с 9 парами немного более крупных нижних шипов; предпоследний тергит с 1 парой хорошо заметных верхнебоковых лопастинок сзади; крючки последнего тергита хорошо развиты, но при рассматривании сверху с округло-обрубленными вершинами (рис. 12, *7*, *8*); эпипрокт почти удлиненно-овальный (рис. 12, *6*); парапроктальные выросты более или менее прямые и направлены вверх и назад от своих оснований (их форма – как на рис. 13, *10*); генитальная пластинка удлиненная, несколько сужена в дистальной половине, с обрубленной вершиной и с грифельками, длина которых незначительно больше расстояния между их основаниями (рис. 9, *26*); гениталии – как на рис. 13, *12*, *13*.

Вариации. Второй самец с более светлой нижней частью клипеуса, несколькими темноватыми отметинами на лабруме, очень незначительными отличиями в числе шипиков и шипов задних ног, незначительно иной формой парапроктальных выростов (рис. 13, *11*), широкоокруглыми при рассматривании сверху вершинами крючков последнего тергита и немного более короткой генитальной пластинкой.

Самка. Внешне очень похожа на самца (паратип), но крупные темные пятна на переднеспинке немного мельче, 2 последних тергита почти темно-коричневые, церки с затемненными вершинами, наружный тимпанум передней голени значительно меньше на одной ноге и отсутствует на другой ноге, последние тергиты без лопастинок и крючков, эпипрокт лишь более маленький (рис. 12, *9*), а парапрокты с очень короткими и угловидными задними выступами, чуть загнутыми кверху (рис. 12, *10*); генитальная пластинка и яйцеклад – как на рис. 11, *2* и 13, *14* (эта пластинка светло-коричневая, а яйцеклад – интенсивно коричневый).

Длина (в мм). Тело: ♂ – 21.5–23, ♀ – 23.5; переднеспинка: ♂ – 5.6–5.8, ♀ – 6; переднее бедро: ♂ – 8.8–9.3, ♀ – 9.1; заднее бедро: ♂ – 18–19.5, ♀ – 19.8; задняя голень: ♂ – 18–20, ♀ – 20; задняя лапка: ♂ – 8–8.5, ♀ – 7.9; яйцеклад – 11.

Сравнение. Новый вид похож на *A.* (*Apteranabropsis*) *sinica* по отсутствию заметных килевидных ребрышек на тергитах, по очень сильной редукции крыльев и по форме генитальной пластинки самца, но окраска его тела ясно более пятнистая (особенно на переднеспинке и задних бедрах), лопастинки 9-го тергита брюшка самца хорошо развиты (у *A. sinica* они почти незаметны – угадываются по характерным морщинистостям, развитым на этом тергите около крючков 10-го тергита брюшка), парапроктальные выросты самца несколько иной формы (ср. рис. 13, *10*, *11* и 13, *31*, *32*), а грифельки генитальной пластинки самца более длинные (у нового вида они длиннее, чем расстояние между их основаниями, а у *A. sinica* – короче). От *A.* (*A.*) *paracostulata*, *A.* (*A.*) *costulata*, *A.* (*A.*) *cervicornis* и *A.* (*A.*) *tonkinensis* новый вид отличается отсутствием заметных килевидных ребрышек на тергитах; кроме того, от первого вида он отличен значительно более длинными грифельками генитальной пластинки самца, от остальных – меньшими размерами тела, и дополнительно от двух последних видов – не двулопастными вершинами парапроктальных выростов самца или рудиментарными крыльями (у *A. tonkinensis* надкрылья очень сильно уменьшены, но все же

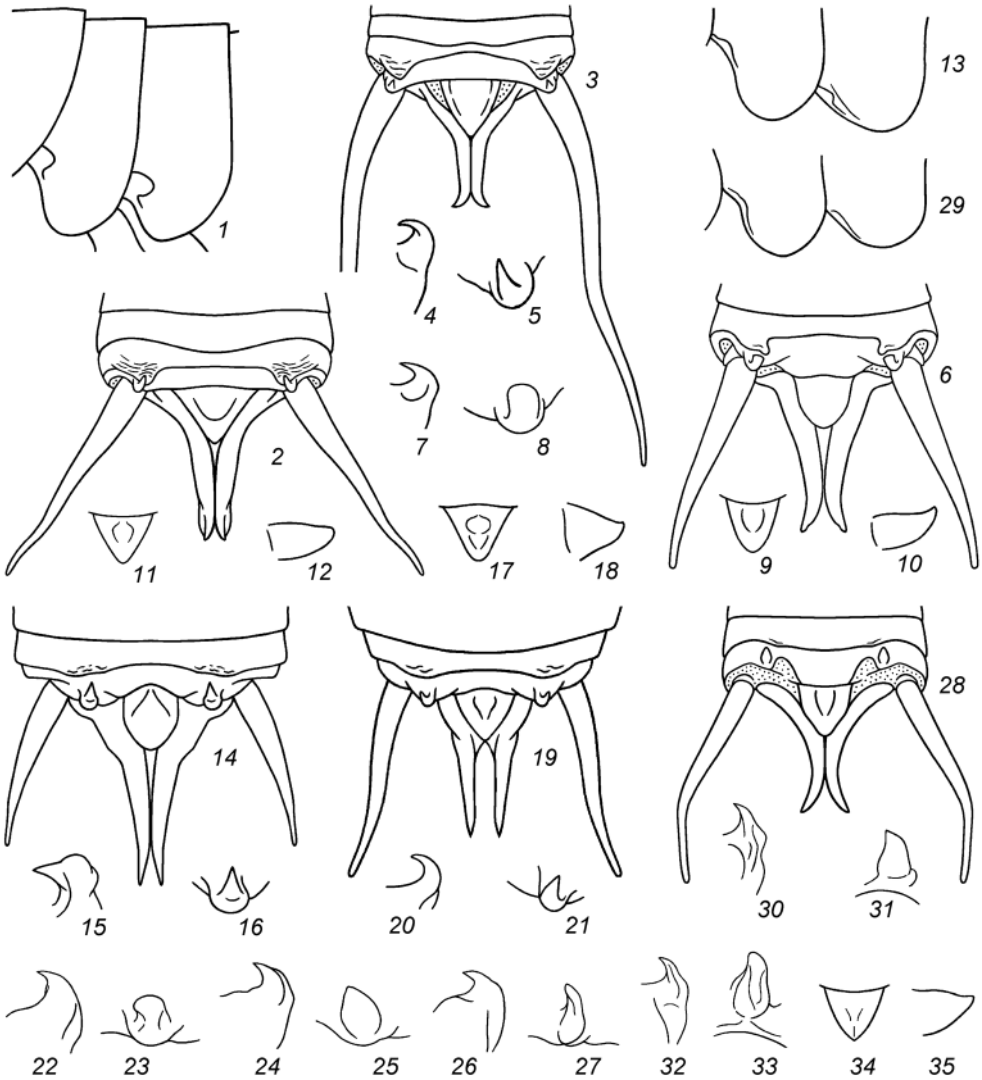


Рис. 12. *Anabropsis* spp. Нижнебоковые части тергитов птероторакса с мелкими (*1*) или очень мелкими (*13*) рудиментами крыльев, либо только со следами этих рудиментов (*29*); вершина брюшка самца сверху и немного сзади (*2*, *3*, *6*, *14*, *19*, *28*); крючок последнего тергита самца сбоку (*4*, *7*, *15*, *20*, *22*, *24*, *26*, *30*, *32*) и сверху (*5*, *8*, *16*, *21*, *23*, *25*, *27*, *31*, *33*); эпипрокт самки сверху (*9*, *11*, *17*, *34*); парапрокт самки сбоку (*10*, *12*, *18*, *35*).
1 – A. (*Apteranabropsis*) *cervicornis* Karny; *2 – A.* (*Pteranabropsis*) *intermedia* sp. n.; *3–5 – A.* (*P.*) *falcata pallescens* subsp. n.; *6–10 – A.* (*Apteranabropsis*) *ailaoshanica* sp. n.; *11*, *12 – A.* (*A.*) *maculata* sp. n.; *13–18 – A.* (*A.*) *tarasovi* sp. n.; *19–21 – A.* (*A.*) *abramovi* sp. n.; *22–29 – A.* (*A.*) *minuta* (Gor.); *30–35 – A.* (*A.*) *sinica* B.-Bien. *1* – по: Горохов, 1998, с изменениями.

значительно крупнее и не рудиментарны, т. е. в обычном для крылатых имаго неперевернутом положении). От *A. frater* и *A. femorata* с неясной подродовой принадлежностью и от *A.* (*A.*) *guangxiensis* новый вид также отличается меньшими размерами тела, причем первый из них значительно крупнее нового вида (длина переднеспинки и заднего бедра у самца *A. frater* – соответственно 9 и 31 мм), а остальные – с иными

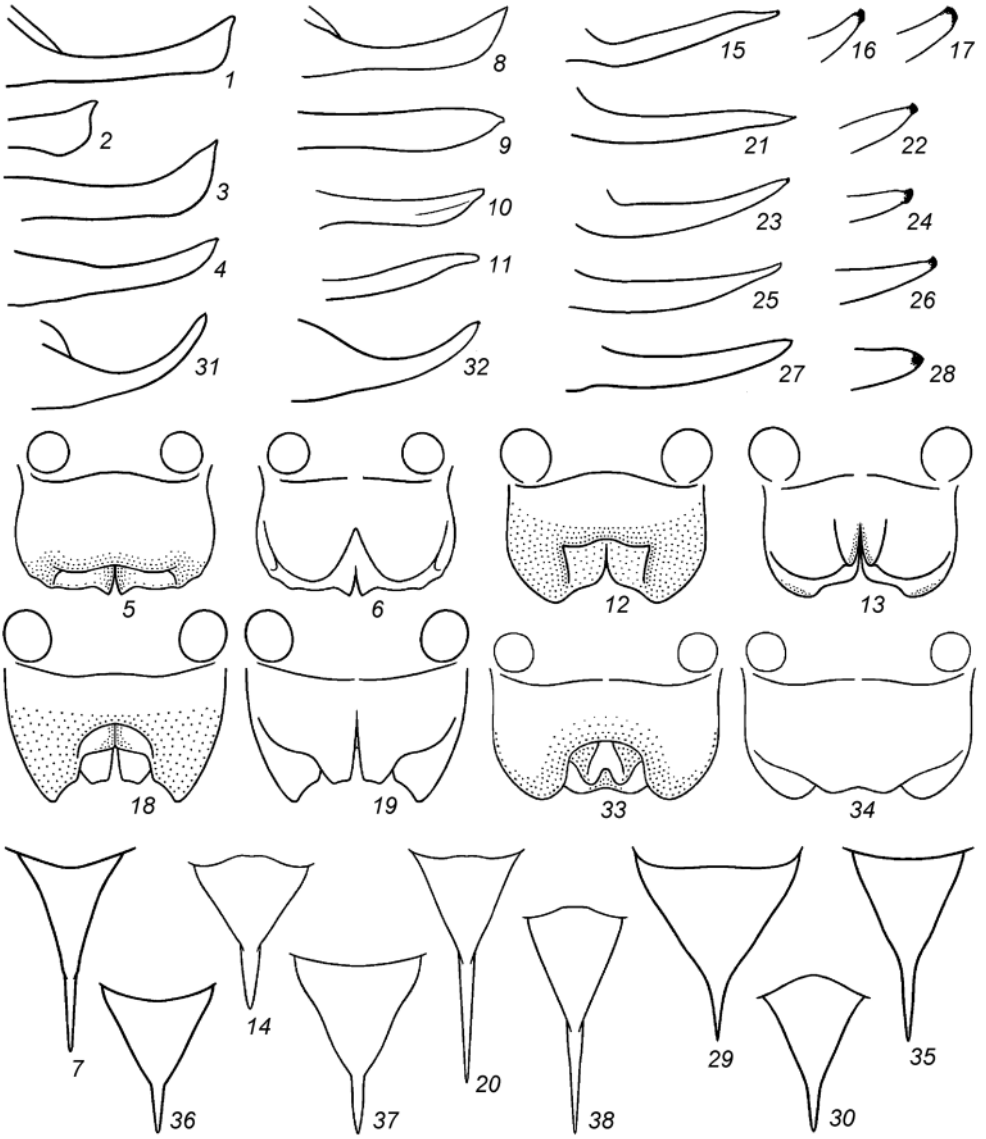


Рис. 13. *Anabropsis* spp., парапроктальный вырост самца (*1*, *3*, *4*, *8–11*, *15*, *21*, *23*, *25*, *27*, *31*, *32*) и его вершинная часть (*2*, *16*, *17*, *22*, *24*, *26*, *28*) сбоку; гениталии самца сверху (*5*, *12*, *18*, *33*) и снизу (*6*, *13*, *19*, *34*); генитальная пластинка самки снизу (*7*, *14*, *20*, *29*, *30*, *35–38*).

1, *2* – *A.* (*Pteranabropsis*) *carli* Griff.; *3* – *A.* (*P.*) *intermedia* sp. n.; *4–7* – *A.* (*P.*) *falcata pallescens* subsp. n.; *8* – *A.* (*Carnabropsis*) *carnarius* (Gor.); *9* – *A.* (*C.*) *pusilla* (Ingr.); *10–14* – *A.* (*Apteranabropsis*) *ailaoshanica* sp. n.; *15–20* – *A.* (*A.*) *tarasovi* sp. n.; *21*, *22* – *A.* (*A.*) *abramovi* sp. n.; *23–30* – *A.* (*A.*) *minuta* (Gor.); *31–35* – *A.* (*A.*) *sinica* B.-Bien.; *36* – *A.* (*Pteranabropsis*) *falcata falcata* (Shi et Bian); *37* – *A.* (*Apteranabropsis*) *maculata* sp. n.; *38* – *A.* (*A.*) *abramovi namlikensis* subsp. n.
31 – по: Gorochov, 2010.

пропорциями частей тела (отношения длины заднего бедра к длине переднеспинки и яйцеклада у нового вида – 3.2–3.4 и 1.8, а у *A. femorata* – соответственно 2.6 и 1.4) или с другой формой вершин парапроктальных выростов самца (в отличие от нового вида у *A. guangxiensis* эти выросты слегка двулопастные). *Anabropsis* (*A.*) *minuta* и *A.* (*A.*) *miser*, наоборот, мельче нового вида и лишены даже рудиментов крыльев (рис. 12, *29*).

Этимология. Название нового вида образовано от названия хребта «Ailaoshan».

Anabropsis (Apteranabropsis) maculata Gorochov, sp. n. (рис. 10, *4*; 11, *3*, *4*; 12, *11*, *12*; 13, *37*).

Материал. **Вьетнам:** *провинция «Lao Cai»*, 6 км к З от пос. «Sa Pa», северный склон горы «Phan Si Pan», национальный парк «Hoang Lien», станция «Tram Ton», 22º21′ с. ш., 103º46′ в. д., 1930–2000 м, V.2008 (А. Абрамов), 1 ♀ – голотип [ЗИН].

Самка (голотип). Внешним обликом напоминает *A.* (*A.*) *ailaoshanica* sp. n., но тело немного крупнее, а окраска светлее и более пятнистая (рис. 10, *4*; 11, *3*): эпикраниум желтоватый с многочисленными светло-коричневыми точками и пятнышками, а также со светло-коричневой верхней частью, снабженной немного менее многочисленными желтоватыми точками, и с почти беловатыми глазами и глазка́ми; усики также желтоватые, но со светло-коричневыми проксимальными члениками жгутиков, несущими редкие и мелкие желтоватые колечки, и с несколькими светло-коричневыми пятнышками на скапусах и педицелах; ротовые части в основном однотонно желтоватые, но со светло-коричневыми точками на клипеусе, светло-коричневой дистальной частью лабрума и затемненными вершинами мандибул; переднеспинка интенсивно коричневая с многочисленными желтоватыми и светло-коричневыми точками и мелкими пятнышками; остальные тергиты похожи по окраске на переднеспинку, но тергиты птероторакса в передней части почти однотонно желтоватые, а в нижних (боковых) частях эти тергиты и тергиты брюшка серовато-светло-коричневые (последние 2 тергита почти полностью серовато-светло-коричневые); ноги желтоватые со светло-коричневыми многочисленными пятнышками на передних и средних бедрах и голенях (передние и средние коксы со светло-коричневыми верхними пятнами и полностью желтоватыми шипами), а также с почти коричневой наружной поверхностью заднего бедра, снабженной многочисленными беловатыми пятнышками, и со слабо выраженной пятнистостью задней голени; плейриты средне- и заднегруди светло-коричневые; все стерниты, эпипрокт, парапрокты и генитальная пластинка светло-серо-коричневые; церки желтоватые; яйцеклад коричневый со светло-коричневой базальной частью. Строение тела также похоже на таковое самки *A.* (*A.*) *ailaoshanica* sp. n., включая состояние рудиментов крыльев, но наружный тимпанум примерно в 1.5 раза меньше внутреннего, задние бедра с 3 или 4 нижними внутренними шипиками, задние голени с 10 нижними шипами на каждом крае, эпипрокт почти в виде равностороннего треугольника (рис. 12, *11*), парапрокты овально-удлиненные и практически без выступов сзади (рис. 12, *12*), генитальная пластинка с вершинным шипом более коротким относительно остальной части (рис. 13, *37*), а яйцеклад – как на рис. 11, *4*.

Самец неизвестен.

Длина (в мм). Тело – 21; переднеспинка – 7.1; переднее бедро – 9.3; заднее бедро – 22; задняя голень – 21.5; задняя лапка – 8.4; яйцеклад – 11.

Сравнение. Новый вид наиболее похож на *A.* (*A.*) *ailaoshanica* sp. n., но отличается от него перечисленными в описании признаками. От *A.* (*A.*) *sinica* и *A.* (*A.*) *minuta* новый вид отличается ясно более пятнистой окраской тела, а также дополнительно от первого вида – более или менее одинаковыми шипами задней голени (у *A. sinica* на этой голени более мелкие шипы перемежаются более крупными) и от второго – более крупными размерами тела. От *A.* (*A.*) *paracostulata*, *A.* (*A.*) *costulata*, *A.* (*A.*) *cervicornis*

и *A.* (*A.*) *tonkinensis* новый вид отличен отсутствием заметных килевидных ребрышек на тергитах и дополнительно от последнего вида – рудиментарными (не просто сильно уменьшенными) крыльями; от *A.* (*A.*) *guangxiensis* новый вид отличается наличием заметных рудиментов крыльев (как у *A. cervicornis* – рис. 12, *1*) и несколько меньшими размерами (длина заднего бедра и яйцеклада у самки *A. guangxiensis* – соответственно 27.8–29 мм и 14.5–16 мм), от *A. frater* – также меньшими размерами (длина заднего бедра у самца *A. frater* – 31 мм), от *A.* (*A.*) *miser* – заметно более крупной величиной тела (длина заднего бедра у самца *A. miser* – 14 мм), а от *A. femorata* – иными пропорциями частей тела (отношения длины заднего бедра к длине переднеспинки и яйцеклада у нового вида – 3 и 2, а у *A. femorata* – соответственно 2.6 и 1.4).

Этимология. Название нового вида «maculata» («пятнистая» на латыни) дано в связи с характерной окраской тела.

Anabropsis (Apteranabropsis) tarasovi Gorochov, sp. n. (рис. 9, *27*, *28*; 12, *13–18*; 13, *15–20*; 14, *1*, *2*; 15, *1*).

Материал. **Лаос,** *провинция «Champasak»*, плато «Bolaven», 14 км к юго-востоку от «Muang Paxong», «Ban Houayteuay», 1200 м, 15º4.655′ с. ш., 106º16.848′ в. д., нарушенный горный лес, почвенные ловушки, V–VI.2008 (С. Тарасов), 12 ♂ – голотип и паратипы, 11 ♀ – паратипы [ЗИН].

Самец (голотип). Тело по величине примерно как у *A.* (*A.*) *maculata* sp. n., но окраска менее пятнистая (рис. 15, *1*): эпикраниум интенсивно коричневый с темно-коричневыми боковыми частями рострального бугорка (не считая желтоватых боковых глазков) и крупным полем под глазами и усиковыми впадинами, в котором расположены довольно крупное желтоватое пятно со срединным глазком и несколько желтоватых точек, а также с желтовато-сероватыми участками в нижней части щек, сероватой передневерхней поверхностью рострального бугорка и светло-коричневыми глазами (рис. 14, *1*); усики беловатые с рыжевато-светло-коричневыми проксимальными сегментами жгутиков и педицелами, а также с коричневыми скапусами, снабженными желтоватыми пятном сверху и крупным полем снизу; ротовые части почти желтые с коричневой верхней частью клипеуса, желтоватыми мандибулами, максиллами и лабиумом (включая их щупики), а также с затемненными вершинами мандибул; переднеспинка однотонно темно-коричневая (почти черная); остальные тергиты также темно-коричневые, но с редкими желтоватыми точками на 1–3-м тергитах брюшка, мелкими пятнышками на 4–7-м тергитах брюшка, более крупными пятнами на 8-м и 9-м брюшных тергитах и серовато-желтоватыми участками на боковых частях тергитов брюшка (на передних тергитах эти участки небольшие, а на более задних – постепенно увеличиваются к почти полностью серовато-желтоватому последнему тергиту); плейриты груди, ноги и стерниты желтоватые, но передние и средние бедра с рыжевато-коричневатыми дистальными половинами, заднее бедро почти полностью рыжевато-коричневатое со светло-коричневым основанием снаружи и желтоватой проксимальной третью изнутри и снизу, а все голени с рыжевато-коричневатыми проксимальными двумя третями; генитальная пластинка едва затемненная в проксимальной половине (рис. 9, *28*); крючки последнего тергита коричневые, а церки, эпипрокт и парапрокты желтоватые. Строение тела – как у предыдущих видов подрода, описанных здесь, но со следующими особенностями: ростральный бугорок с более заметной срединной бороздкой; расстояние между усиковыми впадинами примерно в 1.4 раза меньше ширины скапуса; задняя часть тергитов груди и 1–6-го тергитов брюшка с несколькими продольными килевидными ребрышками, слабо развитыми на 5-м и 6-м тергитах брюшка и хорошо заметными на предшествующих тергитах; рудименты крыльев едва заметны, более маленькие, чем у *A.* (*A.*) *ailaoshanica* sp. n. и *A.* (*A.*) *maculata* sp. n. (рис. 12, *13*); стернит заднегруди – как на рис. 9, *27*; передняя голень с 2 хорошо развитыми (но небольшими) тимпанумами, причем наружный из них немного короче и почти в 1.5 раза у́же внутреннего; заднее бедро без шипиков, а задняя голень с 9 парами нижних шипов, из которых самая дистальная пара (перед парой предвершинных шпор) заметно мельче остальных нижних шипов; пред-

Рис. 14. *Anabropsis* (*Apteranabropsis*) spp., голова спереди (*1*, *3*, *5*), яйцеклад сбоку (*2*, *7*, *8*), участок задней голени в области верхних проксимальных шипов сбоку и немного сверху (*4*, *6*).

1, *2* – *A.* (*A.*) *tarasovi* sp. n.; *3*, *4* – *A.* (*A.*) *abramovi* sp. n.; *5–7* – *A.* (*A.*) *abramovi namlikensis* subsp. n.; *8* – *A.* (*A.*) *sinica* B.-Bien.

последний тергит с 1 парой очень пологих и еле заметных лопастинок (рис. 12, *14*); последний тергит с крючками характерной формы (конусовидная вершинная часть крючка отходит вперед от более широкого и высокого округлого бугорка, т. е. при рассматривании сбоку верхний край крючка с вогнутостью; рис. 12, *15*, *16*); генитальная пластинка с очень широкой проксимальной половиной и значительно суженной дистальной частью, обрубленной сзади и несущей довольно короткие грифельки (длина каждого из грифельков чуть меньше расстояния между их основани-

ями; рис. 9, *28*); эпипрокт, выросты парапроктов, церки и гениталии – как на рис. 12, *14* и 13, *15*, *16*, *18*, *19*.

Вариации. Некоторые самцы с наиболее светлыми участками тела от желтовато-сероватых до светло-коричневых, но лабрум всегда желтый; наружный тимпанум иногда лишь незначительно у́же внутреннего; обнаружены также незначительные вариации в форме парапроктальных выростов (рис. 13, *17*) и числе шипов задних голеней; ширина вершины генитальной пластинки также слегка варьирует.

Самка. Очень похожа на самцов, но затемненные части бедер нередко интенсивно коричневые в вершинных участках и иногда с редкими светловатыми точками, рудименты крыльев иногда полностью исчезают на одной стороне и/или на одном из тергитов, 2 последних тергита брюшка без специализаций, а эпипрокт, парапрокты, генитальная пластинка и яйцеклад – как на рис. 13, *20* и 14, *2* (последний рыжевато-коричневый с желтоватой проксимальной четвертью).

Длина (в мм). Тело: ♂ – 22–27, ♀ – 25–29; переднеспинка: ♂ – 6.5–7.5, ♀ – 7–8; переднее бедро: ♂ – 8.8–10, ♀ – 8.9–10.5; заднее бедро: ♂ – 23–26, ♀ – 25–27; задняя голень: ♂ – 22–25, ♀ – 23–26; задняя лапка: ♂ – 8–8.5, ♀ – 8.5–9; яйцеклад – 14.5–16.5.

Сравнение. Новый вид похож на *A.* (*Apteranabropsis*) *sinica* и *A.* (*A.*) *minuta* по более или менее однотонной и частично темной окраске, но отличается от первого вида более расширенной проксимальной и более узкой дистальной частями генитальной пластинки самца, а от второго – более крупными размерами тела и наличием заметных продольных ребрышек на тергитах. От *A.* (*A.*) *costulata*, *A.* (*A.*) *cervicornis*, *A.* (*A.*) *tonkinensis* и *A.* (*A.*) *paracostulata*, также снабженных продольными ребрышками на тергитах, новый вид отличается более мелкими (почти полностью утерянными) рудиментами крыльев (от 3 первых видов) или более однотонной окраской (от *A. paracostulata*); от *A.* (*A.*) *ailaoshanica* sp. n. и *A.* (*A.*) *maculata* sp. n. он отличается теми же признаками и наличием продольных ребрышек на тергитах, от *A.* (*A.*) *guangxiensis* – совсем не двулопастными вершинами парапроктальных выростов самца, от *A.* (*A.*) *miser* – значительно более крупными размерами тела (длина переднеспинки и заднего бедра у самца *A. miser* – соответственно 4.5 и 14 мм), от *A. frater* – менее крупными размерами (длина переднеспинки и заднего бедра у самца *A. frater* – соответственно 9 и 31 мм), а от *A. femorata* – иными промерами тела (отношения длины заднего бедра к длине переднеспинки и яйцеклада у нового вида – 3.4–3.6 и 1.6–1.7, а у *A. femorata* – соответственно 2.6 и 1.4).

Этимология. Вид назван в честь его сборщика.

Anabropsis (Apteranabropsis) abramovi Gorochov, sp. n. (рис. 9, *29*; 12, *19–21*; 13, *21*, *22*; 14, *3*, *4*; 15, *2*).

Материал. **Вьетнам,** *провинция «Dien Bien»*, уезд «Muong Nhe», коммуна «Sin Thau», 22°21′54″ с. ш., 102°14′15″ в. д., 800 м, VI.2014 (А. Абрамов), 1 ♂ – голотип [ЗИН].

Самец (голотип). Величина, окраска и строение тела очень похожи на таковые *A.* (*A.*) *tarasovi* sp. n. (ср. рис. 15, *1* и *2*), но со следующими отличиями: эпикраниум светло-коричневый с 1 маленьким темно-коричневым пятнышком на верхней части рострального бугорка (над боковыми глазка́ми), коричневыми пятнышками позади глаз и по бокам рострального бугорка (впереди боковых глазков), 4 темноватыми пятнышками между усиковыми впадинами (1 сразу под ростральным бугорком и 1 срединным немного ниже) и у верхнебоковых углов клипеуса, а также желтоватыми боковыми глазка́ми и сероватыми глазами (рис. 14, *3*); усики беловатые со свет-

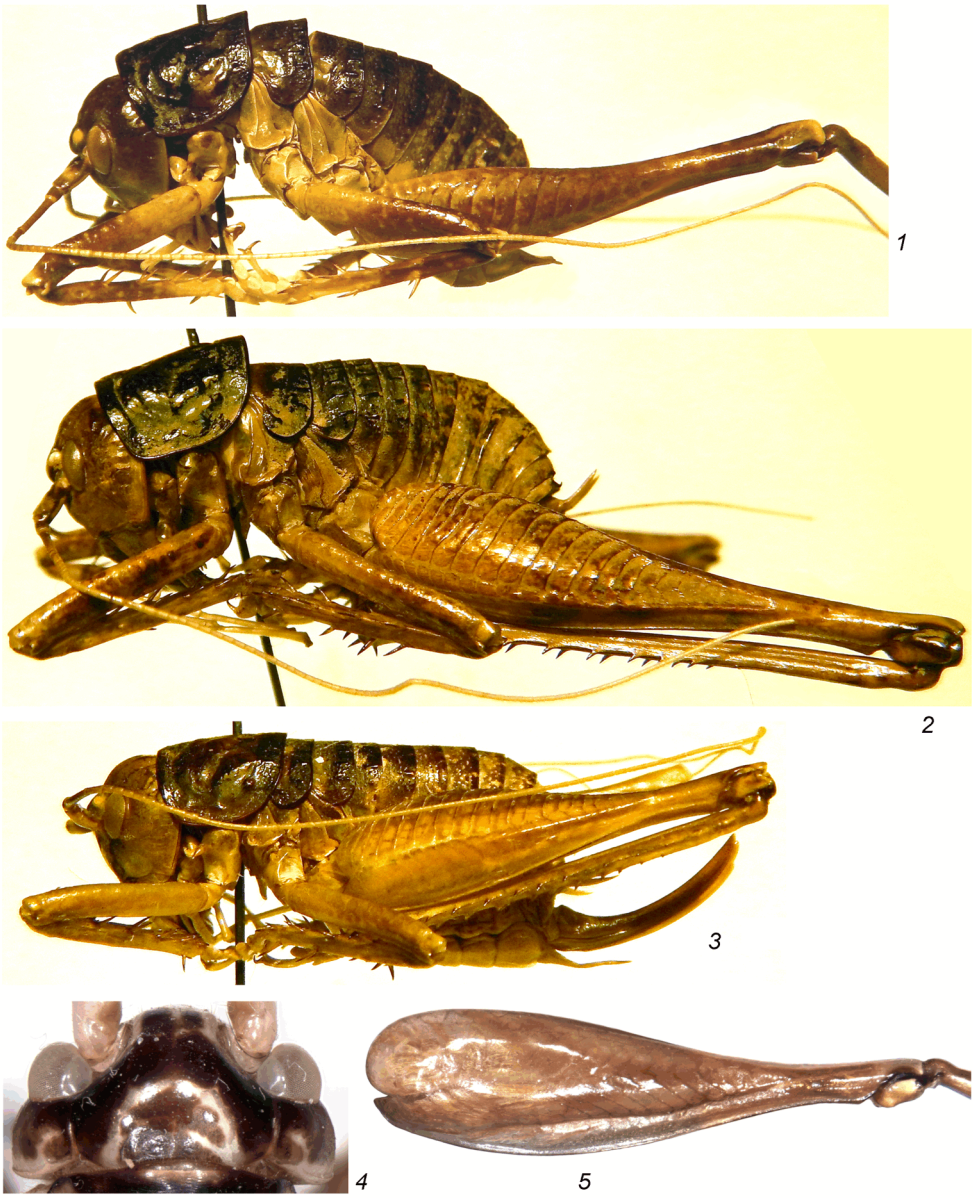


Рис. 15. Anostostomatidae и Stenopelmatidae, тело самца (*1*, *2*) и самки (*3*) сбоку, голова сверху (*4*) и заднее бедро сбоку (*5*).

1 – Anabropsis (*Apteranabropsis*) *tarasovi* sp. n., *2 – A.* (*A.*) *abramovi* sp. n., *3 – A.* (*A.*) *abramovi namlikensis* subsp. n., *4 – Diaphanogryllacris annamita* (Griff.), *5 – Glaphyrosoma* (*Proctovitettix*) *dentatum* Gor.

ло-коричневыми 2 проксимальными члениками жгутиков, имеющими также желтоватые участки, и желтоватыми скапусами и педицелами, снабженными коричневыми (почти темно-коричневыми) крупным участком на каждом педицеле и полосками и пятнами на скапусе; ротовые части с серовато-светло-коричневыми клипеусом, лабрумом и мандибулами (последние с затемненными вершинами), а также с желтоватыми остальными структурами, имеющими едва

затемненные участки на максиллах и лабиуме (но не на их щупиках); тергиты груди и передних сегментов брюшка – как у *A.* (*A.*) *tarasovi* sp. n. по окраске и строению, но задние тергиты брюшка светлее (светло-коричневые с многочисленными коричневыми пятнышками), а 3 последних тергита и эпипрокт почти однотонно серовато-желтоватые с затемненными лопастинками и крючками на предпоследнем и последнем тергитах соответственно; ноги по окраске также похожи на таковые этого вида, но немного светлее – светло-коричневые с затемненными мелкими участками в области сочленения каждого бедра и голени и с беловато-желтоватыми лапками; стерниты груди и первого сегмента брюшка сероватые, а остальные стерниты, генитальная пластинка, парапрокты и церки желтоватые; продольная (вертикальная) вмятина на ростральном бугорке спереди менее выражена, чем у *A.* (*A.*) *tarasovi* sp. n.; продольный киль на верхней части эпикраниума сильнее выражен, чем у этого вида (ср. рис. 14, *1* и 14, *3*); наружный тимпанум передней голени лишь незначительно меньше внутреннего; остальные структуры тела (включая гениталии) также очень близки по строению к таковым этого вида, но крючки последнего тергита обычной формы (рис. 12, *20*, *21*), парапроктальные выросты – как на рис. 12, *19* и 13, *21*, *22*, а генитальная пластинка совсем иной формы (слабо сужена в дистальной части и с характерной фигурной вырезкой между грифельками; рис. 9, *29*).

С а м к а неизвестна.

Длина (в мм). Тело – 28; переднеспинка – 8; переднее бедро – 10.7; заднее бедро – 26; задняя голень – 26; задняя лапка – 8.8.

С р а в н е н и е. От остальных видов подрода с известными самцами новый вид легко отличается сравнительно короткой генитальной пластинкой самца, которая слабо сужена в дистальной части и с характерной (широкой, неглубокой и слегка раздвоенной вследствие наличия срединного бугорка; рис. 9, *29*) вырезкой между грифельками. От *A.* (*A.*) *costulata* и *A. femorata* с неизвестными самцами новый вид отличен значительно более редуцированными рудиментами крыльев (у дейтонимфы *A. costulata* эти рудименты примерно как на рис. 12, *1*) или иными пропорциями частей тела (отношение длины заднего бедра к длине переднеспинки у нового вида – 3.25, а у *A. femorata* – 2.6), а от недостаточно подробно описанного *A. frater* – менее крупными размерами (длина переднеспинки и заднего бедра у самца нового вида – 8 мм и 26 мм, а у самца *A. frater* – 9 мм и 31 мм соответственно).

Э т и м о л о г и я. Вид назван в честь его сборщика.

Anabropsis (Apteranabropsis) abramovi namlikensis Gorochov, subsp. n. (рис. 13, *38*; 14, *5–7*; 15, *3*).

М а т е р и а л. **Лаос,** *провинция «Vientiane»*, ~70 км северо-северо-западнее г. Вьентьян, «Nam Lik Eco Village» на реке «Nam Lik», 18.61469º с. ш., 102.40847º в. д., ~200 м, среди подстилки вторичного леса ночью, 10–30.VI.2017 (А. Горохов, М. Омелько), 1 ♀ – голотип [ЗИН].

С а м к а (голотип). Окраска и строение тела очень похожи на таковые номинативного подвида (рис. 15, *3*), но со следующими отличиями: размеры тела заметно меньше; окраска головы немного светлее – почти желтоватая, но с серо-коричневыми ростральным бугорком (кроме беловатых боковых глазков по бокам и пятна на вершине) и вертикальными отметинами на эпикраниуме под глазами (рис. 14, *5*), а также с очень тонкими продольными светло-коричневыми линиями на верхней части эпикраниума позади глаз; переднеспинка темно-коричневая с коричневыми и светло-коричневыми отметинами (сливающимися одна с другой) в средней части груди; остальные тергиты груди и 1–4-й тергиты брюшка светло-коричневые в передней и темно-коричневые в задней половинах; ноги однотонно светло-коричневые с темной мелкой отметиной на вершинной части заднего бедра, неотчетливым беловато-желтоватым пятном на верхней поверхности этой части и слегка затемненными небольшими проксимальными участка-

ми на голенях и на их шипах и шпорах; предпоследний и последний тергиты брюшка светло-серовато-коричневые, но с желтоватыми боковыми частями; стерниты, генитальная пластинка, эпипрокт, парапрокты и церки желтоватые, а яйцеклад коричневый со светло-коричневым основанием; срединный киль на эпикраниуме и продольные килевидные ребрышки на тергитах менее выражены, чем у *A.* (*A.*) *abramovi abramovi* (ср. рис. 15, *2* и 15, *3*); передние голени с более короткими, почти округленно-квадратными (не овальными) тимпанумами; задние голени с 11–15 наружными и 11 или 12 внутренними шипами и редкими шипиками между ними, а боковые края голени между некоторыми из этих шипов очень мелко и округленно зазубрены (у *A. a. abramovi* не зазубрены; см. рис. 14, *4* и 14, *6*); строение вершины брюшка очень похоже на таковое самки *A.* (*A.*) *tarasovi* sp. n., но дистальный шип генитальной пластинки и яйцеклад заметно более короткие (см. рис. 13, *20*, *38*; 14, *2*, *7*).

С а м е ц неизвестен.

Длина (в мм). Тело – 26; переднеспинка – 6.7; переднее бедро – 8.8; заднее бедро – 21.5; задняя голень – 20.5; задняя лапка – 7; яйцеклад – 11.

С р а в н е н и е. Отличия нового подвида от номинативного даны выше (в его описании). От *A.* (*A.*) *costulata*, *A.* (*A.*) *cervicornis*, *A.* (*A.*) *tarasovi* и *A.* (*A.*) *paracostulata*, сходных с новым таксоном по наличию продольных килевидных ребрышек на тергитах и по невидимым (прикрытым тергитами) в состоянии покоя рудиментам крыльев, а также по отсутствию шипиков на бедрах, этот подвид отличается следующими признаками: от первых двух видов – явно сильнее редуцированными рудиментами крыльев (у *A. costulata* и *A. cervicornis* они как на рис. 12, *1*, а у нового подвида – как на рис. 12, *13*); от третьего вида – относительно более короткими дистальным шипом генитальной пластинки самки и яйцекладом (ср. рис. 13, *20*, *38*; 14, *2*, *7*); от четвертого вида – более узким промежутком между усиковыми впадинами (этот промежуток примерно в 1.4 раза у́же скапуса, но у *A. paracostulata* он почти равен скапусу по ширине), более короткими (округленно-квадратными, не овальными) тимпанумами, более светлыми (не затемненными) верхней частью эпикраниума, парапроктами и церками, а также менее пятнистой окраской ног.

З а м е ч а н и я. Новый подвид отнесен к данному виду лишь условно (в основном из-за более или менее сходной окраски головы), поскольку он известен только по самке и может оказаться как отдельным видом, так и подвидом *A.* (*A.*) *tarasovi*.

Anabropsis (Apteranabropsis) minuta (Gorochov, 2001), comb. n. (рис. 9, *31–34*; 10, *5*; 11, *5–7*; 12, *22–29*; 13, *23–30*).

М а т е р и а л. **Вьетнам,** *провинция «Lao Cai»*: 6 км к западу от с. «Sa Pa», северный склон горы «Fan Si Pan», национальный парк «Hoang Lien», около станции «Tram Ton», 22º21′ с. ш., 103º46′ в. д., 1930–2000 м, V.2008 (А. Абрамов), 1 ♂, 7 ♀ [ЗИН]; тот же национальный парк, но 2000 м, 16–30.VII.2007 (С. Головач), 2 ♂, 6 ♀ [ЗИН].

С а м е ц (nov.). Размеры тела довольно маленькие для подрода. Окраска сравнительно однотонная (рис. 10, *5*; 11, *5*): эпикраниум от коричневого до темно-коричневого с желтоватыми глазка́ми и иногда светло-коричневым пятном позади нижней половины каждого глаза, а также со светловатым пятнышком на вершине рострального бугорка; усики светло-коричневые или желтоватые с немного более темными пятнами на скапусе, почти полностью затемненным педицелом и иногда желтовато-беловатыми мелкими отметинами на проксимальной части жгутика; ротовые части светло-коричневые с коричневой верхней или желтоватой нижней частями клипеуса, с желтоватыми щупиками, часто слегка затемненными на вершине, и иногда с коричневыми пятнами на наружной поверхности проксимальной части мандибул; переднеспинка однотонно коричневая или темно-коричневая, а остальные тергиты от коричневых до светло-коричневых и

с многочисленными узкими продольными беловатыми штрихами на 3–8-м тергитах брюшка или почти без них; ноги светло-коричневые с рыжеватым оттенком или почти желтоватые, но обычно с коричневыми предвершинной и вершинной частями бедер и с маленьким или довольно крупным верхним беловатым пятном на вершинной части заднего бедра (иногда этого пятна нет), а также часто со слегка затемненными проксимальными половинами голеней; стерниты от серовато-желтоватых до светло-коричневых с чуть более темными генитальной пластинкой или ее предвершинной частью; эпипрокт и парапрокты коричневые или светло-коричневые с желтоватыми вершиной эпипрокта и дистальной половиной парапроктального выроста; церки также желтоватые. Голова без заметного срединного киля сверху, с расстоянием между усиковыми впадинами в 2–2.3 раза меньшим, чем ширина скапуса; тергиты без заметных продольных килевидных ребрышек, а переднеспинка по форме – как на рис. 10, *5* и 11, *5*; крылья отсутствуют, т. е. почти без следов крыловых рудиментов на тергитах птероторакса (рис. 12, *29*); выступы стернита заднегруди – как на рис. 9, *31*; наружный тимпанум немного или значительно меньше внутреннего; все бедра без нижних шипиков; передняя голень с 4 парами нижних шипов и 1 верхним внутренним шипом; средняя голень с такими же нижними, 3 верхними внутренними и 3 верхними наружными шипами; задняя голень с 8 или 9 внутренними и 9 или 10 наружными верхними шипами, а также с 2 или 3 нижними шипиками; предпоследний тергит лишь со следами задних лопастинок (рис. 12, *28*); эпипрокт, генитальная пластинка, крючки последнего тергита и парапроктальные выросты – как на рис. 9, *32–34* и 12, *22–28*, а также 13, *23–28* (форма этих структур, кроме эпипрокта, у разных самцов не идентична); гениталии почти неотличимы от таковых, изображенных на рис. 13, *33*, *34*.

С а м к а. Тело похоже на таковое самцов, но стерниты, 2 последних тергита, эпипрокт, парапрокты и генитальная пластинка однотонно желтоватые (генитальная пластинка иногда слегка затемненная), узкие продольные беловатые штрихи расположены часто и на 2 передних тергитах брюшка, а вариации в величине наружного тимпанума менее выражены; эпипрокт и парапрокты очень похожи на таковые, изображенные на рис. 12, *34*, *35*; яйцеклад и генитальная пластинка – как на рис. 11, *6*, *7* и 13, *29*, *30* (эти структуры у разных самок несколько различаются: первый – по длине, а вторая – по форме).

Длина (в мм, в скобках – для голотипа). Тело: ♂ – 14–18, ♀ – 16.5–21 (21); переднеспинка: ♂ – 5–5.9, ♀ – 5.8–6.2 (6.4); переднее бедро: ♂ – 6.2–7, ♀ – 6.3–6.9; заднее бедро: ♂ – 15.6–17.7, ♀ – 16–17.3 (18.5); задняя голень: ♂ – 15.8–17, ♀ – 16–17 (18); задняя лапка: ♂ – 5.5–6.5, ♀ – 5–6; яйцеклад – 7.8–9.6 (10).

З а м е ч а н и я. Этот вид был описан по единственной самке с той же горы (Gorochov, 2001b). Большинство ее признаков вполне соответствуют охарактеризованным выше экземплярам, но по относительной длине яйцеклада и по форме генитальной пластинки голотип занимает промежуточное положение между крайними вариантами у этих экземпляров (приблизительные отношения длины заднего бедра и яйцеклада у голотипа – 1.9, а у крайних вариантов – 1.8 и 2; ср. также рис. 11, *6*, *7* и 13, *29*, *30*). Различия между самцами в форме генитальной пластинки (рис. 9, *32–34*), крючков последнего тергита (рис. 12, *22–27*) и парапроктальных выростов (рис. 13, *23–28*) также несколько превышают различия между некоторыми ранее описанными видами или подвидами этого рода.

Anabropsis (Apteranabropsis) sinica Bey-Bienko, 1962 (рис. 9, *35*, *36*; 12, *30–35*; 13, *31–35*; 14, *8*).

М а т е р и а л. **Китай,** *провинция Юньнань*, горы Давейшань, окр. Бинбяня, 350 м, 22.VI.1956 (Д. Панфилов), 1 ♂ – голотип [ИЗК]. **Вьетнам,** *провинция «Cao Bang»*: 40 км к западу от г. «Cao Bang», национальный парк «Phia Oac – Phia Den», восточный склон горы «Phia Oac», 22º36′27″ с. ш., 105º52′00″ в. д., 1600–1800 м, 22.V–6.VI.2018 (А. Анисюткин, А. Абрамов), 2 ♂,

3 ♀ [ЗИН]; уезд «Ha Lang», коммуна «Duc Quang», дер. «Ban Pooc», 800 м, 13–20.V.2019 (Н. Орлов, Л. Иогансен, А. Острошабов), 1 ♀ [ЗИН].

С а м к а (nov.). Внешний облик близок к таковому *A.* (*A.*) *minuta*, но размеры тела крупнее, а окраска со следующими особенностями: эпикраниум темно-коричневый (почти черный) с серыми или частично серыми глазами, беловатыми глазка́ми и узким кольцом вокруг каждого из них, светло-серо-коричневатыми нижними частями щек и иногда малозаметными пятнами у клипеального шва; усики серо-коричневые со светло-серовато-коричневыми пятнами на скапусе и малозаметными мелкими пятнышками на проксимальной части жгутика; ротовые части с серо-коричневыми лабрумом и клипеусом (но верхняя часть последнего почти темно-коричневая), со светло-серовато-коричневыми в целом остальными частями, снабженными мелкими и редкими темноватыми пятнышками на максиллярных щупиках, и с темными вершинными частями мандибул; тергиты груди однотонно черные; ноги, плейриты груди и все стерниты светло-серо-коричневые с серо-коричневыми шипом на коксе передней ноги и дистальными половинами бедер (иногда задние бедра затемнены в дистальных двух третях или лишь в дистальной трети), а также пятнами на всех голенях (только дистальные части голеней почти полностью светлые); 1–3-й или 1–4-й тергиты брюшка темно-коричневые со светлыми боковыми участками, а остальные тергиты мелкопятнистые (кроме однотонно светлого последнего тергита); стерниты светло-серо-коричневые; церки и генитальная пластинка серо-коричневые; эпипрокт, парапрокты и яйцеклад почти темно-коричневые, но последний с серо-коричневым основанием. Строение тела также похоже на таковое *A.* (*A.*) *minuta*: срединный киль на верхней части головы и продольные килевидные ребрышки на тергитах незаметны; скапус почти вдвое шире расстояния между усиковыми впадинами; рудименты крыльев практически отсутствуют (примерно как на рис. 12, *29*); тимпанумы овальные, наружный немного меньше внутреннего; задняя голень с мелкими шипиками (между верхними шипами) очень редкими, и какая-либо зазубренность по краям голени между этими шипами отсутствует; эпипрокт, парапрокты и генитальная пластинка – как на рис. 12, *34*, *35* и 13, *35*, а яйцеклад – как на рис. 14, *8*.

С а м е ц. Голотип достаточно подробно охарактеризован в первоописании (Бей-Биенко, 1962), но следует добавить, что парапроктальные выросты самца очень своеобразные – дугообразно изогнутые кверху (рис. 13, *31*). Перечисленные выше самцы из Вьетнама очень похожи на вышеописанных самок по окраске и признакам внешнего строения, а также почти ничем не отличаются от голотипа этого вида (ср. рис. 13, *31* и 13, *32*), за исключением того, что мелкие шипики между верхними шипами задней голени более редкие (как у самок). Однако некоторые признаки требуют дополнительного уточнения: генитальная пластинка незначительно варьирует по степени вогнутости ее заднего края между грифельками (рис. 9, *35*, *36*); крючки последнего тергита отличны от таковых *A.* (*A.*) *minuta* лишь меньшей вариабельностью и большей направленностью вверх (у *A. minuta* они направлены вверх и вперед; см. рис. 12, *22–27* и 12, *30–33*); гениталии, совсем не изученные у голотипа, с более глубокой выемкой между боковыми лопастями дорсальной складки, чем у *A.* (*P.*) *falcata pallescens*, с менее глубоко раздвоенной срединной лопастью этой складки, чем у *A.* (*A.*) *ailaoshanica* и *A.* (*A.*) *tarasovi*, и с почти не разделенными вентральными лопастями (в отличие от всех этих видов; см. рис. 13, *5*, *6*, *12*, *13*, *18*, *19* и 13, *33*, *34*).

Длина (в мм, в скобках – для голотипа). Тело: ♂ – 18.5–21 (22), ♀ – 19–22; переднеспинка: ♂ – 6.8–7 (7.7), ♀ – 6.2–7; переднее бедро: ♂ – 6.7–7, ♀ – 6.8–7.4; заднее бедро: ♂ – 18–18.7 (23), ♀ –18.5–20; задняя голень: ♂ – 17–17.5, ♀ – 16.7–19; задняя лапка: ♂ – 5.9–6.6, ♀ – 6–6.8; яйцеклад – 10.5–12.

З а м е ч а н и я. Дейтонимфа самки, описанная Г. Я. Бей-Биенко как паратип этого вида, хорошо отличается от рассмотренного голотипа более крупными размерами и менее однотонной окраской, а также заметно более крупными рудиментами крыльев; она относится к другому виду и была обозначена как голотип *A.* (*A.*) *costulata*, поэтому самка *A.* (*A.*) *sinica* впервые описана лишь здесь. Голотип из Китая немного крупнее

вьетнамских экземпляров, что может быть объяснено вариабельностью или принадлежностью к разным подвидам.

Род **GLAPHYROSOMA** Brunner-Wattenwyl, 1888

Этот центральноамериканский род, принадлежащий к трибе Glaphyrosomatini, недавно стал объектом особого внимания со стороны систематиков – в нем было описано множество новых видов, а сам он был разбит на 4 группы видов, отличающиеся одна от другой главным образом наличием или отсутствием тимпанумов, гладким или зазубренным яйцекладом и формой парапроктальных выростов самца (Gorochov, Cadena-Castañeda, 2016; Cadena-Castañeda, Weissman, 2020). Среди этих признаков лишь строение яйцеклада может отражать какие-либо существенные эволюционные различия, способные свидетельствовать о родовом статусе такой группы, а все остальные связаны либо с малозначимыми для систематики редукциями, могущими проходить очень быстро и без существенных изменений генотипа, либо с незначительными изменениями формы копулятивных структур, которые также могут легко меняться от вида к виду, поскольку они менее подвержены стабилизирующему давлению внешней среды, чем многие другие морфологические признаки. Таким образом, я предлагаю делить этот теперь уже довольно богатый видами род как минимум на 2 подрода, которые описываются в подродовом ключе для рода *Glaphyrosoma* ниже, но, возможно, заслуживают родового ранга.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДРОДОВ РОДА GLAPHYROSOMA

1. Окраска тела более или менее однотонно светлая; парапроктальные выросты самца небольшие и почти пальцевидные, т. е. дистально не разделены на более или менее шиповидную латеральную часть и мягкую медиальную лопасть; яйцеклад отчетливо зазубрен в дистальной трети верхнего края (см. Gorochov, Cadena-Castañeda, 2016: figs 213, 214, 218, 219, 242, 243, 267) ..... подрод **Proctovitettix** Gorochov, subgen. n.

[Состав: типовой вид – *Glaphyrosoma dentatum* Gorochov, 2016; *G. dilutum* Gorochov, 2016. Этимология: название нового подрода – существительное мужского рода, анаграмма из частей названия рода *Cnemotettix* и морфологических терминов «paraproctum» и «ovipositor» с латинизированными греческими и латинскими корнями соответственно.]

– Окраска тела контрастная: поперечнополосатая или светлая с темной верхней частью; парапроктальные выросты самца от небольших до крупных, но дистально или на вершине разделены на более или менее шиповидную латеральную часть и мягкую медиальную лопасть (иногда шиповидная часть или медиальная лопасть сильно редуцированы, но от них остаются более или менее заметные следы); яйцеклад не зазубрен, но нередко со слабой выемкой в верхней части около вершины, которая иногда окружена несколькими крохотными зубчиками (см. Gorochov, Cadena-Castañeda, 2016: figs 185, 186, 191, 192, 197, 198, 202, 203, 207, 224, 225, 230, 235–241, 248, 257, 259, 268–275, 292, 296, 298) ..... подрод **Glaphyrosoma** s. str.

[Состав: типовой вид – *Daihinia mexicana* Saussure, 1859; остальные виды рода, включенные в «Mexicanum Group», «Gracile Group» и, вероятно, «Magnoproctalis

Group», а также, возможно, *G. karnyi* Cadena-Castañeda et Gorochov, 2016 из «Karnyi Group» (Cadena-Castañeda, Weissman, 2020).]

Подсем. LEZININAE – пустынные лжесверчки

Это подсемейство до настоящего момента считалось содержащим только один бескрылый род *Lezina* Walker, 1869, представители которого связаны главным образом с норами в аридных зонах Юго-Западной Азии и Северной Африки. По своим морфологическим признакам, включая строение копулятивных органов самца (см. рис. 1, *6*, *7*; 16, *1*), род *Lezina* ничем особо не выделяется среди прочих триб Anostostomatinae, и подсем. Lezininae вполне могло бы рассматриваться как еще одна триба Anostostomatinae. Но остатки яйцеклада у самки этого рода совсем не похожи на рудименты яйцеклада тех групп Anostostomatinae, у которых он редуцирован: у *Lezina* от яйцеклада сохраняется лишь непарная слабо склеротизованная выпуклость, расположенная над вершиной генитальной пластинки (рис. 16, *3*); тогда как у *Hemiandrus* Ander, 1938 и *Cooloola* Rentz, 1980 (Anostostomatinae) от яйцеклада остаются 6 коротких или умеренно коротких пальцевидных выростов, соответствующих 6 яйцекладным створкам, причем у *Hemiandrus* верхние и нижние створки более или менее равные по длине и заметно длиннее внутренних, а верхние створки, кроме того, несут на вершине маленькие либо очень маленькие грифельки (рис. 16, *7*). Это единственный четкий признак, позволяющий отделить *Lezina* от Anostostomatinae; второй, но намного менее четкий признак, – обычно более длинные и тонкие (иногда почти нитевидные) церки (рис. 16, *3*).

Однако при исследовании длиннокрылого рода *Gryllacropsis* Brunner-Wattenwyl, 1888 из Индии нами установлено, что этот род, как и *Lezina*, лишен заметного перистого рельефа на задних бедрах, его церки похожи на таковые последнего рода, а строение вершины брюшка самки у него необычное и отчасти также напоминает таковое самки *Lezina*: сверху эта вершина, как и у самки *Lezina*, похожа на таковую самца, но без крючков на 10-м тергите (рис. 16, *2*, *5*); 7-й стернит брюшка очень крупный, а генитальная пластинка маленькая (намного меньше этого стернита), треугольная и с округло-угловидной вершинной лопастинкой (рис. 16, *3*, *6*). Кроме того, и это наиболее интересно, редуцированный яйцеклад *Gryllacropsis* совсем не похож на редуцированный яйцеклад Anostostomatinae, но очень напоминает рудимент яйцеклада у реликтового рода *Tarragoilus* Gorochov, 2001 (Hagloidea: Prophalangopsidae), так как его верхние створки (*dv*) короткие, толстые, сросшиеся одна с другой в проксимальной половине, с расставленными вершинами и со сравнительно крупными грифельками (*s*), его внутренние створки неразвиты, а от нижних створок (*vv*) сохранились лишь маленькие боковые лопастинки (у *Hemiandrus*, например, верхние створки более длинные, но тонкие, отделенные одна от другой до самого основания, со сближенными вершинами и с намного более мелкими грифельками, а внутренние и нижние створки хорошо развиты; ср. рис. 16, *6* и 16, *7*). Происхождение характерного непарного остатка яйцеклада *Lezina* от сросшихся верхних створок рудиментарного яйцеклада, близкого к таковому *Gryllacropsis* и *Tarragoilus*, кажется наиболее логичным вариантом его происхождения, а, следовательно, принадлежность *Gryllacropsis* к Lezininae также очень вероятна. Здесь я условно включаю последний род в подсем. Lezininae.

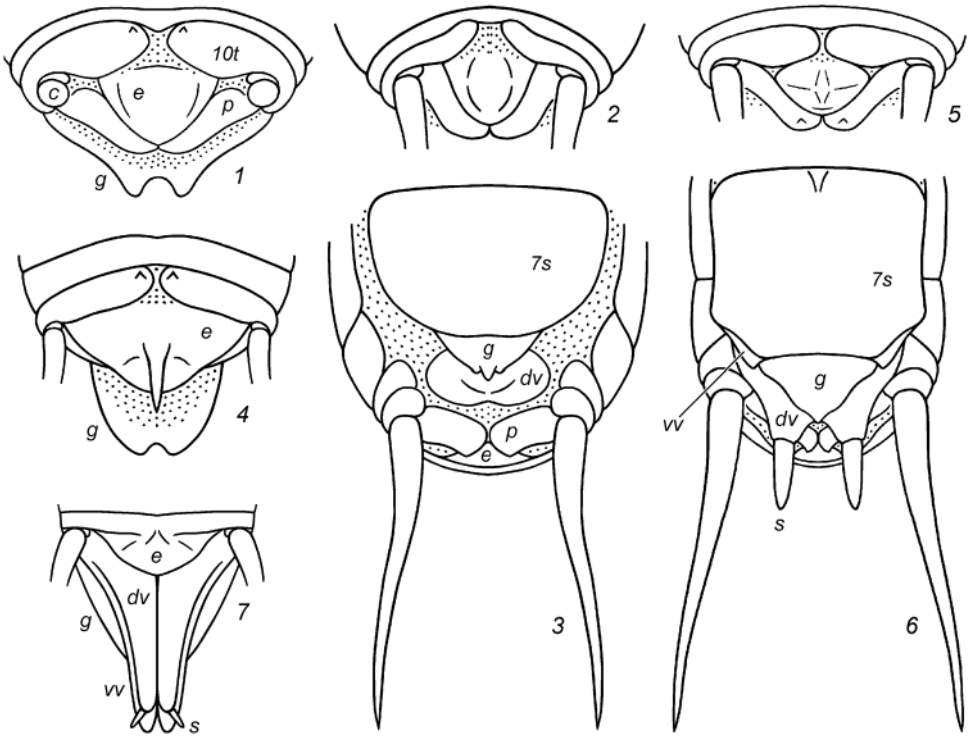


Рис. 16. Anostostomatidae, вершина брюшка самца (*1*, *4*) и самки (*2*, *5*, *7*) сверху и немного сзади (без церок или лишь с основаниями церок) и дистальная часть брюшка самки снизу (*3*, *6*) (схематично).

1–3 – Lezina mutica (Br.-W.); *4 – Spinolezina obscura* (Burr); *5*, *6 – Gryllacropsis magniceps* (Walk.); *7 – Hemiandrus pallitarsis* (Walk.).

7s – 7-й стернит брюшка; *10t* – 10-й тергит брюшка; *c* – место удаленного церка; *dv* – верхняя створка рудимента яйцеклада; *e* – эпипрокт; *g* – генитальная пластинка самца и самки; *p* – парапрокт; *s* – грифелек на вершине верхней створки рудимента яйцеклада; *vv* – нижняя створка рудимента яйцеклада.

Следует также отметить, что один вид, обычно рассматриваемый в составе рода *Lezina* (Popov, 1984; Cigliano et al., 2020), весьма отличен от прочих его видов, включая типовой, и заслуживает обособления в составе отдельного рода, который описывается ниже в родовом ключе к подсем. Lezininae.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ ПОДСЕМ. LEZININAE

1. Крылья отсутствуют у обоих полов; рудимент яйцеклада в виде единой слабо склеротизованной выпуклости, расположенной над вершиной генитальной пластинки и лишенной грифельков и дополнительных лопастинок (рис. 16, *3*) ..... 2.

– Крылья полностью развиты; рудимент яйцеклада состоит из отчетливо раздвоенной верхней умеренно склеротизованной лопасти, вершины которой выступают позади генитальной пластинки и снабжены крупными грифельками, а также из 1 пары маленьких нижнебоковых лопастинок у основания этой лопасти (рис. 16, *6*) ..... **Gryllacropsis.**

[Состав: типовой вид – *Gryllacropsis perturbans* Brunner-Wattenwyl, 1888; *Gryllacris magniceps* Walker, 1870, синонимизированный с типовым видом (Kirby, 1906).]

2. Тело маленькое, со сравнительно короткими церками (длина переднеспинки и церка – 5.1 и 4.8 мм соответственно); эпипрокт самца широкий (шире его генитальной пластинки) и с довольно крупным непарным шипом, направленным назад и заметно выступающим позади остальных частей эпипрокта (рис. 16, *4*) .... **Spinolezina** Gorochov, gen. n.

[Состав: типовой и единственный вид – *Magrettia obscura* Burr, 1900 (= *Spinolezina obscura* comb. n.). Этимология: навание рода образовано от родового названия *Lezina* и латинского морфологического термина «spina» (шип) в связи с наличием шипа на эпипрокте самца.]

– Тело крупнее и с более длинными церками (длины переднеспинки и церка – 5.3–8.5 и 6–15.3 мм соответственно); эпипрокт самца менее широкий (значительно у́же генитальной пластинки) и без какого-либо шипа или иных заметных копулятивных специализаций (рис. 16, *1*) .... **Lezina** (= *Magrettia* Brunner-Wattenwyl, 1888).

[Состав: типовой вид *Lezina* – *Lezina concolor* Walker, 1869; типовой вид *Magrettia* – *Magrettia abominata* Brunner-Wattenwyl, 1888, синонимизированный с *L. concolor* (Uvarov, 1924); 11 остальных видов, включенных в этот род в каталоге Международного общества ортоптерологов (Cigliano et al., 2020).]

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен коллегам, передавшим в коллекцию ЗИН свои сборы из Вьетнама, Китая и Лаоса, а также всем зарубежным ортоптерологам, приславшим необходимую для работы литературу, и М. В. Березину (Московский зоопарк), предоставившему мне для опубликования сделанные им в природе фотографии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного исследовательского проекта Российской Федерации № АААА-А19-119082990107-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бей-Биенко Г. Я. 1962. Результаты Китайско-Советских зоолого-ботанических экспедиций в юго-западный Китай 1955–1957 гг. Новые или малоизвестные кузнечиковые (Orthoptera) из Сычуани и Юньнани. Труды Зоологического института АН СССР, т. 30: 110–138.

Болдырев В. Ф. 1912. Способ оплодотворения и сперматофора у *Tachycines asynamorus* Adel. (Orthoptera, Stenopelmatidae). Русское энтомологическое обозрение **12**: 552–570.

Болдырев В. Ф. 1914. Материалы к познанию строения сперматофор и особенностей спаривания у Locustodea и Gryllodea. Труды Русского энтомологического общества **41** (6): 1–244.

Горохов А. В. 1988а. Система и филогения современных прямокрылых надсемейств Hagloidea и Stenopelmatoidea (Orthoptera) с описанием новых таксонов. Сообщение 1. Зоологический журнал **67** (3): 353–366.

Горохов А. В. 1988б. Система и филогения современных прямокрылых надсемейств Hagloidea и Stenopelmatoidea (Orthoptera) с описанием новых таксонов. Сообщение 2. Зоологический журнал **67** (4): 518–529.

Горохов А. В. 1995а. Система и эволюция прямокрылых подотряда Ensifera (Orthoptera). Части I и II. Труды Зоологического института РАН, т. 260, с. 1–224 + 1–212.

Горохов А. В. 1995б. О системе и эволюции отряда прямокрылых (Orthoptera). Зоологический журнал **74** (10): 39–45.
Горохов А. В. 1998. Материалы по фауне и систематике лжекузнечиковых (Orthoptera, Stenopelmatoidea) Индокитая и некоторых других территорий. I. Энтомологическое Обозрение **77** (1): 73–105.
Горохов А. В. 2000. Phasmomimidae: прямокрылые (Orthoptera) или привиденьевые (Phasmatoptera). Палеонтологический журнал **3**: 67–72.
Клюге Н. Ю. 2016. Строение яйцекладов и кладоэндезис прыгающих прямокрылых (Saltatoria, или Orchesopia). Энтомологическое обозрение **95** (4): 765–800.
Шаров А. Г. 1968. Филогения ортоптероидных насекомых. Труды Палеонтологического института АН СССР, т. 118. 216 с.
Ander K. 1939. Vergleichend-anatomische und phylogenetische Studien über die Ensifera (Saltatoria). Opuscula Entomologica, suppl. 2, 306 p.
Brunner-Wattenwyl C. 1888. Monographie der Stenopelmatiden und Gryllacriden. Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien **38**: 247–394, pls. 5–9.
Cadena-Castañeda O. J. 2019. A proposal towards classification of the raspy crickets (Orthoptera: Stenopelmatoidea: Gryllacrididae) with zoogeographical comments: an initial contribution to the higher classification of the gryllacridines. Zootaxa **4605** (1): 1–100. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4605.1.1
Cadena-Castañeda O. J., Weissman D. B. 2020. Review of *Glaphyrosoma* (Orthoptera: Stenopelmatoidea: Anostostomatidae), including new species and biological information. Zootaxa **4779** (1): 1–37. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4779.1.1
Caudell A. N. 1909. Miscellaneous notes on Orthoptera. Proceedings of the Entomological Society of Washington **11**: 111–114.
Chintauan-Marquier I. C., Legendre F., Hugel S., Robillard T., Grandcolas Ph., Nel A., Zuccon D., Desutter-Grandcolas L. 2016. Laying the foundations of evolutionary and systematic studies in crickets (Insecta, Orthoptera): a multilocus phylogenetic analysis. Cladistics **32**: 54–81. https://doi.org/10.1111/cla.12114
Cigliano M. M., Braun H., Eades D. C., Otte D. 2020. Orthoptera Species File Online (Version 5.0/5.0). Visited 28 June 2020. Available from: http://orthoptera.speciesfile.org
Desutter-Grandcolas L. 2003. Phylogeny and the evolution of acoustic communication in extant Ensifera (Insecta, Orthoptera). Zoologica Scripta **32** (6): 525–561. https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2003.00142.x
Desutter-Grandcolas L. 2020a. *Sia ferox* Giebel, 1861. Museum Nacional d'Histoire Naturelle. Available from: https://science.mnhn.fr/institution/mnhn/collection/eo/item/ensif2696
Desutter-Grandcolas L. 2020b. *Anabropsis chopardi* Karny, 1932. Museum Nacional d'Histoire Naturelle. Available from: https://science.mnhn.fr/taxon/species/Anabropsis/chopardi
Flook P. K., Klee S., Rowell C. H. F. 1999. Combined molecular phylogenetic analysis of the Orthoptera (Arthropoda, Insecta) and implications for their higher systematics. Systematic Biology **48** (2): 233–253. https://doi.org/10.1080/106351599260274
Gorochov A. V. 1984. On the higher classification of recent Ensifera (Orthoptera). In: Z. Kaszab (ed.). Verhandlungen des Zehnten Internationalen Symposiums über Entomofaunistik Mitteleuropas (SIEEC X), 15–20 August 1983, Budapest. Budapest: Múzsák Közművelődési Kiadó, p. 187–189.
Gorochov A. V. 2001a. The higher classification, phylogeny and evolution of the superfamily Stenopelmatoidea. In: L. H. Field (ed.). The Biology of Wetas, King Crickets and Their Allies. Wallingford: CABI Publishing, p. 3–33.
Gorochov A. V. 2001b. New taxa of Anostostomatidae and Prophalangopsidae (Orthoptera). Zoosystematica Rossica **9** (2) (for 2000): 299–315.
Gorochov A. V. 2010. New species of the families Anostostomatidae and Rhaphidophoridae (Orthoptera: Stenopelmatoidea) from China. Far Eastern Entomologist **206**: 1–16. https://www.biosoil.ru/Files/FEE/00000295.pdf
Gorochov A. V. 2019. The cricket subfamily Phalangopsinae (Orthoptera: Gryllidae) in Peru. Zoosystematica Rossica **28** (1): 51–87. https://doi.org/10.31610/zsr/2019.28.1.51
Gorochov A. V., Cadena-Castañeda O. J. 2016. New and little known Stenopelmatoidea (Orthoptera: Ensifera) from America. Zoosystematica Rossica **25** (1): 98–143. https://www.zin.ru/journals/zsr/content/2016/zr_2016_25_1_Gorochov_2.pdf
Griffini A. 1913. Sopra alcuni *Grillacridi* e *Stenopelmatidi* della collezione Pantel. Atti della Società italiana di scienze naturali e del Museo civico di storia naturale in Milano **52**: 61–104.
Gwynne D. T. 1995. Phylogeny of the Ensifera (Orthoptera): a hypothesis supporting multiple origins of acoustical signalling, complex spermatophores and maternal care in crickets, katydids, and weta. Journal of Orthoptera Research **4**: 203–218. doi:10.2307/3503478
Heads S. W., Leuzinger L. 2011. On the placement of the Cretaceous orthopteran *Brauckmannia groeningae* from Brazil, with notes on the relationships of Schizodactylidae (Orthoptera, Ensifera). ZooKeys **77**: 17–30. https://doi.org/10.3897/zookeys.77.769

Ingrisch S. 2018. New taxa and records of Gryllacrididae (Orthoptera, Stenopelmatoidea) from South East Asia and New Guinea with a key to the genera. Zootaxa **4510** (1): 1–278. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4510.1.1

Ingrisch S. 2019. Review of the genus *Pteranabropsis* (Anostostomatidae: Anabropsinae) with description of six new species. Journal of Orthoptera Research **28** (2): 107–124. https://doi.org/10.3897/jor.28.32182

Irish J. 1986. The species of *Comicus* Brunner v. Wattenwyl (Orthoptera: Schizodactylidae) with a discussion of their origin. Navorsinge Nationale Museum Bloemfontein **5** (10): 253–276.

Irish J. 1995. A new species of *Comicus* Brunner v. Wattenwyl, with additional biogeographical data on the genus (Orthoptera: Schizodactylidae). Cimbebasia **14**: 37–41.

Johns P. M. 1997. The Gondwanaland weta: family Anostostomatidae (formerly in Stenopelmatidae, Henicidae or Mimnermidae): nomenclatural problems, World checklist, new genera and species. Journal of Orthoptera Research **6**: 125–138. https://www.jstor.org/stable/3503546

Jost M. C., Shaw K. L. 2006. Phylogeny of Ensifera (Hexapoda: Orthoptera) using three ribosomal loci, with implications for the evolution of acoustic communication. Molecular Phylogenetics and Evolution **38** (2): 510–530. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.10.004

Karny H. H. 1937. Orthoptera fam. Gryllacrididae, subfamiliae omnes. In: P. Wytsman (ed.). Genera Insectorum, fasc. 206, p. 1–317.

Kirby W. F. 1906. A Synonymic Catalogue of Orthoptera. Vol. 3. Orthoptera Saltatoria. Part I. (Achetidae et Phasgonuridae). London: British Museum, 562 p.

Pictet A., Saussure H. 1893. De quelques orthoptères nouveaux. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft **8** (8) (for 1891): 293–318.

Popov G. B. 1984. Insects of Saudi Arabia Orthoptera: Fam. Stenopelmatidae and Gryllacrididae. In: W. Büttiker, F. Krupp (eds). Fauna of Saudi Arabia, vol. 6, p. 175–202.

Sheffield N. C., Hiatt K. D., Valentine M. C., Song H., Whiting M. F. 2010. Mitochondrial genomics in Orthoptera using MOSAS. Mitochondrial DNA **21** (3–4): 87–104. https://doi.org/10.3109/19401736.2010.500812

Shi F., Bian X. 2016. A new addition to the subfamily Anabropsinae (Orthoptera: Anostostomatidae) from China. Zootaxa **4079** (5): 597–600. http://doi.org/10.11646/zootaxa.4079.5.8

Song H., Amedegnato Ch., Cigliano M. M., Desutter-Grandcolas L., Heads S. W., Huang Yu., Otte D., Whiting M. F. 2015. 300 million years of diversification: elucidating the patterns of orthopteran evolution based on comprehensive taxon and gene sampling. Cladistics **31**: 621–651. https://doi.org/10.1111/cla.12116

Song Q., Guo H., Bian X., Shi F. 2016. Review of the genus *Pteranabropsis* Gorochov, 1988 (Orthoptera: Anostostomatidae: Anabropsinae) with description of two new species from China. Zootaxa **4121** (4): 473–484. http://doi.org/10.11646/zootaxa.4121.4.7

Stringer I. A. N. 2001. The reproductive biology and the eggs of New Zealand Anostostomatidae. In: L. H. Field (ed.). The Biology of Wetas, King Crickets and Their Allies. Wallingford: CABI Publishing, p. 379–397.

Uvarov B. P. 1924. Some new and interesting Orthoptera in the collection of the Ministry of Agriculture, Cairo. Bulletin of the Ministry of Agriculture, Egypt, Technical Scientific Services **41**: 1–41.

Vandergast A. G., Weissman D. B., Wood D. A., Rentz D. C., Bazelet C. S., Ueshima N. 2017. Tackling an intractable problem: Can greater taxon sampling help resolve relationships within the Stenopelmatoidea (Orthoptera: Ensifera)? Zootaxa **4291** (1): 1–33. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4291.1.1

Wang H.-Q., Liu X.-W. 2020. A new genus and a new species of Anabropsinae (Orthoptera: Anostostomatidae) from China. Zootaxa **4809** (3): 509–520. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4809.3.5

Wang M., Liu X., Li K. 2015. Review of the genus *Pteranabropsis* Gorochov (Orthoptera: Stenopelmatoidea: Anostostomatidae: Anabropsinae) from China. Zootaxa **3905** (4): 529–540. http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3905.4.6

Weissman D. B. 2001. Communication and reproductive behavior in North American Jerusalem crickets (*Stenopelmatus*) (Orthoptera: Stenopelmatidae). In: L. H. Field (ed.). The Biology of Wetas, King Crickets and Their Allies. CABI Publishing, p. 351–373.

Weissman D. B., Bazelet C. S. 2013. Notes on southern Africa Jerusalem crickets (Orthoptera: Stenopelmatidae: *Sia*). Zootaxa **3616** (1): 49–60. http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3616.1.4

Zeuner F. E. 1939. Fossil Orthoptera Ensifera. London: British Museum, 321 p.

Zhang H., Huang Yu., Lin L., Wang X., Zheng Zh. 2013. The phylogeny of the Orthoptera (Insecta) as deduced from mitogenomic gene sequences. Zoological Studies **52** (37): 1–13. https://doi.org/10.1186/1810-522X-52-37

Zhou Zh., Shi F., Zhao L. 2014. The first mitochondrial genome for the superfamily Hagloidea and implications for its systematic status in Ensifera. PLOS (Public Library of Science) One **9** (5): e86027. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086027

THE FAMILIES STENOPELMATIDAE AND ANOSTOSTOMATIDAE (ORTHOPTERA). 1. HIGHER CLASSIFICATION, NEW AND LITTLE KNOWN TAXA

A. V. Gorochov

Key words: Orthoptera, systematics, new taxa, nomenclatural changes, distribution.

SUMMARY

The family Stenopelmatidae is here divided into 3 subfamilies only: Stenopelmatinae with 4 or 5 tribes (Stenopelmatini; Siini **stat. resurr.;** Maxentiini **trib. n.;** Oryctopterini **trib. resurr.** and possibly Oryctopini); Schizodactylinae (= Comicinae Ander, 1939, s**yn. n.**) undivided into tribes, and Gryllacridinae (= Hyperbaeninae Cadena-Castañeda, 2019, **syn. n.**) with problematic tribal composition. The following new taxa are described: *Sia bugajus* **sp. n.;** *Amaxentius* **subgen. n.** and *Eumaxentius* **subgen. n.** in the genus *Maxentius* Stål, 1876, **stat. resurr.;** *Comicus orangensis* **sp. n.;** *C. myburghi* **sp. n.;** *C. namibicus* **sp. n.** The genera *Oryctopterus* Karny, 1937, **gen. resurr.** and *Brauckmannia* Martins-Neto, 2007, **gen. resurr.** are restored from synonymy with *Oryctopus* Brunner-Wattenwyl, 1888 and *Schizodactylus* Brullé, 1835, respectively. The family Anostostomatidae includes only 2 subfamilies: Anostostomatinae with 9 tribes (Anostostomatini; Anabropsini; Lutosini; Cratomelini **stat. n.;** Brachyporini; Deinacridini **stat. n.;** Cooloolini **stat. n.;** Leiomelini **stat. n.;** Glaphyrosomatini) and possibly Lezininae undivided into tribes. The genus *Anabropsis* Rehn, 1901 is considered as consisting of 5 subgenera: *Anabropsis* s. str.; *Paterdecolyus* Griffini, 1913, **stat. n.;** *Pteranabropsis* Gorochov, 1988, **stat. n.** (= *Brevipenna* Shi et Bian, 2016, **syn. n.**); *Apteranabropsis* Gorochov, 1988, **stat. n.;** *Carnabropsis* **subgen. n.** New combinations for 20 species of this genus are formed, and the following new species and subspecies are described: *A.* (*Pteranabropsis*) *intermedia* **sp. n.;** *A.* (*P.*) *falcata pallescens* **subsp. n.;** *A.* (*Apteranabropsis*) *ailaoshanica* **sp. n.;** *A.* (*A.*) *maculata* **sp. n.;** *A.* (*A.*) *tarasovi* **sp. n.;** *A.* (*A.*) *abramovi* **sp. n.;** *A.* (*A.*) *abramovi namlikensis* **subsp. n.** Previously unknown male for *Anabropsis* (*Apteranabropsis*) *minuta* (Gorochov, 2001) and female for *A.* (*A.*) *sinica* Bey-Bienko, 1962 are described. *Proctovitettix* **subgen. n.** in the genus *Glaphyrosoma* Brunner-Wattenwyl, 1888 as well as *Spinolezina* **gen. n.** for *S. obscura* (Burr, 1900), **comb. n.** from Lezininae are also described; the genus *Gryllacropsis* Brunner-Wattenwyl, 1888 is tentatively included in the latter subfamily. Keys to several taxa and new data on distribution of some species are given.

УДК 595.721

MONGOLABIS BOCHKOVI SP. N., НОВЫЙ ВИД УХОВЕРТОК (DERMAPTERA, ANISOLABIDIDAE: ANISOLABIDINAE) ИЗ СЕВЕРНОГО ВЬЕТНАМА

© 2020 г. Л. Н. Анисюткин

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034, Россия;
Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский
и технологический центр
Нгуен Ван Хуен, Кау Зяй, Ханой, Вьетнам
e-mail: leonid.dictyoptera@gmail.com, Leonid.Anisyutkin@zin.ru

Поступила в редакцию 3.03.2020 г.
После доработки 29.07.2020 г.
Принята к публикации 27.04.2020 г.

Описан новый вид рода *Mongolabis*, *M. bochkovi* **sp. n.** из северного Вьетнама. Приведены подробное морфологическое описание и краткие сведения об образе жизни нового вида. Уточнен диагноз рода *Mongolabis*, в него из рода *Anisolabis* перенесены *Mongolabis interjacens* (Anisyutkin, 1988), **comb. n.,** *M. incrassatus* (Anisyutkin, 1988), **comb. n.,** *M. incurvatus* (Anisyutkin, 1988), **comb. n.,** *M. fusoideus* (Anisyutkin, 1988), **comb. n.** и *M. dealbatus* (Anisyutkin, 1988), **comb. n.**

Ключевые слова: уховертки, морфология, новый вид, Anisolabidinae.

DOI: 10.31857/S0367144520040085

Подсем. Anisolabidinae включает многочисленных, преимущественно бескрылых, геофильных уховерток (Sakai, 1987; Srivastava, 1999). В настоящей работе приведено описание нового вида рода *Mongolabis* Zacher, 1911, *M. bochkovi* sp. n., из северного Вьетнама с замечаниями о его образе жизни, а также уточнены диагноз и состав рода *Mongolabis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Весь материал, включая голотип, был собран в 70%-ный этанол и хранится в нем в настоящее время. Экземпляры изучались в чашках Петри под бинокулярными микроскопами Leica MZ16 и МБС-10. Рисунки выполнены на рисовальном аппарате микроскопа Leica MZ16. Гениталии самцов обрабатывались 10–15%-ным раствором КОН по стандартной методике (12–24 ч) для удаления мягких тканей.

Все экземпляры, включая голотип, хранятся в коллекции Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге.

Сем. **ANISOLABIDIDAE** Verhoeff, 1902

Подсем. ANISOLABIDINAE Verhoeff, 1902

Род **MONGOLABIS** Zacher, 1911

Типовой вид: *Gonolabis woodwardi* Burr, 1906, по последующему обозначению (Burr, 1911).

В настоящее время нет общепринятой родовой системы уховерток подсем. Anisolabidinae. В этой работе я принимаю трактовку рода *Mongolabis* по Г. К. Сриваставе (Srivastava, 1999), который выделил в него уховерток с метапарамерами (парамерами у Сриваставы) немного (примерно в 1.5 раза) длиннее своей ширины, с угловидно выступающим наружным краем и оттянутой вершиной.

Следуя такому определению рода *Mongolabis*, я переношу в него ряд видов, первоначально описанных в роде *Anisolabis* Fieber, 1853 в широком смысле (Анисюткин, 1998): *M. interjacens* (Anisyutkin, 1998), comb. n., *M. incrassatus* (Anisyutkin, 1998), comb. n., *M. incurvatus* (Anisyutkin, 1998), comb. n., *M. fusoideus* (Anisyutkin, 1998), comb. n. и *M. dealbatus* (Anisyutkin, 1998), comb. n.

Автор не во всем согласен с Г. К. Сриваставой (Srivastava, 1999). Его родовая классификация Anisolabidinae основана исключительно на признаках строения метапарамеров, что приводит к ошибкам при определении систематической принадлежности некоторых видов. Например, если принять вышеприведенный диагноз, *Euborellia lata* Anisyutkin, 1998 должен быть перенесен в род *Mongolabis*, так как сходен с его представителями по строению метапарамеров (Анисюткин, 1998). Такому решению противоречит очень своеобразное строение генитальных лопастей у *Eu. lata*, свойственное всем видам рода *Euborellia* Burr, 1910 (склеротизованные поля генитальной лопасти образуют пару овальных пузырьков; вероятно, это апоморфия рода – Анисюткин, 1998) и отличное от такового у *Mongolabis*. Очевидно, набор признаков, на основании которых строится родовая система, должен быть расширен.

Mongolabis bochkovi Anisyutkin, sp. n. (рис. 1, 2).

Материал. **Вьетнам.** *Провинция Каобанг* (Cao Bang), национальный парк Фиа-Оак – Фиа-Ден (Phia Oac – Phia Den), восточный склон горы Фиа-Оак (Phia Oac), 40 км В г. Каобанг (Cao Bang), 22º36′27″ N, 105º52′00″ E, h = 1600–1800 м, 22.V–VI.2018 (Л. Н. Анисюткин, А. В. Абрамов), 5 ♂, голотип и паратипы; 1 ♀, 1 личинка, паратипы; те же данные, но 3–15.VI.2019 (Л. Н. Анисюткин), 2 ♀, паратипы.

Самец (голотип). Голова, грудь сверху и брюшко темно-коричневые, почти черные; брюшко темнее по направлению к вершине, 10-й тергит черный; церки черные, с красноватым отливом; генитальная пластинка красновато-коричневая. Глаза черные. Антеклипеус светло-желтый, мембранозный. Ротовые органы, антенны, за исключением белесых 16-го и 17-го члеников, стерниты груди, бедра и голени коричневые. Лапки более светлые, грязно-желтые.

Покровы гладкие и блестящие. Брюшко с мелкой густой пунктировкой, немного более крупной и глубокой на 10-м тергите, где она образует слабо заметные продольные полосы, и на генитальной пластинке; боковые края 7–10-го тергитов брюшка с продольной морщинистостью (рис. 1, *5–8*). Опушение по большей части слабо выраженное, короткое и редкое, присутствует на ротовых органах, антеннах и ногах, плотное опушение развито только на голенях и лапках.

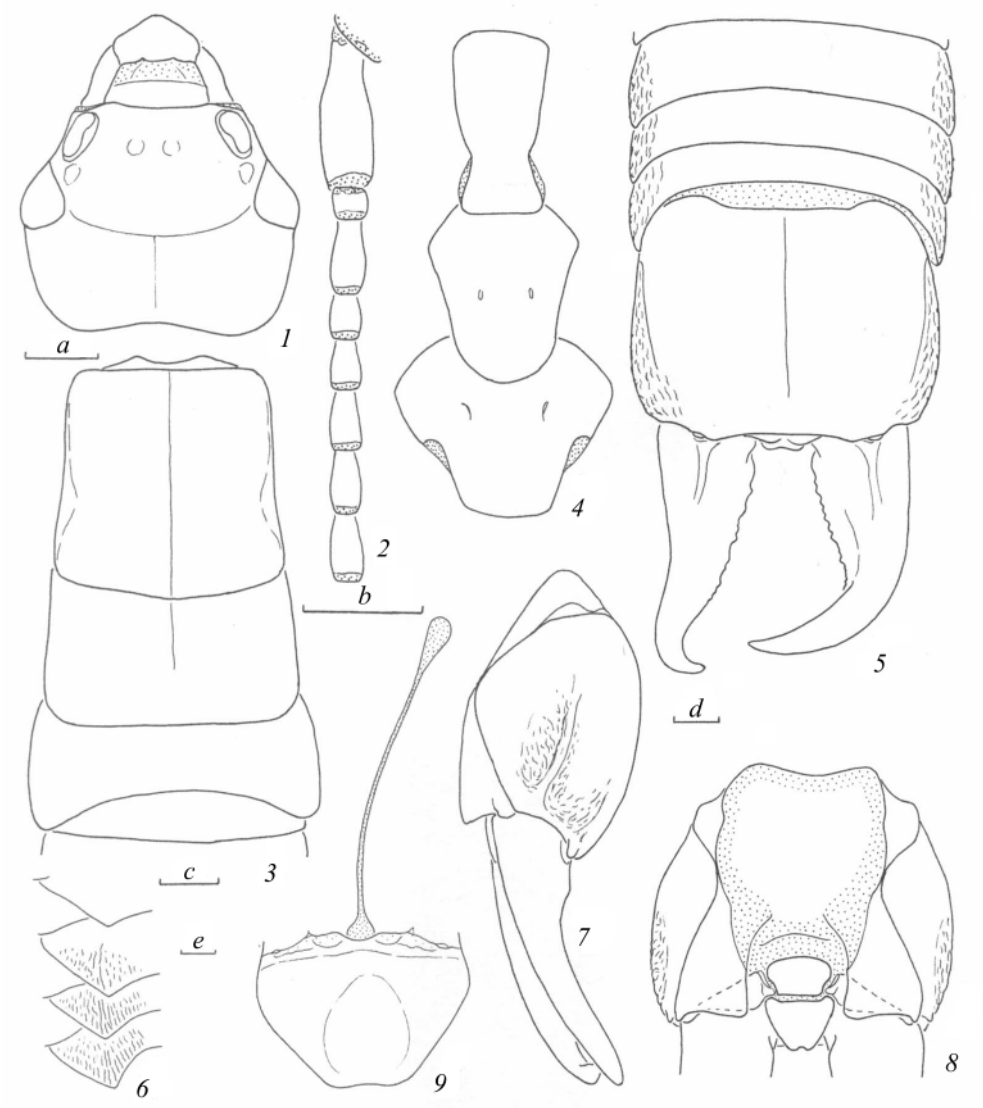


Рис. 1. *Mongolabis bochkovi* sp. n., самец, голотип.

1 – голова сверху; *2* – базальная часть левой антенны; *3* – грудь и 1-й сегмент брюшка сверху; *4* – грудные стерниты снизу; *5* – вершина брюшка сверху; *6* – боковые углы 6–9-го тергитов брюшка слева; *7*, *8* – 10-й тергит брюшка и церки (гипандрий удален) слева (*7*) и снизу, показаны только основания церок (*8*); *9* – гипандрий снизу. Пунктировкой показаны мембранозные участки.

Масштабная линейка – 1 мм: *a* – к *1*; *b* – к *2*; *c* – к *3*, *4*; *d* – к *5*, *7*, *8*; *e* – к *6*, *9*.

Голова длиннее ширины, выпуклая (рис. 1, *1*); эпикраниальные швы в виде тонких линий; глаза небольшие, по длине примерно равны заглазничному пространству; глазки́ отсутствуют; задний край головы плавно вырезан. Левая и правая антенны 21- и 22-члениковые (рис. 1, *2*), скапус крупнее других члеников, немного короче расстояния между антеннальными впадинами; педицеллус примерно равной длины и ширины, отношение длин 10 базальных члеников (с 1-го по 10-й) примерно 5 : 1.0 : 2.2 : 1.4 : 1.6 : 2 : 2 : 2.2 : 2.4 : 2.4; далее членики очень постепенно удлиняются, но вершинные снова немного укорачиваются.

Пронотум длиннее ширины, слабо расширяется к заднему краю (рис. 1, *3*); его передний и боковые края почти прямые, задний – слабо оттянут назад; про- и метазона не разделены; срединная борозда отчетливая.

Надкрылья и крылья отсутствуют. Средне- и заднегрудь без боковых килей. Среднегрудь с полустертой срединной бороздой и прямым задним краем (рис. 1, *3*). Заднегрудь короче и шире (рис. 1, *3*) среднегруди, срединная борозда практически неразличима. Грудные стерниты (рис. 1, *4*): простернум удлиненный, передний край слабо закругленный, боковые сходятся примерно к задней трети стернита, задний – прямой, фуркальные ямки не различимы; мезостернум удлиненный, по заднему краю округленный, выступающий, фуркальные ямки слабо выражены; метастернум шире своей длины, по заднему краю слабо выступающий, фуркальные ямки хорошо заметны.

Ноги относительно короткие; передние бедра утолщены; лапки с наиболее длинным 1-м члеником, 2-й членик короткий, немного длиннее своей ширины, 3-й – немного короче 1-го; 1-й и 2-й членики снизу густо покрыты короткими щетинками; коготки простые, симметричные; аролиум отсутствует.

Брюшко слабо уплощенное, постепенно расширяется к вершине; 2-й и 3-й тергиты со слабо выраженными боковыми бугорками; боковые, загнутые вниз края 7–9-го тергитов оттянуты назад, заострены и латерально морщинистые (рис. 1, *5*, *6*). 10-й тергит поперечный, слабо вздутый (рис. 1, *5*, *7*, *8*), его боковые края латерально морщинистые и несут боковые кили, каудально с небольшими выростами над основаниями церок; задний край между выростами слабо выемчатый; срединная борозда слабо выражена. Церки относительно короткие, немного длиннее 10-го тергита, асимметричные, на виде сверху сильно (рис. 1, *5*), в профиль – слабо равномерно изогнутые (рис. 1, *7*); левая церка почти прямая, изогнута у вершины, правая – резко изогнута примерно у середины, обе с редкими тупыми зубцами по внутреннему краю. Пигидий и парапрокты – см. рис. 1, *5*, *8*. Генитальная пластинка трапециевидная, со слабо выемчатым каудальным краем и нечетким округлым вдавлением; манубриум длинный и узкий (рис. 1, *9*).

Гениталии самца склеротизованные, симметричные (рис. 2, *1–5*), проксимальный стебель длинный, более чем в 10 раз длиннее мета- и пропарамеров вместе взятых. Метапарамеры относительно короткие и широкие, немного длиннее своей ширины, с угловидно выступающим наружным краем и немного оттянутой вершиной, в профиль прямые (рис. 2, *1–4*). Пропарамеры сильнее склеротизованы латерально, разделены примерно на 1/3 своей длины, со склеритом, расположенным вдоль линии сочленения (рис. 2, *1*). Генитальные лопасти короткие, с парой склеритов у основания, вместе с дистально выворачивающимися мембранозными мешками примерно вдвое длиннее метапарамеров (рис. 2, *1*, *3*, *4*); мембранозные мешки вентрально с более склеротизованными участками, покрытыми папиллами (рис. 2, *4*). Вирга не склеротизована, трудно различима; какие-либо дополнительные склеротизованные структуры, связанные с виргой, в генитальных лопастях отсутствуют. В основании проксимального стебля расположена пара удлиненных базальных пузырьков (рис. 2, *5*).

Изменчивость. Антенны 20–24-члениковые, белесым может быть только один, 18-й или 19-й членик.

Самка. Сходна с самцом, отличается следующими признаками. Стерниты груди более светлые, частично коричнево-желтые; у одного экземпляра бедра примерно в дистальной четверти, голени и лапки грязно-желтые. Глаза по длине равны примерно 0.6–0.8 заглазничного пространства. Антенны 22- или 23-члениковые, белесыми могут быть 2–4 членика (в последнем случае 1-й и последний членики белесые лишь частично) с 14-го по 18-й. 7–9-й тергиты брюшка с боковыми краями очень слабо оттянутыми назад и более слабой, чем у самца, морщинистостью. 10-й тер-

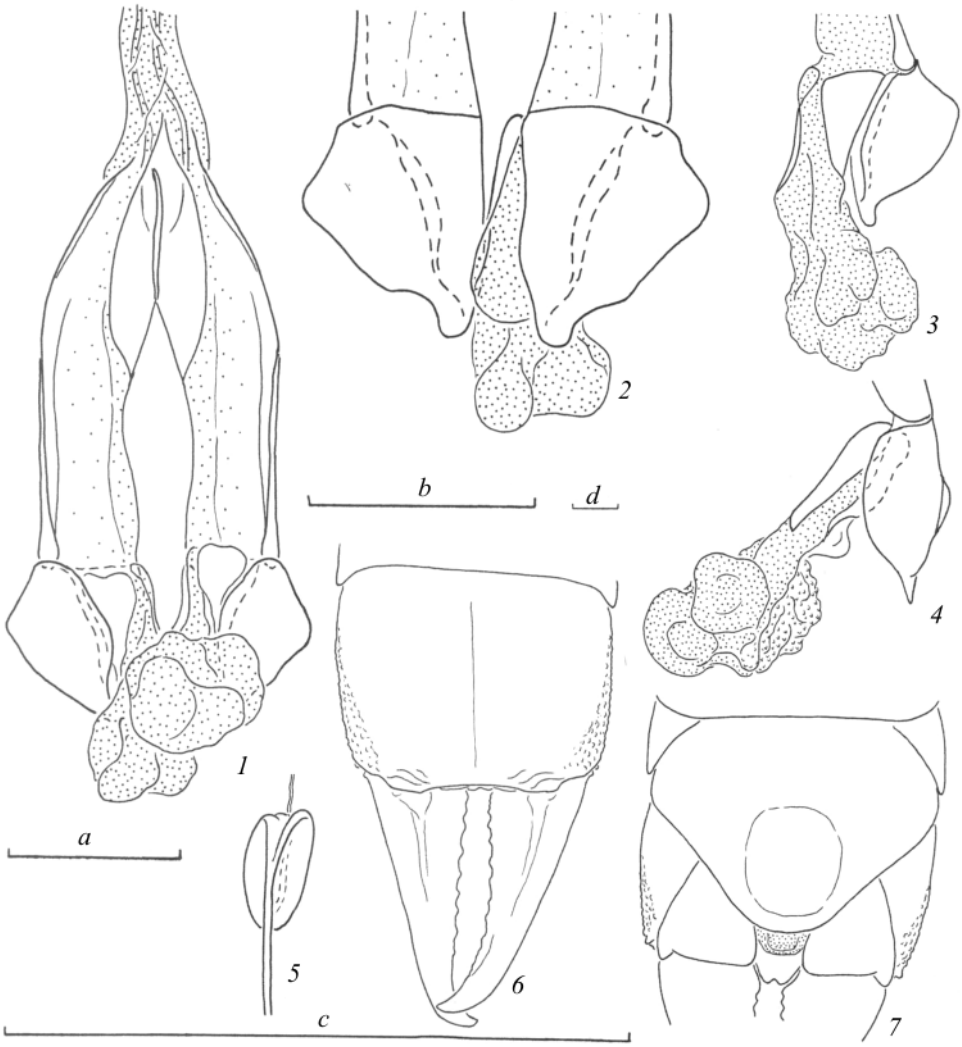


Рис. 2. *Mongolabis bochkovi* sp. n., самец, голотип (*1–5*), и самка, паратип (*6*, *7*).

1 – гениталии, общий вид сверху, генитальные лопасти вывернуты, показано только основание проксимального стебля; *2* – метапарамеры и левая вывернутая генитальная лопасть снизу (правая генитальная лопасть не показана); *3*, *4* – правые метапарамер и генитальная лопасть сверху (*3*) и справа (*4*); *5* – базальный пузырек; *6* – 10-й тергит брюшка и церки сверху; *7* – 10-й тергит брюшка снизу. Пунктировкой показаны мембранозные участки.

Масштабная линейка – 1 мм: *a* – к *1*, *3*, *4*; *b* – к *2*; *c* – к *5*; *d* – к *6*, *7*.

гит каудально слабо сужается (рис. 2, *6*). Церки удлиненные, почти симметричные (рис. 2, *6*). Генитальная пластинка каудально выступающая (рис. 2, *7*).

Л и ч и н к а самки последних возрастов. Сходна с имаго, но меньших размеров, антенны без белесых члеников (осталось 17, остальные обломаны), дистальные участки бедер, голени и лапки грязно-желтые.

Размеры (в мм; в скобках – для голотипа). Длина головы: самец – 3.6–4.0 (4.0), самка – 3.8–4.1; ширина головы: самец – 3.2–3.4 (3.4), самка – 3.0–3.5; длина пронотума: самец – 3.4–4.1 (4.1), самка – 3.6–4.0; ширина пронотума: самец – 3.5–3.9 (3.7), самка – 3.3–3.6; ширина мезонотума: самец – 3.9–4.2 (4.2), самка – 3.7–4.2; ширина метанотума: самец – 4.3–4.7 (4.7), самка – 4.2–4.8; длина передних / средних / задних бедер: самец – 3.0–3.3 / 3.5–3.8 / 4.5–4.9 (3.2 / 3.8 / 4.9), самка – 3.0–3.3 / 3.4–3.8 / 4.2–5.0; ширина 10-го тергита брюшка: самец – 6.0–6.7 (6.5), самка – 5.1–6.1; длина церок: самец – 5.2–5.8 (5.8), самка – 5.2–5.6. Ширина головы измерялась в наиболее широком месте, сразу за глазами.

Сравнительные замечания. Новый вид крупными размерами и темной, почти черной окраской сходен с *Mongolabis magna* (Bey-Bienko, 1959), описанным из Юньнани (Бей-Биенко, 1959), но отличается относительно более короткими и резко изогнутыми церками (сравнить рис. 1, *5* и рис. 22 в: Бей-Биенко, 1959) и значительно менее выступающими наружными углами метапарамеров (сравнить рис. 2, *1–3* и рис. 26 в: Бей-Биенко, 1959).

Mongolabis bochkovi sp. n. по строению метапарамеров, широких, с сильно выступающим наружным углом и оттянутой вершиной, сходен с *M. incurvatus* (Anisyutkin, 1998) и *M. fusoideus* (Anisyutkin, 1998), описанными соответственно из Южного Китая (Юньнань, окр. Фохая) и северного Вьетнама (провинция Виньфу, Тамдао) (Анисюткин, 1998). Форма метапарамеров нового вида промежуточная между этими видами: массивность метапарамера и его наружный угол более выражены у *M. incurvatus*, но менее у *M. fusoideus*. От обоих видов *M. bochkovi* sp. n. хорошо отличается бóльшими размерами, более темной, почти черной окраской и одноцветно темными бедрами.

Этимология. Вид назван в честь систематика и паразитолога А. В. Бочкова (1968–2018), друга, однокурсника и коллеги.

Замечания. Все экземпляры имаго *M. bochkovi* sp. n. были собраны в крупных кусках разлагающейся древесины, лежащих на лесной подстилке под пологом первичного леса и пронизанных многочисленными ходами личинок жуков-ксилофагов. В лесной подстилке была собрана только одна личинка уховертки. Уховертки обитали в ходах вместе с личинками жуков.

Будучи в основном всеядными насекомыми, уховертки, включая представителей рода *Anisolabis* (см.: Marucci, 1955), могут хищничать, особенно активно поедая личинок насекомых с мягкими покровами (Marucci, 1955; Sueldo et al., 2010; Zhong et al., 2016). Можно предположить, что и *M. bochkovi* sp. n. играет заметную роль в процессе разложения мертвой древесины, регулируя численность насекомых-ксилофагов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен всем друзьям и коллегам, участникам экспедиции Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, а также сотрудникам национального парка Фиа-Оак – Фиа-Ден за помощь в полевых исследованиях.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гостемы АААА-А19-119020690101-6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анисюткин Л. Н. 1998. К познанию уховерток подсем. Anisolabidinae (Dermaptera, Anisolabididae) Юго-Восточной Азии. Энтомологическое обозрение **77** (4): 787–804. https://www.elibrary.ru/item.asp?id=9285514

Бей-Биенко Г. Я. 1959. Результаты китайско-советских зоолого-ботанических экспедиций 1955–1957 гг. в Юго-Западный Китай. Энтомологическое обозрение **38** (3): 590–627.

Burr M. 1911. Dermaptera. In: P. Wytsman (ed.). Genera Insectorum, vol. 122, p. 1–112.

Marucci P. E. 1955. Notes on the predatory habits and life cycle of two Hawaiian earwigs. Proceedings of *Hawaiian* Entomological Society **15** (3): 565–569.

Sakai S. 1987. Dermapterorum catalogus XIX–XX: Iconographia IV–V. Chelisochidae and Anisolabididae. Tokyo: Daito Bunka University, 1567 p.

Srivastava G. K. 1999. On the higher classification of Anisolabididae (Insecta: Dermaptera) with a check-list of genera and species. Records of the Zoological Survey of India **97** (Part 1): 73–100.

Sueldo M. R., Bruzzone O. A., Virla E. G. 2010. Characterization of the earwig, *Doru lineare*, as a predator of larvae of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*: A functional response study. Journal of Insect Science **10**: 38.

Zhong B., Lv C., Qin W. 2016. Preliminary study on biology and feeding capacity of *Chelisoches morio* (Fabricius) (Dermaptera: Chelisochidae) on *Tirathaba rufivena* (Walker). SpringerPlus **5** (1): 1944. doi: 10.1186/s40064-016-3628-9

MONGOLABIS BOCHKOVI SP. N., A NEW EARWIG (DERMAPTERA, ANISOLABIDIDAE: ANISOLABIDINAE) FROM NORTHERN VIETNAM

L. N. Anisyutkin

Key words: earwigs, morphology, new species, Anisolabidinae.

SUMMARY

A new species of the genus *Mongolabis*, *M. bochkovi* **sp. n.,** is described from northern Vietnam. Detailed morphological description and notes on the biology of the new species are given. The diagnosis of the genus *Mongolabis* is emended. *Mongolabis interjacens* (Anisyutkin, 1988), **comb. n.,** *M. incrassatus* (Anisyutkin, 1988), **comb. n.,** *M. incurvatus* (Anisyutkin, 1988), **comb. n.,** *M. fusoideus* (Anisyutkin, 1988), **comb. n.** and *M. dealbatus* (Anisyutkin, 1988), **comb. n.,** originally described in the genus *Anisolabis*, are transferred to *Mongolabis*.

УДК 595.768.83

НОВЫЙ И МАЛОИЗВЕСТНЫЙ ВИДЫ ДОЛГОНОСИКОВ РОДА *OTIORHYNCHUS* GERM. (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: ENTIMINAE) С КАЗАХСТАНСКОГО АЛТАЯ

© 2020 г. Б. А. Коротяев

Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, С.-Петербург, 199034 Россия
e-mail: korotyay@rambler.ru

Поступила в редакцию 10.11.2019 г.
После доработки 10.04.2020 г.
Принята к публикации 10.04.2020 г.

Обозначен **лектотип** южносибирского вида *Otiorhynchus* (*Pseudocryphiphorus*) *pullus* Gyllenhal и описан близкий к нему новый вид *Otiorhynchus* (*Pseudocryphiphorus*) *matisi* **sp. n.** с левобережья р. Иртыш (северо-восток Павлодарской области Казахстана или юго-восток Омской области).

Ключевые слова: Алтай, Казахстан, Иртыш, новый вид, лектотип, *Otiorhynchus pullus.*

DOI: 10.31857/S0367144520040097

Самый восточный крупный центр видового разнообразия рода *Otiorhynchus* Germ. – алтае-саянский – все еще очень неполно изучен. В статье приведено описание нового вида с левобережья Иртыша, пограничного с Казахстанским Алтаем, по-видимому, на северо-востоке Казахстана или на крайнем юго-востоке Западной Сибири (юго-восток Омской области).

Голотип и паратипы описанного в этой статье вида хранятся в коллекции Зоологического института РАН в С.-Петербурге.

Otiorhynchus (Pseudocryphiphorus) pullus Gyllenhal, 1834 (рис. 1, *1*, *4*).

= *O. irritabilis* (Faust, 1887) (*Brachyrhinus*): Legalov, Zinchenko, 2018 : 211.

М а т е р и а л. **Kazakhstan.** *East Kazakhstan Prov*., Katon-Karagay State National Park, Verkh-Katun' (= Aksharbak) Vill., 1743 m, 10.VI.2012 (M. S. Ramazanova), 2 ♀.

Здесь обозначается лектотип *Otiorhynchus pullus* – самец с рукописной этикеткой «*Ot*: *politus* ? Mannerh: e Sibir. Gebler» в Стокгольмском музее естественной истории, стоящий с донной этикеткой «*Otiorhynchus pullus*» и изученный мной в 1993 г. Фотографии лектотипа и моей этикетки с его обозначением приведены А. А. Легаловым и В. К. Зинченко (Legalov, Zinchenko, 2018: p. 211, Figs. 2–5), но обозначение лектотипа не было формально выполнено. Экземпляр относится к обычному на юге Западной Сибири, юго-западе Восточной Сибири и в Казахстанском Алтае виду, известному под названием *O. irritabilis* Faust, которое было справедливо сведено в синонимы в той же работе Легалова и Зинченко (Legalov, Zinchenko, 2018: p. 211) и впоследствии при-

ведено в этом качестве в обновленной версии списка долгоносиков азиатской части России (Legalov, 2020). Эдеагус экземпляра из с. Таштып (Хакасия) изображен на рис. 1, *4*.

Мной изучен экземпляр *O. irritabilis* в коллекции Венгерского естественноисторического музея в Будапеште с печатной этикеткой «V. Suyetuk» (деревня Верхний Суэтук в Каратузском р-не Красноярского края), рукописной этикеткой Й. Фауста «*irritabilis* m.», музейной этикеткой «Paratypus» и «*Otiorhynchus pullus* Gyll., det. Csiki 1944».

Otiorhynchus pullus широко распространен на юге Западной Сибири и юго-западе Восточной Сибири, найден также в Катон-Карагайском национальном природном парке в Казахстане и указан оттуда на основании определения А. А. Легалова (Габдуллина, 2016); это сообщение не было учтено в палеарктическом каталоге (Alonso-Zarazaga et al., 2017).

Otiorhynchus (Pseudocryphiphorus) matisi Korotyaev, sp. n. (рис. 1, *2*, *3*, *5*).

М а т е р и а л. **Казахстан (**или **Россия?).** «Окр. Ермака, пойма р. Иртыш, VI.1966» (Э. Г. Матис), 10 самцов, в том числе голотип, 8 самок. У 1 самца брюшко выедено кожеедом, у 1 самки съедены кожеедом голова и переднеспинка, и еще у одной выедены переднеспинка и брюшко. Э. Г. Матис несколько лет работал и много собирал листоедов в Казахстане, поэтому указанное на этикетке местонахождение по всей вероятности относится к г. Аксу в Павлодарской обл. Казахстана, во время сбора называвшемуся Ермак. В Нововаршавском р-не Омской обл. России есть пос. Ермак, также расположенный неподалеку от р. Иртыш на ее левом берегу.

С а м е ц. Ширина головотрубки на уровне птеригий едва больше длины и составляет 1.2 ее ширины в основании и 1.5 ее ширины в самой узкой части. Птеригии крупные; расстояние от глаз до наиболее узкой части головотрубки составляет 0.3 длины головотрубки. Спинка головотрубки плоская, отделена от темени слабым вдавлением в средней части лба, края ее в основании слабо приподняты в тупые блестящие валики, слегка сходящиеся и сглаживающиеся к передневерхним краям глаз, в средней части слабо сходятся к птеригиям и затем расходятся над ними. Эпистом неглубоко дуговидно вдается назад, умеренно скошен кпереди и умеренно выемчатый по переднему краю; задний край его дуговидный, в средней части сглажен, по краям более или менее отчетливо килевидный. Срединный киль невысокий, почти линиевидный или отчетливый, складковидный, обычно отчетливый в основной половине и заканчивается в неглубокой бороздке на уровне оснований усиков. Спинка головотрубки слабо блестящая, в умеренно густых крупных неглубоких, в разной степени удлиненных точках, собранных в косые ряды или короткие бороздки. Ширина лба в 1.1–1.2 раза больше длины глаза. Задняя половина лба плоская, более блестящая, чем передняя, в менее густых и крупных круглых, умеренно глубоких точках. Темя матовое, в густой изодиаметрической микроскульптуре. Глаза средней величины, слабовыпуклые, почти круглые с угловатым или узко округленным передненижним краем. Виски примерно втрое короче глаз, слабо расходятся назад. Рукоять усиков почти прямая или слабо изогнута по всей длине, средней толщины, очень слабо и постепенно утолщена к вершине, матовая, в грубой морщинистой пунктировке. Жгутик умеренно длинный; длина 1-го членика вдвое больше ширины, 2-й членик немного шире и в 1.2 раза длиннее 1-го, втрое длиннее ширины; длина 3-го членика примерно в 1.2 раза больше ширины, 4-й равной длины и ширины, 5–7-й членики едва поперечные, 6-й и 7-й едва шире предыдущих. Опушение жгутика довольно длинное и густое, самые длинные волоски желтоватые, заметно длиннее члеников, сильно приподняты. Булава почти веретеновидная, заметно сильнее притуплена в основании, чем на слегка оттянутой узкой вершине; длина ее в 2.6 раза больше ширины.

Ширина переднеспинки в 1.2–1.3 раза больше длины, наиболее широкая переднеспинка заметно перед серединой, умеренно или лишь едва округлена по бокам, выпукло сужена к вершине и выпукло или вогнуто сужена к основанию, с едва заметными основной и вершинной перетяжками, отделяющими очень короткие участки. Вершинный край почти прямой. Диск рав-

номерно умеренно выпуклый в продольном и поперечном направлениях, умеренно блестящий, в густых довольно крупных невысоких гладких округло-многоугольных зернышках, разделенных узкими матовыми промежутками с редкими точками, несущими узкие прилегающие светлые чешуйки, коротко заостренные на вершине. Зернышки несут на заднем скате по 1 направленной назад и слабо дуговидно изогнутой волосковидной белой чешуйке с острой вершиной. Бока переднеспинки покрыты менее крупными и более выпуклыми зернышками с более крупной точкой на матовой медиальной (обращенной кверху) поверхности, несущей направленную к средней линии диска чешуйку.

Щиток маленький, плоский, поперечно-треугольный, иногда вершинная часть его скошена и вдавлена вдоль середины.

Надкрылья овальные, довольно узкие, заметно сдавлены с боков, на вершине довольно узко округлены; длина их в 1.43–1.45 раза больше ширины. Диск довольно сильно выпуклый в поперечном направлении и умеренно – в продольном, совершенно не приподнят по шву на вершинном скате. Основной край на всем протяжении круто скошен к среднегруди и плотно прилегает к основному краю переднеспинки. Бороздки из довольно крупных, умеренно глубоких точек отчетливы на всем протяжении, перегородки между точками часто лежат на уровне промежутков между бороздками и немного короче точек. Промежутки обычно не более чем в 1.5 раза шире бороздок, с чередующимися плоскими и слабо выпуклыми гладкими участками, часто сливающимися с поперечно выпуклыми перегородками между точками в бороздках в общие выпуклости, и с редкими малозаметными полустертыми точками, боле густыми и отчетливыми вдоль шва. На боках надкрылий бугорки на промежутках более выпуклые и часто образуют правильный ряд.

Ноги средней длины. Бедра без следов зубца, умеренно вздуты в вершинной части, передние лишь едва сильнее остальных. Поверхность бедер блестящая, в редкой мелкой пунктировке. Передние голени прямые, не расширены к вершине, с совершенно прямым наружным краем и умеренно глубоко двувыемчатым внутренним. Вершины голеней не расширены или едва округло расширены наружу и не загнуты внутрь, но слегка расширены угловато внутрь и вооружены среднего размера изогнутым мукро, направленным перпендикулярно оси голени. Шипики на вершине голеней короткие, тонкие и негустые, разделены примерно на свою ширину. Внутренний край голеней в вершинной части немного глубже выемчатый, чем в более короткой основной части, без отчетливых зубчиков, несет довольно многочисленные тонкие светлые торчащие волоски, длина которых почти равна ширине голени; такие же волоски покрывают заднюю поверхность голени. Передняя и наружная поверхность голеней покрыта менее длинными наклонно торчащими волосками. Поверхность голеней грубо морщинисто-точечная, очень слабо блестящая. Средние голени по длине составляют 0.8 передних и задних; средние и задние голени немного шире передних, почти прямые, немного менее глубоко двувыемчатые по внутреннему краю и усажены более длинными волосками, на вершине средние слабо, а задние – умеренно угловато расширены наружу; мукро на них чуть длиннее и у́же, шипики на вершинах длиннее и заметно удлиняются к наружному краю вершины. Лапки умеренно широкие и недлинные; в передних 1-й членик треугольный, длина его примерно в 1.5 раза больше ширины; 2-й членик почти равносторонне-треугольный, короче и немного у́же 1-го; 3-й в 1.7 раза длиннее и в 1.7–1.9 раза шире 2-го, лопасти его широкие, снаружи слабо округлены. Коготковый членик немного больше чем наполовину выдается за лопасти 3-го, равномерно и умеренно расширен к вершине. Дорсальная сторона лапок блестящая, в негустых мелких точках, умеренно густо покрыта прилегающими желтоватыми волосками, с мене густыми длинными наклонно торчащими белыми волосковидными чешуйками, слабо расширенными к вершине.

Заднегрудь и 1-й вентрит брюшка глубоко вдавлены, края небольших, но довольно глубоких точек на заднегруди между средними и задними тазиками слабо приподняты и несут направленные косо назад чешуйки. 1-й вентрит по краям умеренно выпуклый в продольном направлении. Шов между 1-м и 2-м вентритами в боковых третях глубокий, в средней трети неотчетливый, но граница между вентритами резкая. На 2–4-м вентритах точки менее глубокие и скульптура обра-

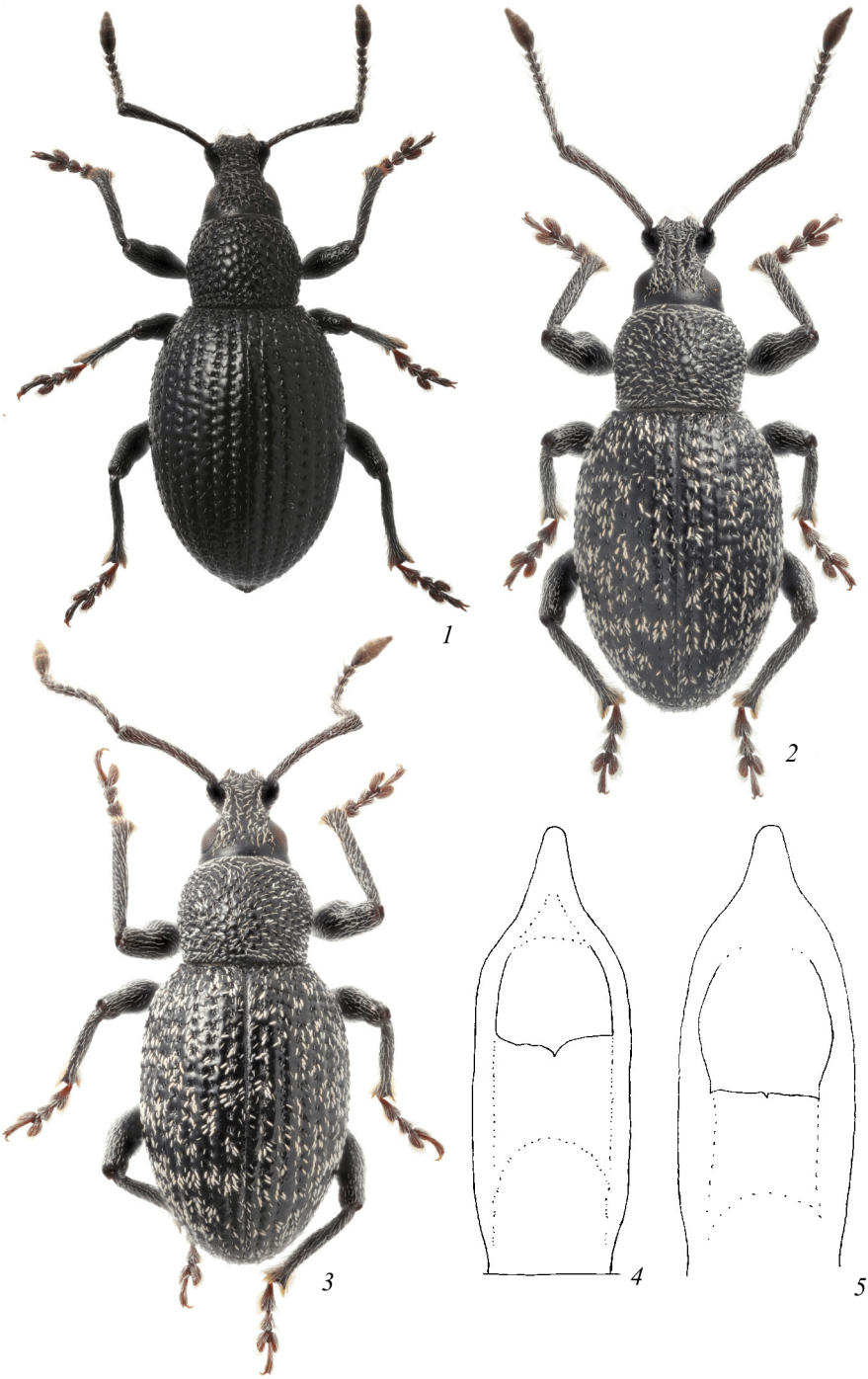


Рис. 1. *Otiorhynchus* Germar, общий вид жуков (*1–3*) и эдеагус сверху (*4*, *5*).

1 (самка, Казахстан), *4* (Хакасия, Таштып) – *O. pullus* Gyll.; *2*, *3*, *5* – *O. matisi* sp. n., паратипы (*2*, *5* – самец; 3 – самка).

зована довольно крупными блестящими зернышками, эти вентриты блестящие, довольно сильно выпуклые в продольном направлении, швы между ними глубокие, с хорошо заметной светло-коричневой перепонкой межу вентритами. Анальный вентрит в основной половине умеренно выпуклый, блестящий, в негустых круглых точках, к вершине постепенно выположен, на вершине широко округлен и в центре слегка притуплен. Эдеагус слабо и равномерно изогнут и умеренно уплощен дорсовентрально, параллельносторонний в средней части и слабо выемчатый по бокам в основании, довольно сильно, с очень слабым перехватом, оттянут к узкой притупленной вершине (рис. 1, *5*).

С а м к а. Ширина головотрубки на уровне птеригий едва больше длины и составляет 1.2 ее ширины в основании и 1.6 ширины в самой узкой части. Расстояние от глаз до наиболее узкой части головотрубки составляет 0.3 длины головотрубки. Спинка головотрубки плоская или едва вдавлена вдоль средний линии, отделена от темени слабым вдавлением в средней части лба, который в задней половине иногда слабо углублен по всей ширине; края спинки лишь в самом основании слабо приподняты в короткие косые блестящие выпуклости, в средней части слабо сходятся к птеригиям и затем расходятся над ними. Поверхность головотрубки матовая от густой сетчатой микроскульптуры, с тонким невысоким складковидным срединным килем, в умеренно густых крупных неглубоких, в разной степени удлиненных точках, собранных в косые ряды или короткие бороздки. Ширина лба в 1.25–1.56 раза больше длины глаза. Глаза немного менее выпуклые, чем у самца. Ширина переднеспинки в 1.23–1.38 раза больше длины. Длина надкрылий в 1.32–1.50 раза больше ширины, они не сдавлены с боков, наиболее широкие немного проксимальнее середины, на вершине округлены немного шире, чем у самца, но вершина их при осмотре сверху угловатая. Бедра едва у́же, чем у самца. Передние голени на вершине очень слабо округло расширены наружу, шипики к наружному краю вершины становятся заметно короче и гуще; выемки на внутреннем крае голеней чуть менее глубокие, чем у самца, но край их в вершинной части неотчетливо зернистый, волоски в вершинной части голеней короче и менее густые, чем у самца. Средние и задние голени значительно сильнее угловато расширены на вершине наружу, чем у самца, а волоски в их вершинной части почти такие же длинные. Лапки немного у́же, чем у самца; в передних 3-й членик в 1.6 раза шире 2-го. Заднегрудь в средней части и основание 1-го вентрита брюшка едва вдавлены, анальный вентрит сильнее выпуклый в основной части, чем у самца.

Тело черное; рукоять усиков и лапки часто темно-красновато-коричневые, жгутик усиков и вершины голени обычно темнее рукояти и лапок. Головотрубка в негустых волосковидных чешуйках с более или менее обильной примесью узколанцетовидных белых полуприлегающих чешуек с розоватым или зеленоватым блеском, направленных к основанию или срединной линии головотрубки. Переднеспинка в средней трети в редких прилегающих желтоватых волосковидных чешуйках, в боковых третях и вдоль основного и вершинного краев также с более широкими ланцетовидными чешуйками с розоватым или зеленоватым блеском, направленными к срединной линии переднеспинки. Надкрылья с умеренно густыми и неотчетливыми пятнышками из узких параллельносторонних зеленоватых или розоватых чешуек, коротко суженных в основании и на вершине и собранных вокруг точек бороздок. Бедра в негустых прилегающих белых, зеленоватых или розоватых волосковидных чешуйках и с немногочисленными узколанцетными или параллельносторонними чешуйками в вершинной части, преимущественно на дорсальной стороне. Голени только в более или менее сильно приподнятых волосках. Бока и низ груди в негустых очень узких заостренных прилегающих металлически-блестящих чешуйках, брюшко в негустых дуговидно загнутых к вершине волосковидных чешуйках, с рядом более широких и коротких чешуек вдоль заднего края 2–4-го вентритов.

Длина тела самцов 4.7–5.4 мм, ширина надкрылий 2.05–2.50 мм; у самок – 5.15–5.60 и 2.65–2.95 мм.

С р а в н и т е л ь н ы е з а м е ч а н и я. Новый вид близок к *O. pullus* Gyll., но хорошо отличается мелкопятнистым рисунком верхней стороны тела из узких светлых чешуек, в то время как у *O. pullus* переднеспинка и надкрылья покрыты только мало-

заметными редкими короткими волосковидными чешуйками, единичные почти волосковидные белые чешуйки есть лишь на плечевых углах, а также следующими признаками. Размеры тела крупнее (у *O. pullus* обычно 4.5–5.0 мм). Понижение при переходе спинки головотрубки в лоб более отчетливое – у *O. pullus* оно иногда совсем не выражено и края спинки даже у границ глаз не образуют блестящих валиков. Сама спинка у нового вида менее выпуклая в продольном направлении и грубее скульптирована – у *O. pullus* точки хотя бы в основной половине спинки часто свободные, не сливаются в короткие бороздки. Усики у нового вида значительно толще, скульптура рукояти грубо морщинистая – у *O. pullus* рукоять блестящая; опушение усиков значительно гуще и длиннее. Различия в форме и скульптуре переднеспинки незначительны, но у *O. pullus* зернышки в вершинной трети переднеспинки сливаются так, что промежутки между ними сохраняются в виде круглых точек – у нового вида зернышки местами беспорядочно сливаются, но участков с отчетливой пунктировкой нет. Форма надкрылий у нового вида почти такая же, как у *O. pullus*, но скульптура их менее правильная: выпуклые участки промежутков часто сливаются с перегородками между точками в бороздках в гладкие поперечные складки, а у *O. pullus* бороздки из немного менее крупных точек везде более отчетливы. Голени у нового вида немного шире и значительно более грубо скульптированы – у *O. pullus* они блестящие, без тонких продольных складок. Вентриты брюшка у нового вида блестящие, опушены только тонкими волосками, 2-й и 3-й у самца с более крупными и редкими зернышками – у *O. pullus* они матовые от сетчатой микроскульптуры и у самца 2-й и 3-й вентриты с отчетливыми точками, передний край которых приподнят в виде менее крупного зернышка, чем у нового вида. Эдеагус у *O. pullus* немного сильнее уплощен и сильнее оттянут на вершине (рис. 1, *4*).

Э т и м о л о г и я. Вид назван именем Э. Г. Матиса, российского энтомолога немецкого происхождения с нелегкой судьбой, специалиста по листоедам трибы Cassidini, организовавшего в Магадане и возглавлявшего в течение многих лет изучение фауны насекомых Северо-Восточной Азии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я глубоко благодарен А. У. Габдуллиной (Катон-Карагайский национальный природный парк, Казахстан) за предоставление интересного материала и копии своей публикации о находке *O. pullus* в Казахстане, а также К. В. Макарову (Московский педагогический государственный университет) за изготовление фотографий жуков для этой статьи. Я очень благодарен также покойному проф. З. Касабу (the late Prof. Z. Kaszab) и д-ру О. Мерклу (Dr. O. Merkl, Hungarian Natural History Museum, Budapest) за поддержку в течение многих лет моей работы с долгоносиками и возможность широко использовать замечательную коллекцию Венгерского музея.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на основе коллекции ЗИН в рамках государственной темы АААА-А19-119020690101-6 и при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 19-04-00565 А).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Габдуллина А. У. 2016. Новые виды жесткокрылых насекомых (Insecta, Coleoptera) для фауны Казахстана. Евразиатский энтомологический журнал **15** (1): 95–97.

Alonso-Zarazaga M. A., Barrios H., Borovec R., Bouchard P., Caldara R., Colonnelli E., Gültekin L., Hlaváč P., Korotyaev B., Lyal C. H. C., Machado A., Meregalli M., Pierotti H., Ren L., Sánchez-Ruiz M., Sforzi A., Silfverberg H., Skuhrovec J., Trizna M., Velázquez de Castro A. J., Yunakov N. N. 2017. Cooperative Catalogue of Palaearctic Coleoptera Curculionoidea. Monografías Electrónicas SEA **8:** 1–729.

Legalov A. A. 2020. Revised checklist of weevils (Coleoptera: Curculionoidea excluding Scolytidae and Platypodidae) from Siberia and the Russian Far East. Acta Biologica Sibirica **6:** 437–549. doi: 10.3897/abs.6.e59314

Legalov A. A., Zinchenko V. K. 2018. Contribution to the knowledge of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) of the Central Siberia Nature Reserve, Russia. Ukrainian Journal of Ecology **8** (4): 208–212.

A NEW AND A LITTLE KNOWN SPECIES OF THE WEEVIL GENUS *OTIORHYNCHUS* GERM. (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: ENTIMINAE) FROM KAZAKH ALTAI

B. A. Korotyaev

Key words: Altai, Kazakhstan, Irtysh River, new species, lectotype, *Otiorhynchus pullus*.

S U M M A R Y

Lectotype of the southern Siberian *Otiorhynchus* (*Pseudocryphiphorus*) *pullus* Gyllenhal is designated and a closely related new species *Otiorhynchus* (*Pseudocryphiphorus*) *matisi* **sp. n.** from Irtysh River left bank in Northeastern Kazakhstan or, less probably, Omsk Province, Russia, is described.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 595.768.23

НАХОДКА ИНВАЗИОННОГО ЖУКА-ДОЛГОНОСИКА *POLYDRUSUS FORMOSUS* (MAYER) (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: POLYDRUSINI) В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2020 г. И. А. Забалуев

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия
e-mail: fatsiccor66@mail.ru

Поступила в редакцию 14.09.2020 г.
После доработки 14.09.2020 г.
Принята к публикации 14.09.2020 г.

В Московской обл. впервые обнаружен инвазионный вид жука-долгоносика *Polydrusus formosus* (Mayer, 1779), ранее в европейской части России известный лишь из Санкт-Петербурга и Крыма.

Ключевые слова: *Polydrusus formosus*, жуки-долгоносики, Curculionidae, инвазионный вид.

DOI: 10.31857/S0367144520040103

В Воскресенском р-не Московской обл. впервые обнаружен долгоносик *Polydrusus formosus*, который в европейской части России относится к инвазионным видам (Забалуев, 2019).

Polydrusus (Eudipnus) formosus (Mayer, 1779).

М а т е р и а л. **Россия.** *Московская обл.*: Воскресенский р-н, с. Юрасово, на листьях молодой березы повислой (*Betula pendula* Roth), 55.452500° N, 38.444079° E, 11.VI.2020 (И. А. Забалуев), 1 ♀.

Этот вид широко распространен в Центральной и Южной Европе (Yunakov, 2013), а также завезен в Северную Америку (Sleeper, 1957). На территории России до недавнего времени он был известен лишь из Крыма, где встречается в естественных биотопах. В 2015 г. инвазионная популяция обнаружена в Летнем саду Санкт-Петербурга (Коротяев и др., 2015). *Polydrusus formosus* – широкий полифаг, имаго питаются листьями различных лиственных деревьев и кустарников (ива, тополь, береза, ольха, лещина и другие), а личинки развиваются в почве на корнях (Dieckmann, 1980); в Летнем саду долгоносик встречается на липах (Коротяев и др., 2015).

В Московской обл. *P. formosus* впервые был сфотографирован 2.VII.2019 Екатериной Кисловой в с. Юрасово (Кислова, 2019). Для подтверждения находки в 2020 г.

нами было проведено тщательное обследование потенциальных кормовых растений в данном районе, в результате чего была собрана самка *P. formosus* на территории частного сектора (коттеджный поселок). По краям листовой пластинки отмечены фигурные погрызы, сходные с теми, которые обычно оставляют питающиеся короткохоботные долгоносики. Такие же погрызы найдены нами и на других березах в радиусе 500 м, но поскольку их форма не видоспецифична, нельзя с уверенностью сказать, что они были оставлены именно *P. formosus*.

Наша находка отстоит от ближайшей популяции в Санкт-Петербурге почти на 700 км и сомнительно, что этот вид смог всего за 4 года самостоятельно преодолеть такое расстояние. Наиболее вероятно, что вектором инвазии послужил непреднамеренный завоз куколок или личинок с саженцами при озеленении приусадебных участков. Хотя данный вид не относится к числу опасных вредителей, он может повреждать различные древесно-кустарниковые насаждения, поэтому желательно проведение мониторинга его распространения на территории Московской обл.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарит К. П. Томковича (Подольск), который первым обратил внимание на фотографию необычного для средней полосы России долгоносика.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант № 16-14-10031.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Забалуев И. А. 2019. *Polydrusus formosus* (Mayer, 1779). В кн.: М. Я. Орлова-Беньковская (сост.). Справочник по чужеродным жесткокрылым европейской части России. Ливны: Издатель Г. В. Мухаметов, с. 271–274.

Кислова Е. [Интернет-документ]. 2019. Долгоносик – Скосарь *Polydrusus formosus* [URL: https://www.inaturalist.org/observations/28047200] (дата обращения: 11.09.2020).

Коротяев Б. А., Жукова Е. А., Шалакитская О. В. 2015. О завезенном виде жуков-долгоносиков *Polydrusus formosus* Mayer (Coleoptera, Curculionidae: Entiminae) в Летнем саду Санкт-Петербурга. Энтомологическое обозрение **94** (4): 835–838.

Dieckmann L. 1980. Beiträge zur Insektenfauna der DDR: Coleoptera – Curculionidae (Brachycerinae, Otiorhynchinae, Brachyderinae). Beiträge zur Entomologie **30** (1): 145–310.

Sleeper E. L. 1957. Notes on North American species of *Polydrusus* Germar (Coleoptera: Curculionidae, Brachyderinae): 17. A contribution to the knowledge of the Curculionoidea. The Ohio Journal of Science **57** (3): 129–134.

Yunakov N. N. 2013. Tribe Polydrusini Schoenherr, 1823. In: I. Löbl, A. Smetana (eds). Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Curculionoidea II. Vol. 8. Leiden: Brill, p. 364–375.

FINDING OF THE INVASIVE WEEVIL *POLYDRUSUS FORMOSUS* (MAYER) (COLEOPTERA, CURCULIONIDAE: POLYDRUSINI) IN MOSCOW PROVINCE

I. A. Zabaluev

Key words: *Polydrusus formosus*, weevils, Curculionidae, invasive species.

SUMMARY

An invasive weevil species, *Polydrusus formosus* (Mayer, 1779) was found in Moscow Province. The species previously was known in the European part of Russia only from St. Petersburg and the Crimea.