

УДК 595.771 *Ptychopteridae*:[591.49+57.063.6](091)

PTYCHOPTERIDAE (INSECTA: DIPTERA): ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ И ОБЪЕМ СЕМЕЙСТВА

© 2008 г. Е. Д. Лукашевич

Палеонтологический институт РАН

e-mail: elukashevich@hotmail.com

Поступила в редакцию 05.06.2007 г.

Принята к печати 21.06.2007 г.

Дан обзор истории изучения современных и вымерших птихоптерид. Рассмотрена морфология имаго и преимагинальных стадий представителей этого семейства. Доказана необходимость сведения *Eoptychopteridae* в синоним к *Ptychopteridae*. Предложена новая система семейства *Ptychopteridae*, включающего подсемейства *Proptychopterininae* (род *Proptychopterina*), *Eoptychopterinae* (роды *Eoptychoptera*, *Architendipes*, *Crenoptychoptera*, *Doptychoptera*, *Nedoptychoptera*, *Leptychoptera*), *Eoptychopterininae* (роды *Eoptychopterina*, *?Bolboia*), *Ptychopterinae* (роды *Ptychoptera*, *Brodilka*) и *Bittacomorphinae* (роды *Bittacomorpha*, *Bittacomorphella*, *Probittacomorpha*, *Zhiganka*). Временем появления птихоптерид следует считать, по-видимому, раннюю юру.

ВВЕДЕНИЕ

Семейство *Ptychopteridae* – небольшая, но достаточно широко распространенная группа длинноусых двукрылых. В современной фауне известно лишь три рода, которые, между тем, группируются в два подсемейства *Ptychopterinae* и *Bittacomorphinae*.

В 1906 г. А. Гандлирш выделил новое вымершее семейство *Eoptychopteridae* с “говорящим” называнием, поняв его родственные связи с современными *Ptychopteridae*, и поместил его в отдельное надсемейство *Eoptychopteroidea* (Handlirsch, 1906–1908). Позже эоптихоптериды были описаны из многих мезозойских местонахождений Евразии (Evenhuis, 1994).

На основании детального сходства куколок recentных птихоптерид и *Crenoptychoptera* надсемейство *Eoptychopteroidea* было синонимизировано с *Ptychopteroidea* (Lukashevich, 1995). В той же работе высказывались сомнения по поводу сохранения ранга семейства за *Eoptychopteridae*, но данных для сведения его в синонимы к *Ptychopteridae* было еще недостаточно. Позднее нами были реэвизованы почти все типы *Eoptychopteridae*, в том числе ошибочно отнесенные к другим семействам или отрядам (Lukashevich et al., 1998; Lukashevich, 2000). Стали известны новые детали строения мезозойских птихоптероидов, в том числе из меловых янтарей (Lukashevich et al., 2001; Lukashevich, Azar, 2003; Lukashevich, Grimaldi, 2004; Lukashevich, 2004; Линь, Лукашевич, 2006). На основании полученных данных семейство *Eoptychop teridae* должно быть синонимизировано с *Ptychopteridae*. Далее мы будем оперировать понятиями “вымершие подсемейства” (бывшее семейство

Eoptychopteridae) и “современные подсемейства” (*Ptychopterinae* + *Bittacomorphinae*).

Автор глубоко признателен Д.Е. Щербакову за постоянное внимание и неоценимую помощь. Большое значение для автора имели многочисленные консультации В.В. Жерихина, А.Г. Пономаренко и А.П. Расницына (Палеонтологический ин-т РАН).

ПРЕДЛАГАЕМАЯ СИСТЕМА ПТИХОПТЕРОИДОВ

Надсемейство *Ptychopteroidea* Osten Sacken, 1862

Семейство *Nadipteridae* Lukashevich, 1995

Род *Nadiptera* Lukashevich, 1995

Род *Tanus* Krzemiński, Krzemińska, 2003

Семейство *Ptychopteridae* Osten Sacken, 1862
(= *Eoptychopteridae* syn. nov.)

Подсемейство *Proptychopterininae* Lukashevich, 1995

Род *Proptychoptera* Kalugina, 1985

Подсемейство *Eoptychopterinae* Handlirsch, 1906

Род *Eoptychoptera* Handlirsch, 1906

Род *Architendipes* Rohdendorf, 1962

Род *Crenoptychoptera* Kalugina, 1985

Род *Doptychoptera* Lukashevich, 1998

Род *Nedoptychoptera* Lukashevich, 1998

Род *Leptychoptera* Lukashevich, Azar, 2003

Подсемейство *Eoptychopterininae* Lukashevich, 1995

Род *Eoptychoptera* Kalugina, 1985

?Род *Bolboia* Kalugina, 1989

Подсемейство *Ptychopterinae* Osten Sacken, 1862

Род *Ptychoptera* Meigen, 1803

Род *Brodilka* Lukashevich et al., 2001

Подсемейство *Bittacomorphinae* Alexander, 1920

Род *Bittacomorpha* Westwood, 1835

Род *Bittacomorphella* Alexander, 1916

Род *Probittacomorpha* Freiwald, Willmann, 1992

Род *Zhiganka* Lukashevich, 1995

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ СОВРЕМЕННЫХ ПОДСЕМЕЙСТВ ПТИХОПТЕРИД

Современные Ptychopteridae удивительно похожи внешне на комаров-долгоножек, что отражено в английских названиях птихоптерид (*phantom crane-flies, false crane-flies*) и в истории описания семейства. Лишь в XIX в. были выделены роды *Ptychoptera* и *Bittacomorpha*, а в XVIII веке типовые виды обоих родов – *P. contaminata* (Linnaeus, 1758) и *B. clavipes* (Fabricius, 1781) – были описаны как представители рода *Tipula*. Долгое время подсемейство *Ptychopterinae* помещали в *Tipulidae*. Позже ранг таксона был повышен до семейства, так как К. Харт (Hart, 1895) выяснил, что по строению личиночной головной капсулы род *Bittacomorpha* сильно отличается от представителей семейства *Tipulidae*, к которому его относили. Однако Харт считал, что эти два семейства (Ptychopteridae и Tipulidae) не должны стоять в системе очень далеко друг от друга, поскольку имеют сходный габитус и образ жизни. Из-за этого удивительного сходства большинство диптерологов долго считало птихоптерид нормальными долгоножками (напр., Malloch, 1917; Alexander, 1920), до 1919 г. относя к ним и роды, которые сейчас составляют семейство Tanyderidae. И лишь после исследований строения грудного отдела *Nematocera* (Crampton, 1925, 1926) появилось мнение, что Ptychopteridae гораздо ближе к психодиодным двукрылым (включающим теперь и Tanyderidae), чем к типулоидным (Alexander, 1927). Обособление птихоптерид от долгоножек сейчас общепризнано, хотя положение семейства в системе и степень его обоснованности оцениваются по-разному (Hennig, 1980; Wood, Borkent, 1989; Krzemiński, Krzemińska, 2003).

Современные представления о составе семейства сформированы Ч. Александром. Сначала он выделил род *Bittacomorphella* из состава давно известного рода *Bittacomorpha*, позже вывел танидерид за рамки семейства, а оставшиеся три рода распределил по двум подсемействам (Alexander, 1920). Такая система современных родов сохранилась до сих пор, но представления о геологической истории семейства заметно изменились.

В палеонтологических коллекциях птихоптериды появились уже в XIX в. Вероятно, первую птихоптериду обнаружил преподобный П. Броди в раннемеловом местонахождении Дарльстон-Бэй, но из-за фрагментарной сохранности экземпляр был описан как *?Brodilka* sp. лишь через полтора века (Lukashevich et al., 2001). Первой была описана *Ptychoptera deleta* Novak, 1877 из верхнего олигоцена Чехии, позже выделенная Гандлиршем (Handlirsch, 1909) в отдельный род *Ptychopterula*. Изображенное крыло слишком фрагментарно, чтобы оценить правомерность выделения рода, да и его семейственная принадлежность не очевидна.

Еще один вымерший род и вид *Etoptychoptera tertaria* Handlirsch, 1909, описаны по отпечатку крыла из олигоцена Британской Колумбии (Канада) (Handlirsch, 1909, 1910, полное описание лишь в последней работе). Отнесение этого рода к птихоптеридам вызывает сомнения; так считал и Ф. Пеус (Peus, 1958), хотя и не привел никаких аргументов. Судя по рисунку, обсуждаемый экземпляр может относиться к *Brachycera* (Lukashevich et al., 1998), так как изображена замкнутая анальная ячейка, нижнюю границу которой Гандлирш считал кубитальной складкой, хотя это может быть настоящая жилка.

В нижней юре Сибири (местонахождение Усть-Балей) была обнаружена “мелкая куколка, похожая на *Ptychoptera*” (ошибочно указано “*Psychoptera*” – Brauer et al., 1889, с. 20). Вероятно, это был представитель вымершего подсемейства *Eoptychopterinae*, так как позже из этого местонахождения описаны куколки *Crenoptychoptera*, очень похожие на куколок современной *Ptychoptera* и отличающиеся лишь деталями жилкования крыла (Lukashevich, 1995), тогда как *Ptychoptera* в юре до сих пор не найдена.

Места хранения этих трех отпечатков неизвестны, материал не пересматривался со времен первоописаний, поэтому наши выводы предположительны (ни *Ptychopterula*, ни *Etoptychoptera* не включены в предлагаемую систему птихоптерид).

Еще одна, на этот раз несомненная, целая птихоптерида из олигоценового (ранее считавшегося миоценовым) местонахождения Флориссант (США) описана как *Bittacomorpha miocenica* Cockerell, 1910. В 1927 г. Александр перевел этот вид в выделенный им род *Bittacomorphella*, судя по всему, без пересмотра голотипа, на основании вывода Коккерелла о меньшей специализации описываемой формы и сравнении ее с *B. sackenii*, которую Александр отнес к *Bittacomorphella*. И. Анзорге и Ф. Шредер (Ansorge, Schröder, 1999), обсуждая систематическое положение этого вида по первоописанию с рисунком части радиального сектора, предположили, что он может относиться к вымершему роду *bittacomorphin*, так как обладает

более нормальными пропорциями крыла и тела и неполосатыми ногами. Изучение фотографии голотипа показало, что данный экземпляр относится к *Ptychoptera* (Lukashevich et al., 2001).

Геологическая история номинативного рода оказалась очень длинной. Н.С. Калугина (1989) описала *Ptychoptera mesozoica* из нижнего мела Сибири (местонахождение Байса). Н. Эвенхайс (Evenhuis, 1994) усомнился в правильности отнесения этого вида к современному роду и поместил его в *Ptychopteridae incertae sedis*. Новый материал из того же местонахождения подтверждает вывод Калугиной: это крыло нормальной *Ptychoptera* с опущенной крыловой пластинкой, с пятнами на развилках, с коротким радиус-сектором и кордой.

Вымерший род биттакоморфин *Probittacomorpha* был описан из палеоцен/эоцена Дании (Freiwald, Willmann, 1992) по отпечатку хорошо сохранившегося самца, а позже были найдены дополнительные экземпляры, что позволило изучить многие детали строения (Ansorge, Schröder, 1999). Еще пара вымерших родов, относящихся к современным подсемействам, были описаны нами из нижнего мела Сибири и Англии – *Zhiganka* и *Brodilka* (Lukashevich, 1995; Lukashevich et al., 2001). В результате количество родов в современных подсемействах удвоилось, причем биттакоморфы опять оказались разнообразнее птихоптерин.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ВЫМЕРШИХ ПОДСЕМЕЙСТВ ПТИХОПТЕРИД

Первые описания сделаны в конце XIX в., но ископаемые остатки были определены не как двукрылые, а как представители других отрядов. Из лейаса Германии (Доббертин) Ф. Гейниц описал два крыла плохой сохранности и отнес их к веснянкам (*Nemoura* sp., Geinitz, 1884) и ручейникам (*Phryganidium* (?*Polycentropus*) *simplex*, Geinitz, 1887), причем в последний вид автор включил еще и представителя семейства *Protorhyphidae*.

Гандлирш исправил ошибки Гейница, переописал его материал и описал несколько новых родов и видов из того же местонахождения (Handlirsch, 1906–1908, 1920–1921, 1939). Гандлирш понял родственные связи данных форм с *Ptychopteridae* и выделил семейство *Eoptychopteridae*, несмотря на некоторые, часто важные ошибки в интерпретации жилкования (так, у *Eolimnobia* вместо одной жилки после передней кубитальной нарисованы две, включенные в диагноз семейства).

Много интересного было найдено при изучении нижнеюрских отложений Евразии, но часто систематическая принадлежность ископаемых остатков указывалась неверно. Так, А. Боде (Bode, 1953) описал насекомых из местонахождения Брауншвейг (Германия), но интересующих нас двукрылых он отнес не только к *Eoptychop-*

teridae, но и к другим семействам двукрылых (*Acritorhyphus*) и даже другим отрядам (*Metaxybittacus*) (Lukashevich et al., 1998).

Из низов нижней юры Киргизии (местонахождение Согюты) Б.Б. Родендорф (1962) описал по отпечаткам крыльев плохой сохранности два новых рода (*Architendipes* и *Palaeotendipes*) и установил для них семейство *Architendipedidae*. Кроме того, по опубликованным рисункам он выделил монотипическое семейство *Eolimnobiidae* для рода, переописанного Гандлиршем по материалу Гейница. При ревизии типового материала выяснилось, что все это – представители *Eoptychopterinae* (Lukashevich et al., 1998). При этом Родендорф совершенно верно указывал, что выделенное им семейство *Eolimnobiidae* “наиболее близко к современным *Ptychopteridae*, являясь предковой группой последних” (Родендорф, 1964, с. 195).

Из синемюра Англии (местонахождение Чармут) описано только одно двукрылое, для которого выделен род *Prodocidia*, сомнением помещенный в *Mycetophilidae* (Whalley, 1985). Пересмотр голотипа позволил уверенно отнести его к *Eoptychopterinae*, но фрагментарная сохранность делает дальнейшее определение (или сведение в синонимы к *Eoptychoptera*) сугубо предположительным (Lukashevich, 2000). Сходная ситуация наблюдается с родом *Eolimnobia* Handlirsch, 1906. Несмотря на то, что сохранившийся фрагмент крыла может относиться к двум родам, обнаруженным в местонахождении Доббертин (Lukashevich et al., 1998), более вероятным и целесообразным кажется отнесение этого отпечатка к *Eoptychoptera* и, следовательно, сведение *Eolimnobia* в синоним к *Eoptychoptera* (=*Eolimnobia* syn. nov.). Поэтому ни *Eolimnobia*, ни *Prodocidia* не фигурируют в предлагаемой системе птихоптерид.

Как мы видим, юрских птихоптерид постоянно находили и даже описывали, но с завидным упорством не узнавали. Этот период фатального незнания закончился после выхода в свет монографии Н.С. Калугиной и В.Г. Ковалева (1985), где были описаны виды уже известного из нижней юры Германии рода *Proptychoptera* и новых родов *Eoptychopterina*, *Proptychopterina* и *Crenoptychoptera*, причем стали известны некоторые детали строения тел, а не только крылья. Позже род *Proptychoptera* был сведен в синоним к *Eoptychoptera* (Carpenter, 1992), но именно в четырех основных родах, фигурирующих в работе Калугиной, описано большинство мезозойских птихоптерид (Калугина, 1988, 1989, 1992; Krzeminski, Ansorge, 1995; Ansorge, 1996; Coram, Jarzemowski, 1998; Ren, Krzeminski, 2002; Zhang, 2004).

Теперь специалисты узнают птихоптерид даже на неточных рисунках. Так, предположение о правильной принадлежности *Prodocidia* было впервые высказано без переизучения отпечатка (Ansorge,

Krzemiński, 1994). Но и сейчас еще встречаются неправильные определения; в последний раз птихоптериду не узнали совсем недавно – фотография, опубликованная в работе по насекомым бирманского янтаря и подписанная как *Tipulidae* (Grimaldi et al., 2002, фиг. 35а), изображает самца *Eoptychopterinae* (Lukashevich, Grimaldi, 2004).

Пара родов была отнесена к птихоптероидам ошибочно. *Chorolimnobia ostera* Lin, 1986, описанная в *Eolimnobiidae*, по фотографии была определена как гриллоблаттида (Lukashevich et al., 1998), что подтвердилось при изучении нами голотипа, а *Shevioptera sinitsae* Kalugina, 1989 из-за двувлениковых церок и отсутствия R_2 была исключена из птихоптерид (Lukashevich, 1993).

Проблемы с определением материала плохой сохранности остаются всегда. Это относится и к, возможно, самой древней птихоптериде. Из отложений позднетриасовой свиты Кау-Бранч (Вирджиния) описан экземпляр, отнесенный В. Кшеминьским (Krzemiński, 1992) к *Eoptychopteridae incertae sedis*. Переизучение голотипа не прояснило ситуацию в связи с плохой сохранностью экземпляра. Помещение в птихоптерид вызывает большие сомнения, но не может быть исключено (тогда это самая древняя находка представителя семейства). Возможно, экземпляр относится к *Nadipteridae* (Shcherbakov et al., 1995) и уверенно помешать его можно лишь в надсемейство *Ptychopteroidea*. Пока нет достоверных триасовых находок, можно говорить лишь о раннеюрском времени появления птихоптерид.

Отдельная тема – описание преимагинальных стадий. В ископаемом состоянии куколки птихоптерид встречаются гораздо реже, чем остатки имаго, и на сегодняшний день несомненные куколки описаны лишь из трех азиатских мезозойских местонахождений (Lukashevich, 1995; Lukashevich et al., 1998). Единственное массовое захоронение куколок птихоптерид известно из нижнего мела Сибири. Из 75 отпечатков двукрылых, обнаруженных в местонахождении Жиганск, большинство (53) относятся к птихоптеридам (40 отпечатков *Crenoptychoptera* и 13 – *Zhiganka*), причем более половины из них куколки (38). Как и в некоторых других раннемеловых местонахождениях (Байса, Забайкалье – Калугина, 1989; Клокхаус, Англия – Lukashevich et al., 2001), здесь обнаружены представители как вымерших, так и современных подсемейств птихоптерид, причем в Жиганске отпечатки *Eoptychopterinae* и *Bittacomorphinae* иногда находятся на одних камнях. Все эти куколки удивительно похожи на современных не только общим габитусом, но и всеми видимыми деталями строения.

Куколка *Simulimima grandis* Kalugina, 1985 (местонахождение Нарын-Ичеты, нижняя-средняя юра), совершенно непохожая на птихоптерид-

ную, была с сомнением отнесена к эоптихоптеридам (Калугина, Ковалев, 1985). Р. Кросски (Crosskey, 1990) без всяких сомнений отнес *Simulimima* к мошкам, сблизив ее с современным родом *Prosimulium*, и приходится с ним согласиться (Лукашевич, 2004). При пересмотре голотипа *S. grandis* оказалось, что форма брюшка и его размеры отличаются от приживленных, а вооружение брюшка в деталях повторяет схему вооружения брюшка современных мошек. Кстати, по новым данным и разрыв в геологическом распространении мошек не наблюдается, так как мошки обнаружены нами в средне-верхнеюрском местонахождении Даохугоу в Китае (пока не описаны).

Что касается личинок мезозойских птихоптерид, было описано несколько претендентов на их место (Калугина, Ковалев, 1985; Калугина, 1989), но уверенности в правильности отнесения их к этому семейству нет ни в одном случае. Из среднеюрского местонахождения Кубеково описаны личинки *?Crenoptychoptera* sp., похожие на личинок современных *Ptychopteridae*: у них мягкое, с нежными морщинистыми покровами вальковатое тело, длинное телескопическое брюшко, и, по-видимому, маленькая втянутая голова. Учитывая разнообразие и обилие птихоптерид в этом местонахождении (около четверти всех двукрылых), такая ассоциация кажется обоснованной, хотя отнесение конкретно к *Crenoptychoptera* выглядит несколько натянутым при отсутствии куколок с жилкованием на крыловых чехлах. В этом (и только этом) местонахождении доминируют представители *Proptychopterina*, численность которых выше, чем всех остальных птихоптерид вместе взятых (29 экз. из 56 отпечатков имаго). Поэтому мы бы отнесли этих личинок к *Proptychopterina*.

Bolboia mira Kalugina, 1989 вызывает больше сомнений. Десяток отпечатков из местонахождения Болбай (Восточное Забайкалье, верхняя юра–нижний мел) не позволяет определить систематическую принадлежность крупных личинок (длина 3–4 см), и ничего подобного в ископаемом состоянии нам не известно. Среди немногочисленных двукрылых из Болбоя не найдены ни птихоптериды, ни какие-либо крупные формы, которые можно связать с этими личинками (правда, небольшая коллекция не может считаться репрезентативной). Калугина (1989) предположительно сблизила род *Bolboia* с *Eoptychopterina*, что кажется нам убедительным. Отнесение к птихоптероидному типу базируется на строении хорошо развитой головной капсулы, наличии тонкого хвостового отдела и способности к сильному сжатию в продольном направлении; также можно отметить мелкозернистый рисунок покровов. Однако отсутствие заметной внешней сегментации, ложножек и дополнительных отростков на хвостовом

отделе отличают этих личинок от современных птихоптерид. Поэтому мы предварительно относим *Bolboia* к подсемейству *Eoptychopterinae*.

ОБОСНОВАНИЕ СИНОНИМИЗАЦИИ

Гандлирш (Handlirsch, 1906–1908) опирался на три отпечатка крыла, которые, как ныне известно, представляют один род *Eoptychoptera*. К настоящему времени обнаружено и частично описано около 350 отпечатков и инклузов, выявивших такое сходство птихоптерид и эоптихоптерид (несмотря на гораздо большее разнообразие вымерших форм), что настала пора их синонимизировать, оставив в *Ptychopteroidea* лишь два семейства *Nadipteridae* и *Ptychopteridae* s. l.

Сейчас в нашем распоряжении девять родов, описанных в эоптихоптеридах, и по одному мезозойскому роду из современных подсемейств птихоптерид. Только для трех родов известны и самцы, и самки (*Proptychopterina*, *Eoptychopterina*, *Eoptychoptera*), для двух родов (*Crenptychoptera*, *Leptychoptera*) – только самцы, а половина родов (*Architendipes*, *Doptychoptera*, *Nedoptychoptera*, *Brodilka*, *Zhiganka*) описаны по немногим, иногда единичным крыльям.

Как обычно, вымершие формы отличаются друг от друга гораздо заметнее, чем современные, и почти всегда среди этого архаического многообразия можно найти и современные варианты развития отдельных признаков. Про современных *Ptychopteridae* можно сказать, что это изящные комары средних и крупных размеров (длина тела 7–15 мм, крыла 7–13 мм) с длинными антеннами, крыльями, брюшком и ногами, напоминающие комаров-долгоножек. Мезозойских *Ptychopteridae* одной фразой охарактеризовать гораздо труднее. Среди них встречаются как очень мелкие *Leptychoptera* (длина крыла около 2.5 мм), так и очень крупные, больше похожие на мух, *Eoptychoptera* (длина крыла может превышать 15 мм). Известны птихоптериды и современного облика, напоминающие комаров-долгоножек (*Proptychoptera*, *Crenptychoptera*).

У современных *Ptychopteridae* количество членников антенн – подсемейственный признак: у *Bittacomorphinae* их 20, у *Ptychopterinae* только 16. Членики жгутика всегда палочковидные, но возможны два варианта их опушения: густой равномерный пушок у *Bittacomorphinae* и сочетание пушки с редкими длинными щетинками у *Ptychopterinae*.

В мезозойских родах лишь для *Leptychoptera* точно подсчитано количество членников антенн: и у ливанских, и у бирманских представителей рода их 23, членики жгутика палочковидные с венчиком из 4–5 длинных щетинок и густым коротким опушением (Lukashevich, Azar, 2003; Lukashevich,

Grimaldi, 2004). Антенны сходного строения характерны для *Proptychopterina* и *Eoptychoptera*, но число членников у них около 20 (Lukashevich, 1993). У *Eoptychopterina* короткие антенны состояли из 17 (или 18) округлых членников в коротком равномерном опушении.

Гандлирш считал, что по признакам крыла эоптихоптериды хорошо отличаются от *Ptychopteridae* длинным радиус-сектором. Действительно, длинный ствол *Rs* характерен для многих представителей вымерших родов, а у современных птихоптерид он заметно укорочен. Однако в мелу обнаружены более примитивные формы современных подсемейств, и оказалось, что только крайние состояния признака имеют диагностическую ценность (рис. 1). Подобное утверждение справедливо и для большинства других признаков жилкования, на которые раньше можно было опираться при разграничении эоптихоптерид и птихоптерид:

– *Укорочение ствола Rs*. Радиус-сектор у мелового вида *Zhiganka woolgari* (*Bittacomorphinae*) длиннее, чем у раннеюрского *Eoptychoptera eximia* (*Eoptychopterinae*).

– *Укорочение вилки R₄₊₅ относительно ствола R₄₊₅*. У юрских *Eoptychoptera* отношение длины вилки к стволу варьирует от 1.5 до 4.5, у некоторых юрских *Eoptychopterinae* (*Crenptychoptera antica*, *C. defossa*, *Doptychoptera baisica*), меловых *Bittacomorphinae* и всех *Ptychopterinae* соотношение чуть больше единицы, а у современных *Bittacomorphinae* становится меньше единицы (вилка короче ствола).

– *Изгиб дистальной части CuA*. У *Eoptychoptera* жилка обычно прямая, но встречается и столь же слабо сигмоидально изогнутая (юрская *E. tempestilla*), как у меловых *Crenptychoptera* (*Eoptychopterinae*), *Eoptychoptera* (*Eoptychopterinae*), *Brodilka* (*Ptychopterinae*) и *Zhiganka* (*Bittacomorphinae*). У современных *Bittacomorphinae* изгиб несравненно сильнее, чем у *Ptychopterinae*.

– *Выстраивание корды*. Сначала в одну линию встали поперечные *r-m* и *m-si*, а развилок *M* оставался проксимальнее *r-m* (некоторые *Eoptychoptera*, большинство *Crenptychoptera*, *Zhiganka* и современные *Bittacomorphinae*, меловая *Brodilka* из *Ptychopterinae*) и лишь у некоторых *Bittacomorphinae* (в том числе и у кайнозойской *Probittacomorpha*) и *Ptychoptera* получилась настоящая корда из *r-m*, базального отрезка *M₃₊₄* и *m-si*, причем еще в мелу (*Ptychoptera mesozoica*).

Следовательно, в мезозое встречаются не только одинаковые стадии развития признака в разных подсемействах, но и более продвинутые состояния в вымерших подсемействах, чем в современных. Для различия по изолированным крыльям мезозойских и современных подсемейств остается лишь один признак, имеющий дискретное

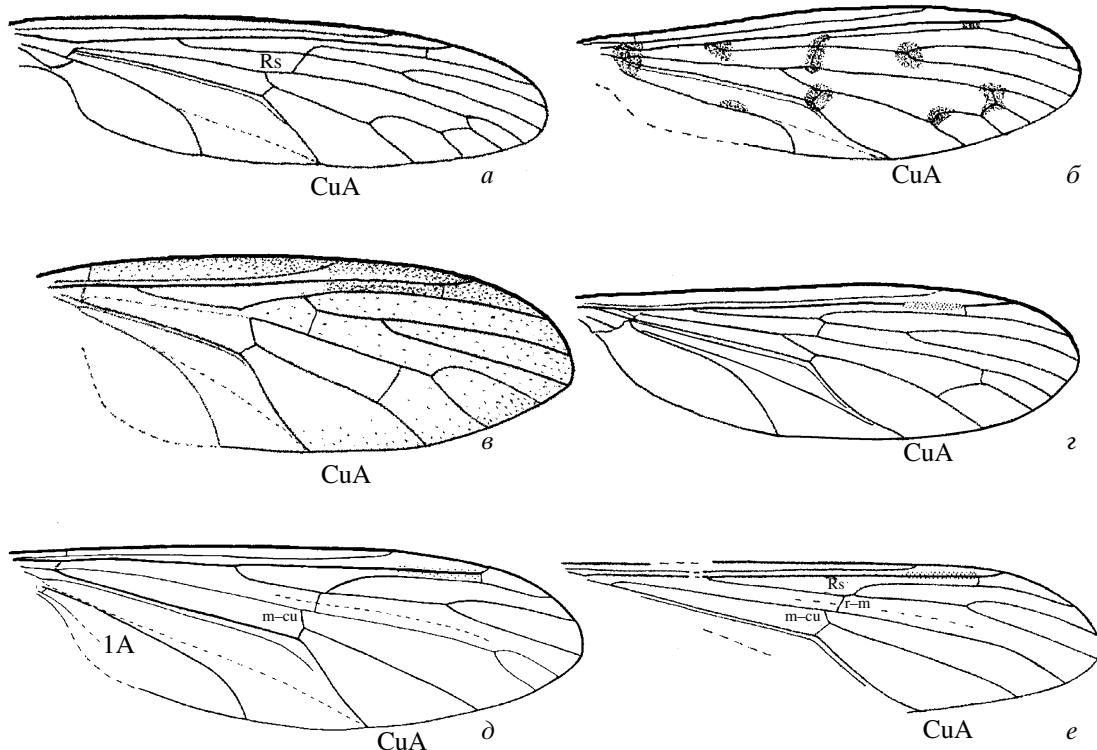


Рис. 1. Крылья Ptychopteridae (по Lukashevich et al., 1998, 2001): *a* – *Eoptychoptera eximia* (Bode), нижняя юра Германии, местонахождение Доббертин; *b* – *Eoptychoptera tempestilla* Lukashevich, голотип, верхняя юра Монголии, местонахождение Шара-Тэг; *c* – *Eoptychoptera demissa* Lukashevich, Coram et Jarzembski, голотип, нижний мел Англии, местонахождение Дарльстон-Бэй; *г* – *Crenoptychoptera gronskayae* Kalugina, нижний мел Сибири, местонахождение Жиганск; *д* – *Brodilka mitchelli* Lukashevich, Coram et Jarzembski, голотип, нижний мел Англии, местонахождение Поксвилл; *е* – *Zhilganka woolgari* Lukashevich, Coram et Jarzembski, голотип, нижний мел Англии, местонахождение Клокхаус. Вне масштаба.

состояние – наличие или отсутствие дискоидальной ячейки.

В строении тораксов также обнаружено удивительное сходство: не только скутальная петля (Lukashevich et al., 2001, фиг. 2), но и мероплеврит, неполный анэпистернальный шов и обособленный субалифер (Lukashevich, 1999, фиг. 15, 16; Lukashevich, Azar, 2003, фиг. 14). Единственное выявленное отличие между вымершими и ныне существующими подсемействами – у первых трансэпимеральный шов есть, а у вторых отсутствует. Это может быть аноморфией Ptychopterinae и Bittacomorphinae, но, пока остается не известным строение груди Crenoptychoptera (рода, очень близкого к современным по многим признакам), утверждать это нельзя.

Возможно самое важное сходство обнаружено в строении жужжалец. Жужжалца редко видны на ископаемом материале. Эти булавовидные опущенные образования у современных Ptychopteridae считаются уникальными благодаря наличию выроста-прехальтера – ничего подобного ни в одном другом семействе двукрылых не обнаружено. Правда, у пары родов хирономид тоже описан щетинконосный вырост, но это постхальтер –

расположенный сзади от жужжалца вырост метанотальной мембранны, а не направленный вперед вырост самого жужжалца (Cranston et al., 1987). Интересно, что у Bittacomorpha clavipes наряду с прехальтером есть и постхальтер (Crampston, 1926, фиг. 7). В связи с уникальностью прехальтера и разновеликих торакальных рогов куколки птихоптерид иногда выделяли в особый инфраотряд (напр., Krzemiński, 1992).

Прехальтеры описаны у обоих подродов Leptychoptera из ливанского и бирманского янтаря (Lukashevich, Azar, 2003, фиг. 13; Lukashevich, Grimaldi, 2004, фиг. 4c), так что пока можно лишь утверждать, что появление прехальтеров – синапоморфия, по крайней мере, части Eoptychopterinae, Ptychopterinae и Bittacomorphinae.

Брюшко у представителей обоих современных подсемейств сильно удлиненное, иногда совсем тонкое. У вымерших птихоптерид форма брюшка была разнообразнее, чем у современных. Встречаются и компактные, не имеющие современных аналогов среди птихоптерид (некоторые Eoptychoptera, Leptychoptera s. str., Eoptychopterina), и такие же, как у современных, удлиненные, с увеличенным вторым тергитом и вторично разде-

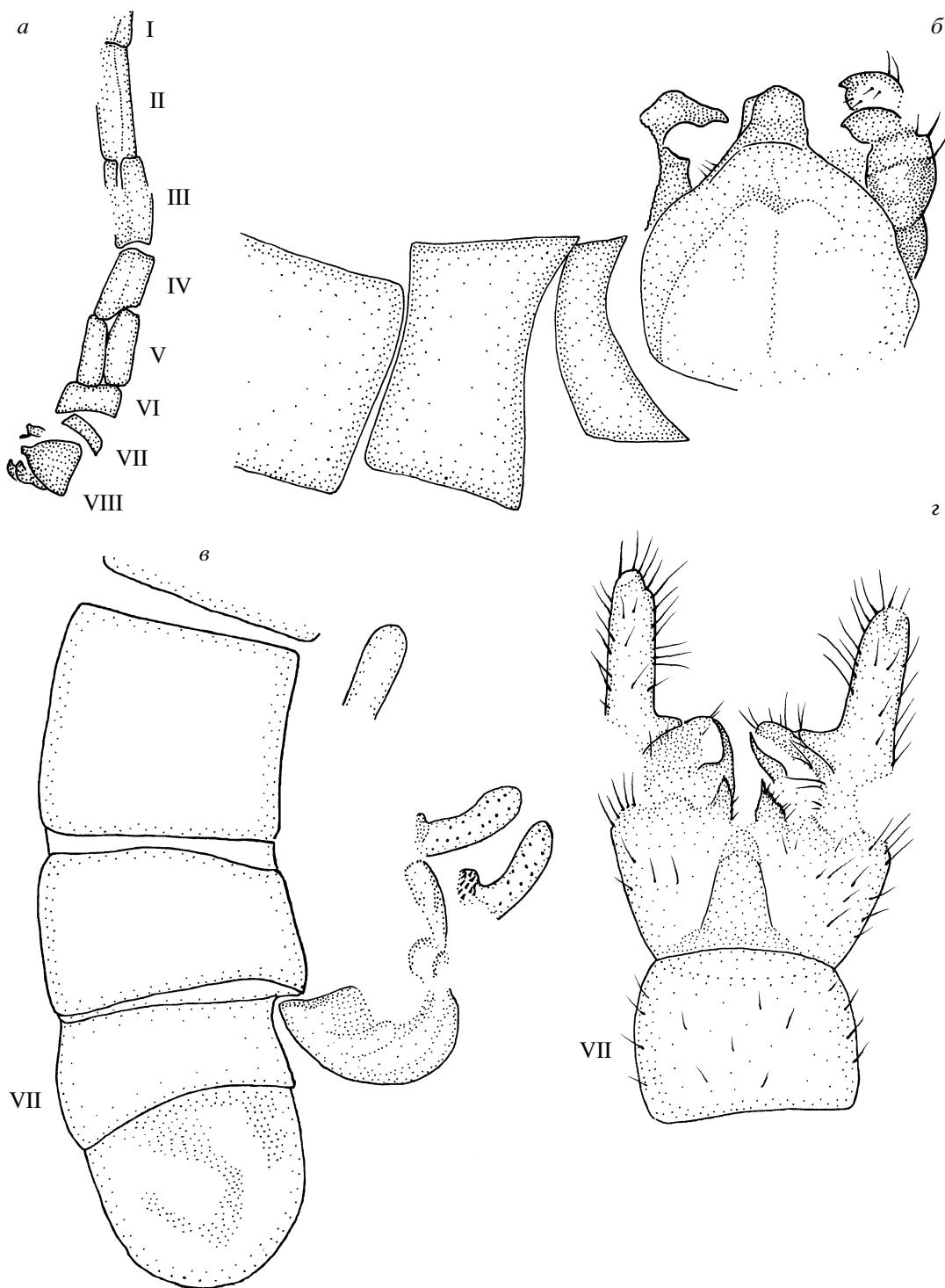


Рис. 2. Детали строения брюшка Ptychopteridae: а, б – брюшко самца *Crenoptychoptera defossa* Kalugina, голотип, средняя юра Сибири, местонахождение Кубеково; в – вершина брюшка *Proptychopterina yeniseica* Lukashevich, голотип, средняя юра Сибири, местонахождение Кубеково; г – гипопигий *Proptychopterina gracilis* Lukashevich, голотип, средняя-верхняя юра Казахстана, местонахождение Карагату. Вне масштаба.

ленным вторым стернитом (некоторые *Eoptychoptera*), вплоть до совсем тонких, “биттакоморфных” (*Crenoptychoptera*, рис. 2, а), причем неза-

висимо от степени вытянутости брюшка сегменты могут как постепенно уменьшаться к его концу, так и быть модифицированными.

У *Proptychopterina* вытянуты II–V сегменты, но второй не выделяется, в отличие от современных птихоптерид, у которых второй тергит примерно в 2 раза длиннее третьего и в 3 раза длиннее пятого. Седьмой сегмент у самцов *Proptychopterina* немногим короче шестого и не напоминает узкое кольцо современных родов. Это состояние мы называем немодифицированным, несмотря на удлинение сегментов, приводящее к длинному брюшку *Proptychopterina* (Линь, Лукашевич, 2006, рис. 2, г, д).

Казалось бы, картина с сильно модифицированным вторым сегментом, сходная с современной, обнаружена и у бирманского подрода *Leptychoptera*, где второй сегмент заметно длиннее третьего, брюшко к концу расширяется, а гипопигий самца шире предыдущих сегментов брюшка (такого сочетания несомненно апоморфных признаков нет ни в одном другом вымершем роде, Lukashovich, Grimaldi, 2004, фиг. 5). Но здесь второй сегмент соразмерен первому, который, соответственно, тоже заметно длиннее третьего, чего не бывает у современных *Ptychopteridae*.

Несомненно модифицированные сегменты брюшка отмечены у самца *Crenoptychoptera defossa* (рис. 2, а) – единственного представителя рода с сохранившимся брюшком, если не считать *C. bavarica*, чье целое брюшко слишком плохо сохранности. Второй сегмент заметно длиннее третьего и всех остальных, седьмой в виде кольца, узкое брюшко немножко расширяется к вершине, но гипопигий не шире последних сегментов, т.е. это, скорее, биттакоморфинный вариант, но в слегка измененном, а не в современном виде.

Строение гипопигия *C. defossa* не вполне ясно. У птихоптерид одной из характерных черт гениталий самца является хорошо развитый IX тергит с характерными боковыми выростами, причем эти сурстили, простые у *Bittacomorphinae* и, как правило, более сложные у *Ptychopterinae*, обычно соизмеримы с геностилями по размерам. Видимые части гипопигия *C. defossa* можно интерпретировать и как сложные опущенные геностили с отростками, и как простые геностили с простыми сурстилями. Поскольку брюшко напоминает *Bittacomorphinae*, мы выбираем второй, опять-таки биттакоморфинный вариант, при котором простые геностили и сурстили оказываются соизмеримы по величине.

Кроме того, в юре у трех представителей рода *Proptychopterina* описан сложный гипопигий, который шире VII сегмента (рис. 2, г). В двух случаях (*P. gracilis* и *P. opinata*) строение гипопигия трудно интерпретировать однозначно (Lukashovich, 1993, фиг. 5c; Линь, Лукашевич, 2006, рис. 2б–д). У *P. yeniseica*, где гипандрий остался причлененным к брюшку, а остальные части гипопигия захоронились рядом в полупрофиль, на них при первоописании были изображены только

два пальцевидных выроста (Lukashovich, 1993, фиг. 2d). При дальнейшей препаровке были очищены не только направленные внутрь лопасти с зубчиками на этих пальцевидных выростах (что обычно и для геностилей, и для сурстилей современных родов, а также отмечено у *P. gracilis*), но нашелся третий пальцевидный вырост, лежащий отдельно от двух предыдущих (рис. 2, в). Это возможно при расчленении эпандрия и гонопод, при котором сурстили и геностили захорониваются отдельно, но совершенно невозможно для выростов сложных геностилей, которые являются одним целым и захорониваются вместе. Следовательно, сурстили, без всяких сомнений, были хотя бы у некоторых *Proptychopterinae* и, вероятно, у некоторых *Eoptychopterinae*, т.е. эти очень своеобразные структуры появились у птихоптерид еще в юре.

Терминации самки у современных птихоптерид представлены мягкими опущенными церками (*Bittacomorphinae*) или преобразованы в длинный, склеротизованный, изогнутый вниз яйце клад (*Ptychoptera*). В мезозойских подсемействах самки описаны лишь для *Proptychopterina*, *Eoptychoptera* и *Eoptychopterina*, и во всех трех родах, представляющих три вымерших подсемейства, встречены и склеротизованные, и мягкие церки (Lukashovich, 1993; Лукашевич, 2004). Это может объясняться как вариациями в строении, отмеченными и среди *Limoniiidae*, так и сборностью обсуждаемых родов.

При изучении куколок (Lukashovich, 1995), очень редко встречающихся в ископаемом состоянии, оказалось, что куколки меловых *Crenoptychoptera* и современных *Bittacomorpha* и *Ptychoptera* сходны до мелочей (вплоть до местоположения и количества бугорков на сегментах), и что у *Crenoptychoptera* чехлы передних лапок лежат на средних и кажутся короче остальных, как у обоих современных родов *Bittacomorphinae* (Alexander, 1927). Правда, пока известен только один торакальный рог фрагментарной сохранности, поэтому нельзя оценить разновеликость рогов. У юрского вида *Crenoptychoptera conspecta* обнаружен чехол жужжалца с характерным выступом, что, вероятно, означает присутствие прехальтера.

Получается, что лишь отсутствие дискоидальной ячейки на крыле и трансэпимерального шва на груди отличает современных птихоптерид от вымерших эо-птихоптерид, что вряд ли может считаться различиями семейственного уровня. Поэтому семейство *Eoptychopteridae* должно быть сведено в синоним к *Ptychopteridae*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, теперь мы делим птихоптерид на пять подсемейств, три из которых вымерли в мезозое

(Proptychopterinae, Eoptychopterinae, Eoptychopterinae), а два дожили до наших дней (Ptychopteridae и Bittacomorphinae). В юре (начиная с синемюра) известны лишь мезозойские подсемейства, на протяжении раннего мела (с берриаса до альба) они сосуществовали с современными подсемействами птихоптерид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Калугина Н.С.* Мезозойские психодоморфные и типу-ломорфные двукрылые насекомые (Tanyderidae, Eoptychopteridae, Limoniidae: Diptera) // Новые ископаемые беспозвоночные Монголии. М.: Наука, 1988. С. 81–88. (Тр. Совм. сов.-монг. палеонтол. эксп. Вып. 33.)
- Калугина Н.С.* Новые психодоморфные двукрылые насекомые мезозоя Сибири (Diptera: Eoptychopteridae, Ptychopteridae) // Палеонтол. журн. 1989. № 1. С. 65–77.
- Калугина Н.С.* Новые мезозойские Simuliidae и Leptoconopidae и происхождение кровососания у низших двукрылых насекомых // Палеонтол. журн. 1991. № 1. С. 69–80.
- Калугина Н.С.* Психодоморфные двукрылые из юры монгольского Алтая (Diptera: Tanyderidae, Eoptychopteridae) // Палеонтол. журн. 1992. № 3. С. 110–113.
- Калугина Н.С., Ковалев В.Г.* Двукрылые насекомые юры Сибири. М.: Наука, 1985. 198 с.
- Линь Ц., Лукашевич Е.Д.* Proptychopterina (Diptera: Eoptychopteridae) из юры Северо-Восточного Китая // Палеонтол. журн. 2006. № 3. С. 56–60.
- Лукашевич Е.Д.* Ревизия рода Eoptychopterina (Diptera: Eoptychopteridae) // Палеонтол. журн. 2004. № 1. С. 60–71.
- Родендорф Б.Б.* Отряд Diptera. Двукрылые // Основы палеонтологии. Членистоногие – трахейные, хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 307–345.
- Родендорф Б.Б.* Историческое развитие двукрылых насекомых // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1964. Т. 100. С. 1–311.
- Alexander C.P.* The crane-flies of New York. Part II. Biology and phylogeny // Mem. Cornell. Univ. Agric. Exp. Station. 1920. V. 38. P. 691–1193.
- Alexander C.P.* Family Ptychopteridae // Genera Insectorum. Fasc. 188 / Ed. Wytsman P. Brussel: L. Desmet-Verteneuil, 1927. 12 p.
- Ansorge J.* Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland) // N. Paläontol. Abh. 1996. Bd. 2. S. 1–132.
- Ansorge J., Krzemiński W.* Oligophrynidiae, a lower Jurassic dipteran family (Diptera, Brachycera) // Acta Zool. Cracov. 1994. V. 37. № 2. P. 115–119.
- Ansorge J., Schröder F.* Bittacomorphinae (Diptera: Ptychopteridae) aus dem Alttertiär der Fur-Formation (Moler) von Dänemark // Stud. dipterol. 1999. V. 6. № 2. P. 305–320.
- Bode A.* Die Insektenfauna des ostniedersächsischen Oberen Lias // Palaeontogr. A. 1953. Bd 103. H. 1–4. S. 1–375.
- Brauer F., Redtenbacher J., Ganglbauer L.* Fossile Insekten aus der Juraformation Ost-Sibiriens // Mem. Acad. Imper. Sci. St.-Petersbourg, 7 ser. 1889. T. 36. № 15. P. 1–22.
- Carpenter F.M.* Treatise on Invertebrate Palaeontology. Part R. Arthropoda 4. V. 3 & 4: Superclass Hexapoda. Boul- der, Colorado; Lawrence, Kansas: Geol. Soc. America & The Kansas Geol. Surv., 1992. 655 p.
- Cockerell T.D.A.* Fossil insects and a crustacean from Florissant, Colorado // Bull. Amer. Museum Natur. Hist. 1910. V. 28. P. 275–288.
- Coram R., Jarzembski E.A.* Insect-bearing horizons in the type Purbeck and new Purbeck/Wealden flies (Diptera) // Proc. Dorset Natur. Hist. Arch. Soc. 1998 (1997). V. 119. P. 135–140.
- Crampton G.C.* A phylogenetic study of the thoracic sclerites of the non-tipuloid nematocerous Diptera // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1925. V. 18. P. 49–69.
- Crampton G.C.* A phylogenetic study of the thoracic sclerites of psychodoid Diptera, with remarks on the interrelationships of the Nematocera // Entomol. News. 1926. V. 37. № 2. P. 33–39, 65–70.
- Cranston P.S., Edward D.H.D., Colless D.H.* Archaeochlus Brundin: a midge out of time (Diptera: Chironomidae) // Syst. Entomol. 1987. V. 12. P. 313–334.
- Crosskey R.W.* The natural history of blackflies. Chichester: J. Wiley & Sons, 1990. 711 p.
- Evenhuis N.L.* Catalogue of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera). Leiden: Backhuys Publ., 1994. 600 p.
- Freiwald A., Willmann R.* Insekten aus der Fur-Formation von Danemark (Moler, ob. Paläozän/unt. Eozän?). 7. Ptychopteridae (Diptera) // Meyniana. 1992. Bd 44. S. 179–187.
- Geinitz F.E.* Über die Fauna des Dobbertiner Lias // Z. dtsch. geol. Ges. 1884. Bd 36. H. 3. S. 566–583.
- Geinitz F.E.* Neue Aufschlüsse der Flözformation Mecklenburgs. IX. Beitrag zur Geologie Mecklenburgs. IV. Jura // Arch. Ver. Freunde Naturges. Mecklenburgs. 1887. Bd 41. S. 194–208.
- Grimaldi D.A., Engel M.S., Nascimbene P.C.* Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance // Amer. Museum Novit. 2002. № 3361. P. 1–72.
- Handlirsch A.* Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig: Engelmann, 1906–1908. 1430 S.
- Handlirsch A.* Zur Phylogenie und Flügelmorphologie der Ptychopteriden (Dipteren) // Ann. K. K. Hofmus. Wien. 1909. Bd 23. S. 263–272.
- Handlirsch A.* Canadian fossil insects 5. Insects from the Tertiary lake deposits of the southern interior of British Columbia // Mem. Geol. Surv. Can. 1910. V. 12. P. 93–129.
- Handlirsch A.* Kapitel 7. Palaeontologie // C. Schroeder Handbuch der Entomologie. V. 3. Jena: G. Fischer, 1920–1921. S. 117–306.
- Handlirsch A.* Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten // Ann. Naturhist. Mus. 1939. Bd 49. S. 1–240.
- Hart C.A.* On the entomology of the Illinois River and adjacent waters // Bull. Ill. State Lab. Nat. Hist. 1895. V. 4. Art. 6. P. 149–273.
- Hennig W.* Insect phylogeny. Chichester, N.Y., Brisbane, Toronto: John Wiley & Sons, 1980. 514 p.
- Krzemiński W.* Triassic and Lower Jurassic stage of Diptera evolution // Mitt. Schweiz. Entomol. Ges. 1992. Bd 65. S. 39–59.
- Krzemiński W., Ansorge J.* New Upper Jurassic Diptera (Limoniidae, Eoptychopteridae) from the Solnhofen Lithographic Limestone (Bavaria, Germany) // Stuttg. Beitr. Naturk. B. 1995. № 221. S. 1–7.

- Krzemiński W., Krzemińska E. Triassic Diptera: descriptions, revisions and phylogenetic relations // Acta Zool. Cracov. 2003. V. 46 (Suppl.–Fossil Insects). P. 153–184.
- Lin Q. Early Mesozoic fossil insects from South China // Palaeontol. sin. 1986. V. 170 (B 21). P. 1–112.
- Lukashevich E.D. New Eoptychopteridae (Diptera: Psychodomorpha) from the Jurassic of Asia // Paleontol. J. 1993. V. 27. № 1A. P. 103–123.
- Lukashevich E.D. First pupae of the Eoptychopteridae and Ptychopteridae from the Mesozoic of Siberia (Insecta: Diptera) // Paleontol. J. 1995. V. 29. № 4. P. 164–170.
- Lukashevich E.D. Mesozoic Ptychopteroidea (Diptera: Nematocephala): the stages of a long way // Proc. 1st Intern. Palaeoentomol. Conf., Moscow, 1998. Bratislava: AMBA projects, 1999. P. 73–79.
- Lukashevich E.D. On the systematic position of *Prodocidia* (Diptera) from the Lower Lias of England // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. № 3. P. S352–S354.
- Lukashevich E.D., Ansorge J., Krzemiński W., Krzemińska E. Revision of Eoptychopterinae (Diptera: Eoptychopteridae) // Pol. Pis. Entomol. 1998. V. 67. P. 311–343.
- Lukashevich E.D., Coram R.A., Jarzembski E.A. New true flies (Insecta: Diptera) from the Lower Cretaceous of southern England // Cretaceous Res. 2001. V. 22. P. 451–460.
- Lukashevich E.D., Azar D. First Eoptychopteridae (Insecta: Diptera) from Early Cretaceous Lebanese amber // Acta Zool. Cracov. 2003. V. 46 (Suppl.–Fossil Insects). P. 195–204.
- Lukashevich E.D., Grimaldi D. Eoptychopteridae (Insecta: Diptera) in Cretaceous amber from Myanmar // Stud. Dipterol. 2004. V. 10. № 2. P. 359–366.
- Malloch J.R. A preliminary classification of Diptera, exclusive of Pupipara, based upon larval and pupal characters, with keys to imagines in certain families. Pt. 1 // Bull. Ill. State Lab. Natur. Hist. 1917. V. 12. Art. 3. P. 1–409.
- Novak O. Fauna der Cyprischiefer des Egerer Tetriarbeckens // Sitz. Akad. Wiss. Wien (I). 1877. Bd 76. S. 71–96.
- Peus F. Liriopidae // Die Fliegen der paläarktischen Region / Ed. Lindner E. 1958. Familie 10b. S. 10–44.
- Ren D., Krzemiński W. Eoptychopteridae (Diptera) from the Middle Jurassic of China // Ann. Zool. 2002. V. 52. № 2. P. 207–210.
- Shcherbakov D.E., Lukashevich E.D., Blagoderov V.A. 1995. Triassic Diptera and initial radiation of the order // Intern. J. Dipter. Res. V. 6. № 2. P. 75–115.
- Whalley P.E.S. The systematic and palaeogeography of the Lower Jurassic insects of Dorset, England // Bull. Brit. Museum Natur. Hist. (Geol.) 1985. V. 39. № 3. P. 107–189.
- Wood D.M., Borkent A. Phylogeny and classification of the Nematocera // Manual of Nearctic Diptera. V. 3 / Eds McAlpine J.F. et al. Ottawa: Biosystematics Research Centre, 1989. P. 1333–1370 (Res. Branch Agric. Canada Monogr. 32.).
- Zhang J. A new gigantic species of *Eoptychopterina* (Diptera: Eoptychopteridae) from Jurassic of Northeastern China // Orient. Insects. 2004. V. 38. P. 173–178.

Ptychopteridae (Insecta: Diptera): History of Its Study and Limits of the Family E. D. Lukashevich

The history of the study of extant and extinct ptychopterids is reviewed. The morphology of the ptychopterid imago and preimaginal stages is discussed. Synonymy of Eoptychopteridae under Ptychopteridae is demonstrated. A new system of the family Ptychopteridae is proposed; it comprises the subfamilies Proptychopterinae (genus *Proptychoptera*), Eoptychopterinae (genera *Eoptychoptera*, *Architendipes*, *Crenopychoptera*, *Doptychoptera*, *Nedoptychoptera*, *Leptychoptera*), Eoptychopterininae (genera *Eoptychoptera*, *?Bolboia*), Ptychopterinae (genera *Ptychoptera*, *Brodilka*), and Bittacomorphinae (genera *Bittacomorpha*, *Bittacomorphella*, *Probittacomorpha*, *Zhiganka*). Ptychopterids appear to originate in the Early Jurassic.