

УДК 595.771:551.762.2/.3(517+574)

## НОВЫЕ БИБИОНОМОРФНЫЕ ДВУКРЫЛЫЕ ЮРЫ АЗИИ (INSECTA: DIPTERA)

© 2012 г. Е. Д. Лукашевич

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: elukashevich@hotmail.com

Поступила в редакцию 22.12.2010 г.

Принята к печати 25.01.2011 г.

Из верхнеюрских отложений Монголии (Шар-Тэг) описаны новые виды *Protorhyphus rohdendorfi* sp. nov. (Protorhyphidae), *Mesorhyphus handlirschi* sp. nov. и *M. hennigi* sp. nov. (Anisopodidae), *Procramptonomyia ponomarenkoi* sp. nov. и *P. kovalevi* sp. nov. (Procramptonomyiidae), а также детали строения *Archirhyphus asiaticus* Rohdendorf, 1964. Два последних вида известны и из Каратау (Казахстан, J<sub>2/3</sub>). Род *Tega* Blagoderov et al., 1993 переведен из семейства Cramptonomyiidae в Anisopodidae (*Teginae* subfam. nov.).

Инфраотряд *Vibionomorpha* sensu Hennig, богато представленный в палеонтологической летописи мезозоя и кайнозоя, является наиболее разнообразным среди длинноусых двукрылых по семейственному составу (более тридцати вымерших и ныне живущих семейств). В статье описываются представители лишь трех бибиономорфных семейств из местонахождения Шар-Тэг (Юго-Западная Монголия, Гоби-Алтайский аймак, гора Шар-Тэг Ула к юго-западу от горы Адж-Богдо; J<sub>3</sub>) и Каратау (Южный Казахстан, южная часть хребта Каратау, у с. Галкино и Михайловка; карабастауская свита, J<sub>2/3</sub>).

Из этих местонахождений уже были описаны многочисленные бибиономорфные двукрылые (Родендорф, 1962, 1964; Blagoderov et al., 1993; Krzeminska et al., 1993; Blagoderov, 1999; Grimaldi et al., 2003), но до монографического описания *Vibionomorpha* пока далеко. Нашей основной задачей было исследование примитивных *Vibionomorpha* из Шар-Тэга, а материал из Каратау привлекался как более представительный и хорошо сохранившийся лишь в некоторых случаях. Так, у ранее известных *Archirhyphus* и *Procramptonomyia* не были описаны многие детали строения тела, поэтому нами были изучены и представители этих родов из Каратау. У *Protorhyphus* и *Mesorhyphus* строение тела описывалось ранее (Ковалев, 1990; Zhang, 2007), поэтому подобное сравнение не проводилось, и их многочисленные представители из Каратау, хранящиеся в коллекциях Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, нами не изучались.

В работе используется номенклатура жилкования и система *Vibionomorpha*, принятые нами ранее (Shcherbakov et al., 1995; Blagoderov et al., 2002). Все описанные экземпляры хранятся в

Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН), Москва. Работа частично поддержана программой Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”.

### ИНФРАОТРЯД VIBIONOMORPHA НАДСЕМЕЙСТВО ANISOPODOIDEA KNAB, 1912

#### СЕМЕЙСТВО PROTORHYPHIDAE HANDLIRSCH, 1906

Представители этого небольшого вымершего семейства регулярно встречаются на разных континентах в триасовых и юрских местонахождениях, в том числе в забайкальской глушковской свите спорного позднеюрского-раннемелового возраста (обзор см. Martin, 2008). Из Сибирской палеобиогеографической области с более холодным климатом, юрская диптерофауна которой обработана монографически, описан лишь один вид из среднеюрского Кубеково. Фауна насекомых этого местонахождения в большей степени насыщена термофильными элементами, чем другие фауны юры Сибири (Калугина, Ковалев, 1985). Protorhyphidae пока не обнаружены в несоменных меловых местонахождениях Азии (Байса, Бон-Цаган; Ковалев, 1990), однако найдены в нижнемеловых отложениях английского Пурбека (Jarzembowski, Coram, 1997), так что проторифиды достоверно известны из ориктоценозов мелового возраста. Большинство описаний проторифид базируется на единичных находках, лишь из лейаса Германии известно около десятка экземпляров (Ansorge, 1996). В юрском Даохуоу остатки семейства очень многочисленны и составляют около 10% от общей численности двукрылых (Zhang, Lukashevich, 2007), но пока описан един-

ственный вид *Protorhyphus* на основании двух отпечатков (Zhang, 2007). Из Шар-Тэга известно всего семь отпечатков, относящихся к двум родам.

**Под *Protorhyphus Handlirsch*, 1906**

*Phryganidium*: Geinitz, 1887, с. 203; Handlirsch, 1906, с. 488.

*Protorhyphus*: Handlirsch, 1906, с. 488; Ansoerge, 1996, с. 87.

*Heterorhyphus*: Bode, 1953, с. 298 (part.); Ansoerge, 1996, с. 87.

*Sinorhyphus*: Hong, 1983, с. 130; Zhang, 2007, с. 284.

Типовой вид — *Phryganidium simplex* Geinitz, 1887, ранняя юра Германии.

Диагноз. Sc крепкая, меньше половины длины крыла.  $R_4$  длиннее жилки  $R_{4+5}$ . Ствол M тонкий, десклеротизованный. Жилки  $M_1$  и  $M_2$  отходят от дискоидальной ячейки независимо (*im* упирается в развилку  $M_{1+2}$  или в жилку  $M_2$ ).

Видовой состав. Кроме нового вида, 7 видов из юры и, возможно, раннего мела Евразии.

Замечания. При пересмотре голотипа *P. turanicus* Rohdendorf, 1964 оказалось, что дополнительный отросток на  $R_4$ , указанный в оригинальном описании и на сопровождающем его рисунке, отсутствует (Родендорф, 1962, с. 331, рис. 1073, *nom. nud.*; описание с приведением голотипа — Родендорф, 1964, с. 185, рис. 66, б). Следовательно, все виды рода обладают трехветвистым радиус-сектором, типичным для семейства.

***Protorhyphus rohdendorfi* Lukasevich, sp. nov.**

Табл. X, фиг. 6, 7 (см. вклейку)

Название вида в честь выдающегося русского энтомолога Б.Б. Родендорфа.

Голотип — ПИН, № 4270/2263 (позитивный и негативный отпечаток самки хорошей сохранности); местонахождение Шар-Тэг; поздняя юра.

Описание (рис. 1, а, б). Тело опушенное. Антенны длинные, проксимальные флагелломеры цилиндрические. Глаза большие, лабеллюмы крупные. Sc равна 0.3 длины крыла, оканчивается над серединой основного отрезка Rs и чуть проксимальнее дискоидальной ячейки. Стигмальное пятно ясное, но довольно слабое.  $R_1$  немного короче 2/3 длины крыла. Основной отрезок Rs (до первого развилка) в 1.2–1.3 раза длиннее  $R_{4+5}$ ,  $R_5$  в 1.6–1.8 раза превосходит общую длину этих отрезков. Первый развилок Rs чуть дистальнее уровня основания d, развилки  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  практически на одном уровне.  $R_{2+3}$  слабо изогнута,  $R_4$  перед вершиной практически не изгибается вперед, r-m посередине ствола  $R_{4+5}$ . Ячейка d узкая и длинная, пятиугольная, *im* упирается прямо в развилку  $M_{1+2}$ . Отрезок  $bM_4$  короче m-cu, отходит от дискоидальной ячейки до ее середины, CuA со слабым изгибом на уровне m-cu. Три рыхло лежащие небольшие округлые склеротизованные сперматеки расположены на уровне V сег-

мента. На ногах тонкое густое опушение и короткие редкие щетинки, на голенях задних (или средних) ног две заметные шпоры.

Размеры в мм: длина груди 1.0–1.6, брюшка 4.0, крыла 3.0–4.2, диаметр сперматеки 0.15.

Сравнение. Гораздо мельче, чем *P. arcuatus* (Hong, 1983), *P. major* Kovalev, 1990 и *P. neimonggolensis* Zhang, 2007, у которых длина крыла 5.2–5.8 мм. По размерам ближе к группе мелких видов, отличаясь от *P. sibiricus* Kovalev, 1985 средним положением r-m, от *P. turanicus* и *P. liaoningicus* Zhang, 2007 — положением *im*, которая у ранее описанных видов упирается в жилку  $M_2$ , от *P. simplex* — относительно более коротким основным отрезком Rs (у типового вида он в 1.5–2.0 раза длиннее  $R_{4+5}$ ).

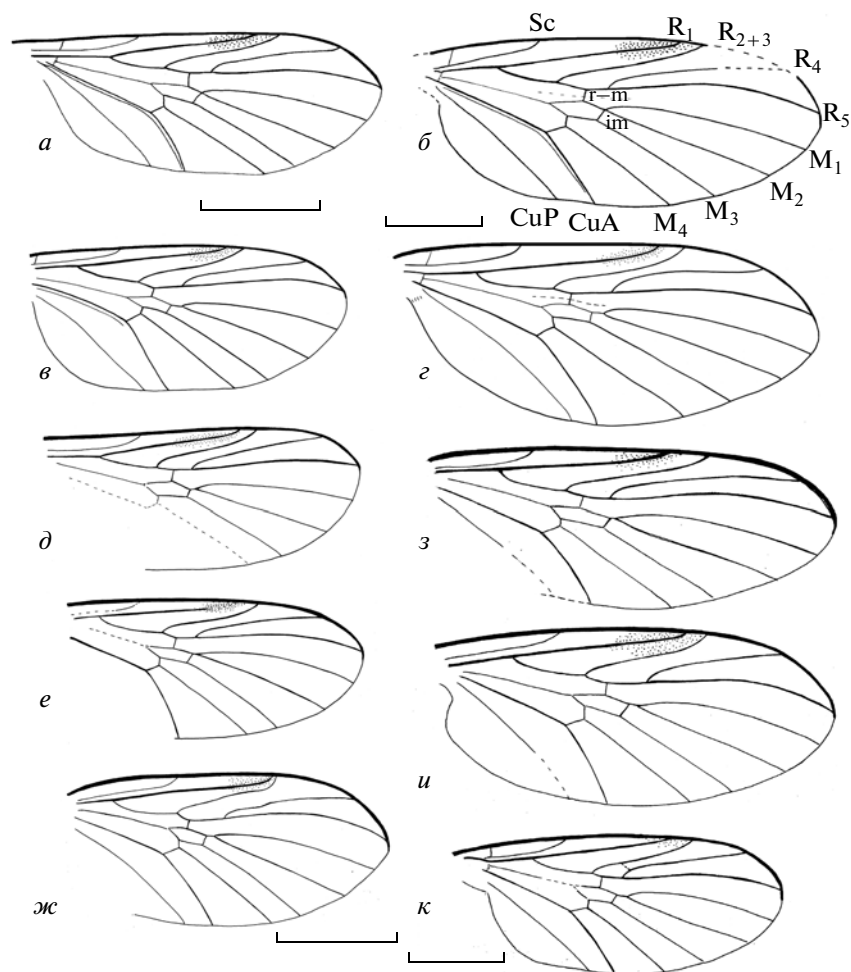
Материал. Кроме голотипа, паратипы: изолированное крыло ПИН, № 4270/2265± (длина крыла около 4 мм), неполная самка ПИН, № 4270/2166 и, вероятно, неполное крыло ПИН, № 4270/1600± (длина крыльев 3 мм) из того же местонахождения.

Замечания. Фотография голотипа была опубликована нами ранее (Blagoderov et al., 2002, с. 233, рис. 307).

Й. Анзорге (Ansoerge, 1996) включил в состав *P. simplex* несколько новых и ранее описанных в других видах экземпляров из трех немецких одно-возрастных местонахождений (Доббертин, Гриммен, Брауншвейг), продемонстрировав заметную разницу в размерах (2.7–3.6 мм). В качестве возможного объяснения им был предложен половой диморфизм (весь немецкий материал представлен изолированными крыльями). В Шар-Тэге самцы не найдены, так что проверить предположение о половом диморфизме опять не получается.

Нами было просмотрено два десятка самок современных видов анизоподид *Sylvicola fenestralis* (Scopoli, 1763) и *Sylvicola (Anisopus) punctata* (Fabricius, 1887) из коллекций Зоологического института РАН (С.-Петербург). Была выявлена значительная вариабельность размеров (по крылу иногда более чем в полтора раза) и жилкования (например, в относительной длине Sc, которая обычно оканчивается дистальнее поперечной r-m, но иногда прямо над ней). Эти косвенные данные, относящиеся к другому, но родственному семейству, позволили нам отнести двух самок из Шар-Тэга, очень разных по размеру и неотличимых по крылу, к одному виду *P. rohdendorfi*, и считать разницу в размерах в полтора раза нормальной видовой изменчивостью.

До сих пор признаки строения тела для этого рода были описаны лишь у двух видов из юры Китая (Zhang, 2007). Интересно, что два обнаруженных там вида заметно отличаются друг от друга по наличию шпор на голенях: у *P. neimonggolensis*



**Рис. 1.** Крылья Protorhyphidae: *a, б* – *Protorhyphus rohdendorfi* sp. nov., Шар-Тэг, J<sub>3</sub>: *a* – паратип ПИН, № 4270/2166, самка, *б* – голотип ПИН, № 4270/2263, самка; *в–к* – *Archirhyphus asiaticus* Rohdendorf, 1964: *в* – самка ПИН, № 4270/2261, *г* – экз. ПИН, № 4270/2262; *д, е* – правое и левое крыло самки ПИН, № 2239/2105, *ж* – самка ПИН, № 2784/211, *з* – самка ПИН, № 2066/1958, *и* – самка ПИН, № 2997/4741, *к* – самец ПИН, № 2066/1888; *в, г* – Шар-Тэг, J<sub>3</sub>, *д–к* – Каратау, J<sub>2/3</sub>. Длина масштабной линейки соответствует 1.0 мм.

шпоры крупные и очень заметные (у описываемого здесь вида они развиты гораздо слабее), а у *P. liaoningicus* шпоры не видны вовсе. Более того, хотя *P. neimonggolensis* описан по двум самкам, ни о каких сперматеках речь в описании не идет, и на фотографиях их не удается обнаружить. А у *P. rohdendorfi* на обоих отпечатках самок (брюшко одной расположено дорсовентрально, второй – латерально) видны склеротизованные сперматеки, расположенные необычно проксимально – почти посередине брюшка.

#### Род *Archirhyphus* Handlirsch, 1939

*Archirhyphus*: Handlirsch, 1939, с. 102; Ansoerge, 1996, с. 88.

**Типовой вид** – *Archirhyphus geinitzi* Handlirsch, 1939, ранняя юра Германии.

**Диагноз.** Sc крепкая, меньше половины длины крыла. R<sub>4</sub> длиннее жилки R<sub>4+5</sub>. Ствол M тонкий, десклеротизованный. Жилки M<sub>1</sub> и M<sub>2</sub> от-

ходят от дискоидальной ячейки общим стволом (im упирается в ствол M<sub>1+2</sub>).

**Видовой состав.** Кроме типового, *A. asiaticus* и, вероятно, неописанный вид из раннего мела Англии.

**З а м е ч а н и е.** Вероятно, неописанная проторифида из английского Пурбека (берриас; Jarzembowski, Coram, 1997, фиг. 14) относится к данному роду, судя по рисунку, на котором im упирается в ствол M<sub>1+2</sub> (фотография не приведена).

#### *Archirhyphus asiaticus* Rohdendorf, 1964

Табл. X, фиг. 1–5

*Archirhyphus asiaticus*: Родендорф, 1962, с. 332, рис. 1072 (nom. nud.); 1964, с. 229, рис. 79.

**Г о л о т и п** – ПИН, № 2452/334 (отпечаток самки средней сохранности); местонахождение Каратау (Галкино); верхи средней или поздняя юра.

Таблица 1. Индивидуальная изменчивость у Archirhyphus asiaticus

ПИН, №№	Длина крыла, мм	Sc относительно развилка М	Rs/R <sub>4+5</sub>	R <sub>5</sub> /Rs + R <sub>4+5</sub>	Размер сперматек, мм
2452/334	2.9	над	1.2	1.9	0.17
2066/1501	3.0	над	1.4	1.8	0.2–0.23
2066/1888	3.3	над	1.7–2.1	1.8	самец
2066/1958	4.3	проксимальнее	1.2–1.6	2.0	0.17
2239/2105	2.8	над	1.7–1.8	1.6–1.9	0.1–0.13
2784/211	2.7	над	1.3	1.4	0.2
2904/1527	3.0	над	1.1	1.8	самец
2997/3441	4.6	над	1.6	1.8	0.13–0.17
2997/3595	3.1	над	1.6	1.6	крыло
2997/3596	3.4	над	1.2	2.0	самец
2997/4741	4.0	над	1.2	1.4	0.17–0.2
4270/2168	2.6	над	1.1	1.5	0.2–0.25
4270/2261	2.7	над	1.4	1.5	0.13(0.25)
4270/2262	4.3	проксимальнее	1.4	1.5	крыло

О п и с а н и е (рис. 1, в–к, 2). Голова круглая, подогнута под выпуклую грудь, пронотум развит, щиток слабо приподнятый. Антенны 16-члениковые, их длина примерно на треть превосходит длину груди. Средние членики антенн в профиль почти квадратные, последний членик заостренный. Глаза дихоптические у обоих полов, глазки есть. Крыло без пятен, кроме птеростигмы. Sc равна 0.25–0.3 длины крыла, оканчивается на уровне первого развилка медианы или несколько проксимальнее дискоидальной ячейки. R<sub>1</sub> немного короче 2/3 длины крыла. Основной отрезок Rs (до первого развилка) в 1.1–2.1 раза длиннее R<sub>4+5</sub>, R<sub>5</sub> в 1.4–2.0 раза превосходит общую длину этих отрезков. Первый развилок Rs чуть дистальнее уровня основания d, развилки R<sub>4+5</sub> и M<sub>1+2</sub> практически на одном уровне. R<sub>2+3</sub> изогнута, R<sub>4</sub> перед вершиной практически не изгибается вперед, г-т ближе к первому развилку Rs или расположена посередине R<sub>4+5</sub>. Ячейка d короткая, обычно пятиугольная, узкая, ее максимальная ширина заметно меньше ширины вилки M<sub>3+4</sub>; im перпендикулярна к жилке M<sub>1+2</sub>. Отрезок bM<sub>4</sub> короче m-си, отходит от дискоидальной ячейки до ее середины, CuA с изгибом на уровне m-си. Брюшко заметно длиннее головы и груди вместе взятых. Брюшко самки, по-видимому, телескопическое, его конец сильно вытянут, на уровне V–VI сегментов расположены три склеротизованные сперматеки, церки двучлениковые, опушенные. Видимо, гипопрокт гениталий самца опушенный, гоностили удлиненные, криво изогнутые, склеротизованные. Ноги довольно тонкие, окрашены монотонно, гребня на голени нет, пара бледных шпор на голени, по крайней мере, задних ног. Задние ноги длиннее передних, голень обычно

чуть длиннее бедра и соразмерна лапке, где первый членик равен остальным вместе взятым.

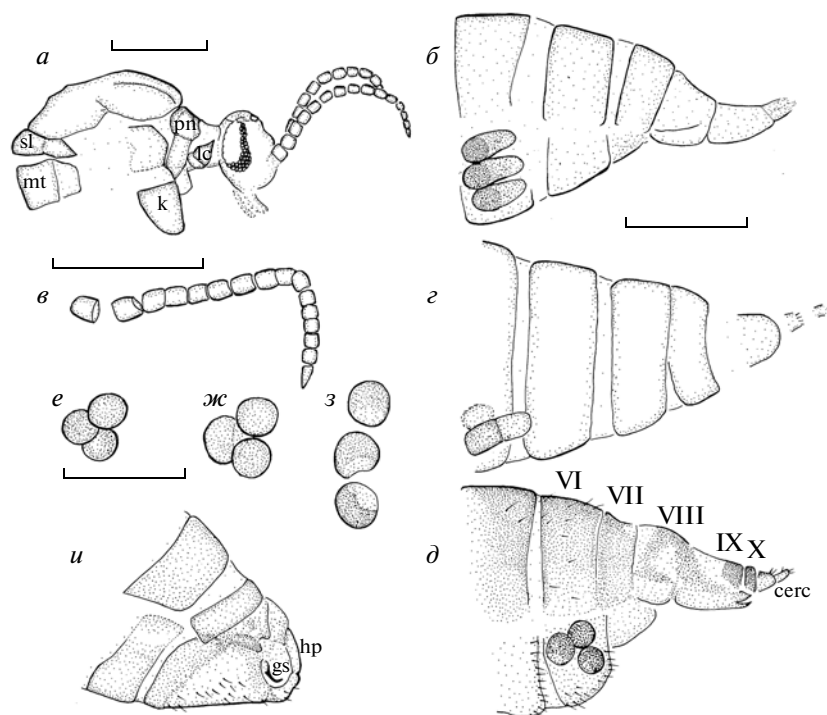
Р а з м е р ы в м м: длина крыла 2.6–4.5.

С р а в н е н и е. При похожих размерах отличается от *A. geinitzi* более узкой дискоидальной ячейкой (у типового вида максимальная ширина ячейки равна ширине вилки M<sub>3+4</sub>).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, дополнительный материал из того же местонахождения Каратау: самцы ПИН, №№ 2066/1888, 2384/1021, 2904/1468 (1527), 2997/3596; самки ПИН, №№ 2066/1501, 1715, 1958, 2239/2105(2093), 2784/211, 598, 2997/3441, 4707, 4741 и изолированное крыло ПИН, № 2997/3595; из Шар Тэга: самки ПИН, №№ 4270/2261±, 2168 и изолированное крыло ПИН, № 4270/2262±.

З а м е ч а н и я. Вид был описан по единственной самке. В оригинальном описании (Родендорф, 1964, с. 229, рис. 79) были упомянуты и прорисованы неясные поперечные жилки между ветвями RS<sub>2</sub> и RS<sub>3</sub> (R<sub>4</sub> и R<sub>5</sub> по употребляемой здесь номенклатуре), которые при пересмотре голотипа оказались артефактами, как и сильно наклонное положение im, упирающейся в развилку M<sub>1+2</sub>. В действительности, im впадает в ствол M<sub>1+2</sub> и перпендикулярна ей, как и у типового вида. Кроме того, при первоописании не были упомянуты склеротизованные сперматеки на уровне V сегмента и церки.

Большой разброс в размерах наводил на мысль о двух видах (с крылом около 3 и 4.5 мм). Более того, у двух крупных экземпляров ПИН, №№ 2066/1958 и 4270/2262 было обнаружено еще одно отличие – более короткая Sc, оканчивающаяся проксимальнее развилка М (рис. 1, з, з). Однако оказалось (табл. 1), что у большинства экземпляров, в том числе и крупных (самки ПИН,



**Рис. 2.** Детали строения *Archirhyphus asiaticus* Rohdendorf, 1964: *a–з* – самки: *a, б* – передний и задний конец тела экз. ПИН, № 4270/2261, Шар-Тэг, J<sub>3</sub>; *в, з* – антенна и вершина брюшка голотипа ПИН, № 2452/334, Каратау, J<sub>2/3</sub>; *д* – вершина брюшка экз. ПИН, № 2239/2105, Каратау, J<sub>2/3</sub>; *е* – сперматеки экз. ПИН, № 2066/1958, Каратау, J<sub>2/3</sub>; *жс* – сперматеки экз. ПИН, № 4270/2168, Шар Тэг, J<sub>3</sub>; *з* – сперматеки экз. ПИН, № 2784/211, Каратау; J<sub>2/3</sub>; *и* – вершина брюшка самца экз. ПИН, № 2384/1021, Каратау, J<sub>2/3</sub>. Обозначения: cerc – церки; hp – гипопрокт; gs – гоностиль; k – катэпистернум; lc – латероцервикали; mt – медиотергит; pn – прототум; sl – скутеллум. Длина масштабной линейки соответствует 0.5 мм.

№№ 2997/3441, 2997/4741; рис. 1, *и*), Sc оканчивается на уровне первого развилка медианы (у самки ПИН, № 2784/211 даже несколько дистальнее). У самцов с Sc “нормальной” длины, которая оканчивается прямо над развилком (ПИН, №№ 2066/1888, 2997/3596), длина крыла составляет 3.3–3.4 мм, т.е. они вряд ли относятся к самым мелким самцам, так как самки обычно крупнее. Поэтому мы отнесли все обсуждаемые здесь экземпляры к одному виду, считая разницу в размерах и длине Sc внутривидовой изменчивостью (см. замечания к *Protorhyphus rohdendorfi*). Вообще жилкование *Archirhyphus* оказалось очень изменчивым, а потому малоинформативным. Соотношения длин основного отрезка R<sub>s</sub> и ствола R<sub>4+5</sub> отличаются почти в двое, форма дискоидальной ячейки может отличаться у одного экземпляра (у экз. ПИН, № 2239/2105 на одном крыле она узкая четырехугольная с прямым передним краем, а на другом – гораздо шире, пятиугольная; рис. 1, *д, е*). Поперечная im впадает в ствол M<sub>1+2</sub> иногда на заметном расстоянии от вилки или совсем недалеко от нее, а ведь это родовой признак, отличающий род от *Protorhyphus* (вообще эти два рода оказались очень близкими). У самки ПИН, № 2784/211± на обоих крыльях

R<sub>2+3</sub> сильно приближена к R<sub>1</sub>, хотя и не сливается с ней (рис. 1, *жс*), что мы считаем индивидуальной абберацией, как и вероятное присутствие дополнительной поперечной жилки между R<sub>2+3</sub> и R<sub>4</sub> у самца ПИН, № 2066/1888 (рис. 1, *к*).

Самое серьезное различие обнаружено в размере сперматек (рис. 2, все сперматеки прорисованы в одном масштабе). Они расположены на уровне V–VI сегментов. Иногда они представляют собой крупные шары размером около 0.2 мм (собраны в плотную группу у экз. ПИН, №№ 4270/2168, 2066/1958 или растянуты вдоль продольной оси тела у экз. ПИН, №№ 2784/211, 2997/4741), иногда – небольшие шарики (экз. ПИН, № 2239/2105), но есть и промежуточные варианты (голотип и экз. ПИН, № 2997/3441). У самки экз. ПИН, № 4270/2261 в рельефе можно увидеть плотную группу мелких шариков и “обволакивающие” удлиненные мешки (их размер приведен в скобках), вероятно, как и у самки экз. ПИН, № 2066/1501 (прослеживаются только мешки). Поскольку связать эти особенности с особенностями жилкования не удалось, мы объясняем эти различия индивидуальными особенностями и степенью сохранности (плотность группы, как и положение ее внутри тела наверняка

ка может меняться в зависимости от стадии разложения), но этот вопрос, несомненно, в дальнейшем заслуживает более пристального исследования.

Сохранность самцов не позволяет сравнить строение гениталий разных экземпляров, поэтому, несмотря на все выявленные различия, мы включаем многочисленных *Archirhyphus* из Каратау и всех из Шар-Тэга в один вид.

**СЕМЕЙСТВО ANISOPODIDAE KNAB, 1912**

Protolbiogastridae: Родендорф, 1962, с. 332; Ковалев, 1986, с. 129.

**ПОДСЕМЕЙСТВО OLBIOGASTRINAE HENNIG, 1973**

В рамках этого современного подсемейства были описаны все мезозойские анизоподиды. На их крыльях  $R_{2+3}$  постепенно сближается с *C*, без сильного изгиба в дистальной трети, ветви *Rs* не сближены, обе впадают в *C*, медиана с четырьмя ветвями, дискоидальная ячейка обычная, *im* расположена в дистальной половине крыла. В отличие от современных представителей, антенны во всех мезозойских родах гораздо короче туловища и соразмерны с грудью, а сперматек может быть не только три, но и две. Правда, пара сперматек отмечена только у *Pachyrhyphus malus* V. Kovalev, 1986 (Ковалев, 1986, с. 131, рис. 99б), который в силу плохой сохранности крыльев лишь с сомнением был отнесен автором к этому роду.

Это подсемейство известно с ранней юры и регулярно встречается в европейско-сибирских фаунах юрского и раннемелового возраста. В сибирской юре известно лишь несколько экземпляров из среднеюрского Кубеково (не описаны), что, по-видимому, связано с термофильностью этой группы (Калугина, Ковалев, 1985). Из Шар-Тэга известно всего четыре отпечатка, относящихся к двум родам.

**Род *Mesorhyphus* Handlirsch, 1920**

*Mesorhyphus*: Handlirsch, 1920, с. 203.

*Eoplecia*: Handlirsch, 1920, с. 203; Ansoerge, Krzeminski, 1995, с. 168.

*Protolbiogaster*: Родендорф, 1962, с. 332; Ковалев, 1990, с. 142.

Типовой вид — *Mesorhyphus nanus* Handlirsch, 1920, ранняя юра Германии.

**Д и а г н о з.** Мелкие анизоподиды. Крылья довольно узкие, без рисунка. *Sc* крепкая, около половины длины крыла, оканчивается на уровне или дистальнее первого развилка *Rs*.  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$  изогнуты,  $R_{4+5}$  оканчивается до вершины крыла. Медиальные жилки заметно слабее радиальных, ствол *M* слабее  $M_1$  и  $M_2$ . Жилки  $M_1$  и  $M_2$  отходят от пяти- или шестиугольной дискоидальной ячейки независимо (*im* опирается в жилку  $M_2$  не-

далеко от развилка). Максимальной ширины крыло достигает в области *CuA—CuP*.

**Видовой состав.** Кроме новых видов, 4 вида из ранней — поздней юры Евразии и, вероятно, неописанный вид из поздне мелового янтаря Америки.

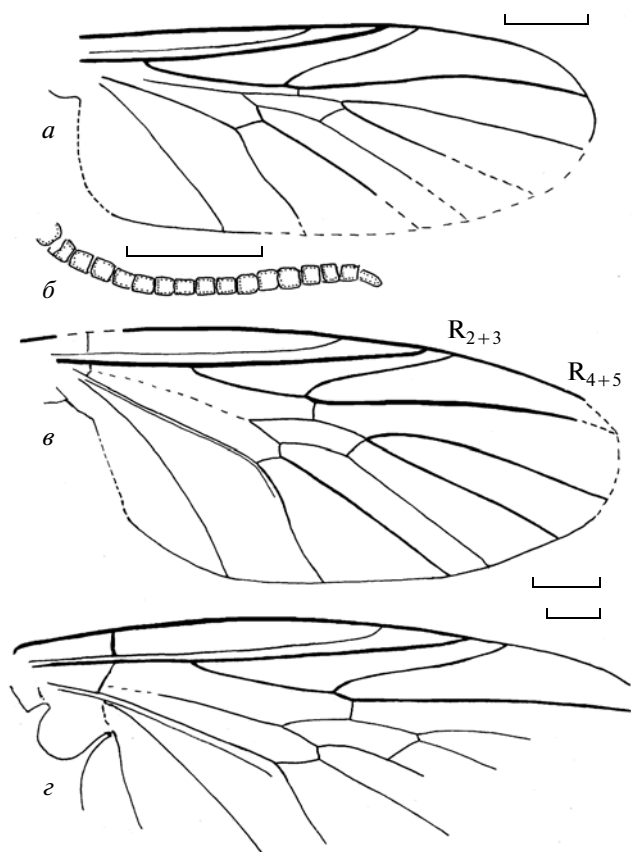
**З а м е ч а н и я.** До публикации описания *Mesorhyphus* из янтаря Нью-Джерси (турон; пока опубликована только фотография; Grimaldi, Engel, 2005, с. 514, фиг. 12.57) остаются сомнения в родовой принадлежности сфотографированного экземпляра из-за габитуальных различий — например, отсутствия булавовидных задних голеней (правда, булавовидные голени пока описаны лишь у *M. clavipes* V. Kovalev, 1990, известного по единственному самцу).

Неописанное изолированное крыло анизоподиды из английского Вельда (готерив; Jarzembowski, Coram, 1997, фиг. 16, фотография не приведена), подписанное авторами на рисунке как “cf. *Mesorhyphus* sp.”, вряд ли относится к этому роду, судя по крупным размерам (длина крыла около 6 мм). Однако, как отмечал В.Г. Ковалев (1990), возможно, что *Mesorhyphus* — искусственное объединение мелких мезозойских видов ольбиогастрин, обладающих сходным жилкованием, поскольку жилкование ольбиогастрин довольно однообразно. При изучении анизоподид глушковской свиты Забайкалья спорного возраста (Унда, Дая,  $J_3—K_1$ ) были описаны целые экземпляры *Pachyrhyphus* и *Mesorhyphus*, подтвердившие отличия родового ранга по признакам строения тела и конечностей, однако по крылу существенных отличий найдено не было (Ковалев, 1990). Например, мощное стигмальное пятно, описанное у *P. jakovlevi* V. Kovalev, 1986, не было обнаружено у *P. transbaicalicus* V. Kovalev, 1990, а у *M. clavipes*, наоборот, было описано неясное стигмальное пятно, не отмеченное ни у одного из ранее описанных видов *Mesorhyphus*. Кроме того, из современных анизоподид только у неотропических видов *Olbiogaster Osten Sacken*, 1886  $M_3$  слабее остальных медиальных жилок (Amorim, Tozoni, 1994). Среди мезозойских ольбиогастрин, хранящихся в ПИНЕ, этот признак отмечен и у *Mesorhyphus*, и у *Pachyrhyphus*, но лишь у некоторых видов. Так, очень слабая  $M_3$  описана у *Pachyrhyphus transbaicalicus*, *Mesorhyphus hennigi* sp. nov. и *M. handlirschi* sp. nov., но при этом  $M_3$  одинаковой толщины с остальными медиальными жилками у *P. jakovlevi*, *M. rhaetica* (Rohdendorf, 1962) и *M. clavipes*. Таким образом, по жилкованию эти два рода практически не отличаются.

*Mesorhyphus handlirschi* Lukashевич, sp. nov.

Табл. X, фиг. 10

**Н а з в а н и е** вида в честь выдающегося немецкого палеоэнтомолога А. Гандлирша.



**Рис. 3.** Anisopodidae из Шар-Тэга, J<sub>3</sub>: *a, б* – *Mesorhyphus hennigi* sp. nov., голотип ПИН, № 4270/2171: *a* – крыло, *б* – антенна, *в* – крыло *Mesorhyphus handlirschi* sp. nov., голотип ПИН, № 4270/2266; *г* – *Pachyrhyphus* sp., экз. ПИН, № 4270/2515. Длина масштабной линейки соответствует 0.5 мм.

Голотип – ПИН, № 4270/2266± (позитивный и негативный отпечаток груди и крыла хорошей сохранности); местонахождение Шар-Тэг; поздняя юра.

Описание (рис. 3, *в*). Sc оканчивается приблизительно посередине крыла, дистальнее г-т. R<sub>1</sub> около 2/3 длины крыла. Основной отрезок Rs в 1.3 раза короче R<sub>2+3</sub>. Поперечная г-т посередине ячейки d. Ячейка d удлиненная, пятиугольная, в 5 раз длиннее своей ширины, im упирается в прямо в развилку M<sub>1+2</sub>. Медиальные жилки сильно расходятся: отрезок края крыла между окончаниями M<sub>3</sub> и M<sub>4</sub> заметно короче соответствующего отрезка между окончаниями M<sub>2</sub> и M<sub>3</sub>, M<sub>3</sub> слабее остальных медиальных жилок. Отрезок bM<sub>4</sub> гораздо короче m-си, отходит от дискоидальной ячейки до ее середины, CuA с изгибом на уровне m-си, далее со слабым S-образным изгибом. CuP практически прямая.

Размеры в мм: длина крыла 4.5.

Сравнение. Заметно крупнее ранее описанных видов.

Материал. Кроме голотипа, вероятно, неполное изолированное крыло ПИН, № 4270/2165± из того же местонахождения.

***Mesorhyphus hennigi* Lukashevich, sp. nov.**

Название вида в честь выдающегося немецкого энтомолога В. Геннига.

Голотип – ПИН, № 4270/2171 (позитивный и негативный отпечаток неполного имаго хорошей сохранности); местонахождение Шар-Тэг; поздняя юра.

Описание (рис. 3, *а, б*). Голова слабопоперечная. Антенны не длиннее, лишь немного длиннее груди, 16-члениковые, жгутик почти не суживается к вершине, его членики примерно равной длины и ширины. Sc оканчивается в проксимальной половине крыла, дистальнее первого развилка Rs и над г-т. R<sub>1</sub> около половины длины крыла. Основной отрезок Rs соразмерен R<sub>2+3</sub>. Поперечная г-т посередине ячейки d. Ячейка d удлиненная, пятиугольная, в 5 раз длиннее своей ширины, im упирается в M<sub>2</sub> чуть дистальнее развилка. Медиальные жилки сильно расходятся: отрезок края крыла между окончаниями M<sub>3</sub> и M<sub>4</sub> заметно короче соответствующего отрезка между окончаниями M<sub>2</sub> и M<sub>3</sub>, M<sub>3</sub> слабее остальных медиальных жилок. Отрезок bM<sub>4</sub> гораздо короче m-си, отходит от дискоидальной ячейки до ее середины, CuA с изгибом на уровне m-си, далее со слабым S-образным изгибом. CuP практически прямая, анальная лопасть большая.

Размеры в мм: длина антенны 1.3, груди 1.2, крыла 3.3.

Сравнение. Из-за короткой Sc близок лишь к *M. zirzipanus* Ansoerge, 1996, от которого отличается более крупными размерами и более длинным основным отрезком Rs (у немецкого вида этот отрезок Rs в 2 раза короче R<sub>2+3</sub>).

Материал. Голотип.

Замечание. Если вслед за Ковалевым (1990) считать короткую Sc признаком родового ранга, то, вероятно, данный вид относится к другому роду, *Pseudadonia* Handlirsch, 1906, чей типовой (и до сих пор единственный) вид *P. fittoni* (Westwood, 1845) был описан из раннего мела Англии. Возможно, относительно более длинные антенны (описаны лишь у *M. clavipes*) также свидетельствуют об этом. Правда, у *M. hennigi* sp. nov. окончание короткой Sc все равно сближено с окончанием R<sub>1</sub>, как у всех мезозойских ольбюгастрин, за исключением *M. zirzipanus*. А у *Pseudadonia*, судя по рисунку у В. Геннига (Hennig, 1954, фиг. 69; относил *P. fittoni* к *Mesorhyphus*), окончания Sc и R<sub>1</sub> удалены друг от друга. Да и строение медианы у *Pseudadonia* остается непонятным. Поэтому до ревизии английского голотипа мы считаем подобное отнесение преждевременным.

**Род *Pachyrhynchus* V. Kovalev, 1986**

*Pachyrhynchus*: Ковалев, 1986, с. 130.

Типовой вид — *Pachyrhynchus jakovlevi* V. Kovalev, 1986, ранний мел Монголии.

**Диагноз.** Сравнительно крупные анизоподиды с коренастым телом. Крылья широкие, с умеренно развитой анальной областью, без рисунка. С исчезает между вершинами  $R_{4+5}$  и  $M_1$ . Sc крепкая, около половины длины крыла, оканчивается заметно дистальнее г-т.  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$  изогнуты,  $R_{4+5}$  оканчивается до вершины крыла. Медиальные жилки заметно слабее радиальных, ствол M слабее  $M_1$  и  $M_2$ . Жилки  $M_1$  и  $M_2$  отходят от пяти- или шестиугольной дискоидальной ячейки независимо (im упирается в жилку  $M_2$  недалеко от развилка), вилка  $M_{1+2}$  немного шире вилки на Rs,  $M_1$  не упирается в вершину крыла. Максимальной ширины крыло достигает в области CuP.

**Видовой состав.** Три вида из поздней юры — раннего мела Азии и, видимо, неописанный вид из раннего мела Англии.

**Замечания.** Вероятно, к *Pachyrhynchus* относится и неописанное крыло из английского Пурбека (берриас; Jarzembowski, Coram, 1997, фиг. 15), очень близкое по размерам и жилкованию к *P. transbaicalicus*. Поскольку голотип *Thiras westwoodi* Giebel, 1856 до сих пор не переизучен, остается непонятным, не является ли *Pachyrhynchus* младшим синонимом *Thiras* Giebel, 1856.

Как было отмечено выше, пока трудно однозначно определить родовую принадлежность многих ископаемых остатков анизоподид, известных по изолированным крыльям. Например, крыло из нижнеюрских отложений Англии (ранний синемюр, Чармут), описанное как *Megarhynchus amberae* Krzeminska et al., 2010, несомненно, не относится к роду *Megarhynchus* V. Kovalev, 1990. На этом крыле поперечная im впадает не в ствол  $M_{1+2}$ , а в жилку  $M_2$  на заметном, хотя и небольшом расстоянии от развилка (Krzeminska et al., 2010, фиг. 1b, c), как у всех остальных мезозойских родов анизоподид, за исключением *Megarhynchus*. У *Megarhynchus* жилки  $M_1$  и  $M_2$  отходят от дискоидальной ячейки общим стволом, как отмечено в диагнозе, либо im впадает практически в развилка, как у *M. rarus* Zhang, 2007, а ведь это уникальная черта среди анизоподид (Amorim, Tazoni, 1994), игнорировать которую, на наш взгляд, не стоит. Кроме того, у всех *Megarhynchus* вилка  $M_{1+2}$  гораздо шире вилки на Rs, сильно изогнутая  $M_1$  упирается в вершину крыла и анальная лопасть очень мощная, чего не наблюдается у английского экземпляра. Поэтому обсуждаемый вид должен быть удален из *Megarhynchus*, но в связи с пограничными размерами (длина крыла 4.8 мм), его точное систематическое положение указать сложно. Отнесение его к *Pachyrhynchus* из-

за максимальной ширины крыла в области CuP кажется более вероятным. Что касается двух лопастей в базали, обсуждаемых В. Кшеминским с соавторами, то, судя по опубликованной фотографии голотипа, рис. 1с выполнен несколько небрежно. В действительности аркулюс расположен заметно дистальнее, так что хорошо развитое крылышко, хотя и несколько деформированное, имеет традиционное местоположение, как и обычно у *Anisopodidae* и низших *Brachycera* (Shcherbakov et al., 1995), а вторая лопасть у самого корня крыла — это закрыловые чешуйки. На некоторых отпечатках *P. transbaicalicus* хорошей сохранности наблюдается подобная картина, как и на обсуждаемом ниже экземпляре из Шар-Тэга (рис. 3, з).

Отпечаток неполного крыла хорошей сохранности ПИН, № 4270/2515± из Шар-Тэга (рис. 3, з) не может быть формально описан, но, судя по размерам (около 6 мм) и жилкованию, относится к этому роду.

ПОДСЕМЕЙСТВО TEGINAE LUKASHEVICH, SUBFAM. NOV.

Типовой род — *Tega* Blagoderov, Krzeminska et Krzeminski, 1993.

**Диагноз.**  $R_{2+3}$  постепенно сближается с C, без сильного изгиба в дистальной трети, ветви Rs сильно сближены, впадают в C, медиана с четырьмя ветвями, дискоидальная ячейка очень маленькая, im в проксимальной половине крыла (табл. X, фиг. 8, 9), сперматек две.

**Состав.** Типовой род из средней—поздней юры Азии.

**Сравнение.** Отличается крошечной дискоидальной ячейкой.

**Замечание.** Из Каратау и Шар-Тэга описаны два близких вида своеобразного рода *Tega*, который был отнесен авторами к современному семейству *Cramptonomyiidae*, несмотря на серьезные отличия от всех известных современных представителей (Blagoderov et al., 1993). Позже один из авторов описания отрицал принадлежность *Tega* к краптномиидам (Shcherbakov et al., 1995), однако новое систематическое положение не указал. Нами были переизучены голотипы *Tega karatavica* Blagoderov et al., 1993 из Каратау, *Tega penna* Blagoderov et al., 1993 из Шар-Тэга и дополнительный неописанный материал из Кубеково ( $J_2$ ) и Даохугоу ( $J_{2/3}$ ) хорошей сохранности. Обнаружилось отсутствие поперечной жилки между двумя свободными ветвями Rs, которая в свое время послужила основным аргументом для отнесения этих комаров к краптномиидам. Следовательно, этот род с двумя неветвящимися ветвями Rs, четырьмя ветвями медианы, замкнутой дискоидальной ячейкой и m-cu, упирающейся в  $M_4$ , должен быть отнесен к анизоподидам, однако



своеобразии крошечной дискоидальной ячейки можно считать признаком надродового ранга, что и привело к выделению нового подсемейства.

После выведения этого рода из состава крамптономиид получается, что представители *Cramptonomyiidae* отсутствуют в Шар-Тэге и известны, начиная лишь с раннего мела (Blagoderov et al., 1993).

### НАДСЕМЕЙСТВО PACHYNEUROIDEA ROHDENDORF, 1946

#### СЕМЕЙСТВО PROCRAMPTONOMYIIDAE V. KOVALEV, 1985

Вымершее семейство, известное с триаса до раннего мела Северной Америки, Австралии и Евразии (Калугина, Ковалев, 1985; Krzeminski, 1992; Krzeminski, Krzeminska, 1994; Blagoderov, 1999; Blagoderov et al., 2007). Наряду с проторифидами обладают наиболее примитивным жилкованием среди бибиоморф (трехветвистый Rs, четырехветвистая медиана, дискоидальная ячейка). Положение семейства в системе *Vibionomorpha* вызывает многочисленные споры (см., например, Калугина, Ковалев, 1985; Shcherbakov et al., 1995; Grimaldi, Engel, 2005), несомненно лишь, что *Procramptonomyiidae* находятся в основании особой филогенетической линии, ведущей к современному семейству *Cramptonomyiidae*, положение которого в системе тоже не очевидно (Кривошеина, Мамаев, 1970).

#### Род *Procramptonomyia* V. Kovalev, 1985

*Procramptonomyia*: Ковалев, 1985, с. 119.

Типовой вид — *Procramptonomyia sibirica* V. Kovalev, 1985, средняя — поздняя юра Забайкалья.

**Диагноз.** Высота головы больше длины у самок и равна ей у самцов. Антенны короткие, из шайбовидных члеников, границы которых плохо различимы. Крыло без пятен, с более или менее выраженной птеростигмой. Сильная по переднему краю, исчезает вскоре после вершины  $R_5$ . Sc не доходит до середины крыла. Радиальные жилки сильные, особенно  $R_1$ . Ствол  $R_{4+5}$  немного короче первого отрезка Rs.  $R_4$  длинная, немного длиннее  $R_{2+3}$ . Поперечная *r-m* упирается в ствол  $R_{4+5}$ . Медиальные жилки явно тоньше радиальных, поперечная *im* упирается в развилку  $M_{1+2}$  или в  $M_2$ . Шпоры на голених крупные. Гениталии самца с массивными гонококситами и узкими гоностилиями. Церки самок двучлениковые, три сильно склеротизованные сперматеки.

**Видовой состав.** Кроме новых видов, 4 вида из ранней — поздней юры Сибири и раннего мела Англии.

**Замечание.** Примитивное строение гениталий самки, впервые детально описываемое для семейства, оказалось удивительно похожим на ге-

ниталии самок современной крамптономииды *Pergratospes holoptica* Krivosheina et Mamaev, 1970.

*Procramptonomyia kovalevi* Lukashевич, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 1–11 (см. вклейку)

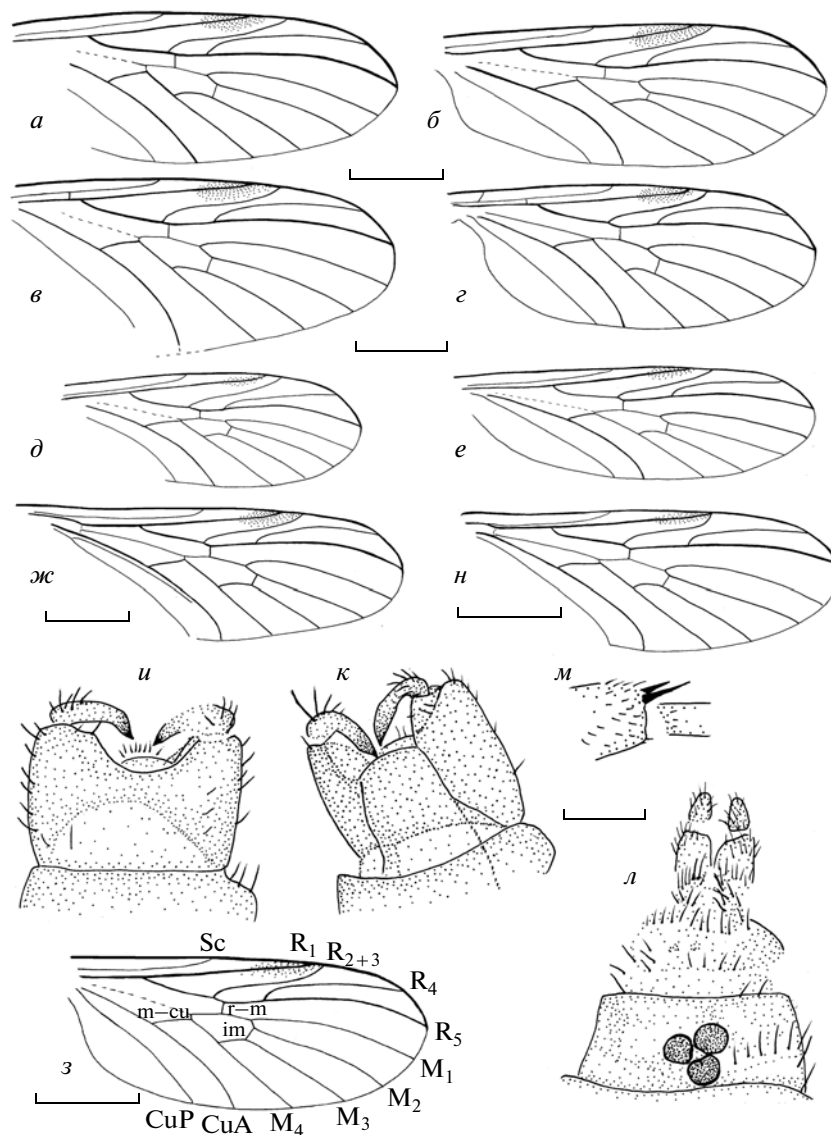
**Название вида** в честь выдающегося русского палеоэнтомолога В.Г. Ковалева.

**Голотип** — ПИН, № 2239/2087, 2088 (позитивный и негативный отпечаток самца хорошей сохранности); местонахождение Каратау; верхи средней или поздняя юра.

**Описание** (рис. 4, *a–m*). Антенны короткие, их длина немного больше высоты головы, видимо, 16-члениковые, первые два членика увеличены. Тело в коротких негустых волосках. Sc равна 0.4–0.45 длины крыла, оканчивается прямо над или чуть дистальнее первого развилка Rs. Стигмальное пятно с нечеткими границами.  $R_1$  занимает около 2/3 длины крыла (0.64–0.72). Первый развилку Rs симметричный или направление Rs продолжает  $R_{4+5}$ , основной отрезок Rs (до первого развилка) в 1.2–2.0 раза длиннее  $R_{4+5}$  (обычно 1.3–1.4),  $R_5$  в 1.2–1.7 раз превосходит общую длину этих отрезков (обычно 1.2–1.3). Первый развилку Rs дистальнее уровня основания *d*, развилку  $R_{4+5}$  на уровне или чуть дистальнее развилка  $M_{1+2}$ .  $R_{2+3}$  заметно изогнута,  $R_4$  перед вершиной не изгибается вперед, *r-m* приближена к первому развилку Rs ( $2-7bR_{4+5} = dR_{4+5}$ ), упирается в дискоидальную ячейку до ее середины. Ствол *M* слабый,  $M_{1+2}$  ветвится симметрично, ячейка *d* в 2.2–3.0 раза длиннее своей ширины, пятиугольная, *im* упирается в жилку  $M_2$  заметно дистальнее развилка  $M_{1+2}$ ,  $bM_2$  (проксимальная часть  $M_2$  до *im*) всегда короче  $bM_3$ . Отрезок  $bM_{3+4}$  в 7 раз короче длинной *m-cu*, которая практически параллельна заднему краю крыла, иногда слабо сигмовидная. *CuA* со слабым изгибом в дистальной части. Гениталии самца с массивными овальными гонококситами и узкими простыми гоностилиями с заостренной склеротизованной вершиной, самые длинные щетинки расположены на наружной стороне гонококситов и в базальной части гоностилей. Церки самки несклеротизованные, опущенные, на вентральной стороне — два коротких выступа с густыми щетинками на конце.

**Размеры** в мм: длина крыла 3.5–6.0 (обычно 4–4.5).

**Сравнение.** Отличается положением *im* от всех описанных ранее видов, у которых *im* упирается в развилку  $M_{1+2}$ . Лишь на крыле голотипа *P. marianna* Krzeminski et Krzeminska, 1994 *im* упирается в  $M_2$ , но сразу за развилком  $M_{1+2}$ , а не на расстоянии, соизмеримым с длиной *im*, как бывает у нового вида. Наличие дополнительного материала из Пурбека, отнесенного к *P. marianna* (Coram, Jarzembowski, 1999), показывает вариабель-



**Рис. 4.** Юрские *Procramptonomyia*: *a–м* – *P. kovalevi* sp. nov.: *a, б* – паратип ПИН, № 2066/1573, самка, правое и левое крыло (*б* – повернуто); *в* – паратип ПИН, № 2066/1819, самка, крыло; *г* – паратип ПИН, № 2239/2104, самка, крыло; *д* – паратип ПИН, № 2997/3470, самка, крыло; *е* – паратип ПИН, № 2904/1521, изолированное крыло, повернуто; Каратау, карабастауская свита,  $J_{2/3}$ ; *ж* – паратип ПИН, № 4270/2264, изолированное крыло; Шар-Тэг,  $J_3$ ; *з, и* – голотип ПИН, № 2239/2087, самец, крыло и вершина брюшка; *к* – паратип ПИН, № 2066/1851, самец, вершина брюшка; *л* – паратип ПИН, № 2239/2104, самка, вершина брюшка; *м* – паратип ПИН, № 2066/2164, самка, вершина средней голени; Каратау, карабастауская свита,  $J_{2/3}$ ; *н* – *P. romomarenkoi* sp. nov., голотип ПИН, № 4270/2267, самец, крыло; Шар-Тэг,  $J_3$ . Длина масштабной линейки соответствует 1 мм (*a–з, н*); 0.2 мм (*и–м*).

ность этого признака (*im* упирается либо прямо в развилку, либо чуть до или после него).

**Материал.** Помимо голотипа, паратипы из того же местонахождения: самцы ПИН, №№ 2066/1421±, 1422, 1736, 1851±, 2239/1856±, 2102, 2109, 2384/1149, 2554/1029, 1085, 1168, 2904/1567, 2997/ 3575, 3592, 3616, самки ПИН, №№ 2066/1819±, 1860, 2056, 2082±, 2112±, 2164, 2239/2104±, 2384/1173±, 2554/1017, 1106±, 2904/1319, 1330, 1573, 1600, 2997/3440, 3470, 3580,

3610, 3636, 4705±, 4763, изолированные крылья ПИН, №№ 2384/1281, 2904/1521, а также изолированные крылья ПИН, №№ 4270/2164±, 2167±, 2264±, 2268±, 2269± из Шар-Тэга.

**Замечания.** Фотографии паратипа самки ПИН, № 2239/2104 были опубликованы ранее (Blagoderov et al., 2002, с. 233, рис. 308; Grimaldi, Engel, 2005, с. 509, фиг. 12.49).

Отличия в положении *im* вполне могут быть признаками родового уровня. Однако при пере-

смотре типового материала оказалось, что на голотипе *P. sibirica* плохая сохранность мятого крыла не позволяет уверенно локализовать *im*, а на других крыльях она и вовсе не видна. Остальные признаки (косая *m-cu* у самого основания дискоидальной ячейки, сдвиг *r-m* к первому развилку *Rs*) уже были описаны у меловых видов *Proscamptomomyia*, что и повлияло на наше решение не выделять новый род.

По положению *im* близок к монотипичному роду *Austroscamptomomyia* Blagoderov, 1999 из позднего триаса Австралии, но у австралийского рода *bM<sub>2</sub>* (проксимальная часть *M<sub>2</sub>* до *im*) соизмерима с *bM<sub>3</sub>*. Выделяя новый род, В. Благодеров (Blagoderov, 1999) писал, что *Austroscamptomomyia* близок к *Proscamptomomyia*, отличаясь изогнутой вперед *R<sub>4</sub>* (этот изгиб слабо отражен на рис. 6 при первоописании и идентичен изгибу *R<sub>4</sub>* у *P. marian-na*), короткой *bM<sub>3+4</sub>* (=tb, признак, уже отмеченный у *P. marianna* Krzeminski et Krzeminska, 1994 и *P. zigzagensis* Coram et Jarzembowski, 1999 из берриаса Англии) и *im*, соединяющей *M<sub>2</sub>* и *M<sub>3</sub>*, отмеченной у описываемого здесь вида. Обнаружение всех этих признаков у видов рода *Proscamptomomyia* позволяет усомниться в правомочности выделения отдельного рода для австралийской прокрамптономииды. Однако пространственная удаленность и временной разрыв пока удерживают от сведения *Austroscamptomomyia* в синонимы к *Proscamptomomyia* до обнаружения целых насекомых из Австралии и Англии.

Массовый материал из Каратау, большую часть которого составляют целые экземпляры, иногда — с хорошо сохранившимися обоими крыльями, позволил изучить изменчивость жилкования. Так, у самца ПИН, № 2066/1421 и самки ПИН, № 2904/1573 (рис. 4, а, б) отмечена вариабельность в длине вилки *R<sub>4+5</sub>*, что приводит к изменению относительной длины ствола *R<sub>4+5</sub>* (на разных крыльях основной отрезок *Rs* длиннее *R<sub>4+5</sub>* в 1.2 и 2.0 раза у самца и в 1.4 и 2.0 раза у самки) и взаимному положению развилков *R<sub>4+5</sub>* и *M<sub>1+2</sub>* (при более короткой вилке *R<sub>4+5</sub>* развилок *M<sub>1+2</sub>* располагается заметно проксимальнее, тогда как на втором крыле — на одном уровне с развилком *R<sub>4+5</sub>*). У самца ПИН, № 2066/1851± на одном крыле *R<sub>2+3</sub>* сильно приближена к *R<sub>1</sub>*, хотя и не сливается с ней.

Нами была просмотрена типовая серия современного вида крамптономиид *Pergratopsis holoptica*, хранящаяся в Зоологическом ин-те РАН (С.-Петербург). Несмотря на малочисленность этой серии (всего 5 паратипов), выявлена значительная вариабельность жилкования: в относительной длине *Sc* (у разных экземпляров оканчивается как прямо над развилком *Rs*, так и несколько дистальнее его), в положении *r-m* (прямо под развилком *Rs* или несколько проксимальнее

его) и *im* (заметно проксимальнее или чуть дистальнее развилка *M<sub>1+2</sub>*, впадая в жилку *M<sub>2</sub>*). Все эти наблюдения, в совокупности с одинаковым строением гениталий самцов (там, где они хорошо сохранились), позволило нам включить всех многочисленных прокрамптономиид из Каратау и почти всех из Шар-Тэга в один вид.

*Proscamptomomyia ponomarenkoi* Lukashevich, sp. nov.

Табл. XI, фиг. 12

Название вида в честь выдающегося русского палеоэнтомолога А.Г. Пономаренко.

Голотип — ПИН, № 4270/2267 (позитивный и негативный отпечаток самца хорошей сохранности); местонахождение Шар-Тэг; поздняя юра.

Описание (рис. 4, и). *Sc* равна 0.4 длины крыла, оканчивается чуть проксимальнее первого развилка *Rs* и заметно проксимальнее *r-m*. Стигмальное пятно с нечеткими границами. *R<sub>1</sub>* немного короче 2/3 длины крыла. *Rs* с изломом на месте ответвления *R<sub>2+3</sub>*, основной отрезок *Rs* (до первого развилка) практически равен *R<sub>4+5</sub>*, *R<sub>5</sub>* в 1.1 раза превосходит общую длину этих отрезков. Первый развилок *Rs* дистальнее уровня основания *d*, развилков *R<sub>4+5</sub>* дистальнее развилка *M<sub>1+2</sub>*. *R<sub>2+3</sub>* заметно изогнута, упирается в *R<sub>1</sub>*, *R<sub>4</sub>* перед вершиной практически не изгибается вперед, *r-m* приближена к первому развилку *Rs* ( $6bR_{4+5} = dR_{4+5}$ ). Ствол *M* слабый, но явственный, *M<sub>1+2</sub>* ветвится симметрично, ячейка *d* в 2.8 раза длиннее своей ширины, пятиугольная, *im* упирается в жилку *M<sub>2</sub>*, *bM<sub>2</sub>* заметно короче *im*. Отрезок *bM<sub>3+4</sub>* в 7 раз короче *m-cu*, *CuA* со слабым изгибом в дистальной части.

Размеры в мм: длина крыла 3.7.

Сравнение. Отличается слиянием *R<sub>1</sub>* с *R<sub>2+3</sub>* от всех описанных ранее видов, у которых *R<sub>2+3</sub>* впадает в костальную жилку.

Материал. Голотип.

Замечания. Строение гениталий самца неясно. Поскольку новый вид описывается лишь по голотипу, а жилкование прослеживается только на одном крыле, нельзя исключить, что слияние *R<sub>1</sub>* с *R<sub>2+3</sub>* является индивидуальной абберацией. Например, у одного из самцов *P. kovalevi* sp. nov. (экз. ПИН, № 2066/1851±) на одном крыле *R<sub>2+3</sub>* очень сильно приближена к *R<sub>1</sub>*, хотя и не сливается с ней. Однако дополнительным аргументом для выделения нового вида является короткая *Sc*, оканчивающаяся проксимальнее первого развилка *Rs*, что не зафиксировано ни на одном другом экземпляре прокрамптономиид из Каратау и Шар-Тэга, несмотря на отмеченную значительную вариабельность. По-видимому, некоторая неустойчивость жилкования, приводящая к слиянию близко расположенных участков жилок, была характерна для этого семейства, так как у ан-

глийской *P. zigzagensis* уже описано слияние  $R_{2+3}$  и  $R_4$  на небольшом участке с последующим их расхождением (Coram, Jarzembowski, 1999).

### ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее среди двукрылых уже были описаны виды, общие для близких по возрасту местонахождений Шар-Тэг и Каратау. Так, своеобразное вымершее семейство Archizelmiridae было описано Б.Б. Родендорфом по единственной самке *Archizelmira kazachstanica* Rohdendorf, 1962 из Каратау (подробное описание: Родендорф, 1964). Позже к этому виду были отнесены дополнительный материал из типового местонахождения (всего 9 экз.) и 3 изолированных крыла из Шар-Тэга (Grimaldi et al., 2003). Другой общий вид *Praemacochile ansorgei* Lukashovich et Krzeminski, 2009 был недавно обнаружен среди танидерид (*Lukashovich, Krzeminski, 2009*). Так что обнаружение еще двух общих видов среди проторирид (*Archihyphus asiaticus* Rohdendorf, 1964) и прокрамptonиид (*Procramptonomyia kovalevi* sp. nov.) нельзя назвать полной неожиданностью. Конечно, не стоит забывать, что в трех случаях из четырех материал из Каратау представлен многочисленными целыми насекомыми, обычно обоих полов, а в Шар-Тэге найдены лишь единичные изолированные крылья, что несколько снижает достоверность проведенного сравнения. Но поскольку жилкование неотлично, на сегодняшний день мы можем лишь сделать вывод об идентичности этих видов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

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

Кривошеина Н.П., Мамаев Б.М. Новое для фауны СССР семейство двукрылых Cramptonomyiidae (Diptera, Nematocera), его морфология, экология и филогенетические связи // Энтомолог. обозр. 1970. Т. 49. № 4. С. 886–898.

Ковалев В.Г. Инфраотряды Bibionomorpha и Asilomorpha // Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. М.: Наука, 1986. С. 125–154 (Тр. Совм. сов.-монг. палеонтол. экспед. Вып. 28).

Ковалев В.Г. Двукрылые. Muscida // Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. М.: Наука, 1990. С. 123–177 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 239).

Родендорф Б.Б. Отряд Diptera. Двукрылые // Основы палеонтологии. Членистоногие: трахейные, хелицеро-вые. 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. 311 с.

Amorim D.S., Tozoni S.H.S. Phylogenetic and biogeographic analysis of the Anisopodoidea (Diptera, Bibionomorpha),

with an area cladogram for intercontinental relationships // Rev. Bras. Ent. 1994. V. 38. № 3/4. P. 517–543.

Ansorge J. Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern, Norddeutschland) // N. Palaeontol. Abh. 1996. Bd 2. 132 s.

Ansorge J., Krzeminski W. Revision of Mesorhyphus Handlirsch, Eoplecia Handlirsch and Heterorhyphus Bode (Diptera: Anisopodomorpha, Bibionomorpha) from the Upper Liassic of Germany // Paläontol. Z. 1995. V. 69. № 1/2. P. 167–172.

Blagoderov V.A. New Bibionomorpha from the Triassic of Australia and Jurassic of Central Asia with notes on the family Paraxymiidae (Insecta; Diptera) // Proc. 1st Paleont. Conf., Moscow, 1998. Bratislava: AMBA Projects, 1999. P. 11–15.

Blagoderov V.A., Krzeminska E., Krzeminski W. Fossil and recent Anisopodomorpha (Diptera, Oligoneura): family Cramptonomyiidae // Acta zool. cracov. 1993. V. 35. P. 573–579.

Blagoderov V.A., Lukashovich E.D., Mostovski M.B. Order Diptera Linne, 1758. The true flies (=Muscida Laicharting, 1781) // History of Insects / Eds. Rasnitsyn A.P., Quicke D.L.J. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. P. 227–240.

Blagoderov V., Grimaldi D.A., Fraser N. How time flies for flies: Diverse Diptera from the Triassic of Virginia and early radiation of the order // Amer. Mus. Novit. 2007. № 3572. P. 1–39.

Bode A. Die Insektenfauna des osterniedersächsischen Oberen Lias // Palaeontogr. A. 1953. Bd 103. 375 p.

Coram R., Jarzembowski E.A. New fossil flies (Insecta: Diptera) from the Purbeck Limestone Group (Lower Cretaceous, Berriasian) of Dorset, UK // Cret. Res. 1999. V. 20. P. 857–861.

Geinitz F.F. Beitrag zur Geologie Mecklenbergs // Arch. Ver. Freunde Naturgesch. Mecklenberg. 1887. Bd 41. S. 193–216.

Grimaldi D.A., Amorim D., Blagoderov V.A. The Mesozoic family Archizelmiridae (Diptera) // J. Paleontol. 2003. V. 77. № 2. P. 368–381.

Grimaldi D.A., Engel M. Evolution of the Insects. Cambridge: Univ. Press, 2005. 755 p.

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

Handlirsch A. Kapitel 7. Palaeontologie // Handbuch der Entomologie / Ed. Schroeder C.W.M. Jena: Fischer, 1920. Bd 3. S. 117–208.

Handlirsch A. Neue Untersuchungen über die fossilen Insekten. II Teil // Ann. Naturhist. Mus. 1939. Bd 49. 240 s.

Hennig W. Flugelgeader und System der Dipteren // Beitr. Entomol. 1954. Bd 4. № 3/4. S. 245–388.

Hong Y. Middle Jurassic fossil insects in North China. Beijing: Geol. Publ. House, 1983. 384 p.

Jarzembowski E.A., Coram R. New fossil insect records from the Purbeck of Dorset and the Wealden of the Weald (Diptera) // Proc. Dorset Natur. Hist. Arch. Soc. 1997. V. 118. P. 119–124.

Krzeminska E., Blagoderov V.A., Krzeminski W. Ellidae, a new fossil family of the infraorder Axymiomorpha (Diptera) // Acta zool. cracov. 1993. V. 35. P. 581–591.

- Krzeminska E., Coram A.R., Krzeminski W.* A new species of Megarhyphus, an interesting discovery from the Lower Jurassic of England (Diptera, Anisopodidae) // *Acta geol. sin.* 2010. V. 84. P. 693–695.
- Krzeminski W.* Triassic and Lower Jurassic stage of Diptera evolution // *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* 1992. Bd 65. S. 39–59.
- Krzeminski W., Krzeminska E.* Procramptonomyia mariana, a new species from the Upper Jurassic of Great Britain (Diptera, Anisopodomorpha, Procramptonomyiidae) // *Acta zool. cracov.* 1994. V. 37. № 2. P. 101–105.
- Lukashevich E., Krzeminski W.* New Jurassic Tanyderidae (Diptera) from Asia with first find of larvae // *Zoosymposia.* 2009. V. 3. P. 155–172.
- Martin S.K.* A new protorhyphid fly (Insecta: Diptera: Protorhyphidae) from the Lower Jurassic of the Perth Basin, Western Australia // *Alavesia.* 2008. V. 2. P. 253–257.
- Shcherbakov D.E., Lukashevich E.D., Blagoderov V.A.* Triassic Diptera and initial radiation of the order // *Intern. J. Dipter. Res.* 1995. V. 6. № 2. P. 75–115.
- Zhang J.* Some anisopodids (Insecta: Diptera: Anisopodoidea) from late Mesozoic deposits of northeast China // *Cret. Res.* 2007. V. 28. P. 281–288.
- Zhang J., Lukashevich E.D.* The oldest known net-winged midges (Insecta: Diptera: Blephariceridae) from the late Mesozoic of northeast China // *Cret. Res.* 2007. V. 28. P. 302–309.

### Объяснение к таблице X

Юрские Anisopodoidea.

Фиг. 1–5. *Archirhyphus asiaticus* Rohdendorf, 1964: 1 – самка, ПИН, № 2066/1958, общий вид; Каратау, J<sub>2/3</sub>; 2 – самка, ПИН, № 2239/2105, фрагмент крыльев, без масштаба, Каратау, J<sub>2/3</sub>; 3 – самец, ПИН, № 2384/1021, общий вид; Каратау, J<sub>2/3</sub>; 4 – самка, ПИН, № 4270/2261, общий вид; Шар-Тэг, J<sub>3</sub>; 5 – самка, ПИН, № 4270/2168, общий вид; Шар-Тэг, J<sub>3</sub>.

Фиг. 6, 7. *Protorhyphus rohdendorfi* sp. nov., голотип ПИН, № 4270/2263: 6 – общий вид, прямой отпечаток; 7 – фрагмент крыла, обратный отпечаток (увеличенный, без масштаба).

Фиг. 8. *Tega penna* Blagoderov et al., 1993, голотип, Шар-Тэг, J<sub>3</sub>.

Фиг. 9. *Tega karatavica* Blagoderov et al., 1993, паратип, Каратау, J<sub>2/3</sub>.

Фиг. 10. *Mesorhyphus handlirschi* sp. nov., голотип ПИН, № 4270/2266, Шар-Тэг, J<sub>3</sub>.

Стрелками отмечены сперматеки.

### Объяснение к таблице XI

Фиг. 1–11. *Procramptonomyia kovalevi* sp. nov.: 1 – паратип ПИН, № 2066/1422, самец, общий вид; 2 – голотип ПИН, № 2239/2087, самец, голова; 3 – паратип ПИН, № 2997/3636, самка, голова; 4 – паратип ПИН, № 2066/2164, самка, вершина средней голени; 5 – паратип ПИН, № 2066/1851, самец, вершина брюшка; 6 – паратип ПИН, № 2239/2104, самка, вершина брюшка; 7, 8 – паратип ПИН, № 2066/1573, самка, правое и левое крыло (8 – повернуто); 9 – паратип ПИН, № 2239/2104, самка, крыло; 10 – паратип ПИН, № 2904/1521, изолированное крыло, повернуто; Каратау, карабастауская свита, J<sub>2/3</sub>; 11 – паратип ПИН, № 4270/2264, изолированное крыло, Шар-Тэг, J<sub>3</sub>.

Фиг. 12. *Procramptonomyia ponomarenkoi* sp. nov., голотип ПИН, № 4270/2267, самец, крыло, Шар-Тэг, J<sub>3</sub>.

## New Bibionomorpha (Insecta: Diptera) from the Jurassic of Asia

E. D. Lukashevich

The new species *Protorhyphus rohdendorfi* sp. nov. (Protorhyphidae), *Mesorhyphus handlirschi* sp. nov., and *M. hennigi* sp. nov. (Anisopodidae), *Procramptonomyia ponomarenkoi* sp. nov. and *P. kovalevi* sp. nov. (Procramptonomyiidae) are described from the Upper Jurassic deposits of Mongolia (Shar Teg); some features of *Archirhyphus asiaticus* Rohdendorf, 1964 are revealed. The latter two species are also known from the locality of Karatau (Kazakhstan, J<sub>2/3</sub>). The genus *Tega* Blagoderov, Krzeminska, and Krzeminski, 1993 is transferred from the family Cramptonomyiidae into Anisopodidae (Teginae subfam. nov.).

**Keywords:** Diptera, Bibionomorpha, Jurassic, Asia, new taxa.

Таблица X

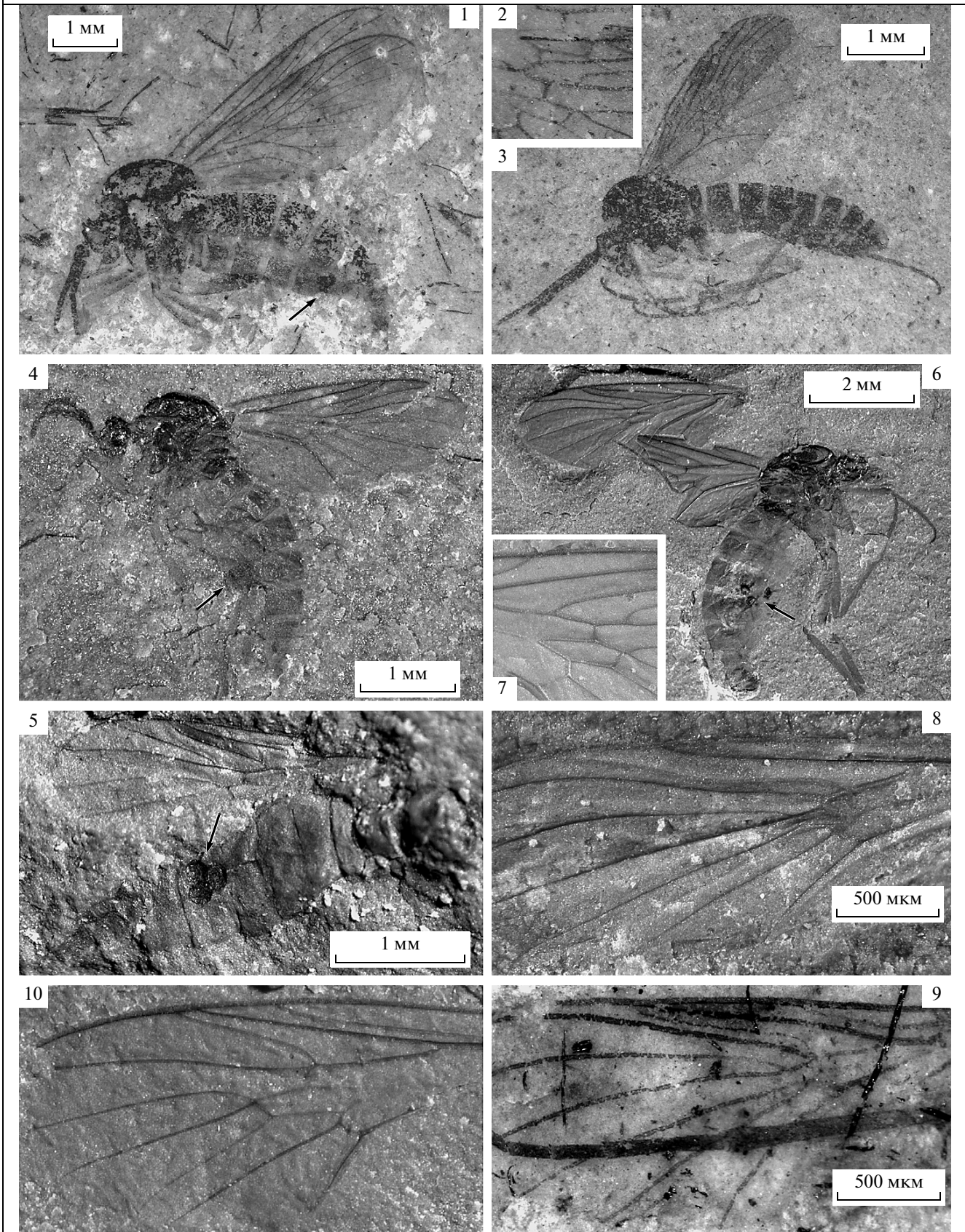


Таблица XI

