

УДК: 595.771:565.771

ФИЛОГЕНИЯ РТΥСНОРТΕROIDEA (INSECTA: DIPTERA)

© 2012 г. Е. Д. Лукашевич

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: elukashevich@hotmail.com

Поступила в редакцию 07.03.2012 г.

Принята к печати 02.04.2012 г.

Предлагается филогенетическое древо Ptychopteroidea, построенное с учетом вымерших таксонов и опирающееся, в основном, на признаки жилкования крыла.

Ptychopteridae — небольшое, но достаточно широко распространенное и древнее семейство длинноусых двукрылых, ныне явно реликтовое, представленное в современной фауне тремя родами из двух подсемейств Ptychopterinae и Bittacomorphinae.

При описании двукрылых из нижнелейасовых отложений Германии А. Хандлирш выделил новое семейство Eoptychopteroidea, поместив его в отдельное надсемейство. Он сразу указал на несомненное родство с птихоптеридами и предложил возможное филогенетическое древо (Handlirsch, 1906–1908, 1909). Позже эоптихоптериды были описаны из многочисленных мезозойских местонахождений Евразии (например, Калугина, Ковалев, 1985); самая древняя находка сегодня известна из рэта Саксонии (не описана, Barth et al., 2011), а последняя — из бирманского янтаря, датированного альбомом (Lukashevich, Grimaldi, 2003).

В результате наших многолетних исследований надсемейство Eoptychopteroidea было сведено в синонимы к Ptychopteroidea, а семейство Eoptychopteroidea — к Ptychopteridae (Lukashevich, 1995; Лукашевич, 2008). Была предложена новая система Ptychopteridae, включающая вымерших Proptychopterininae (Proptychoptera Kalugina, 1985, 12 видов), Eoptychopterininae (Eoptychoptera Handlirsch, 1906, 19 видов; Architendipes Rohdendorf, 1962, 1 вид; Crenoptychoptera Kalugina, 1985, 7 видов; Doptychoptera Lukashevich, 1998, 1 вид; Nedoptychoptera Lukashevich, 1998, 1 вид; Leptychoptera Lukashevich et Azar, 2003, 4 вида), Eoptychopterininae (Eoptychoptera Kalugina, 1985, 19 видов; ?Bolboia Kalugina, 1989; 1 вид) и существующих поныне Ptychopterinae (Ptychoptera Meigen, 1803, около 60 видов; Brodilka Lukashevich et al., 2001, 1 вид) и Bittacomorphinae (Bittacomorpha Westwood, 1835, 2 вида; Bittacomorphella Alexander, 1916, 7 видов; Probittacomorpha Freiwald et Willmann, 1992, 1 вид; Zhiganka Lukashevich, 1995, 2 вида). Из пяти подсемейств три вымерли в мезозое (Proptychopterininae, Eoptychopterininae, Eoptychopterininae), а два дожили до наших дней, причем из позднего триаса и

юры известны только вымершие мезозойские подсемейства, а в раннем мелу (с берриаса до альба) они сосуществовали с современными подсемействами (рис. 1).

Из триасовых и нижнеюрских отложений Азии нами было описано и помещено в надсемейство Ptychopteroidea семейство Nadipteridae (Shcherbakov et al., 1995), позже обнаруженное в среднем триасе Европы (Krzeminski, Krzeminska, 2003; у нас нет полной уверенности в правильности отнесения Tannus triassicus Krzeminski et Krzeminska, 2003 к данному семейству, но этот вопрос должен обсуждаться отдельно после ревизии голотипа). У Nadipteridae (рис. 2, а) поперечная sc-г расположена несколько дистальнее ответвления R_s , R_2 свободная, достигает края крыла, R_{2+3} не сближена с R_1 (скорее с R_4), короткий ствол R_{4+5} ветвится симметрично, причем вилка R_{4+5} в несколько раз длиннее ствола, есть складка между радиальным сектором и медианой, медиальный ствол ветвится практически симметрично, дискоидальная ячейка длинная, M_{3+4} не изгибается при впадении m-си, CuP слабая, вогнутая и сильно расходится с CuA по всей длине, 1A после косой cu-a остается в виде длинной шпоры, сближающейся с CuP, вогнутой по всей длине, 2A образует длинную анальную петлю. Мы считаем это семейство наиболее примитивным семейством птихоптероидов, предковым для птихоптерид, объединенным синапоморфным положением m-си и заметно расходящимися CuA и CuP (Lukashevich, 1999; Lukashevich, Shcherbakov, 1999).

У Ptychopteridae (рис. 2, б–м) R_2 становится поперечной и впадает в R_1 , жилка R_{2+3} ближе к R_1 , чем к R_4 или равноудалена от них, ствол M выстраивается в одну линию с M_{1+2} (тренд), появляется излом в проксимальной трети M_{3+4} при впадении m-си (m-си расположена еще проксимальнее, чем у Nadipteridae), CuP становится выпуклой и более склеротизованной дистально, поворачивая назад от вогнутой кубитальной складки (рис. 1: 1). Как и у Nadipteridae, поперечная sc-г никогда не занимает терминального положения, оставаясь пост- или

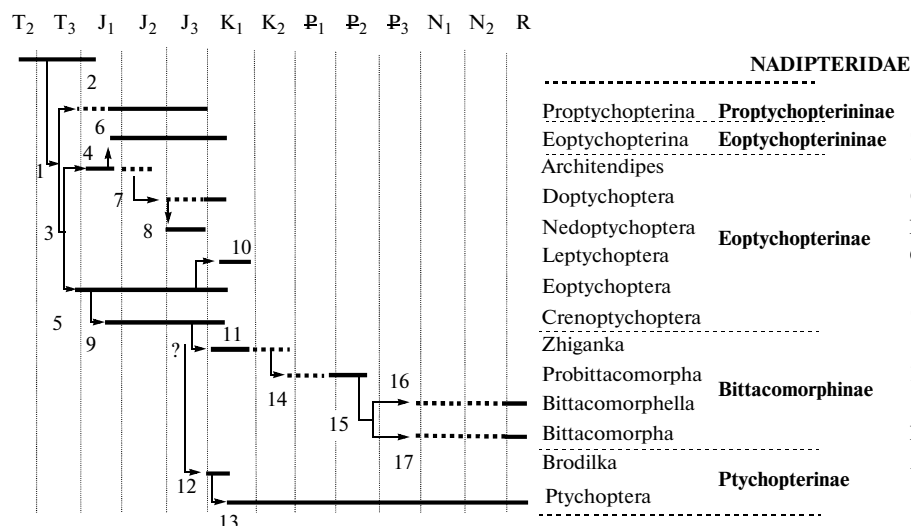


Рис. 1. Система и филогения семейства Ptychopteridae: 1 – R_2 поперечная, ствол М выстраивается в одну линию с M_{1+2} (тренд), M_{3+4} изгибается в проксимальной трети при впадении m-си, CuP дистально выпуклая после расхождения с кубитальной складкой; 2 – сурстили есть, вероятно, крупнее гоностилей; 3 – R_{2+3} сближена с R_1 , Rs ветвится несимметрично, r-m сдвигается к развилку Rs (тренд), ствол медианы часто ослаблен (тренд), CuA резко меняет направление при впадении m-си, дистальный участок часто сигмоидально изогнут (тренд); 4 – большая анальная лопасть и алюлярная вырезка, очень короткая вилка M_{3+4} ; 5 – поперечная im впадает в M_2 , короткая вилка M_{3+4} , второй сегмент брюшка удлинённый, второй стернит разделен (тренд); 6 – Rs и R_{4+5} с изломами, ствол М десклеротизован, M_{3+4} не ветвится, 17–18 коротких члеников антенн; 7 – короткий ствол Rs, вилка R_{4+5} соразмерна стволу, длинная вилка M_{3+4} ; 8 – M_{1+2} не ветвится; 9 – M_{3+4} не ветвится, модифицированное брюшко немного расширяется к вершине, простые гоностили и сурстили соизмеримы по величине; только две пары ножных чехлов куколки лежат параллельно, третья частично перекрыта; 10 – миниатюризация, короткие Sc, R_1 , R_3 и Rs, 23 членика антенн; 11 – нет дискоидальной ячейки, M_{1+2} не ветвится, плавный изгиб в дистальной трети M_{1+2} ; 12 – нет дискоидальной ячейки; 13 – выстраивание корды, исчезновение 1A дистальнее cu-a, 16 члеников антенн (?); 14 – короткие Rs и вилка R_{4+5} (короче ствола), прямая M_{1+2} , сильный волнообразный изгиб дистальной части CuA; 15 – редукция анальной лопасти, первый членик лапки полосатый (тренд); 16 – хеты в дистальной части крыла (?), у куколки левый торакальный рог длиннее тела; 17 – первый членик лапки вздут.

пресекторальной, т.е. “привязанной” к месту отхождения ствола Rs, есть складка между радиальным сектором и медианой (если она напоминает жилку, то обозначается как “vena spuria”), CuA сильно расходится с CuP, 1A после cu-a иногда остается в виде более или менее длинной шпоры (Proptychopterina – Shcherbakov et al., 1995, фиг. 15, 16; Brodilka – Lukashovich et al., 2001, фиг. 7).

Судя по крылу, самым примитивным подсемейством Ptychopteridae логично считать Proptychopterinae, чье жилкование (рис. 2, в) наименее изменено относительно Nadipteridae (Shcherbakov et al., 1995; Лин, Лукашевич, 2006): жилки приблизительно одинаковой толщины, длинный прямой Rs ветвится симметрично, r-m посередине R_{4+5} , при этом никакой тенденции образования корды не наблюдается (и развилка медианы, и m-си всегда расположены гораздо проксимальнее r-m), ствол медианы не десклеротизован, возможен лишь легкий плавный изгиб CuA при впадении в нее m-си, но чаще CuA практически прямая в этом месте. Естественно, Proptychopterina обладает всеми вышеупомянутыми апоморфиями своего семейства, но только для этого подсемейства характерна R_{2+3} , равноудаленная от R_1 и R_4 , а не сближенная с R_1 , как у всех остальных птихоптерид, и

длинная вилка M_{3+4} , которая не короче, а обычно длиннее ствола M_{3+4} (подобная длинная вилка встречается еще у пары меловых английских видов Eoptychoptera, но там это, вероятно, реверсия). Видимо, плезиоморфным можно считать и строение брюшка в этом роде (рис. 3, з, д), так как, несмотря на его удлинение, второй сегмент не выделяется своей длиной (в отличие от современных птихоптерид, где второй тергит в разы длиннее третьего), а седьмой сегмент самцов Proptychopterina (рис. 3, з) ненамного короче шестого и совершенно не похож на узкое кольцо, как у современных родов. Помещению Proptychopterina в основание птихоптерид противоречит отсутствие этого рода не только в рэте Германии (единственная известная оттуда птихоптериды не относится к этому роду – Ansoerge, личн. сообщ., 2011), но и в синемюре Англии и Узбекистана, откуда известны другие, на наш взгляд, более продвинутые роды Eoptychoptera и Architendipes. Это можно было бы объяснить малочисленностью находок в древнейших местонахождениях (всего 7 экз.) и особенностями географического распространения рода, который пока не найден в Европе (Lukashovich et al., 1998; Lukashovich, 2000). Однако обнаружение сурстилей (боковых выростов IX тергита), по крайней мере, у не-

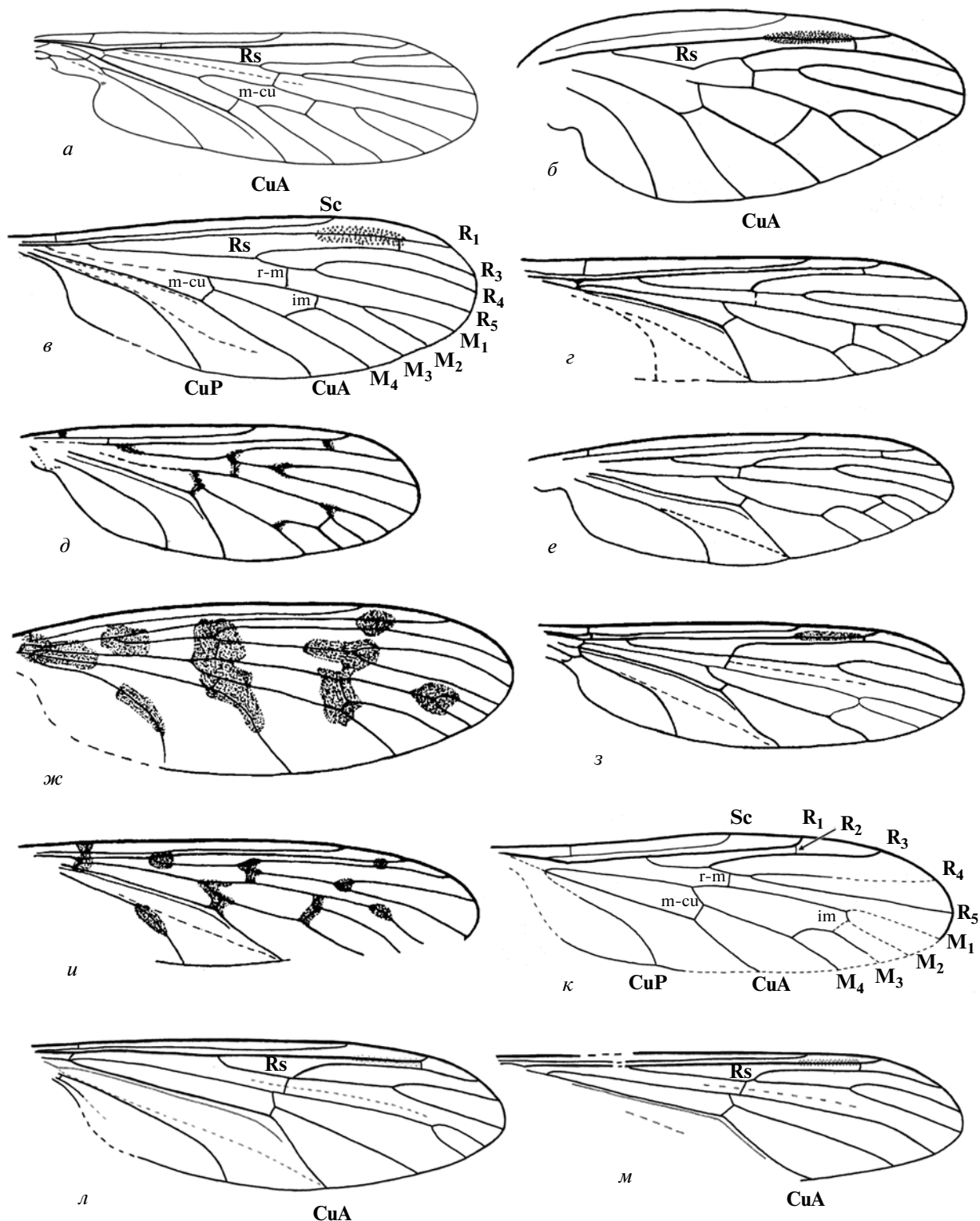


Рис. 2. Крылья Nadipteridae (по Shcherbakov et al., 1995) и Ptychopteridae (по Lukashevich, 1993; Lukashevich et al., 1998, 2001; Lukashevich, Grimaldi, 2003): *a* – Nadiptera kaluginae Lukashevich, 1995, голотип, Кетмень, Т₃; *б* – Eoptychoptera karatavica Lukashevich, 1993, голотип, Каратау, J₂₋₃; *в* – Proptychopterina gracilis Lukashevich, 1993, голотип, Каратау, J₂₋₃; *г* – Architendipes tshernovskiyi Rohdendorf, 1962, голотип, Союгы, J₁; *д* – Eoptychoptera asiatica (Lukashevich, 1993), голотип, Каратау, J₂₋₃; *е* – Eoptychoptera magna (Lukashevich, 1993), голотип, Каратау, J₂₋₃; *ж* – Doptychoptera baistica Lukashevich, 1998, голотип, Байса, K₁; *з* – Srenoptychoptera antica Kalugina, 1985, экз. ПИН, № 1255/1509, Кубеково, J₂; *и* – Nedoptychoptera karatavica Lukashevich, 1998, голотип, Каратау, J₂₋₃; *к* – Leptychoptera (Burmaptychoptera) reburra Lukashevich, 2003, голотип, бирманский янтарь, K₁; *л* – Brodilka mitchelli Lukashevich et al., 2001, голотип, Поксвелл, K₁; *м* – Zhiganka woolgari Lukashevich et al., 2001, голотип, Клокхаус, K₁. Вне масштаба.

которых видов (несомненно у *P. yenseica* Lukashovich, 1993; вероятно, у *P. gracilis* Lukashovich, 1993 и *P. opinata* Lin et Lukashovich, 2006) и, вероятно, их необычное соотношение с гораздо более короткими гоностиллями (Лукашевич, 2008), на фоне явного отсутствия сурстилей у *Eoptychoptera* и *Leptychoptera* s. str., рассматривается здесь как апоморфия *Proptychopterinae* (рис. 1: 2).

Из жилкования *Proptychopterinae* легко выводится жилкование *Eoptychopterinae* (рис. 2, з–к): R_{2+3} окончательно сближается с R_1 , Rs ветвится несимметрично, практически выравнивается по нижнему краю, $r-m$ обычно сдвигается к развилку Rs , ствол медианы часто ослаблен, но всегда различим, CuA резко меняет направление при впадении $m-cu$, дистальный участок часто сигмоидально изогнут (рис. 1: 3). Наиболее примитивны два рода: *Architendipes* и *Eoptychoptera*. Аутопоморфии *Architendipes* (рис. 2, з) – образование большой анальной лопасти и алярной вырезки, и радикальное уменьшение вилки M_{3+4} до размеров вилки M_{1+2} (при сохранении плезиоморфного положения im между M_{1+2} и M_3) – уникальны (рис. 1: 4), но род описан лишь по двум крыльям плохой сохранности из одного местонахождения.

Путь *Eoptychoptera* (рис. 2, д, е) оказался гораздо перспективнее (род известен из большинства местонахождений, где найдены мезозойские птисхоптериды) – укорочение вилки M_{3+4} сопровождается переходом im со ствола M_{1+2} на жилку M_2 (рис. 1: 5). В дальнейшем это позволило сузить медиальное поле, сначала отказавшись от вилки M_{3+4} (*Crenoptychoptera* – рис. 1: 9), затем от поперечной im (*Ptychopterinae* – рис. 1: 12) и вилки M_{1+2} (*Bittacomorphinae* – рис. 1: 11). Самым удачным приобретением *Eoptychopterinae*, которое унаследовали дожившие до наших дней *Ptychopteridae*, оказалась “привязка” $r-m$ к развилку Rs (хотя у нескольких *Eoptychoptera* и *Leptychoptera* сохраняется ее срединное положение), причем $r-m$ может располагаться и чуть до, и чуть после развилка. Видимо, именно появление этого удачного узла (гибкий участок на Rs и жесткая конструкция сразу за ним) на нодальной линии, определяющей отгиб вершины крыла, спровоцировало дальнейшие изменения жилкования, причем тенденции, прослеживаемые уже в юре, обычно находят логическое завершение на современных крыльях птисхоптерид. Правда, этот путь был извилист, и в мелу встречаются не только одинаковые стадии развития признака в разных подсемействах птисхоптерид, но и более продвинутое состояние признаков в вымерших подсемействах, чем в современных (Лукашевич, 2008). Нельзя не упомянуть и еще одно удачное, дожившее до наших дней, преобразование у *Eoptychoptera* (рис. 1: 5) – значительное удлинение второго сегмента брюшка (рис. 3, а–в), отмеченное у некоторых самок и у единственного известного целого самца этого рода *E. asiatica* (Lukashovich, 1993), а у самок *E. magna* (Luka-

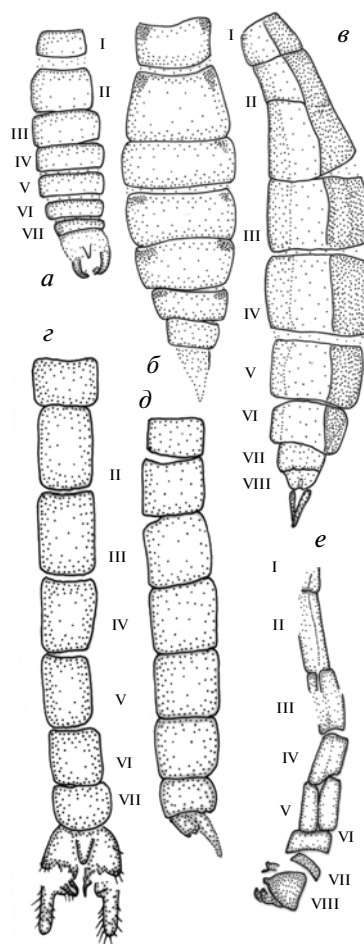


Рис. 3. Строение брюшка (по Лукашевич, 2008 и ориг.): а, б – самец и самка *Eoptychoptera asiatica*, Каратау, J_{2-3} : а – голотип, б – паратип ПИН, № 2066/1458; в – самка *Eoptychoptera magna*, голотип, Каратау, J_{2-3} ; г – самец *Proptychopterina gracilis*, голотип, Каратау, J_{2-3} ; д – самка *Proptychopterina evecta* Lukashovich, 1993, голотип, Каратау, J_{2-3} ; е – самец *Crenoptychoptera defossa* Kalugina, 1985, голотип, Кубеково, J_2 . Вне масштаба.

shevich, 1993) и *E. jurassica* Ren et Krzeminski, 2002 можно предполагать и разделение второго стернита, причем у последнего вида окраска второго тергита двухчастная (Ren, Krzeminski, 2002, фиг. 1), как и у современных *Ptychoptera*. К сожалению, невозможно проверить, не появилась ли эта апоморфия раньше, поскольку для *Architendipes* известны лишь изолированные крылья.

Eoptychoptera оказался самым разнообразным и широко распространенным вымершим родом (известен не только из большинства местонахождений Евразии, но и из раннего мела Бразилии – единственная пока мезозойская находка в Западном полушарии: Krzeminski, личн. сообщ., 2004). Уже в ранней юре, среди древнейших *Eoptychoptera* можно выделить два типа крыльев: более вытянутые, без пятен, часто с более коротким прямым Rs , и более широкие, с пятнами на большин-

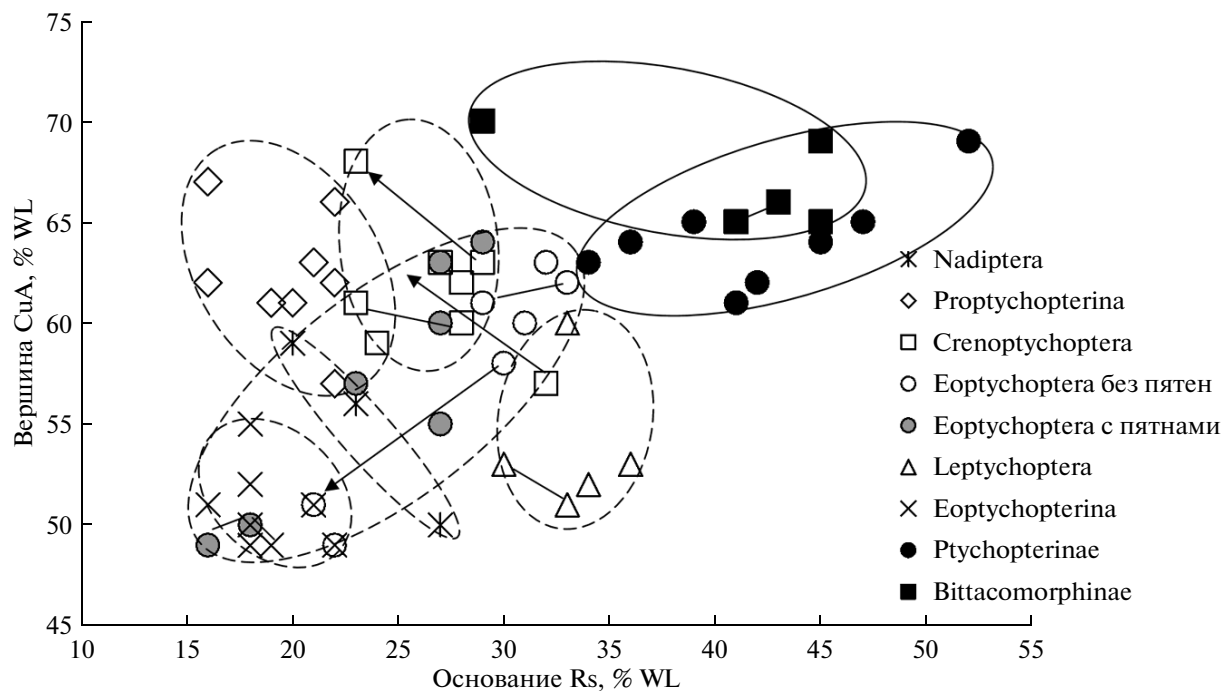


Рис. 4. Корреляция между положением основания Rs и вершины CuA (в процентах от длины крыла) у Pterychopteroidea (линиями соединены экземпляры одного вида, стрелка ведет от куколки к имаго того же вида).

стве развилков и поперечных жилках, обычно с более длинным, плавно изогнутым Rs. Эта бросающаяся в глаза разница привела к тому, что Бодэ (Bode, 1953) описал из Брауншвейга кроме пятнистых крыльев (которые он отнес к роду Proptychoptera Handlirsch, 1906) еще и узкое крыло Palaeolimnobia Bode, 1953 без пятен, да и Хандлирш (Handlirsch, 1906–1908) под названием Eolimnobia Handlirsch, 1906 отличал, видимо, именно подобную узокрылую форму (Лукашевич, 2008). Во многих других юрских лагерштеттах обнаружены оба этих морфотипа (Кубеково, Даохугоу, Каратау, Шар-Тэг – рис. 2, д, е). Но после изучения всего многообразия Eoptychoptera формально разделить два эти типа хотя бы на уровне подродов не удалось. Обычно пятнистые крылья шире, вилка R_{4+5} и $bas M_{1+2}$ у них длиннее, $r-m$ расположена дистальнее развилка Rs, но это лишь тенденции, любой из количественных показателей изменяется слишком постепенно, хиатуса обнаружить не удается, и ни один из этих признаков не показывает четкой корреляции с наличием пятен (Lukashevich et al., 1998).

Крылья современных птерид также можно разделить на узкие прозрачные (Bittacomorphinae) и относительно более широкие пятнистые (Ptychoptera, хотя бывают и без пятен). Больше того, выяснилось, что в пределах Eoptychoptera встречались и склеротизованные яйцеклады (как у птеридин), и опушенные церки (как у биттакорморфин), причем оба типа сосуществовали опять-таки в одном местонахождении. Но у *E. asiatica* и

E. ansorgei Ren et Krzeminski, 2002 пятнистые крылья сочетаются с мягкими церками, а у *E. magna* и *E. jurassica* крылья без пятен – со склеротизованными яйцекладами, т.е. наблюдаются комбинации признаков, не типичные для современности. Но и это сочетание пятен и церков не было обязательным в мезозое, что в очередной раз не позволило разделить многоликий род Eoptychoptera хотя бы на четкие подроды. У *E. altaica* (Kalugina, 1988), как у Ptychoptera, пятнистые крылья и склеротизованный яйцеклад, и нельзя исключить существования биттакорморфинной комбинации, так как целых тел пока известно слишком мало.

Предпринята еще одна попытка разделить Eoptychoptera по пропорциям крыла, однако и она оказалась безуспешной. Ранее (Lukashevich, Shcherbakov, 1999) было показано, что важной характеристикой жилкования крыла является положение основания радиус-сектора и вершины CuA, определяющих положение медиального и кубитального лонжеронов. При графическом отображении этих соотношений виды одного рода обычно образуют более или менее компактную совокупность, отражающую специфические для таксона закономерности (рис. 4). Из графика очевидно, что наиболее пластичным и разнообразным среди вымерших родов являлся Eoptychoptera, но осмысленно разделить его и по этому показателю не удается.

Из крыла Eoptychoptera очень просто получить крыло Crenoptychoptera (рис. 2, з) – нужно только убрать вилку M_{3+4} , что приведет к сужению меди-

ального поля (рис. 1: 9). Часто поперечная *im* имеет изогнутую форму, как бы “помня” развилку M_{3+4} и повторяя курс базальной части жилки M_4 . Следующий шаг, ведущий к современным подсемействам, — потеря *im* — был сделан еще в раннем мелу, как и утрата вилки M_{1+2} , характерная для *Vittacomorphinae*. Вероятно, *Ctenoptychoptera* могла бы прояснить отношения *Eortychoptera* и современных подсемейств, но среди имаго этого рода по телу известен лишь один неполный самец (Калугина, Ковалев, 1985) и еще один экземпляр плохой сохранности (Krzeminski, Ansoerge, 1995), а остальной материал — изолированные крылья (Калугина, 1989; Lukashovich, 1993; Лукашевич, 2011).

Еще одна апоморфия *Ctenoptychoptera* обнаружена благодаря единственной находке самца хорошей сохранности — *C. defossa* Kalugina, 1985 (рис. 3, *e*), у которого описано и модифицированное брюшко, больше похожее на биттакоморфинное, чем на птихоптеринное (второй сегмент заметно длиннее третьего и всех остальных, седьмой в виде кольца, узкое брюшко слабо расширяется к вершине), и предполагаются простые гоностили и сурстилии, соизмеримые по величине (Лукашевич, 2008). Еще один признак, положение ножных чехлов у куколок, пока не имеет ясной полярности. Из всего мезозоя только у *C. gronskayae* Kalugina, 1989 были описаны куколки, положение ножных чехлов которых не вызывает сомнения — чехлы только двух пар ног лежат параллельно, а средняя пара, как и у современных биттакоморфин, частично перекрыта ими (Lukashovich, 1995). Здесь мы рассматриваем такое положение ножных чехлов как апоморфное (рис. 1: 9), так как параллельное расположение всех трех пар чехлов известно у всех *Tipulomorpha* и у многих *Psychodomorpha sensu Hennig*, в том числе у *Tanyderidae* и самых древних известных куколок двукрылых *Voltziarupa* Lukashovich et al., 2010 из среднего триаса Франции, предположительно отнесенных к *Grauvogeliidae* (Lukashovich et al., 2010). Однако, поскольку ни для одного другого мезозойского рода птихоптерид состояние этого признака неизвестно, время появления этой апоморфии остается неясным (тем более, что у современных *Ptychoptera* все ножные чехлы расположены параллельно). Не менее важно знать строение торакальных рогов куколок, поскольку разновеликие торакальные рога современных птихоптерид уникальны среди двукрылых, а в разных родах длиннее то правый (*Ptychoptera*, *Vittacomorpha*), то левый рог (*Bittacomorphella*). Однако пока известен один, несомненно длинный рог *C. conspecta* Lukashovich, 1995, не проясняющий ситуацию.

Leptychoptera (рис. 2, *к*) из раннемеловых литванского и бирманского янтарей — единственный род среди вымерших подсемейств с неоригинальным набором жилок, идентичным набору *Eortychoptera*, но при этом Sc , Rs и R_1 необыкновенно короткие (рис. 1: 10), что говорит о продвинутой

рода и связано с малыми размерами этих комаров (крыло около 2.5 мм). Миниатюризация, обычная у двукрылых, оказалась почему-то неприемлема для современных птихоптерид — среди них нет не только крошечных, но и просто мелких комаров (длина крыла не менее 5 мм, обычно больше 7 мм). Компактное брюшко *Leptychoptera s. str.*, постепенно сужающееся по направлению к небольшому гипопигию, простые гоностили и отсутствие соразмерных им сурстилей (Lukashovich, Azar, 2003) рассматриваются здесь как плезиоморфные признаки. На инклюзах номинативного подрода *Leptychoptera* видно, что неширокий IX тергит разделен, но образующиеся боковые лопасти несут лишь по невысокому субмедиальному густоопушенному выступу, поэтому был сделан вывод о негомологичности этой пары опушенных лопастей боковым сурстилям.

У другого подрода *Leptychoptera* — *Burmptychoptera* можно говорить об апоморфном состоянии относительно *Leptychoptera s. str.*: модифицированное брюшко с удлинёнными передними сегментами и массивный гипопигий, который заметно шире предыдущих сегментов, сложные опушенные гоностили без концевого шипа, но со сложными отростками и хитиновыми зубчиками. Строение эпандрия в обоих описанных видах целиком восстановить не удалось, поэтому осталось неясным, являются ли тергальные выросты IX тергита субмедиальными или латеральными (Lukashovich, Grimaldi, 2003). Нельзя исключить, что при нахождении экземпляров лучшей сохранности отросток, интерпретируемый нами как дорсальный вырост сложного гоностиля, окажется все-таки сурстилем, соразмерным с гоностилем. Возможно, по всем этим важнейшим признакам строения гениталий *Burmptychoptera* заслуживает выделения в отдельный род, но по жилкованию крыла оба относимых сюда вида совершенно не отличаются от *Leptychoptera s. str.*, демонстрируя все апоморфии жилкования этого рода (укорочение Sc , R_1 , R_3 и Rs , вероятно, связанные с мелкими размерами). Нельзя забывать, что принципиальные вариации в строении гениталий отмечены у многих современных родов. Так, сложные и простые гоностили, как и разная структура тергальных выростов, встречаются в пределах одного рода *Ptychoptera*, например, у *P. japonica* Alexander, 1913 отмечены простые гоностили при обычных сложных гоностилях у этого рода. Подобное многообразие зафиксировано и в другом семействе длинноусых двукрылых — у *Limoniidae*. Так, в некоторых под родах *Dicranota* Zetterstedt, 1838 (например, у *Paradicranota* Alexander, 1934) боковые тергальные выступы могут быть тонкими и длинными, могут быть короткими и широкими, а могут отсутствовать; у *Helius* Lapeletier et Serville, 1828 и *Dicranomyia* Stephens, 1829 гоностили обычно сложные, но иногда возможен редуцированный простой вариант (Савченко, 1986). Поэтому на данном этапе ис-

следований, имея в распоряжении лишь по паре видов из ливанского и бирманского янтаря, разумнее, на наш взгляд, считать *Burmptychoptera* подродом *Leptychoptera*.

Только у представителей *Leptychoptera* (в обоих подродах) удалось точно подсчитать количество члеников антенн — 23. Поскольку для *Proptychopterina* и *Eoptychoptera* почти полные антенны известны лишь для *P. gracilis* и *E. magna*, и члеников антенн у них около 20 (точнее подсчитать не удается), как и у современных биттакоморфин, то увеличение количества до 23 считается здесь апоморфией. Прехальтер — уникальная структура для двукрылых, ранее известная лишь у современных птихоптерид, была обнаружена в обоих подродах *Leptychoptera*, причем относительно общей длины жужжальца прехальтеры здесь гораздо длиннее, чем у современных родов. Однако говорить о появлении прехальтеров лишь в раннем мелу некорректно, так как их обнаружение, несомненно, связано с лучшей сохранностью инклюзов в янтаре (трудно ожидать подобных открытий на гораздо более грубых отпечатках). Поэтому можно лишь утверждать, что прехальтеры — синапоморфия, по крайней мере, части *Eoptychopterinae*, *Ptychopterinae* и *Bittacomorphinae*.

Два других рода, известных лишь по единичным изолированным крыльям, *Doptychoptera* и *Nedoptychoptera*, гораздо проще связать между собой, чем разместить их среди *Eoptychopterinae*. *Doptychoptera* (рис. 2, ж), известный по одному отпечатку, обладает апоморфным радиальным сектором (короткий слегка изогнутый R_s и короткая вилка R_{4+5} , соразмерная стволу R_{4+5} ; рис. 1: 7) и самой плезіоморфной медианой в подсемействе (медиана ветвится симметрично, ствол M_{3+4} практически не меняет направление при впадении m -си, вилка M_{3+4} гораздо длиннее вилки M_{1+2} , im соединяет M_{1+2} и M_3), но удлинение вилки M_{3+4} может быть вторичным. Симметричность ветвления ствола M , как и степень изогнутости M_{3+4} — слишком варибельные признаки, чтобы придавать им большое значение: достаточно вспомнить *Eoptychoptera tempestilla* Lukashovich, 1998, который демонстрирует похожее состояние этих признаков, что нетипично для *Eoptychoptera*. То же самое можно уверенно сказать про степень изогнутости дистального участка CuA : прямой и сигмоидально изогнутой отрезки встречаются в пределах одного рода.

Nedoptychoptera (рис. 2, и) имеет непосредственное отношение к *Doptychoptera* — у него атрофировалась вилка M_{1+2} (рис. 1: 8) и в связи с этим заметно расширилась дистальная часть вилки R_{4+5} . В пользу атрофии именно передней вилки при сохранении задней (уникальная ситуация) говорит сравнение с *Doptychoptera*, у которого схожее положение задней вилки, im тоже расположено проксимальнее развилки R_{4+5} и есть пятно на развилке M_{1+2} . У *Nedoptychoptera* пятно на изломе

M_{1+2} , на наш взгляд, маркирует место потерянного развилка (это вряд ли случайная индивидуальная аберрация, поскольку род найден в двух местонахождениях). Правда, необходимо уточнить, что хотя пятна обычно располагаются именно на развилках и поперечных жилках, иногда ими отмечены просто изгибы жилок — а здесь резкий изгиб наличко. К сожалению, степень развития анальной лопасти у *Doptychoptera* и *Nedoptychoptera* неизвестна, но исходя из положения im , которое является самой стабильной характеристикой, можно предположить, что *Doptychoptera* — родственник *Architendipes* с вторично удлиненной вилкой M_{3+4} , радикальное уменьшение которой у *Architendipes* почему-то оказалось неудачным. Другие тенденции (сокращение длины R_s и вилки R_{4+5}) лежат в общем русле изменений жилкования птихоптерид.

Находки имаго меловых представителей современных подсемейств пока можно пересчитать по пальцам одной руки, речь идет всего о двух родах *Zhiganka* и *Brodilka*, известных только по изолированным крыльям (Lukashovich, 1995; Lukashovich et al., 2001). Для деления на *Ptychopterinae* и *Bittacomorphinae*, естественно, очень легко пользоваться единственным дискретным критерием — наличием вилки M_{1+2} , так как все другие признаки жилкования оказались не диагностичными. Однако для понимания истории семейства такая ситуация при отсутствии признаков строения тела имаго и преимагинальных стадий совершенно тупиковая.

Отношения “предок—потомок” между *Eoptychopterinae* и современными подсемействами очевидны уже давно (Handlirsch, 1909; Alexander, 1927). Однако до сих пор нет понимания на родовом уровне, кто является предком каждого из двух подсемейств, общий ли у них предок или можно говорить о независимом происхождении (рис. 1). По современным крыльям кажется очевидным, что *Ptychoptera* примитивнее *Bittacomorphinae*, так как сохраняет вилку M_{1+2} , отсутствующую у биттакоморфин, вилка R_{4+5} еще длиннее ствола, да и изгиб на CuA гораздо мягче (но два последних признака отмечены и у биттакоморфины *Zhiganka* (рис. 2, м). Правда, у биттакоморфин медиана обычно ветвится симметрично и корда еще не выстроена, так как ствол M ветвится до $g-m$, но именно эти признаки могут варьировать даже в пределах одного вида, например, у *Probittacomorphachristenseni* Freiwald et Willmann, 1992 (Ansoerge, Schroder, 1999, фиг. 8). У птихоптерины *Brodilka* корда тоже отсутствует и ствол M ветвится заметно раньше $g-m$ (рис. 2, л). Если отвлечься от жилкования, то все становится еще неоднозначнее: у биттакоморфин больше члеников антенн (как в мезозойских подсемействах), более просто устроенные гениталии самцов (возможно, очень сходные с таковыми *Ctenoptychoptera*), а церки самок не преобразованы в яйцеклад. Если же еще принять во внимание, что личинка *Bittacomorphella* считается

наиболее генерализованной, то станет очевидным, что, ни одно из современных подсемейств не является предком другого (Alexander, 1927).

Bittasomorphinae довольно легко выводятся из *Crenoptychoptera* (рис. 1: 11) — в крыле достаточно убрать поперечную *im* и вилку M_{1+2} , причем у *Zhiganka* (рис. 2, *м*) отмечен изгиб в дистальной трети простой M_{1+2} , вероятно, маркирующий место бывшего развилка M_{1+2} , при этом у пары видов *Crenoptychoptera* (рис. 2, *з*) и современных биттакоморфин передняя ветвь медианы заметно утоньшена, а схожее строение брюшка и гипопигия самца, как и сходство куколок с идентичным положением чехлов ног, уже обсуждались. Кайнозойский *Probittasomorpha* логично занимает промежуточное положение между мезозойским и современными родами (рис. 1: 14): *Rs* и вилка R_{4+5} укорачиваются, так что последняя становится короче ствола R_{4+5} , ветвь M_{1+2} выпрямляется, появляется сильный волнообразный изгиб дистальной части *SuA*, возможно, передняя ветвь медианы тоньше задней (судя по фотографиям в: Ansoerge, Schroder, 1999, фиг. 7), но анальная лопасть еще не редуцирована.

Определить предка для *Ptychopterinae* пока не удается (рис. 1: 12) — по крылу их опять-таки проще вывести из *Crenoptychoptera* (стоит только убрать поперечную *im*), но немногочисленные данные по строению тела *Crenoptychoptera* свидетельствуют о родстве с биттакоморфинами. Кроме того, в связи с отсутствием самок *Crenoptychoptera* в ископаемом материале, остается неизвестным строение терминалий: преобразованы ли они в длинный, склеротизованный, изогнутый вниз яйцеклад (как у *Ptychopterinae*) или представлены мягкими опушенными церками (как у *Bittasomorphinae*). В то же время *Eoptychoptera* демонстрирует такой размах изменчивости и такое временами поразительное сходство с *Ptychoptera* (например, строение брюшка самки *E. magna* с яйцекладом и разделенным вторым стернитом — рис. 3, *в*), что это родство кажется более вероятным. Хотя такие важные характеристики, как строение гипопигия *Eoptychoptera* и положение чехлов ног куколок, остаются пока не известными. Так что утрата дискоидальной ячейки и трансэпимерального шва могут быть как синапоморфиями современных подсемейств, так и проявлением параллелизма. Трансэпимеральный шов был обнаружен у *Proptychopterina*, *Eoptychopterina* и *Leptychoptera* (Lukashevich, 1999; Lukashevich, Azar, 2003), но нет данных о наличии или отсутствии этого шва у *Eoptychoptera*, *Crenoptychoptera* и *Brodilka*. Поэтому такая важная апоморфия, как отсутствие трансэпимерального шва в ныне существующих семействах, никак не отражена на предлагаемом древе.

Жилкование древнейшего современного рода *Ptychoptera*, известного с неокома, легко выводится из *Brodilka* при выстраивании корды, состоящей из *r-m*, *bas M₃₊₄ и *m-cu* и исчезновении *1A* ди-*

стальнее *cu-a* (рис. 1: 13). На каком этапе количество члеников антенн сокращается до 16, пока остается неясным (возможно, это произошло еще у *Brodilka*).

В стороне от магистральной линии развития с ее бесконечными повторами лежит своеобразное подсемейство *Eoptychopterinae* (Лукашевич, 2004). По жилкованию оно не так уж и уникально (рис. 2, *б*; 4), просто многие признаки, встречающиеся у *Architendipes*, *Eoptychoptera* и *Leptychoptera*, тут утрированы. Так, легкие изгибы на *Rs* и R_{4+5} превращены в настоящие изломы, а слегка ослабленный ствол *M* окончательно десклеротизован (рис. 1: 6) — не зная промежуточных состояний, трудно догадаться о связях *Eoptychopterina* с современными птихоптеридами. Церки самок могут быть преобразованы в удлиненный склеротизованный яйцеклад или нет, крылья могут быть густоопушенные или практически голые, так что не исключено, что, как и в случае с *Eoptychoptera*, мы не можем различить несколько родов с одинаковым жилкованием (ведь крылья *Bittasomorpha* и *Bittasomorphella* отличаются только опушением). Только у *Eoptychopterinae* отмечены короткие антенны из округлых члеников (обычно гораздо более длинные антенны состоят из цилиндрических члеников), мощный склеротизованный лабрум и пара довольно широких, слегка закругленных стилетов, которые в связи с отсутствием видимой второй пары мы считаем максиллами. В отличие от остальных подсемейств, гениталии самцов настолько невыразительные, что их принимали за церки самок, да и парные абдоминальные пятна непонятной природы тоже уникальные. Вопрос о таксономическом ранге этой явно обособленной группы может быть решен только после нахождения и описания преимагинальных стадий, несомненно относящихся к этому роду [установленный по личинкам род *Volboia* включен в данное подсемейство предположительно (Лукашевич, 2008)], пока разумнее сохранять подсемейственный ранг.

Морфология личинок птихоптерид имеет большое значение для оценки родственных связей как внутри семейства, так и за его пределами (Wood, Borkent, 1989). Личинки современных птихоптерид полуводные, живут у уреза воды. Судя по сходному строению куколки, личинки мезозойских птихоптерид, по крайней мере, *Eoptychopterinae*, обитали в сходных условиях (Lukashevich, 1995). В ископаемом состоянии они попадают исключительно редко. Было описано несколько претендентов (Калугина, Ковалев, 1985; Калугина, 1989), но в одном случае вызывает сомнения родовая принадлежность личинок (?*Crenoptychoptera* из средней юры Сибири), а в другом (*Bolboia*) — даже семейственная (Лукашевич, 2008). Поэтому о личиночных признаках мезозойских птихоптерид говорить пока преждевременно, и в данной работе они не рассматривались вовсе.

Автор глубоко признателен Д.Е. Щербакову за постоянное внимание и неоценимую помощь и А.П. Расницыну за многочисленные консультации (оба – ПИН РАН). Работа частично поддержана программой президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Калугина Н.С.* Новые психодоморфные двукрылые насекомые мезозоя Сибири (Diptera: Eoptychopteridae, Ptychopteridae) // Палеонтол. журн. 1989. № 1. С. 65–77.
- Калугина Н.С., Ковалев В.Г.* Двукрылые насекомые юры Сибири. М.: Наука, 1985. 198 с.
- Лин 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.
- Лукашевич Е.Д.* Ptychopteridae (Insecta: Diptera): история изучения и объем семейства // Палеонтол. журн. 2008. № 1. С. 68–77.
- Лукашевич Е.Д.* Новые длинноусые двукрылые (Insecta: Diptera) поздней юры Монголии // Палеонтол. журн. 2011. № 6. С. 26–33.
- Савченко Е.Н.* Комары-лимониды (общая характеристика, подсемейства педициины и гексатомины) // Фауна Украины. Т. 14. Длинноусые двукрылые. Вып. 2. Киев: Наук. думка, 1986. 380 с.
- Alexander C.P.* Family Ptychopteridae // Genera Insectorum Fasc. 188/ Ed. Wuytsman P. Bruxelles: L. Desmet-Verteneuil, 1927. 12 p.
- Ansorge J., Schroder F.* Bittacomorphinae (Diptera: Ptychopteridae) aus der alttertiären Fur-Formation (Moler) von Danemark // Stud. dipterol. 1999. V. 6. № 2. S. 305–320.
- Barth G., Ansorge J., Brauckmann C.* First record of the genus Ipsvicia (Hemiptera: Ipsviciidae) outside Gondwana – an Australian genus from the Upper Triassic of Germany // Pol. pis. entomol. 2011. V. 80. P. 645–657.
- Bode A.* Die Insektenfauna des Ostniedersächsischen Oberen Lias // Palaeontogr. A. 1953. Bd 103. H. 1–4. S. 1–375.
- Handlirsch A.* Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig: Engelmann, 1906–08. 1430 S.
- Handlirsch A.* Zur Phylogenie und Flugelmorphologie der Ptychopteriden (Dipteren) // Ann. K. K. Hofmus. Wien. 1909. Bd 23. S. 263–272.
- Krzeminski W., Ansorge J.* New Upper Jurassic Diptera (Limoniidae, Eoptychopteridae) from the Solnhofen Lithographic Limestone (Bavaria, Germany) // Stuttgart. Beitr. Naturk. B. 1995. № 221. S. 1–7.
- Krzeminski W., Krzeminska E.* Triassic Diptera: descriptions, revisions and phylogenetic relations // Acta zool. cracov. 2003. V. 46 (suppl. Fossil Insects). P. 153–184.
- Lukashevich E.D.* New Eoptychopteridae (Diptera: Psychodomorpha) from the Jurassic of Asia // Paleontol. J. 1993. V. 27. № 1 A. 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: Nematocera): the stages of a long way // Proc. 1st Internat. Palaeontomol. Conf., Moscow 1998. Bratislava: AMBA, 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., Krzeminski W., Krzeminska E.* Revision of Eoptychopterinae (Diptera: Eoptychopteridae) // Pol. pis. entomol. 1998. V. 67. P. 311–343.
- 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., Coram R.A., Jarzembowski E.A.* New true flies (Insecta: Diptera) from the Lower Cretaceous of southern England // Cret. Res. 2001. V. 22. P. 451–460.
- Lukashevich E.D., Grimaldi D.* Eoptychopteridae (Insecta: Diptera) in Cretaceous amber from Myanmar // Stud. Dipterol. 2003. V. 10. № 2. P. 359–366.
- Lukashevich E.D., Przhiboro A.A., Marchal-Papier F., Grauvogel-Stamm L.* The oldest occurrence of immature Diptera (Insecta), Middle Triassic, France // Ann. Soc. Entomol. Fr. (n.s.). 2010. V. 46. № 1–2. P. 4–22.
- Lukashevich E.D., Shcherbakov D.E.* A new Triassic family of Diptera from Australia // Proc. 1st Internat. Palaeontomol. Conf., Moscow 1998. Bratislava: AMBA, 1999. P. 81–89.
- Ren D., Krzeminski 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.* Triassic Diptera and initial radiation of the order // Int. J. Dipterol. Res. 1995. V. 6. № 2. P. 75–115.
- Wood D.M., Borkent A.* Phylogeny and classification of the Nematocera // Manual of Nearctic Diptera. 3 / Eds. J.F. McAlpine et al. Ottawa, 1989. P. 1333–1370.

Phylogeny of Ptychopteroidea (Insecta: Diptera)

E. D. Lukashevich

A phylogenetic tree is proposed for the superfamily Ptychopteroidea, reconstructed taking into account both extinct and extant taxa and based mainly on characters of wing venation.

Keywords: Nadipteridae, Ptychopteridae, Mesozoic taxa, phylogenetic tree.