

УДК 595.771(477)

## EOHELEA SINUOSA (MEUNIER, 1904) (DIPTERA, CERATOROGONIDAE) В ПОЗДНЕЭОЦЕНОВЫХ ЯНТАРЯХ ЕВРОПЫ

© 2013 г. Е. Э. Перковский

Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, Киев  
e-mail: perkovsky@fromru.com

Поступила в редакцию 09.04.2012 г.  
Принята к печати 27.04.2012 г.

Различия позднеэоценовых фаун мокрецов сравнимы с таковыми позднеэоценовых мирмекофаун и свидетельствуют об их различном географическом происхождении. Наибольшее сходство обнаружено между ровенской и датской фаунами мокрецов; в частности, оно проявляется в наличии *Leptocnops*, обилии *Eohelea sinuosa* и нередкости *Meunierhelea*. *Eohelea sinuosa* оказался самым массовым видом ровенских мокрецов; причиной обилия эохелей могла быть многочисленность в ровенском янтаре мелких хирономид с наземными личинками, составлявших 40% звонцов ровенской фауны и, вероятно, служивших добычей *Eohelea*. Впервые показано, что *Ceratorogonini* с неперистыми усиками самцов в 3 раза чаще встречаются в разнополюх сининклюдзах (в них найдены 63% ровенских *Eohelea*), что свидетельствует об их переходе к спариванию на субстрате. Это подтверждает гипотезу (Dinwiddie, Rachootin, 2011) о том, что крыловые органы *Eohelea* не использовались для стридуляции.

DOI: 10.7868/S0031031X1304017X

Мокрецы — одна из самых массовых групп двукрылых в ровенском янтаре, встречающаяся в 3–7% янтарей с инклюзами в различных весовых фракциях янтара (Перковский и др., 2012). Позднеэоценовые мокрецы хорошо изучены и уже использовались для сравнения фаун различных лагерштеттов (Szadziewski, 1993; Röschmann, 1997).

В первом обзоре ровенских мокрецов приведено 30 видов из коллекции Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины (ИЗШК), один из которых описан как новый (Sontag, Szadziewski, 2011). Они происходят с севера Ровенской области: из Клёсова (Пугач), Дубровицы (Вольное), Владимирца, а также из не упомянутых Э. Сонтаг и Р. Шаджевским (ор. cit.) Вырки и Дубовки (Власкин, Перковский, 2005). Видовой состав мокрецов из различных позднеэоценовых лагерштеттов приведен в табл. 1 (с выделением датской янтарной фауны по Szadziewski, 1988 и Borkent, Grogan, 1995).

К сожалению, список ровенских видов в обзоре далеко не полон, поскольку, например, ни один из 79 экз. *Forcipomyiinae* и 4 экз. *Dasyheleinae* из ровенского янтара не определен до вида (Sontag, Szadziewski, 2011), а эти подсемейства представлены в позднеэоценовых янтарях двумя десятками видов *Forcipomyia* Meigen, четырьмя видами *Dasyhelea* Kieffer и одним видом рода *Atrichorogon* Kieffer. Сравнение видового состава репрезентативных коллекций проводилось нами без учета *Forcipomyiinae* и *Dasyheleinae*.

Неожиданно самым массовым видом ровенских мокрецов оказался *Eohelea sinuosa* (Meunier,

1904). Этот вид легко отличим от всех других мокрецов, так как его самки обладают уникальными по форме крыловыми органами, которые до последнего времени считались стридуляционными. Однако недавно было показано, что это маловероятно, поскольку в качестве стридуляционного крыловой орган *E. sinuosa* издавал бы звук такой частоты (453 кГц), которая лежит “далеко за пределами звуков, издаваемых современными насекомыми” (Dinwiddie, Rachootin, 2011, с. 283). Эти авторы предположили, что у эохелей имел место гомеозис (перенос морфогенетического механизма) кутикулярных структур глаза с головы на крыло, и что это новообразование обусловлено изменением механизма опознания полов при спаривании (самцы привлекались новым стимулом, возможно, отражением света от крыловых органов самки). Более подробная аргументация этой гипотезы и ее проверка на наших данных приводится ниже.

Кроме ровенских экземпляров, указанных ранее (Sontag, Szadziewski, 2011), к *E. sinuosa* принадлежат еще 4 самца и 19 самок из клёсовского образца К-2515 (табл. VIII, фиг. 1, см. вклейку; Сонтаг и Шаджевский из этого образца указали 2 самца и 2 самки эохелей) и второй экземпляр из Вырки (самка из образца DU-10 из того же куска янтара, что и указанный Сонтаг и Шаджевским образец DU-12 с *E. sinuosa*). Еще один экземпляр этого вида из Клёсова был обнаружен в образце К-25208. Гениталии самца *Eohelea* из образца К-5924 неотличимы от таковых *E. sinuosa*, но самцы этого рода очень сходны и не для всех видов

**Таблица 1.** Видовой состав мокрецов из различных позднеэоценовых лагерштеттов (по Szadziewski, 1988; Borkent, Grogan, 1995; Sontag, Szadziewski, 2011)

| Вид  | Гданьский залив | Биттерфельд | Ютландия | Ровенская обл. |
|--|-----------------|-------------|----------|----------------|
| <i>Alluaudomyia succinea</i> SZADZIEWSKI, 1988         | +               |             | +        |                |
| <i>Atrichopogon eocenicus</i> SZADZIEWSKI, 1988        | +               |             |          |                |
| <i>Bezzia eocenica</i> SZADZIEWSKI, 1988               | +               |             | +        | +              |
| <i>Brachypogon balticus</i> SZADZIEWSKI, 1988          | +               |             | +        | +              |
| <i>Brachypogon eocenicus</i> SZADZIEWSKI, 1988         | +               |             | +        |                |
| <i>Brachypogon gedanicus</i> SZADZIEWSKI, 1988         | +               |             | +        |                |
| <i>Brachypogon henningseni</i> SZADZIEWSKI, 1988       | +               |             | +        |                |
| <i>Brachypogon miocaenicus</i> SZADZIEWSKI, 1993       |                 | +           |          |                |
| <i>Brachypogon polonicus</i> SZADZIEWSKI, 1988         | +               |             |          |                |
| <i>Brachypogon prominulus</i> (MEUNIER, 1904)          | +               | +           | +        | +              |
| <i>Ceratoculicoides danicus</i> SZADZIEWSKI, 1988      |                 |             | +        |                |
| <i>Ceratopalpomyia eocenica</i> SZADZIEWSKI, 1988      |                 |             | +        |                |
| <i>Ceratopogon bitterfeldi</i> SZADZIEWSKI, 1993       | +               | +           |          | +              |
| <i>Ceratopogon ceranowiczi</i> SZADZIEWSKI, 1988       | +               |             |          |                |
| <i>Ceratopogon crypticus</i> SZADZIEWSKI, 1988         | +               |             | +        |                |
| <i>Ceratopogon eminens</i> MEUNIER, 1904               | +               |             |          | +              |
| <i>Ceratopogon forcipiformis</i> MEUNIER, 1904         | +               | +           | +        | +              |
| <i>Ceratopogon gedanicus</i> SZADZIEWSKI, 1988         | +               |             |          |                |
| <i>Ceratopogon grogani</i> SZADZIEWSKI, 1988           | +               |             |          | +              |
| <i>Ceratopogon hennigi</i> SZADZIEWSKI, 1988           | +               |             | +        | +              |
| <i>Ceratopogon kotejai</i> SZADZIEWSKI, 1993           |                 | +           |          |                |
| <i>Ceratopogon margaritae</i> SZADZIEWSKI, 1988        | +               |             |          | +              |
| <i>Ceratopogon miocaenicus</i> SZADZIEWSKI, 1993       |                 | +           |          |                |
| <i>Ceratopogon nanalobus</i> BORKENT, GROGAN, 1995     |                 |             | +        |                |
| <i>Ceratopogon paraeminens</i> BORKENT, GROGAN, 1995   |                 |             | +        |                |
| <i>Ceratopogon piotrowskii</i> SZADZIEWSKI, 1988       |                 |             | +        |                |
| <i>Ceratopogon pisinnus</i> BORKENT, GROGAN, 1995      |                 |             | +        |                |
| <i>Ceratopogon remmicolus</i> SZADZIEWSKI, 1988        | +               |             |          |                |
| <i>Ceratopogon ritzkowskii</i> SZADZIEWSKI, 1988       | +               |             | +        |                |
| <i>Ceratopogon subeminens</i> SZADZIEWSKI, 1993        |                 | +           |          |                |
| <i>Ceratopogon succinicolus</i> SZADZIEWSKI, 1993      |                 | +           |          |                |
| <i>Ceratopogon tertiaricus</i> SZADZIEWSKI, 1988       | +               |             | +        | +              |
| <i>Culicoides balticus</i> SZADZIEWSKI, 1988           | +               |             | +        |                |
| <i>Culicoides ceranowiczi</i> SZADZIEWSKI, 1988        | +               | +           |          |                |
| <i>Culicoides dasyheleiformis</i> SZADZIEWSKI, 1988    | +               |             |          |                |
| <i>Culicoides eoselficus</i> SZADZIEWSKI, 1988         | +               |             | +        |                |
| <i>Culicoides gedanensis</i> SZADZIEWSKI, 1988         | +               |             |          |                |
| <i>Culicoides prussicus</i> SZADZIEWSKI, 1988          | +               |             |          |                |
| <i>Culicoides speciosus</i> (MEUNIER, 1904)            | +               | +           | +        | +              |
| <i>Culicoides subgedanensis</i> SZADZIEWSKI, 1993      |                 | +           |          |                |
| <i>Culicoides succivarius</i> SZADZIEWSKI, 1988        | +               |             | +        |                |
| <i>Dasyhelea eodicryptoscenica</i> SZADZIEWSKI, 1988   | +               |             |          |                |
| <i>Dasyhelea gedanica</i> SZADZIEWSKI, 1988            | +               |             |          |                |
| <i>Dasyhelea miocaenica</i> SZADZIEWSKI, 1993          |                 | +           |          |                |
| <i>Dasyhelea stanislavi</i> SZADZIEWSKI, 1988          | +               |             |          |                |
| <i>Eohelea fossicola</i> SZADZIEWSKI, 1993             |                 | +           |          | +              |
| <i>Eohelea gedanica</i> SZADZIEWSKI, 1988              | +               |             | +        | +              |
| <i>Eohelea grogani</i> SZADZIEWSKI, 1988               | +               |             |          | +              |
| <i>Eohelea miocaenea</i> SZADZIEWSKI, 1993             | +               | +           |          | +              |
| <i>Eohelea petrunkevitchi</i> SZADZIEWSKI, 1984        | +               | +           | +        | +              |
| <i>Eohelea sinuosa</i> (MEUNIER, 1904)                 | +               | +           | +        | +              |
| <i>Forcipomyia berendti</i> SZADZIEWSKI, 1988          | +               |             |          |                |
| <i>Forcipomyia bifidicola</i> SZADZIEWSKI, 1993        |                 | +           |          |                |
| <i>Forcipomyia eobreviflagellata</i> SZADZIEWSKI, 1988 | +               |             |          |                |
| <i>Forcipomyia eocostata</i> SZADZIEWSKI, 1988         | +               | +           |          |                |

Таблица 1. Окончание

| Вид   | Гданьский залив | Биттерфельд | Ютландия | Ровенская обл. |
|---|-----------------|-------------|----------|----------------|
| <i>Forcipomyia eophytoheleana</i> SZADZIEWSKI, 1988     | +               | +           | +        |                |
| <i>Forcipomyia eotrichoheleana</i> SZADZIEWSKI, 1988    | +               |             |          |                |
| <i>Forcipomyia gedanicola</i> SZADZIEWSKI, 1988         | +               | +           | +        |                |
| <i>Forcipomyia henningseni</i> SZADZIEWSKI, 1988        | +               |             | +        |                |
| <i>Forcipomyia krzeminskii</i> SZADZIEWSKI, 1988        | +               |             | +        |                |
| <i>Forcipomyia kulicka</i> SZADZIEWSKI, 1988            | +               |             |          |                |
| <i>Forcipomyia lyneborgi</i> SZADZIEWSKI, 1988          |                 |             | +        |                |
| <i>Forcipomyia miocaenica</i> SZADZIEWSKI, 1993         |                 | +           |          |                |
| <i>Forcipomyia piriformis</i> (MEUNIER, 1904)           | +               |             | +        |                |
| <i>Forcipomyia pseudomicrohelea</i> SZADZIEWSKI, 1988   | +               |             |          |                |
| <i>Forcipomyia subgedanicola</i> SZADZIEWSKI, 1993      |                 | +           |          |                |
| <i>Forcipomyia succinea</i> SZADZIEWSKI, 1988           |                 |             | +        |                |
| <i>Forcipomyia succinicola</i> SZADZIEWSKI, 1993        |                 | +           |          |                |
| <i>Forcipomyia tuberculosa</i> SZADZIEWSKI, 1993        |                 | +           |          |                |
| <i>Forcipomyia turbinata</i> (MEUNIER, 1904)            | +               | +           |          |                |
| <i>Forcipomyia uncula</i> (MEUNIER, 1904)               | +               | +           | +        |                |
| <i>Forcipomyia unculiformis</i> SZADZIEWSKI, 1993       |                 | +           |          |                |
| <i>Fossihelea gracilitarsis</i> (MEUNIER, 1904)         | +               | +           | +        | +              |
| <i>Fossihelea miocaenica</i> SZADZIEWSKI, 1993          |                 | +           |          | +              |
| <i>Gedanohelea loewi</i> SZADZIEWSKI, 1988              | +               |             |          | +              |
| <i>Gedanohelea succinea</i> SZADZIEWSKI, 1988           | +               |             |          |                |
| <i>Gedanohelea wirthi</i> SZADZIEWSKI, 1988             |                 |             | +        |                |
| <i>Leptoconops rovnensis</i> Sontag, Szadziewski 2011   |                 |             |          | +              |
| <i>Leptoconops succineus</i> SZADZIEWSKI, 1988          |                 |             | +        |                |
| <i>Mallochohelea martae</i> SZADZIEWSKI, 2005           | +               |             |          |                |
| <i>Mantohhelea gedanica</i> SZADZIEWSKI, 1988           | +               | +           |          |                |
| <i>Mantohhelea laca</i> (MEUNIER, 1904)                 | +               |             |          | +              |
| <i>Metahelea serafini</i> SZADZIEWSKI, 1998             | +               |             |          |                |
| <i>Meunierohelea gedanicola</i> SZADZIEWSKI, 1988       | +               |             |          |                |
| <i>Meunierohelea miocaenica</i> (SZADZIEWSKI, 1993)     |                 | +           |          |                |
| <i>Meunierohelea nielsenii</i> SZADZIEWSKI, 1988        | +               | +           | +        | +              |
| <i>Meunierohelea wirthi</i> SZADZIEWSKI, 1988           |                 |             | +        |                |
| <i>Monohelea baltica</i> SZADZIEWSKI, 1988              | +               |             | +        |                |
| <i>Monohelea clunipes</i> (LOEW, 1850)                  | +               | +           | +        | +              |
| <i>Nannohelea eocenica</i> SZADZIEWSKI, 1988            |                 |             | +        |                |
| <i>Nannohelea grogani</i> SZADZIEWSKI, 1988             |                 |             | +        | +              |
| <i>Neurohelea cothurnata</i> (MEUNIER, 1904)            | +               |             | +        | +              |
| <i>Palpomyia erikae</i> SZADZIEWSKI, 1993               |                 | +           |          |                |
| <i>Palpomyia jantari</i> SZADZIEWSKI, 1988              | +               |             |          |                |
| <i>Palpomyia riedeli</i> SZADZIEWSKI, 1988              | +               |             |          |                |
| <i>Palpomyia succinea</i> SZADZIEWSKI, 1988             |                 |             | +        |                |
| <i>Physohelea obtusa</i> (MEUNIER, 1904)                | +               | +           |          | +              |
| <i>Serromyia alpea</i> (HEYDEN, 1870)                   | +               | +           |          |                |
| <i>Serromyia anomalicornis</i> (LOEW, 1850)             | +               |             |          |                |
| <i>Serromyia polonica</i> SZADZIEWSKI, 1988             | +               |             |          |                |
| <i>Serromyia ryszardi</i> BORKENT, 1990                 | +               |             |          |                |
| <i>Serromyia sinuosa</i> BORKENT, 1990                  | +               |             |          |                |
| <i>Serromyia spinigera</i> (LOEW, 1850)                 | +               | +           |          | +              |
| <i>Serromyia succinea</i> SZADZIEWSKI, 1988             | +               |             |          | +              |
| <i>Stilobezzia falcata</i> (MEUNIER, 1904)              | +               | +           | +        | +              |
| <i>Stilobezzia kutschera</i> SZADZIEWSKI, 1993          |                 | +           |          |                |
| <i>Stilobezzia saxonica</i> SZADZIEWSKI, 1993           |                 | +           |          |                |
| <i>Stilobezzia wirthicola</i> SZADZIEWSKI, GROGAN, 1998 |                 | +           |          |                |
| <i>Wirthohelea trifida</i> SZADZIEWSKI, 1988            | +               |             |          |                |
| Количество видов  | 73              | 42          | 45       | 30             |

Таблица 2. Состав комплексов мокрецов в репрезентативных коллекциях приабонских янтарей

|                      | ИЗШК        | МГБ        | ТГ         | ЗМУК-С     |
|----------------------|-------------|------------|------------|------------|
| <i>Ceratopogon</i>   | 225 (33.7%) | 66 (31.0%) | 80 (27.9%) | 60 (28.7%) |
| <i>Culicoides</i>    | 113 (16.9%) | 56 (26.3%) | 59 (20.6%) | 31 (14.8%) |
| <i>Forcipomyia</i>   | 81 (12.1%)  | 60 (28.2%) | 36 (12.5%) | 43 (20.6%) |
| <i>Brachypogon</i>   | 57 (8.5%)   | 1 (0.5%)   | 59 (20.6%) | 39 (18.7%) |
| <i>Eohelea</i>       | 79 (11.8%)  | 3 (1.4%)   | 5 (1.7%)   | 15 (7.2%)  |
| <i>Stilobezzia</i>   | 25 (3.8%)   | 6 (2.8%)   | 6 (2.1%)   | 5 (2.4%)   |
| <i>Serromyia</i>     | 12 (1.8%)   | 11 (5.2%)  | 10 (3.5%)  | 1 (0.5%)   |
| <i>Meunierohelea</i> | 18 (2.7%)   | 1 (0.5%)   | 4 (1.4%)   | 15 (7.2%)  |
| <i>Monohohelea</i>   | 15 (2.3%)   | 2 (0.9%)   | 6 (2.1%)   | 4 (1.9%)   |
| <i>Nannohelea</i>    | 3 (0.5%)    | 0          | 2 (0.7%)   | 7 (3.4%)   |
| <i>Gedanohohelea</i> | 6 (0.9%)    | 0          | 2 (0.7%)   | 1 (0.5%)   |
| <i>Fossihelea</i>    | 13 (1.9%)   | 4 (1.9%)   | 3 (1.1%)   | 1 (0.5%)   |
| Всего                | 668         | 213        | 287        | 209        |

Примечание. ИЗШК – коллекция Института им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины, МГБ – биттерфельдская коллекция Музея Гумбольдта в Берлине, ТГ – гданьская коллекция Тадеуша Гицевича (часть янтарной коллекции Музея Земли в Варшаве), ЗМУК-С – копенгагенская коллекция датского янтаря; подробнее см. текст.

известны (Szadziewski, 1988; Sontag, Szadziewski, 2011), поэтому данный самец рассматривался как *Eohelea* sp. Почти наверняка к *E. sinuosa* принадлежат самец и самка из образца К-3024, так как лучше сохранившийся самец не только полностью соответствует описанию *E. sinuosa* (включая строение гениталий), но и очень мелкий (длина крыла 0.65 мм) (табл. VIII, фиг. 2), но эти экземпляры как *E. sinuosa* нами не учитывались. Две самки (К-5509 и К-24827) были предварительно определены польскими коллегами как *Eohelea ?petrunkevitchi* Szadziewski и отнесены к этому виду в обзоре, однако по строению крылового органа это несомненные *E. sinuosa*; не учтенный ранее экземпляр *E. petrunkevitchi* был найден в образце UA-662 (Perkovsky et al., 2007, рис. 1). *E. sinuosa* известен из всех позднеэоценовых янтарей (табл. 1). Род *Eohelea* известен со среднего эоцена; единственный не приабонский вид рода описан из сахалинского янтаря (Szadziewski, 1990). В ровенском янтаре найдены все шесть приабонских видов рода – больше, чем в любом другом лагерштетте (табл. 1).

Репрезентативные коллекции были ранее использованы для анализа состава мирмекофаун (Dlussky, Rasnitsyn, 2009); в упомянутой работе обосновывается, почему та или иная янтарная коллекция является репрезентативной. Нами в данной работе, кроме коллекции ИЗШК, использованы данные по копенгагенской коллекции датского янтаря (ЗМУК-С) (Szadziewski, 1988), биттерфельдской коллекции музея Гумбольдта в Берлине (МГБ) (Szadziewski, 1993) и гданьской коллекции Тадеуша Гицевича (ТГ, часть янтарной коллекции Музея Земли в Варшаве) (Szadziewski, 1988; Kosmowska-Ceranowicz, 2001).

На родовом уровне (табл. 2) 86% экземпляров берлинской коллекции принадлежит к трем доминантным родам, причем мокрецы рода *Forcipomyia* в ней почти так же многочисленны, как *Cerato-*

*pogon* Meigen. В копенгагенской коллекции и коллекции Гицевича доминирует *Ceratopogon*, но его численность не превышает совокупной численности любых двух из трех других массовых родов (составляющих по 13–21% от всех мокрецов, определенных до рода). В ровенском янтаре (ИЗШК) *Ceratopogon* (33.7%) превосходит по численности два других самых многочисленных рода, вместе взятых, в 1.2 раза, а родов, составляющих 12–17% от всех мокрецов тоже три: *Culicoides* Latreille, *Forcipomyia* и *Eohelea* (соответственно 16.9, 12.2 и 11.8%); доля *Brachypogon* Kieffer ниже – 8.5%.

В изученных репрезентативных коллекциях высокая доля *E. sinuosa* наблюдалась, кроме ИЗШК (19.8% всех определенных до вида мокрецов), лишь в копенгагенской коллекции датского янтаря – 9.5% от всех определенных до вида мокрецов без учета *Forcipomyiinae*. В коллекции ИЗШК весьма обычен и другой вид рода – *E. gedanica* Szadziewski (6.6% от всех ровенских мокрецов, определенных до вида); кроме указанных Сонтаг и Шаджевским, нами найдена еще одна самка этого вида (образец UA-2215). Образец с 27 *E. sinuosa* разного пола по числу экземпляров не уступает совокупному числу экземпляров всех 10 видов *Ceratopogonini* других родов (кроме *Eohelea*) во всех известных сининклюдзах с разнополюми мокрецами одного вида в балтийском янтаре (Borkent, 2000, табл. 3). Образец с 10 разнополюми *E. gedanica* в ровенском янтаре (см. ниже) занимает второе место по числу найденных мокрецов среди всех известных сининклюдзов приабонских мокрецов с крупным куском ровенского янтаря, содержавшим 10 разнополюх *Culicoides speciosus* (Meunier) (К-2519-К-2520).

Всего виды рода *Eohelea* составляют в ровенском янтаре треть (31.5%) экземпляров, определенных до вида; в репрезентативных коллекциях из других лагерштеттов они составляют 3.2% (ТГ), 4.4% (МГБ) и 11.8% (ЗМУК-С) от всех опреде-

**Таблица 3.** Сходство состава репрезентативных коллекций позднеэоценовых янтарей по мокрецам (подсемейства *Ceratorogoninae* и *Leptoconopinae*) и муравьям

|        | МГБ   | ЗМУК-С | ТГ    |
|--------|-------|--------|-------|
| ЗМУК-С | 12/69 |        |       |
| ТГ     | 30/78 | 42/66  |       |
| ИЗШК   | 28/78 | 44/71  | 40/76 |

Примечание. Значения коэффициента Шорыгина для мокрецов (числитель) и муравьев (знаменатель); обозначения коллекций, как в табл.2; подробнее см. текст.

**Таблица 4.** Сходство состава репрезентативных коллекций позднеэоценовых янтарей по мокрецам [подсемейства *Ceratorogoninae* и *Leptoconopinae*; доминантные виды *Brachyrogon prominulus* (Meunier, 1904) и *Culicoides speciosus* (Meunier, 1904) исключены] и муравьям (два доминантных вида исключены; Dlussky, Rasnitsyn, 2009)

|        | МГБ   | ЗМУК-С | ТГ    |
|--------|-------|--------|-------|
| ЗМУК-С | 5/47  |        |       |
| ТГ     | 7/56  | 12/56  |       |
| ИЗШК   | 13/51 | 24/50  | 13/56 |

Примечание. Обозначения, как в табл. 2 и 3.

ленных до вида мокрецов без учета *Forcipomyiinae* и *Dasyheleinae*.

Как было показано нами ранее (Perkovsky et al., 2010a), состав янтарной диптерофауны может существенно зависеть от веса куска янтаря (с этим могут быть связаны отличия в составе балтийских коллекций, указанные Сонтаг и Шаджевским в цитировавшейся выше работе). Зависимость доли эохелей от размера янтаря очень велика: в то время как 65% ровенских янтарей с *Culicoides* и 71% с *Ceratorogon* весят меньше 3 грамм, доля таких янтарей с эохелями будет составлять только 32% (Перковский, неопубликованные данные). Эохелеи составили 31.8% от всех мокрецов, найденных в самой большой ровенской выборке 3 (Perkovsky et al., 2010a, табл. 5), состоявшей из крупных камней (весом не менее 10 г до обработки), но только 9.1% от всех мокрецов, найденных в более мелких янтарях (весом 2–5 граммов до обработки) (Perkovsky et al., 2010a, выборка 1), причем *E. sinuosa* вообще не был найден в янтарях этой выборки весом менее 4.5 граммов; в коллекции Каландыка доля камней небольшого веса очень мала (Perkovsky, 2011), что могло почти удвоить долю эохелей. В то же время датские янтари с инклюзами в среднем очень мелкие (Расницын, личное сообщ.), и тем не менее доля эохелей там ненамного ниже, чем в не крупных кусках ровенского янтаря (табл. 2).

Для сравнения видового состава репрезентативных коллекций был использован индекс А.А. Шорыгина (1939), суммирующий меньшие из каждой пары значений доли (в процентах)

каждого вида по каждой сравниваемой паре местообитаний. Наши результаты представлены в виде треугольных матриц (табл. 3, 4).

В табл. 3 приведены данные для всех видов мокрецов, превышающих 2% определенных до вида экземпляров хотя бы в одной коллекции. Для сравнения через косую черту приведены данные по муравьям (Dlussky, Rasnitsyn, 2009; вместо данных по коллекции Гицевича по муравьям приведены данные по всей коллекции Музея Земли).

Наибольший вклад в индексы табл. 3 дают два доминантных вида мокрецов (с получившимся равным сходством ТГ, датской и ровенской коллекции), с их исключением получим результаты, показанные на табл. 4.

По табл. 4, наибольшим является сходство фаун цераторогонид датского и ровенского янтарей, проявляющееся в том числе и в многочисленности *Eohelea sinuosa*, наименьшим – коллекции МГБ (Биттерфельд) с копенгагенской и коллекцией Гицевича (ТГ).

Род *Eohelea* дает минимальную долю самцов из всех родов приабонских мокрецов (в балтийском и датском янтарях, вместе взятых – 22%, в том числе *E. sinuosa* – 21.2%; Szadziewski, 1988, табл. 3). Половой состав *E. sinuosa* из Биттерфельда – 16.7% самцов (для рода – 12.5%), в ровенском янтаре доля самцов еще меньше – 12.8% (для рода – 20.5%). Ниже эта доля только в датском янтаре – 8.3% (для рода – 6.7%); в балтийском 28.6% самцов и для *E. sinuosa*, и для рода. 43.8% самцов найдено у второго по численности вида ровенских эохелей – *E. gedanica*, самки которого лишены крыловых органов: 7 самцов и 9 самок в четырех кусках, включая UA-2215 (а не в шести, как указывалось ранее; Sontag, Szadziewski, 2011); в одном из них (UA-693) один самец и две самки (а не самец и самка, как указано в обзоре Сонтаг и Шаджевского), в другом (K-4324 – K-4326) – 6 самцов и 4 самки; наконец, в очень мелком сининклюзе, разрезанном на отдельности K-8566 и K-8567 – две самки, а не одна (первый из экземпляров определен Шаджевским как *Brachyrogon* sp., но у него характерная для эохелей удлинённая кость). В коллекции Музея Земли (Варшава) доля самцов этого вида составляет 36.4%. В единственном образце, содержащем *E. fossicola* Szadziewski, 1993, найдены два самца и одна самка (табл. VIII, фиг. 3) (до этого вид был известен по единственной самке из Биттерфельда).

Таким образом, три из шести видов ровенских эохелей обнаружены в 6 сининклюзах с другими эохелями того же вида: в этих сининклюзах найдено 15 самцов и 32 самки. Присутствие самцов в клёсовских сининклюзах может указывать на то, что ассоциированные самки попали в смолу недалеко от места вылупления (Borkent, 2000). Для *E. fossicola* это подтверждается и тем, что в описанном выше сининклюзе у обоих самцов часть бедер и голеней сильно вогнуты с боков; у хиро-

номид ноги полностью склеротизируются за 6–8 часов (Шилова, 1976, с. 9). В свою очередь, отсутствие самцов во всех остальных янтарях с эохелеями, в том числе в 21 из 22 кусков янтаря с *E. sinuosa*, может указывать на то, что эти самки попали в смолу далеко от места их вылупления.

По нашему мнению, оно не случайно коррелирует с обилием мелких комаров с наземными личинками, в частности *Smittia Holmgren*, которые могли быть добычей не крупных насекомых эохелей (длина тела самки *E. sinuosa* – 1.1–1.3 мм, длина крыла – 0.71–0.95 мм; Szadziewski, 1988), поскольку охота на более крупных (более чем в 2 раза крупнее) насекомых для них могла быть затруднена (Downes, 1978; Giłka, 2003). Уже первая работа по составу ровенских хирономид (Zelentsov et al., 2012) показала, что в составе ровенской хирономидофауны, в отличие от балтийской, содержится высокая доля комаров из родов с наземными личинками (40.3 % от всех экземпляров, определенных до рода). В первую очередь это относится к роду *Smittia*, достоверно неизвестному до находки из ровенского янтаря в ископаемом состоянии (отнесенный к этому роду вид из поздне мелового канадского янтаря должен быть перемещен в другой род; Zelentsov et al., 2012). Этот род – второй по численности в ровенском янтаре (30% всех звонцов, определенных до рода); у всех 35 современных европейских видов этого рода личинка наземная (Moller Pillot, 2008; личн. сообщ., 2012). К роду *Smittia* принадлежит большинство многочисленных мелких звонцов в ровенских сининклюдзах с эохелеями (в крупных камнях). В частности, в образцах К-2515 и К-2514 (вырезаны из одного куска янтаря весом 9.6 грамма после предварительной обработки) с уникально высоким числом самок *E. sinuosa* (21, см. выше) и 17 хирономидами, не менее 12 звонцов относятся к роду *Smittia* (В. Баранов, личн. сообщ.). По мнению Баранова (личн. сообщ.), *Eohelea* могли целенаправленно искать гелокрены, куски подмохшей моховой подушки, где выплаживались хирономиды. Это предположение подтверждается находением в том же куске (К-2515 – К-2514) двух жуков-трясинников (*Scirtidae*), не найденных в других ровенских сининклюдзах с мокрецами. Кроме названной, известна лишь одна парная находка трясинников в ровенском янтаре – в гораздо более крупном куске весом 45.2 г, также с парой хирономид (подробнее о сравнительной встречаемости приабонских трясинников в янтарях см. Perkovsky et al., 2007). Для трясинников, как и для смиттий, связь с мочажинами вполне естественна.

К роду *Leptoconops* Skuse принадлежит один из самых массовых видов мокрецов в датском янтаре (пятый по численности), *L. succineus* Szadziewski, 1988. В других позднеэоценовых янтарях легко определяемый род *Leptoconops* до последнего времени не был известен, и второй приабонский вид, *L. rognensis*, описан из ровенского янтаря лишь

через 23 г. после первого приабонского (и первого известного в ископаемом состоянии) вида – *L. succineus* (Szadziewski, 1988). За это время из раннемеловых [ливанского, иорданского, алавского, австрийского, бирманского, французского (Шаранта)] и поздне меловых янтарей [таймырского, французского (Парижский бассейн), канадского, венгерского и янтаря Нью-Джерси] были описаны 39 видов лептоконопин, в том числе 15 видов рода *Leptoconops* (Poinar, 2008; Sontag, Szadziewski, 2011; Choufani et al., 2011); неописанные представители *Leptoconops* известны также из поздне мелового янтаря Парижского бассейна (Choufani et al., 2011) и из сахалинского янтаря (Szadziewski, 1990). *Leptoconops* – род с пантропическим распространением (Szadziewski, 2008). Его отсутствие в балтийском янтаре из Гданьского залива может объясняться как климатическими, так и сезонными факторами, подобно отсутствию в этом янтаре так же легко определяемого рода мирмицин *Fallomyrma Dlussky et Radchenko*. Этот последний очень обычен в датском янтаре (6.9% муравьев; Perkovsky, 2011) и гораздо более многочислен и разнообразен, чем считалось ранее, в ровенском: его четыре вида составляют здесь треть всех ровенских мирмицин (Радченко, личн. сообщ., 2012).

Как указывал А. Боркент (Borkent, 1996), большинство современных видов *Leptoconops* связаны с песком или песчаными более или менее засоленными почвами аридных или пустынных регионов или побережий, в которых делают ходы и питаются личинки (Szadziewski, 1988). Длинные церки *Leptoconops* Боркент также связывает с откладкой яиц в песок. Длинные церки *L. soriosus* Borkent и *L. curvachelus* Borkent, которые составляют большинство (10 из 19 экз.) мокрецов янтаря из Нью-Джерси, по мнению Боркента (op. cit), свидетельствовали об их связи с засоленными и песчаными местообитаниями, широко распространенными в регионе, откуда происходил янтаре. Церки *L. rognensis* также длинные (Sontag, Szadziewski, 2011), что указывает на наличие засоленных песчаных почв в непосредственной близости от ровенского янтарного леса. Если для янтаря Нью-Джерси реконструируются приморские пляжи на краю континента (Borkent, 1996), как и для источника бирмита (половина экземпляров и видов мокрецов из бирмита коллекции Пойнара принадлежит к *Leptoconops*; Szadziewski, Poinar, 2005), то для ровенского янтарного леса, в котором водных насекомых заметно меньше, чем в балтийском, это менее вероятно (Perkovsky et al., 2010b), тем более что не менее трети хирономид, составляющих подавляющее большинство ровенской “водной” фауны, по-видимому, в действительности обладали наземными личинками (Zelentsov et al., 2012). Поэтому скорее речь может идти об аридных местообитаниях.

Интересно, что недавно в ровенском янтаре обнаружен и вид жуков-криптофагид, относящийся к группе видов рода *Cryptophagus* Paykull, неизвестной из балтийского янтара и связанной в настоящее время с сухими степями и пустынями, в том числе и песчаными (Lyubarsky, Perkovsky, 2012). Таксоном самого высокого ранга, известным только из ровенского янтара, является монотипическая триба крабронид *Protomicroidini* Antropov, близкая к трибе *Oxybelini*, большинство видов которой привязано к аридным биотопам; в описании рода *Protomicroides* Antropov отмечена его близость к родам *Minimicroides* Antropov и *Gessus* Antropov, распространение которых ограничено Южной Африкой, и группе *pictus* рода *Belomicroides* Kohl, известной, кроме Южной Африки, по виду из Рифт-Вэлли в Кении (Антропов, 2002, 2010).

По доле самок (75%) род *Leptoconops* в датском янтаре уступает только роду *Eohelea*. В ровенском янтаре самцы этого рода неизвестны вовсе, что также может говорить о принадлежности приабонских *Leptoconops* к экосистемам, не связанным с янтарным лесом. Датские лептоконопсы найдены в очень мелких кусках сукцинита (Szadziewski, 1988), ровенские – тоже в небольшом куске (4.6 грамма после предварительной обработки, в сининклизе найдена также хириномида). По нашим данным, это указывает на принадлежность к аэропланктону в составе янтарной фауны (Perkovsky et al., 2010a).

В датском материале многочислен и род *Meunierohela* Szadziewski, а его типовой вид *M. nielseni* Szadziewski – третий по численности вид мокрецов (7.9% без учета *Forcipomyiinae*). В коллекции ровенского янтара ИЗШК мокрецы рода *Meunierohela* (и *M. nielseni*) многочисленнее, чем в любой другой коллекции, а по своей доле среди мокрецов – чем в любой другой коллекции, кроме копенгагенской (табл. 2). Единственный современный вид этого рода известен лишь из влажных тропических лесов крайнего севера Квинсленда (Debenham, 1988; Szadziewski, 1993), что позволяет предполагать существенную термофильность данного рода.

Таким образом, различия изученных позднеэоценовых фаун мокрецов сравнимы с таковыми позднеэоценовыми мирмекофаун и свидетельствуют о различии их источников. Поскольку нет оснований сомневаться в их одновозрастности, приходится говорить о различном географическом происхождении. В частности, многочисленность эохелей, меньшеохелей и наличие лептоконопсов в ровенском и датском янтарях поддерживают гипотезу о более теплом климате янтарных лесов, откуда происходят эти янтари (Perkovsky, 2011).

Обилие насекомоядных эохелей в ровенском янтаре может объясняться составом хириномидофауны, однако ни обилие хириномид с наземными личинками, ни различное удаление места попадания в смолу от места вылупления мокрецов

не может объяснить обнаруженную нами повышенную встречаемость самок ровенских эохелей в сининклизе с самцами собственного вида (63% всех экземпляров). Кроме эохелей, высокий процент особей (80%) в разнополых сининклизе выявился только для ровенских представителей рода *Gedanohelea* (см. ниже; у Сонга и Шаджевского не указано, что оба образца с парами геданохелей происходят из одного куска янтара). Для геданохелей характерен не меньший половой диморфизм, чем для эохелей, а укорочение крыла самца (до 0.51 мм; Szadziewski, 1988) сравнимо только с таковым *E. sinuosa*. Возможную причину этого мы видим в следующем.

Самки многих видов мокрецов поедают самцов при копуляции; для трибы *Ceratopogonini* это считалось нехарактерным. Поедаемые при спаривании самцы других триб цератопогонин заметно мельче самок и лишены перистых антенн (Downes, 1978). Самцы эохелей и геданохелей заметно меньше самок (Szadziewski, 1988), и для эохелей показано как спаривание в ведущей к каннибализму позиции, так и сам каннибализм самок (Dinwiddie, Rachootin, 2011; табл. VIII, фиг. 2).

Само название *Ceratopogon* указывает на перистые антенны самца (Borkent, Grogan, 1995); кроме рода *Eohelea*, перистость на антеннах самцов в трибе *Ceratopogonini* совершенно отсутствует только в десяти современных родах [коста-риканском *Cacaohelea* Wirth et Grogan, колумбийском *Parastilobezzia* Wirth et Blanton, неотропическом *Leptohelea* Wirth et Blanton (Borkent, Picado, 2008), пантропическом *Echinohelea* Macfie, капских *Afrohelea* Wirth et Calcarhelea Wirth et Grogan, южноафриканском *Luciomyia* de Meillon, афротропических *Fanthamia* De Meillon и *Stiloculicoides* Wirth et Grogan (один вид описан из южнофранцузского Воклюза) и ориентальном *Samtopterohelea* Wirth et Hubert], а также в упомянутом выше приабонском роде *Gedanohelea*. У *Samtopterohelea* наблюдается также редукция числа члеников антенн у самца, что считается его синапоморфией с *Eohelea* (Borkent, Picado, 2008). Отметим, что из 63 видов названных выше современных родов с феминизированными антеннами лишь два известны из субтропиков Северного полушария, остальные – из тропиков и Западного Кейпа; обилие эохелей в ровенском янтаре может быть связано с более теплым климатом ровенского янтарного леса. *Samtopterohelea* и *Cacaohelea* сочетают феминизацию антенн самца с модификацией вершин крыльев самцов, сходной с таковой сахалинского (Borkent, Picado, 2008) и одного из приабонских (наши данные) представителей *Eohelea* (табл. VIII, фиг. 3б); первый из родов рассматривается Боркентом и Пикадо как сестринский по отношению к *Eohelea*, Шаджевский (Szadziewski, 1988) сближал с ним род *Gedanohelea*.

Предполагается, что по крайней мере у *Echinohelea*, *Afrohelea*, *Fanthamia* и *Samtopterohelea* фе-

минизация антенн не связана с поимкой самками самцов как добычи (Downes, 1978), но по крайней мере для *Echinohelea* предполагается спаривание на субстрате без распространения из места выльода (Downes, 1978). Единственный (высокоширотный) вид *Ceratopogon*, спаривающийся на субстрате, даже название получил по сильной редукции перистости на антеннах — *C. rubiantennalis* Borkent et Wirth (Downes, 1978). У звонцов потеря перистости антенн также обычно сочетается с роением не в воздухе, а на субстрате.

Представители родов *Ceratopogonini* с перистыми усиками самцов составляют 83.8% всех ровенских мокрецов этой трибы (табл. 3); лишь 55 из них, или 12.5% от всех мокрецов этих родов найдены в 17 сининклюзах разнополых мокрецов. 17% экз. *Ceratopogonini*, но 50% всех разнополых *Ceratopogonini*, найденных в сининклюзах, принадлежат мокрецам из родов с феминизированными усиками самцов. В балтийском янтаре из Гданьского залива соотношение почти такое же — мокрецы с феминизированными антеннами самцов составляют 9.3% от всех *Ceratopogonini* и 31.6% *Ceratopogonini*, найденных в сининклюзах разнополых мокрецов (Szadziewski, 1988). В янтаре из Биттерфельда эохелеи составляют 5.2% *Ceratopogonini* и 100% *Ceratopogonini*, найденных в сининклюзах разнополых мокрецов (Szadziewski, 1993). В то же время сининклюзы, включающие только самцов, для ровенских родов с феминизированными антеннами неизвестны вовсе, а сининклюз, включающих только самок, в ровенском янтаре один (с 2 самками) против 51 включения в янтарах с разнополыми сининклюзами. В балтийском янтаре из Гданьского залива однополые сининклюзы представителей этих родов неизвестны (один такой сининклюз известен в датском янтаре — две самки *Eohelea gedanica*).

Полученные результаты говорят в пользу гипотезы А. Динвидди и С. Рахутина (Dinwiddie, Rachootin, 2011, с. 281), согласно которой “самцы *Eohelea* потеряли первичные сенсорные органы для восприятия звука. Такая потеря известна в других родах мокрецов, где сопровождается изменением характера поиска полового партнера (переход от роения, при котором самки залетают в рой самцов, к спариванию на субстрате, где самец обнаруживает специфическое местоположение самки)”. При поиске самок вне роя самец мокреца при поиске партнера рискует войти в контакт с самками других видов, что представляет для него опасность (Downes, 1978). По нашему мнению, описанные выше структуры на крыльях самок эохелей, будучи хорошим визуальным ориентиром, существенно облегчали нероящимся самцам поиск конспецифичных самок без риска быть съеденным самкой другого вида. Кроме того, против гипотезы о стридуляционной природе крыловых органов *Eohelea* свидетельствует их происхождение из сросшихся микрофиллий (Borkent, Picado, 2008); исходное со-

стояние этих органов сохранилось у самой древней (сахалинской) эохелеи (Borkent, Picado, 2008) и у *E. fossicola* [наши наблюдения: табл. VIII, фиг. 3, противоречащие первоописанию (Szadziewski, 1993)]. Представляется, что такая структура крыловых органов никак не могла использоваться для стридуляции.

\* \* \*

Автор искренне признателен А.П. Расницыну за фотографии и подробное обсуждение статьи, А. Боркенту — за полезные советы, В.А. Баранову — за определение хирономид.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антропов А.В.* Роющие осы рода *Belomicroides* (Hymenoptera, Crabronidae, Oxybelini). 2. Ревизия видов мировой фауны // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 6. С. 693–710.
- Антропов А.В.* Новая триба ископаемых роющих ос (Insecta: Hymenoptera: Crabronidae) из ровенского янтара, эоцен Украины // Палеонтол. журн. 2010. № 3. С. 65–73.
- Власкин А.П., Перковский Е.Э.* Посемейственный состав позднеэоценовой диптерофауны (Insecta: Diptera) из Вырки и Дубовки и новые данные о диптерофауне Клёсова (ровенский янтарь) // Изв. Харьк. энтомол. об-ва. 2005. Т. 12. Вып. 1–2. С. 168–173.
- Перковский Е.Э., Расницын А.П., Власкин А.П., Расницын С.П.* К познанию структуры сообществ янтарного леса по данным сининклюзов членистоногих в ровенском янтаре (поздний эоцен Украины) // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 70–78.
- Шилова А.И.* Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 249 с.
- Шорыгин А.А.* Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря // Зоол. журн. 1939. Т. 18. № 1. С. 27–51.
- Borkent A.* Biting midges from Upper Cretaceous New Jersey amber (Diptera: Ceratopogonidae) // Amer. Mus. Novit. 1996. № 3159. 29 p.
- Borkent A.* Biting midges (Ceratopogonidae: Diptera) from Lower Cretaceous Lebanese amber with a discussion of the diversity and patterns found in other ambers // Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey / Ed. Grimaldi D.A. Leiden: Backhuys, 2000. P. 355–451.
- Borkent A., Grogan W.L.* A revision of the genus *Ceratopogon* Meigen: with a discussion of phylogenetic relationships, zoogeography, and bionomic divergence (Diptera: Ceratopogonidae). Washington: Entomol. Soc. Wash., 1995. 198 p.
- Borkent A., Picado A.* A revision of the Neotropical genus *Cacaohelia* Wirth et Grogan (Diptera: Ceratopogonidae) // Russ. Entomol. J. 2008. V. 17. № 1. P. 25–36.
- Choufani J., Azar D., Perrichot V. et al.* The genus *Leptonops* Skuse (Diptera: Ceratopogonidae) in Early Cretaceous Charentese amber // Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments. 2011. V. 91. № 4. P. 285–291.
- Debenham M.L.* Chimaerohelea, a new genus of Ceratopogonidae (Diptera) from North Queensland // Invertebr. Taxon. 1988. V. 1. № 7. P. 801–806.



- Dinwiddie A., Rachootin S.* Patterning of a compound eye on an extinct dipteran wing // *Biol. Lett.* 2011. V. 7. № 2. P. 281–284.
- Dlussky G.M., Rasnitsyn A.P.* Ants (Insecta: Vespida: Formicidae) in the Upper Eocene amber of Central and Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2009. V. 43. № 9. P. 1024–1042.
- Downes J.A.* Feeding and mating in the insectivorous Ceratopogoninae (Diptera) // *Mem. Ent. Soc. Canada.* 1978. № 104. 62 p.
- Giłka W.* Obserwacje behawioru niektórych kuczmanów i ochotkowatych (Diptera: Ceratopogonidae, Chironomidae) // *Acta Entomol. Siles.* 2003. V. 9–10. P. 31–33.
- Kosmowska-Ceranowicz B.* (ed.) The amber treasure trove. Part I // The Tadeusz Giecwicz's collection at the Museum of the Earth, Polish Academy of Sciences, Warsaw. Warsaw, 2001. P. 1–97.
- Lyubarsky G.Yu., Perkovsky E.E.* The first Eocene species of the genus *Cryptophagus* (Coleoptera, Clavicornia, Cryptophagidae) // *Vestn. zool.* 2012. V. 46. № 1. P. 83–87.
- Moller Pillot H.K.M.* Identification and ecology of the genus *Smittia* Holmgren in the Netherlands (Diptera: Chironomidae) // *Tijdschr. Ent.* 2008. V. 151. P. 245–270.
- Perkovsky E.E.* Syninclusions of the Eocene winter ant *Pre-nolepis henshei* (Hymenoptera: Formicidae) and *Germaphis aphids* (Hemiptera: Eriosomatidae) in Late Eocene Baltic and Rovno amber: some implications // *Russ. Entomol. J.* 2011. V. 20. № 3. P. 303–313.
- Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P., Rasnitsyn S.P.* Community structure in the amber forest as revealed by the study of the arthropod syninclusion in the Rovno amber (Late Eocene of Ukraine) // *Acta Geol. Sin.* 2010a. V. 84. P. 954–958.
- Perkovsky E.E., Rasnitsyn A.P., Vlaskin A.P., Taraschuk M.V.* A comparative analysis of the Baltic and Rovno amber arthropod faunas: representative samples // *Afr. Invertebr.* 2007. V. 48. № 1. P. 229–245.
- Perkovsky E.E., Zosimovich V.Yu., Vlaskin A.P.* Rovno amber // *Biodiversity of fossils in amber from the major world deposits* / Ed. Penney D. Manchester: Siri Sci. Press, 2010b. P. 116–136.
- Poinar G.* *Leptoconops nosopheris* sp. n. (Diptera: Ceratopogonidae) and *Paleotrypanosoma burmanicus* gen. n., sp. n. (Kinetoplastida: Trypanosomatidae), a biting midge – trypanosome vector association from the Early Cretaceous // *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* 2008. V. 103. № 5. P. 468–471.
- Röschmann F.* Ökofaunistischer Vergleich von Nematoceren-Faunen (Insecta; Diptera: Sciaridae und Ceratopogonidae) des Baltischen und Sächsischen Bernsteins (Tertiär, Oligozän-Miozän) // *Paläontol. Z.* 1997. Bd 71. P. 79–87.
- Sontag E., Szadziewski R.* Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) in Eocene Baltic amber from the Rovno region (Ukraine) // *Pol. Pis. Entomol.* 2011. V. 80. P. 779–800.
- Szadziewski R.* Biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) from Baltic amber // *Pol. Pis. Entomol.* 1988. V. 58. P. 3–283.
- Szadziewski R.* Biting midges (Insecta: Diptera: Ceratopogonidae) from Sakhalin amber // *Prace Muz. Ziemi.* 1990. V. 41. P. 77–81.
- Szadziewski R.* Biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) from Miocene Saxonian amber // *Acta Zool. Cracov.* 1993. V. 35. № 3. P. 603–656.
- Szadziewski R.* Age and recent distribution of extant genera of Ceratopogonidae (Diptera) present in the fossil record // *Alavesia.* 2008. V. 2. P. 87–99.
- Szadziewski R., Poinar G.O.* Additional biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from Burmese amber // *Pol. Pis. Entomol.* 2005. V. 74. P. 349–362.
- Zelentsov N.I., Baranov V.A., Perkovsky E.E., Shobanov N.A.* First records on non-biting midges (Diptera: Chironomidae) from the Rovno amber // *Russ. Entomol. J.* 2012. V. 21. № 1. P. 79–87.

### Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1. Образец К-2515 с включениями *Eohelea sinuosa*. Клёсов, ровенский янтарь, поздний эоцен: 1а – часть образца сверху, 1б – 4 самки *Eohelea sinuosa*.

Фиг. 2. Образец К-3028 с включениями *Eohelea ?sinuosa*, самка и самец с высосанной грудью. Клёсов, ровенский янтарь, поздний эоцен.

Фиг. 3. Образец К-3028 с включениями *Eohelea fossicola*. Клёсов, ровенский янтарь, поздний эоцен, самка: 3а – общий вид, 3б – крыло.

## *Eohelea sinuosa* (Meunier, 1904) (Diptera, Ceratopogonidae) in Late Eocene Ambers of Europe

E. E. Perkovsky

Differences between ceratopogonid faunas from different Late Eocene ambers are almost as great as between ant faunas and give evidence of their different geographical origins. The greatest similarity is recorded between ceratopogonid faunas of the Rovno and Danish ambers; it manifests itself, in particular, in the presence of *Leptoconops*, abundant *Eohelea sinuosa*, and rather frequent occurrence of *Meunierohelea*. *Eohelea sinuosa* is the most abundant ceratopogonid species in the Rovno amber. The abundance of *Eohelea* is probably accounted for by the abundance in these assemblages of small chironomids, with terrestrial larvae; which composed 40% of the Rovno amber chironomid fauna and were probably prey to *Eohelea*. It is shown for the first time that Ceratopogonini with feminized male antennae (with reduced plume) occur three times as often in syninclusions of specimens of both sexes (63% of all *Eohelea* inclusions from the Rovno amber); this is evidence that Ceratopogonini with feminized male antennae turned to mating on substrate. This supports the hypothesis of Dinwiddie and Rachootin (2011) that wing organs of female *Eohelea* were not used for stridulation.

**Keywords:** Ceratopogonidae, *Eohelea*, *Leptoconops*, amber, syninclusions, Late Eocene, Ukraine, Denmark

