

ПАЛЕОНТОЛОГИЯ

Б. Б. РОДЕНДОРФ

**ФАУНА ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ ЮРЫ КАРА-ТАУ И ЗНАЧЕНИЕ
ЕЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ПУТЕЙ ЭВОЛЮЦИИ ОТРЯДА**

(Представлено академиком И. И. Шмальгаузенем 23 VIII 1946)

Известные местонахождения юрской фауны и флоры в Кара-тау (Южный Казахстан), открытые в начале 20-х годов, до сих пор еще очень недостаточно изучены. Они особенно характерны остатками насекомых, которые являются наиболее разнообразными и многочисленными ископаемыми. Всего в коллекции Палеонтологического института АН СССР имеется около 1200 ископаемых насекомых из Кара-тау. Принадлежность их к различным отрядам такова:

жуки	около 470 экз.	37%
тараканы	300 "	24
двукрылые	240 "	19
цикады	120 "	9
прочие группы	140 "	11

Таким образом, очевидно, что к первым трем отрядам принадлежит подавляющее большинство сохранившихся остатков насекомых; наиболее многочисленны жуки, составляющие почти $\frac{2}{5}$ всех остатков.

Еще далеко не все группы насекомых из Кара-тау обработаны: описана и опубликована лишь небольшая часть материалов. До сих пор вовсе не затронуты изучением все тараканы, большая часть жуков, цикад, перепончатокрылых и других групп — всего не менее $\frac{3}{4}$ общего количества остатков ждут еще исследования.

Заканчиваемая обработка отряда *Diptera* — одного из главных составных элементов кара-тауской фауны — позволила выяснить ряд особенностей филогенеза некоторых групп двукрылых. Попутно с этой основной работой стало возможным сделать ряд заключений и о характере захоронения описываемой фауны. Особенности сохранности ископаемых насекомых Кара-тау, в частности *Diptera*, таковы: сохраняются мелкие (часто в 2—3 мм длиной), целые, обычно почти не деформированные насекомые с хорошо расправленными в стороны конечностями — крыльями и ногами. Лишь иногда наблюдаются последствия гниения и разрушения трупов насекомых — вздутие брюшка, отсутствие ноги или частей ног, иногда — крыльев или головы. Находки одних крыльев двукрылых значительно более редки, но имеют место. Двукрылые обычно сохраняются лежащими на боковой стороне тела (в случаях с хорошо развитым грудным отделом!), реже — на вентральной поверхности.

Нам кажется естественным объяснить эти особенности захоронения заносом насекомых порывами сильного ветра на поверхность очень мелкого, подсыхающего водоема, типа лиманов, с последующей фиксацией упавших насекомых на самом месте падения. Какой-либо пере-

нос потоками или течением этих насекомых, вероятно, вовсе не имел места. Объяснение способа захоронения юрской фауны двукрылых Кара-тау посредством случайного заноса ветром хорошо объясняет наблюдающееся необычайное разнообразие видов, родов и семейств двукрылых, представленных относительно очень небольшим количеством индивидов.

Такого рода захоронение кара-тауских насекомых позволяет нам считать этот комплекс видов своего рода пробной группой, позволяющей судить не только об основном видовом составе, но и об удельном весе в фауне различных групп.

Известные 248 остатков двукрылых далеко не все могут быть определены с точностью до вида: около 90 отпечатков сохранились плохо, что позволяет их определить лишь приблизительно, до группы. Но и оставшиеся 158 ископаемых прекрасно иллюстрируют необычайное богатство фауны, так как они принадлежат не менее чем к 100 отдельным видам 20 семейств.

Обработка кара-тауской фауны велась в своеобразных условиях почти полного отсутствия сравнительного материала по юрским, да и вообще мезозойским двукрылым: немногочисленные юрские виды *Diptera*, описанные из западноевропейских местонахождений, очень мало помогли не только вследствие своей малочисленности, но, главным образом, из-за малой точности описаний и изображений ископаемых. Практически мы столкнулись с совсем новой, неизвестной фауной, сравнивать которую пришлось с далекими от нее современными фаунами. Третичные фауны мало могли бы помочь в этом исследовании, так как сами также еще недостаточно изучены.

Сравнение общего состава юрской и современной мировой фауны двукрылых обнаруживает характерные особенности: резко преобладают в юре представители подотряда *Nematocera*, число видов которых достигает 87% общего числа двукрылых. Остающиеся 13% видов принадлежат короткоусым *Brachycera*. Совсем отсутствует подотряд круглошовных, *Cyclorrhapha*.

В современную эпоху отношения совершенно иные: по данным Генделя, на первом месте стоит подотряд *Cyclorrhapha* — 44%, на втором *Brachycera* — 32% и на последнем *Nematocera* — 24%.

Состав подотряда *Brachycera* в юрской фауне также своеобразен: большинство его представителей ($\frac{2}{3}$) принадлежит к группе *Eremochaeta*, в то время как теперь виды этой группы составляют меньшинство ($\frac{1}{4}$) всего количества видов. В составе наиболее хорошо развитого подотряда *Nematocera* мы не можем отметить особо резких отличий: бросается в глаза отсутствие в юре *Culicoidea*, некоторых небольших по объему современных групп (*Blephariceratoidea*, *Taumaleoidea*, *Liriopoidea*) и меньшее развитие *Tendipedoidea*. Более многочисленны в юрской фауне *Fungivoroidea*, *Bibionoidea* и *Tipuloidea*.

Эти статистические данные в общей форме подтверждают филогенетические схемы, основанные на сравнительно морфологическом изучении современных двукрылых. Действительно, резкое преобладание длинноусых, и среди них *Tipuloidea*, группы *Eremochaeta* в составе *Brachycera*, вполне закономерно: все эти группы наиболее примитивны, обладая целым рядом архаических признаков, притом имея в настоящее время обычно хорошо выраженные черты реликтов. С другой стороны, отсутствие подотряда *Cyclorrhapha*, ряда групп *Nematocera*, указанных выше, равно как и многочисленных *Brachycera*, богато развитых сейчас, хорошо объясняется их несомненной молодостью: все эти прогрессивные, еще отсутствовавшие в юрское время группы.

Неожиданно отсутствие в юрской фауне слепней — *Tabanidae* — и указанных выше *Culicoidea*: эти группы, морфологически мало спе-

специализированные, обладают целым рядом архаических особенностей. Казались очевидными их большая древность и вероятность присутствия в составе фауны юрского времени. Вместе с тем, отсутствие этих групп в юре в качестве „цветущих“ разнообразных семейств несомненно. Повидимому, за кажущейся морфологической архаичностью *Culicoidea* и *Tabanidae* кроется резко выраженный прогрессивный характер этих групп, выражающийся в их экологических особенностях — питание кровью. Несомненно, не случайно отсутствие этих групп в юрской фауне — в то время, конечно, жили непосредственные предки этих кровососов, но действительный расцвет они испытали, вероятно, лишь на грани кайнозоя, может быть в мелу.

На примере наиболее богато развитой группы юрских длинноусых двухкрылых — *Oligoneura* — мы попытаемся показать действительные взаимоотношения ископаемых групп с современными. Известные юрские виды этой группы (около 50) принадлежат к 10 семействам, в большинстве вымершим, но вместе с тем обнаруживающим явные родственные связи с современными группами. Лишь одно семейство *Allactoneuridae* сохранилось в виде единственного монотипического рода в южной Азии.

Три семейства — *Plecofungivoridae*, *Pleciomimidae*, *Allactoneuridae* — заключают в себе большинство известных *Oligoneura* из Кара-тау — около 40 видов. Эти семейства, довольно близкие друг к другу, являются вместе с тем, повидимому, анцестральными группами для целого ряда современных семейств или, во всяком случае, очень близки к ним. Так, *Plecofungivoridae* обладали уже довольно специализированным жилкованием, не позволяющим считать их непосредственными предками современных *Ceroplastidae*, *Macroceratidae*, *Mycetobiidae* и *Hesperinidae*, несомненно, однако, близких к предкам этого юрского семейства. Одни лишь *Ditomyiidae* произошли от примитивных родов *Plecofungivoridae*. Два другие юрские семейства уже в ту эпоху распались на отдельные подсемейства, частью вымершие, большей же частью давшие потомков — различные семейства, достигшие расцвета в кайнозое. Подсемейство *Mimallactoneurinae*, повидимому, вымерло — нельзя установить его связи с каким бы то ни было современным; *Paritonidinae* дали, вероятно, начало *Lestremiidae* и *Heteropezidae*; *Antefungivorinae*, в свою очередь, ясно связываются с реликтовой группой *Diadocidiidae*. Лишь группа *Pleciomiminae*, несомненно, дала предков наиболее богато развитого ныне семейства галлиц — *Itonididae*. Последнее из „главных“ юрских семейств — *Allactoneuridae*, также распалось на подсемейства, из которых лишь одно — *Mesosciophilinae* — дало начало современным *Fungivoridae*, два другие: *Fungivoritinae* и *Mimalycoriinae* — не могут быть связаны с современными и, вероятно, вымерли. С исходным стволом *Allactoneuridae*, несомненно, связаны современные *Lycoriidae*.

Остальные семейства *Oligoneura* представлены в имеющихся материалах по юрской фауне из Кара-тау очень небольшим числом видов — многие из них лишь по единственному виду. Семейства *Protobibionidae*, *Protoscatopsidae*, *Protopleciidae*, несомненно, очень близки к исходным формам современных *Bibionidae*, *Scatopsidae* и *Penthetridae*, частью отличаясь меньшей специализацией. Семейства *Paraxumyiidae* и *Eopleciidae* (лиас Германии — в юре Кара-тау пока не найденное) не являлись непосредственными предками современных групп, хотя и очень близки к предку современного реликтового семейства *Axumyiidae*.

Лишь два своеобразнейших семейства длинноусых из Кара-тау — *Tipulopleciidae* и *Sinemediidae* — не обнаруживают никаких анцестральных связей с современными группами. Эти семейства обладают чертами крайней специализации в строении крыльев и представляют

в истории *Nematocera* один из немногих примеров филогенетических ветвей, не давших потомства — „слепых“, вымерших.

Трудности решения вопросов о путях и закономерностях эволюционного развития двукрылых и выяснения конкретных филогенезов групп этого отряда очевидны вследствие крайней недостаточности материала по мезозойским фаунам, с одной стороны, и плохой изученности третичных коллекций (хотя и богатых, но очень плохо и неточно описанных) — с другой. Это последнее справедливо и для целого ряда современных групп двукрылых, до сих пор исследованных с весьма незначительной полнотой (известны, в лучшем случае, лишь фауна и их примитивная систематика). Для освещения путей эволюции необходимо всестороннее знание данной группы. При этом одинаково опасно пренебрежение не только к данным сравнительной морфологии, развития и биологии (что очевидно), но и к чисто статистическим сведениям систематики и зоогеографии, показывающим „действительное состояние“ данной группы в современную эпоху, т. е. ее бедность или разнообразие (количество систематических категорий). Это последнее, на мой взгляд, является одним из важнейших свидетельств, указывающих этап в эволюции данной группы.

Палеонтологический институт
Академии Наук СССР

Поступило
23 VIII 1946