УДК 595.7, 565.7

ДЛИННОХОБОТКОВЫЕ НАСЕКОМЫЕ-НЕКТАРОФАГИ В ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

© 2020 г. А. В. Храмов,* А. С. Башкуев, Е. Д. Лукашевич*****

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
Профсоюзная ул., 123, Москва, 117647 Россия
*e-mail: a-hramov@yandex.ru, **e-mail fossilmec@gmail.com,
***e-mail elukashevich@hotmail.com

Поступила в редакцию 13.08.2020 г.
После доработки 31.10.2020 г.
Принята к публикации 31.10.2020 г.

В статье рассмотрены находки ископаемых насекомых с длинным хоботком или рострумом, предназначенными для питания цветочным нектаром и опылительными каплями голосеменных. Впервые подтверждено наличие хоботков у пермских скорпионниц, относящихся к семействам Permochoristidae и Permotanyderidae, а также отмечено присутствие длиннохоботковых скорпионниц Mesopsychidae в верхней юре Казахстана. Опубликована находка головы длиннохоботковой мухи-нектарофага из нижнего мела Забайкалья. Выделены три этапа радиации длиннохоботковых нектарофагов: палеозойская, мезозойская и кайнозойская. Первая из них была связана с палеозойскими семенными папоротниками, вторая – с беннеттитовыми и другими мезозойскими энтомофильными голосеменными, третья – с цветковыми растениями. Древнейшие длиннохоботковые нектарофаги известны из нижней перми Приуралья и относятся к сем. Protomeropidae (stem-Amphiesmenoptera). В палеозое опылительными каплями могли питаться также длиннохоботковые скорпионницы сем. Permochoristidae. Начиная со средней юры, разнообразие специализированных нектарофагов резко возрастает: насчитывается около 70 мезозойских видов с сохранившимися хоботками в составе 12 семейств из 3 отрядов (Neuroptera, Mecoptera и Diptera). Показано, что по относительной и абсолютной длине хоботка мезозойские нектарофаги делятся на 3 морфогруппы. В кайнозое ведущее место среди длиннохоботковых нектарофагов занимают Hymenoptera и Lepidoptera, пришедшие на смену вымершим хоботковым Neuroptera и Mecoptera, тогда как Diptera в целом сохраняют свои позиции. Обилие длиннохоботковых нектарофагов, существовавших до появления цветков с глубоким околоцветником, доказывает, что сложные опылительные системы складывались уже на базе голосеменных. Следовательно, энтомофилия не была ключевой инновацией цветковых растений и не может служить объяснением их эволюционного успеха.

Ключевые слова: нектарофагия, энтомофилия, опыление, цветковые растения, опылительные капли.

DOI: 10.31857/S0367144520040012

Введение 738
Основная часть 741
I. Protomeropidae («stem-Amphiesmenoptera») 741
II. Mecoptera 743
II. Neuroptera 755
IV. Diptera 768
1) Nematocera 771
2) Brachycera 789
V. Lepidoptera 803
VI. Hymenoptera 806
Обсуждение 810
I. Три этапа радиации длиннохоботковых нектарофагов 810
II. Было ли насекомоопыление залогом успеха цветковых? 820
Список литературы 822

«Присутствие большого количества насекомых с хоботками, приспособленными для высасывания нектара, будет нам служить доказательством, что были растительные органы, приспособленные для таких насекомых».

Проф. М. И. Голенкин (1927, с. 11).

ВВЕДЕНИЕ

Коэволюция растений и насекомых-опылителей со времен Дарвина служит предметом пристального интереса ученых. Особое значение для ее понимания имеют палеонтологические свидетельства, которые относятся к ведению двух дисциплин – палеоботаники и палеоэнтомологии (Crepet, 1979). Первая ищет признаки насекомоопыляемости главным образом в строении пыльцевых зерен и репродуктивных органов ископаемых растений, тогда как вторая работает с находками самих предполагаемых насекомых-опылителей. Наиболее очевидное указание на взаимодействие древних насекомых с репродуктивными органами растений – пыльца, которую находят в их кишечниках (Krassilov et al., 2007), а также на поверхности тела (Bao et al., 2019). Древнейшие находки такого рода относятся к ранней перми (Расницын, Красилов, 1996). Во всех остальных случаях выводы о питании древних насекомых на стробилах и цветках, а также об их возможном участии в опылении, приходится делать по косвенным данным, таким как морфологические признаки и систематическая принадлежность этих насекомых.

При отсутствии других независимых свидетельств сама по себе принадлежность ископаемых насекомых к антофильным семействам далеко не всегда может служить надежным основанием для реконструкции их диеты. Даже если та или иная группа в на-

стоящее время тесно связана с цветами, это не означает, что ее представители вели такой же образ жизни и в прошлом. Например, переходу к нектарофагии могло предшествовать питание медвяной падью (Downes, Dahlem, 1987), а переходу к палинофагии – поедание грибных спор, а также спор папоротников и других споровых растений (Labandeira, 2000). С особой осторожностью принцип актуализма надо использовать, если речь идет о насекомых палеозоя и большей части мезозоя, когда экосистемы современного типа с преобладанием цветковых растений еще не сформировались.

В связи с этим при изучении ранних этапов эволюции насекомоопыления в первую очередь следует ориентироваться на наличие у ископаемых насекомых характерных адаптаций для питания пыльцой и нектаром. Одна из самых явных таких адаптаций – это длинный хоботок, т. е. комплекс удлиненных ротовых частей с пищевым каналом внутри, предназначенный для поглощения различных жидкостей, включая нектар. Длинным здесь и далее мы будем считать любой хоботок, превосходящий по длине (высоте) голову насекомого или равный ей. Некоторые двукрылые также используют для нектарофагии рострум, то есть вытянутую часть головной капсулы с относительно короткими ротовыми частями на конце. Находкам ископаемых насекомых с сохранившимися длинными хоботками и рострумами, пригодными для извлечения труднодоступного нектара, и посвящен настоящий обзор.

Разумеется, не каждый длинный хоботок свидетельствует о нектарофагии. Прежде всего, этот способ питания характерен для насекомых с сосущими (= сифонными, siphonate) хоботками, лишенными жестких заостренных стилетов и других элементов, пригодных для проделывания отверстий в растительных тканях или покровах животных. По принципу работы такие хоботки традиционно делятся на лижущие (lapping) (у пчел), губчатые (sponging) у двукрылых, собственно сосущие (у чешуекрылых) и т. д., но пока вынесем эти различия за скобки и будем называть сосущим любой хоботок, лишенный функции прокалывания или проскребывания (последнее характерно для цеце и мух-жигалок и осуществляется с помощью зубцов на лабеллумах).

Короткий сосущий хоботок, как у многих двукрылых и примитивных Glossata, может использоваться для всасывания воды, медвяной пади, экстрафлоральных растительных выделений и других жидкостей, доступных с поверхности, однако у д л и н е н и е сосущего хоботка практически всегда связано с необходимостью добираться до труднодоступного нектара (Krenn et al., 2005). Иногда длинные хоботки сосущего типа могут вторично приобретать иную специализацию и даже превращаться в колющие, как у совок, питающихся соком фруктов и кровью (Zenker et al., 2011), но отправной точкой эволюции таких хоботков все равно было питание нектаром, скрытым в глубине цветов или стробилов. Таким образом, ископаемое насекомое с длинным хоботком, явственно лишенным колющих стилетов и иных приспособлений для сквозного проникновения, по умолчанию должно рассматриваться как облигатный нектарофаг, если не доказано обратное.

Насекомые с колющими хоботками также могут практиковать нектарофагию, совмещая ее с хищничеством или кровососанием, что типично для многих двукрылых (см. далее). Однако по неясным причинам за пределами Holometabola колющие хоботки двойного предназначения почти не встречаются. Практически полное отсутствие факультативных нектарофагов среди Hemiptera, наиболее разнообразной группы

хоботковых Exopterygota, воистину «кажется удивительным» (Wardhaugh, 2015), особенно если учесть, что конструкция колющего хоботка полужесткокрылых вполне позволяет прибегать к нектарофагии как к дополнительной опции. Это доказывает пример некоторых клопов-хищнецов, охотящихся на цветах и в случае недостатка добычи потребляющих цветочный нектар (Yong, 2003). Чаще клопы питаются экстрафлоральным нектаром, при этом иногда даже участвуя в опылении (Ishida et al., 2009; Portillo et al., 2012). Однако такие исключительные случаи не дают оснований предполагать нектарофагию для ископаемых Hemiptera и остальных экзоптеригот с длинным колющим хоботком, таких как палеодиктиоптероиды, предположительно специализировавшиеся на прокалывании семязачатков палеозойских голосеменных (Шаров, 1973).

В нашем обзоре насекомые-нектарофаги с длинными хоботками и рострумами, известные в ископаемом состоянии, будут рассмотрены поотрядно, в соответствии с хронологическим порядком их появления в палеонтологической летописи. Поскольку разброс по длине ротовых частей и их строению может быть очень существенным даже в пределах одного семейства, изолированные крылья и другие фрагментарные находки часто непригодны для ответа на вопрос об отношении ископаемых насекомых к нектарофагии. Основной упор поэтому будет сделан на находки специализированных нектарофагов с сохранившимся хоботком. Беглое упоминание таких находок можно найти в более ранних обзорах, посвященных эволюции насекомоопыления (Grimaldi, 1999; Zherikhin, 2002; Labandeira, 2010). За прошедшее время они успели значительно устареть, особенно учитывая то обилие хоботковых нектарофагов, которые были описаны из бирманского янтаря в последние годы (Peñalver et al., 2015; Lu et al., 2016a; Liu et al., 2018a; Khramov et al., 2019; Zhao et al., 2020).

Для краткости мы будем называть нектарофагами всех насекомых, питающихся или питавшихся сладковатыми выделениями репродуктивных органов растений, но этот термин не совсем точен. В строгом смысле слова цветочный нектар – это продукт нектарников, т. е. специальных органов, которые у разных цветковых развиваются на основе различных частей цветка, таких как тычинки, плодолистики, лепестки или цветоложе. Однако до появления цветковых длиннохоботковые насекомые, как считается, питались опылительными каплями, выделявшимися на микропиле семязачатков, скрытых в стробилах голосеменных (Labandeira et al., 2007). У анемофильных голосеменных опылительные капли предназначены для улавливания пролетающей пыльцы, а у энтомофильных, таких как современные гнетовые, они выполняют ту же роль, что и нектар покрытосеменных, т. е. привлекают опылителей (Von Aderkas et al., 2018). Несмотря на похожий химический состав (раствор сахаров и аминокислот), опылительные капли голосеменных по происхождению отличаются от нектара, поскольку их выделяет неспециализированная ткань нуцеллуса, у цветковых лишенная секреторной активности (Nepi et al., 2009). Но из-за отсутствия специального термина для потребителей опылительных капель нам приходится называть их нектарофагами.

Мы сознательно сосредоточились на находках нектарофагов со специализированным ротовым аппаратом как на надежных реперных точках для реконструкции эволюционных взаимоотношений насекомых и растений. Но следует сразу подчеркнуть, что ряды нектарофагов и опылителей отнюдь не исчерпываются хоботковыми насекомыми. Трипсы с их ротовым конусом и многие насекомые с обычными грызущими ротовыми частями, прежде всего жуки, а также перепончатокрылые, прямокрылые,

тараканообразные, уховертки и пр. питаются пыльцой и нектаром на цветках, участвуя в их опылении. В частности, жуки имеют большое значение для опыления ряда современных цикадовых (Shneider et al., 2002), а также могли быть одними из ключевых опылителей первых цветковых (Гринфельд, 1978). Но, как уже было сказано, без прилипшей пыльцы ископаемые находки таких морфологически неспециализированных антофилов не поддаются однозначной интерпретации, что снижает их ценность для понимания эволюции насекомоопыления.

Наконец, необходимо оговориться, что морфологическая специализация в виде длинного хоботка не всегда влечет за собой трофическую специализацию. Наоборот, длиннохоботковые насекомые склонны к генерализму, поскольку длинный хоботок дает им возможность посещать широкий спектр цветков, как с мелким, так и с глубоким околоцветником (Borell, 2005). Более того, длинный хоботок не делает из насекомого хорошего опылителя, а, как правило, имеет прямо противоположный эффект. Если нектарофаги с короткими ротовыми частями вынуждены забираться в цветки, то длиннохоботковые насекомые способны извлекать нектар на расстоянии, вообще не контактируя с пыльцой. Такие нектарофаги, не участвующие в переносе пыльцы и тем самым нарушающие принцип «нектар в обмен на опыление», в литературе называются нектарными ворами (nectar thieves) (не путать с нектарными грабителями (nectar robbers), которые для похищения нектара «взламывают» цветок, например, проделывая отверстия в лепестках) (Nicolson, 2007). Нектарные воры эксплуатируют уже сложившиеся опылительные системы, похищая нектар у «законных» опылителей (Bauder et al., 2015). Поэтому даже если некоторые ископаемые длиннохоботковые нектарофаги в действительности были лишь нектарными ворами, сам факт их существования указывает на активную вовлеченность насекомых-опылителей в репродуктивную жизнь растений соответствующей эпохи.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

I. Protomeropidae («stem-Amphiesmenoptera»)

Древнейшие хоботковые насекомые-нектарофаги были найдены в раннепермском местонахождении Чекарда (кунгурский ярус) и относятся к роду *Marimerobius* Zalessky, 1946 из сем. Protomeropidae (Сукачева, 1976; Sukatsheva et al., 2007). Эти насекомые обладали сосущим хоботком длиной 1.5–2.5 мм, который был примерно в два раза длиннее их головы и состоял из 5- или 4-члениковых щупиков, предположительно максиллярных (Расницын, 1980: табл. III, рис. 8; Новокшонов, 1997а: рис. 31, *а*, *б*; рис. 1). Сцепление между щупиками было непрочным, так что на некоторых отпечатках *Marimerobius* они частично расходятся в стороны. Тем не менее, у большинства экземляров *Marimerobius* с сохранившимися ротовыми частями щупики образуют единое целое. Это позволяет исключить версию о том, что щупики *Marimerobius* склеились посмертно случайным образом, а при жизни не были сцеплены и выполняли, например, сенсорную функцию, как у имаго рецентных Trichoptera, для которых также характерно значительное удлинение максиллярных щупиков. Уровень сохранности не позволяет выяснить, была ли внутренняя поверхность щупиков *Marimerobius* вогнутой и образовывала ли она хорошо выраженный пищевой канал. Из-за отсутствия запирающего механизма хоботка, необходимого для создания герметичности, всасывание у *Marimerobius*, скорее всего, происходило не за счет работы мышечной помпы,

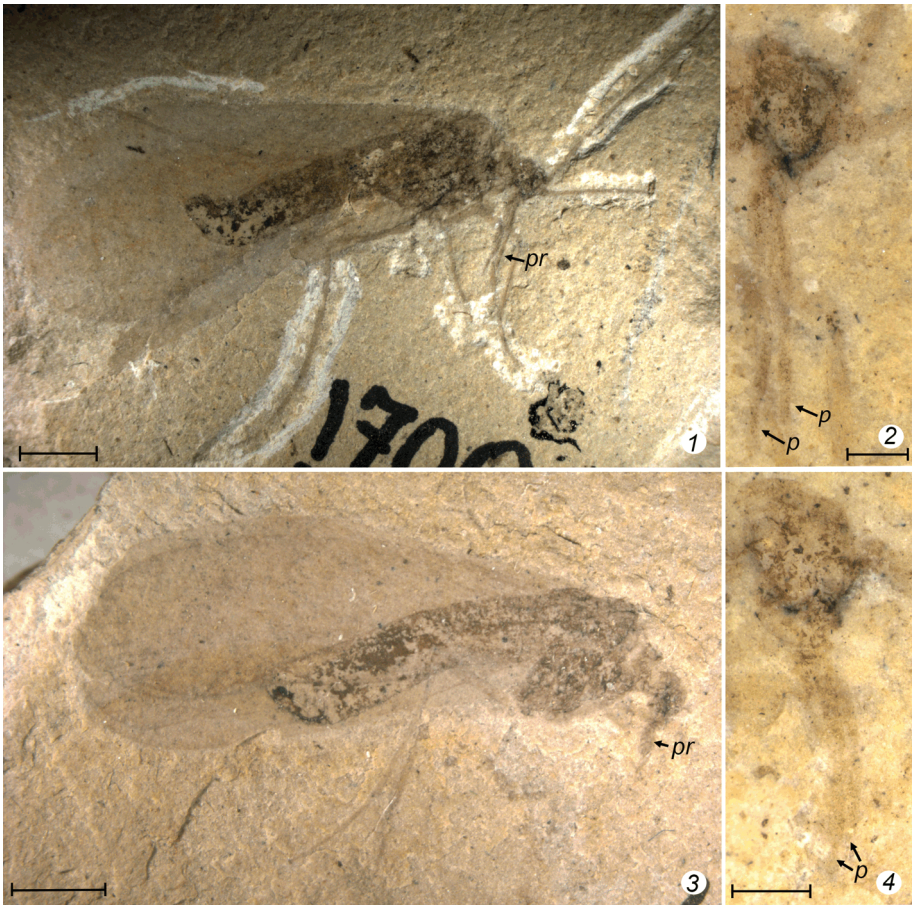


Рис. 1. Длиннохоботковые *Marimerobius* sp. (Protomeropidae) из нижней перми местонахождения Чекарда (Россия, Приуралье).

1, *2* – ПИН 1700/2249; *3*, *4* – ПИН 1700/2276, отпечаток (*3*) и противоотпечаток (*4*).

p – максиллярный или лабиальный щупик, *pr* – хоботок.

Масштабная линейка: *1*, *3* – 2 мм; *2*, *4* – 0.5 мм.

а за счет капиллярного эффекта, как у современных насекомых с хоботками аналогичного строения (Houston, 1983; Wilhelmi, Krenn, 2012).

Хоботки, состоящие, как и у *Marimerobius*, из удлиненных максиллярных или лабиальных щупиков, многократно возникали у целого ряда перепончатокрылых: у некоторых пилильщиков сем. Pergidae (Houston, 1983), пчел сем. Colletidae (Laroca et al., 1989), у наездников семейств Braconidae и Ichneumonidae (Jervis, 1998). Хоботок, образованный максиллярными щупиками, есть также у антофильных жуков *Leptopalpus* Guérin de Méneville, 1844 (Meloidae) (Wilhelmi, Krenn, 2012). У всех этих насекомых щупиковый хоботок используется для высасывания труднодоступного нектара – для кровососания, энтомофагии или прокалывания растительных тканей он очевидно не

пригоден, поскольку лишен колющих элементов. Кроме того, наличие сочленений между члениками щупиков лишает такой хоботок монолитности, необходимой для внедрения в плотный субстрат. На этом основании можно с уверенностью заключить, что *Marimerobius* высасывал с помощью хоботка сладковатые выделения генеративных органов голосеменных растений. Примечательно, что пельтаспермовые, демонстрирующие признаки энтомофильности, были найдены в том же местонахождении Чекарда (Naugolnykh, Oskolski, 2010). Всего оттуда известно около десятка экземпляров *Marimerobius* с сохранившимся хоботком, что свидетельствует об их значительной численности в тогдашней экосистеме.

Систематическое положение сем. Protomeropidae остается не вполне ясным – в жилковании крыльев его представители сочетают признаки отрядов Neuroptera, Mecoptera и Trichoptera. Примечательно, что некоторые протомеропиды, включая *Marimerobius*, изначально описывались в качестве Neuroptera (Zalessky, 1946; Sukatsheva et al., 2007). Наличие анальной петли в передних крыльях протомеропид рассматривается как серьезный аргумент в пользу их принадлежности к Trichoptera (Сукачева, 1976). Протомеропиды были довольно разнообразны и широко распространены: из пермских отложений Евразии, Австралии и Южной Африки описано 7 родов и 14 видов (Sukatsheva et al., 2007). Монотипический род протомеропид описан из среднего карбона Франции, что является древнейшей находкой этого семейства и одновременно одной из древнейших находок Holometabola (Nel et al., 2007). Самые поздние находки протомеропид приходятся на позднюю пермь (Sukatsheva et al., 2007). Кроме *Marimerobius*, все остальные протомеропиды известны только по изолированным крыльям, так что о строении их ротовых частей ничего сказать нельзя.

Хоботковое насекомое из Чекарды (Labandeira, 2010: fig. 3), определенное К. Лабандейрой как сетчатокрылое "*Tschekardithonopsis* ?*oblivius*" (sic) Vilesov, 1995 (Permithonidae), судя по жилкованию крыльев и строению тела, в действительности относится к Protomeropidae. Несмотря на обилие в Чекарде настоящих сетчатокрылых с сохранившимся телом, ни у одного из них хоботок обнаружить не удалось.

II. Mecoptera

Скорпионницы (Mecoptera) – небольшой отряд насекомых, насчитывающий чуть более 700 ныне живущих видов в 9 семействах (Bicha, 2018), половина из которых имеет ярко выраженный реликтовый характер. Богатая палеонтологическая летопись скорпионниц показывает, что их современный семейственный состав в целом сформировался еще в мезозое и представляет лишь малую часть былого разнообразия. Однако, говоря об ископаемых, следует помнить, что представления неонтологов и палеонтологов об объеме отряда очень сильно различаются, тогда как выбранная классификация непосредственно определяет все дальнейшие рассуждения об эволюции ротового аппарата в этой группе.

Отряд Mecoptera включает монофилетический подотряд Pistillifera, к которому относится большинство рецентных семейств, а также филогенетически обособленные Nannomecoptera (Nannochoristidae) и Neomecoptera (Boreidae), которые в последние годы принято выделять в самостоятельные отряды (Beutel, Friedrich, 2019). В то же время, при традиционном для палеонтологов некладистическом (эволюционном) подходе отряд Mecoptera понимается значительно шире (Novokshonov, 2002) и включает помимо этих трех подотрядов целый ряд предковых групп. Так, включение в состав

отряда пермохористид, составлявших основную массу палеозойских мекоптер и давших начало как мезозойским предкам всех современных семейств, так и, по всей видимости, отряду двукрылых, с неизбежностью делает мекоптер парафилетической группой. В настоящей работе отряд Mecoptera принимается в полном объеме, т. е. включая Nannomecoptera, Aneuretopsychina, а также Permochoristidae и другие пермские и триасовые семейства, не отнесенные к конкретным подотрядам. Для Mecoptera в узком смысле, т. е. подотряда Pistillifera (по: Willmann, 1989), который в целом соответствует надсем. Panorpoidea в системе Новокшонова (Novokshonov, 2002) (но с добавлением бореид), мы условно будем использовать название «панорпоиды», относя к ним также некоторые базальные ископаемые таксоны, такие как Parachoristidae.

Большинство современных скорпионниц – сапрофаги (Panorpidae, Apteropanorpidae, Choristidae, Eomeropidae, Meropeidae) или хищники (Bittacidae), реже филлофаги (Panorpodidae), включая бриофагов (Boreidae) (Palmer, 2010). Для первых характерно питание преимущественно мертвыми насекомыми и другими членистоногими, но наряду с этим могут потребляться и другие ресурсы: мякоть плодов, лепестки, нектар и, возможно, пыльца (обыкновенную панорпу часто можно видеть кормящейся на цветках), медвяная падь, экскременты птиц и т. д. Во всех случаях поглощается лишь жидкая фракция, будь то частично переваренные мягкие ткани, растительные соки и прочие субстанции. Режущие мандибулы служат для прогрызания твердых покровов или измельчения кусочков листьев. Такой тип питания, по-видимому, был характерен и для большинства мезозойских и кайнозойских панорпоидных скорпионниц из подотряда Pistillifera.

Интересно, что среди мекоптер, в отличие от сетчатокрылых, отсутствуют специализированные палинофаги. Будучи в целом полифагами, многие скорпионницы могут потреблять пыльцу, особенно в отсутствие других источников пищи, но в общем случае она составляет лишь небольшую долю в их рационе. Пыльца указывалась как основная диета имаго *Panorpodes paradoxa* (Panorpodidae) в горных районах Центральной Японии (Iwasaki, 1987), однако если это и так, то, по-видимому, лишь как единичный случай, не характерный для всего семейства. Морфология ротового аппарата, больше приспособленного к высасыванию растительных соков, и прямые лабораторные наблюдения над китайскими видами *Panorpodes* показывают, что по способу питания они не отличаются от листоядных *Brachypanorpa* (Ma et al., 2013). Неизвестны достоверные примеры палинофагии и среди ископаемых скорпионниц, хотя в литературе можно встретить мнение о том, что в палеозое и мезозое многие мекоптеры питались пыльцой (Beattie, 2007).

Среди насекомых с полным превращением современные скорпионницы по строению ротового аппарата считаются одними из наименее специализированных. За исключением самого базального сем. Nannochoristidae, ротовой аппарат скорпионниц – грызущий с сохранением всех основных элементов, как правило, расположенных на конце более или менее вытянутого рострума, или «клюва». Иногда наличие рострума сочетается со значительным удлинением ротовых частей, как у хищных Bittacidae с их вытянутыми мандибулами, напоминающими лезвия ножниц (Ma et al., 2014). Хорошо развитый рострум, мало отличающийся от такового у современных скорпионниц, появляется в среднем–позднем триасе у ранних панорпоморф сем. Parachoristidae (Новокшонов, 1997). Однако древнейшие мекоптеры с сохранившимися телами, ранне- и среднепермские Permochoristidae и Permopanorpidae, отличались еще не модифициро-

ванной головной капсулой без рострума и короткими грызущими ротовыми частями (Новокшонов, 1994, 1997а).

Наннохористиды же по строению ротовых частей во многом сходны с двукрылыми: у них редуцирована одна из частей максиллы (галеа), лабрум и эпифаринкс образуют пищевой канал, хорошо развит лабиум, особенно лабиальные щупики. Мандибулы при этом сохраняются, но не функционируют из-за утраты соответствующей мускулатуры. Строение ротовых частей наннохористы предполагает питание жидкостью, вероятнее всего, нектаром (Beutel, Baum, 2008), хотя прямых наблюдений на этот счет нет.

В позднем палеозое и в мезозое существовали хоботковые скорпионницы с совершенно иными типами питания и строением ротовых частей, не имеющим ничего общего ни с классическим панорпоидным «клювом», ни с сосущим ротовым аппаратом наннохористид. Ископаемые находки скорпионниц с сохранившимися хоботками (табл. 1) распадаются на две временные когорты: позднепермскую и мезозойскую. Первая представлена семействами Nedubroviidae, Permotanyderidae и Permochoristidae, вторая – семействами Aneuretopsychidae, Pseudopolycentropodidae и Mesopsychidae, объединяемыми в отдельный подотряд Aneuretopsychina (= Mesopsychoidea). Не исключено, что в дальнейшем к мезозойской когорте могут добавиться и некоторые другие «непанорпоидные» мекоптеры, у которых хоботок пока не найден, такие как Choristopsychidae и Liassophilidae.

По своему составу позднепермская и мезозойская когорты не равны. Находки позднепермских скорпионниц с хоботками единичны, тогда как мезозойские аневретопсихиновые хоботковые скорпионницы, напротив, очень обильны и разнообразны. Стоит подчеркнуть, что хотя аневретопсихиновые с сохранившимися хоботками практически одновременно появились в палеонтологической летописи во второй половине юры, сами эти семейства существовали и ранее, но о строении ротовых частей у их представителей ничего неизвестно. Древнейшие находки Pseudopolycentropodidae происходят из среднего триаса Франции и Германии (Papier et al., 1996; Bashkuev et al., 2012), а самые первые Mesopsychidae, а также вероятные базальные Aneuretopsychidae найдены в северодвинских отложениях России – вместе с первыми недубровиидами и пермотанидеридами (Bashkuev, 2011a, 2011b, 2016; Aristov et al., 2013. Это означает, что основная диверсификация аневретопсихиновых семейств началась не позднее начала верхней или даже конца средней перми.

Далее мы рассмотрим ротовые части всех 6 семейств хоботковых скорпионниц, сначала из позднепермской, затем – из мезозойской когорты.

Permochoristidae – это обширная и со всей очевидностью парафилетическая группа, ключевая для эволюции всего отряда, которая, как считается, дала начало всем крупным таксонам мезо-кайнозойских скорпионниц. Древнейшие пермохористиды известны из ранней перми США и Бразилии (Carpenter, 1930; Pinto, 1972). Как уже было сказано, грызущий ротовой аппарат ранне- и среднепермских представителей еще оставался немодифицированным. Расцвет и диверсификация пермохористид приходятся на позднюю пермь. По всей видимости, именно тогда в одной или нескольких группах внутри семейства возникает сосущий ротовой аппарат, унаследованный наннохористидами, аневретопсихиновыми и двукрылыми.

Таблица 1. Находки ископаемых скорпионниц (Mecoptera) с сохранившимся хоботком

Семейство	Вид	PL (мм)	PL/HL	Местонахождение, возраст	Источник
Nedubroviidae	*Nedubrovia shcherbakovi* Bashkuev, 2011	>0.35	>0.65	Исады, P_3	Bashkuev, 2011a; эта статья, рис. 2, *3*, *4*
Permotanyderidae	*Choristotanyderus nanus* Riek, 1953	0.35	~0.65	Бельмонт, P_3	Эта статья, рис. 2, *1*, *2*
Permochoristidae	*Prochoristella* sp.	0.85	~1.1	Бельмонт, P_3	Эта статья, рис. 2, *5*, *6*
Mesopsychidae	*Lichnomesopsyche gloriae* Ren et al., 2010	~9–10.4 **9.5**	4.6–6 **5.1**	Даохугоу, J_2	Ren et al., 2009, 2010a; Lin et al., 2019, Suppl. 4
	L. daohugouensis Ren et al., 2010	8.8–11.1 **10.2**	4.4–5.9 **5.2**	Даохугоу, J_2	Ren et al., 2009, 2010a; Lin et al., 2019, Suppl.4
	L. prochorista Lin et al., 2016	9.7–10.8 **10.2**	4.8–5.8 **5.3**	Даохугоу, J_2	Lin et al., 2016, 2019, Suppl. 4
	Vitimopsyche pristina Lin et al., 2016	>4.5	–	Даохугоу, J_2	Lin et al., 2016, 2019, Suppl. 4
	Lichnomesopsyche sp.	8.1	4.9	Каратау, J_3	Эта статья, рис. 5, *1*, *2*
	Gen. sp.	4.2	3.3	Каратау, J_3	Эта статья, рис. 5, *3*, *4*
	Vitimopsyche kozlovi Ren et al., 2010	8.5	4.5	Исянь, K_1	Lin et al., 2019, Suppl.4
	V. pectinella Gao et al., 2016	~10	~3.9	Исянь, K_1	Gao et al., 2016
Aneuretopsychidae	*Aneuretopsyche rostrata* Rasnitsyn et Kozlov, 1990	6.4	3.2	Каратау, J_3	Расницын, Козлов, 1990; Lin et al., 2019, Suppl. 4; эта статья, рис. 4, *1*
	?*Aneuretopsyche minima* Rasnitsyn et Kozlov, 1990	5	4.6	Каратау, J_3	Расницын, Козлов, 1990; Lin et al., 2019, Suppl. 4
	Jeholopsyche liaoningensis Ren et al., 2011	6.8	3.4	Исянь, K_1	Ren et al., 2011; Lin et al., 2019, Suppl. 4; эта статья, рис. 4, *2*, *3*
	Je. bella Qiao et al., 2012	4.4	2.6	Исянь, K_1	Lin et al., 2019, Suppl. 4
	Je. completa Qiao et al., 2012	3.5	2.9	Исянь, K_1	Lin et al., 2019, Suppl. 4

	Je. maxima Qiao et al., 2012	8.5*	3.7	Исянь, K_1	Lin et al., 2019, Suppl. 4
	Burmopsyche bella Zhao et al., 2020	2.2–3.8 **3**	2.5–3.7 **3.1**	Бирманский янтарь, K_2	Zhao et al., 2020; эта статья, рис. 4, *4–6*
	B. xiai Zhao et al., 2020	~4	>3	Бирманский янтарь, K_2	Zhao et al., 2020; эта статья
	Burmopsyche sp.	~1	~2	Бирманский янтарь, K_2	Zhao et al., 2020; эта статья
Pseudopolycentropodidae	*Pseudopolycentropus daohugouensis* Zhang, 2005	1.8	2.4	Даохугоу, J_2	Grimaldi et al., 2005
	Ps. janeannae Ren et al., 2010	1.2–1.9 **1.6**	1.9–3.2 **2.5**	Даохугоу, J_2	Ren et al., 2009, 2010b; Lin et al., 2019, Suppl. 4; эта статья, рис. 3, *1*
	Ps. novokshonovi Ren et al., 2010	1.5	2	Даохугоу, J_2	Ren et al., 2009, 2010b; Lin et al., 2019, Suppl. 4
	Sinopolycentropus rasnitsyni Shih et al., 2011	2.2	3.2	Даохугоу, J_2	Lin et al., 2019, Suppl. 4
	Pseudopolycentropus latipennis Martynov, 1927	1.8	1.6	Каратау, J_3	Новокшонов, 1997б; эта статья, рис. 3, *2*, *3*
	Parapolycentropus burmiticus Grimaldi et Rasnitsyn, 2005	0.6–1.5 **1**	1.9–3.6 **2.7**	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, Johnston, 2014; Lin et al., 2019, Suppl. 4
	P. paraburmiticus Grimaldi et Rasnitsyn, 2005	0.5–1.5 **0.9**	1.6–4.1 **2.4**	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, Johnston, 2014; Lin et al., 2019, Suppl. 4; эта статья, рис. 3, *4–5*
	Dualula kachinensis Lin et al., 2019	1.8–3.2 **2.6**	2.3–2.9 **2.6**	Бирманский янтарь, K_2	Lin et al., 2019, Suppl.4; эта статья, рис. 3, *6*

П р и м е ч а н и е. Виды в пределах семейства перечислены в хронологической последовательности. PL – длина хоботка, PL/HL – отношение длины хоботка к длине головы. Если известно более одного экземпляра, приведены минимальные и максимальные значения, а также среднее значение (выделено жирным шрифтом). * – в первоописании длина хоботка *Je. maxima* ошибочно указана как 14.5 мм.

Тем не менее, о ротовом аппарате позднепермских (как и триасовых) скорпионниц известно немного. Несмотря на обилие местонахождений, находки с сохранившейся головой исключительно редки: нам известны лишь три таких экземпляра, и у всех есть хоботок. Один из этих экземпляров (два другие относятся к Nedubroviidae и Permotanyderidae, см. далее) – изученная нами пермохористида из пермо-триасового рода *Prochoristella* Riek, 1953, найденная в верхней перми Бельмонта (рис. 2, *5*, *6*). В ее хоботке, немного превышающем по длине голову, различимы как минимум три жестких стилетовидных элемента (один из них, возможно, лабрум), свободные на конце, если не по всей длине, т. е. не образующие единой трубки. Такой хоботок мог служить как для высасывания нектароподобных выделений из генеративных органов каких-либо голосеменных, так и для прокалывания чего-либо, например, покровов насекомых или пыльцевых зерен. Информация о каких-либо других находках хоботковых пермохористид отсутствует.

Nedubroviidae и Permotanyderidae. В отличие от пермохористид, которые просуществовали до средней юры (Новокшонов, 1997б), два родственных семейства хоботковых скорпионниц, недубровииды и пермотанидериды, последнее из которых долгое время считалось близким к предкам двукрылых, известны только из верхней перми и не переступают границу перми и триаса (Bashkuev, 2013). Найдено лишь по одному экземпляру недубровиид и пермотанидерид с сохранившимся хоботком. Первый – недубровиида из северодвинских отложений европейской России, *Nedubrovia shcherbakovi* Bashkuev, 2011, очень мелкое насекомое с коротким хоботком длиной около 0.35 мм (рис. 2, *3*, *4*). Первоначально хоботок этого вида был описан как сплошная трубка с пищевым каналом, однако такая интерпретация основана лишь на аналогии с мезозойскими длиннохоботковыми скорпионницами. Во-вторых, очень похожий хоботок был обнаружен нами при переизучении одного из экземпляров пермотанидериды *Choristotanyderus nanus* Riek, 1953 из верхней перми Австралии (Бельмонт) (рис. 2, *1*, *2*). К сожалению, мелкие размеры обоих экземпляров и сохранность отпечатков не дают возможности надежно идентифицировать отдельные структуры хоботка, так что об их функции остается только догадываться.

Pseudopolycentropodidae. Это небольшое семейство включает две габитуально непохожие, но все же близкородственные группы, которые, возможно, стоило бы рассматривать в ранге подсемейств. К первой из этих групп относятся известные только по отпечаткам триасово-юрские псевдополицентроподиды (рис. 3, *1–3*), а ко второй – два близких рода из мелового бирманского янтаря, *Parapolycentropus* Grimaldi et Rasnitsyn, 2005 и *Dualula* Lin et al., 2019 (рис. 3, *4–6*), а также неописанное крыло из нижнего мела Англии (Coram, Jepson, 2012).

Несмотря на значительное сходство в схеме жилкования крыльев, строении хоботка и общей тенденции к редукции задних крыльев, эти группы производят впечатление совершенно разных насекомых. Если первая включает бабочкоподобных насекомых с широкими треугольными передними крыльями и уменьшенными задними, то вторая – это грацильные, длиннокрылые двойники комаров с полностью утраченной задней парой крыльев.

Первая группа насчитывает 12 видов в 3 родах (Grimaldi et al., 2005; Lin et al., 2019), из них 10 видов относятся к типовому роду *Pseudopolycentropus* Handlirsch, 1906, который был известен из юрских местонахождений Европы и Средней Азии еще с конца XIX в., но большей частью лишь по изолированным крыльям или малоинформа-

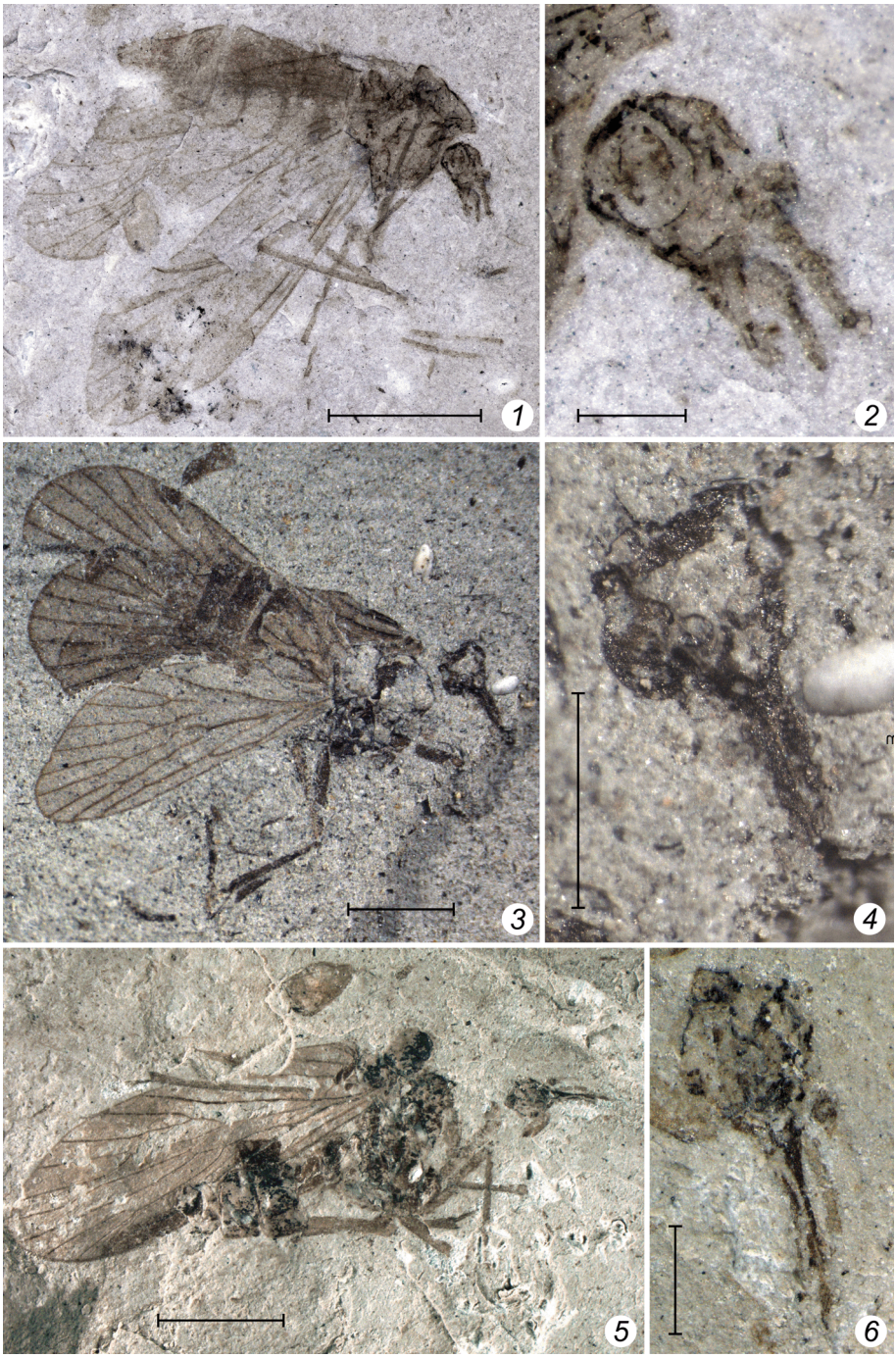


Рис. 2. Пермские длиннохоботковые Mecoptera, общий вид и ротовые части.

1, *2* – *Choristotanyderus nanus* Riek, 1953 (Permotanyderidae), BMNHP 45444; фото В. А. Благодерова; *3*, *4* – *Nedubrovia shcherbakovi* Bashkuev, 2011 (Nedubroviidae), голотип ПИН 3840/1337 (отображен зеркально); *5*, *6* – *Prochoristella* sp. (Permochoristidae), BMNHP 45417.

Масштабная линейка: *1*, *5* – 2 мм; *2*, *4*, *6* – 0.5 мм; *3* – 1 мм.

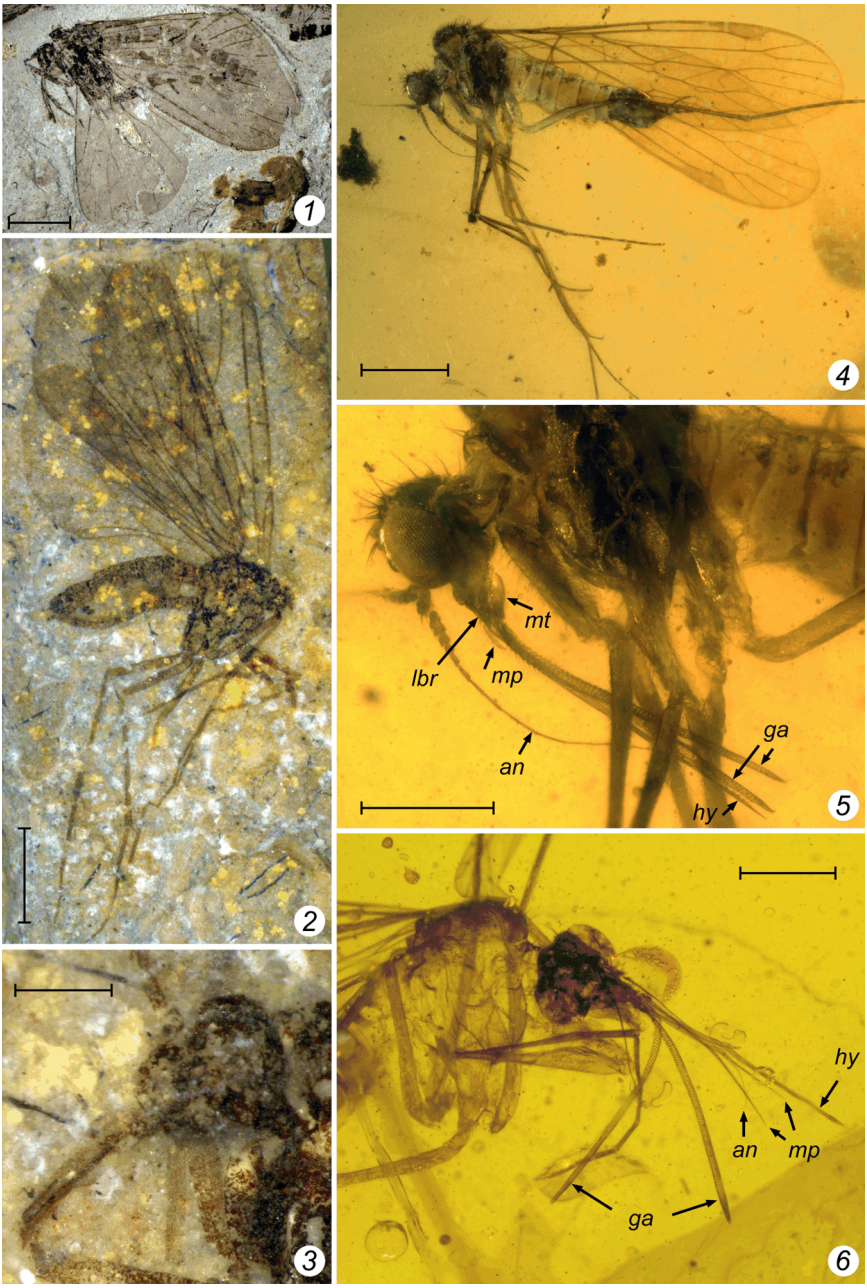


Рис. 3. Мезозойские длиннохоботковые Pseudopolycentropodidae (Mecoptera).

1 – *Pseudopolycentropus daohugouensis* Zhang, 2005, Даохугоу, средняя юра, голотип DHG 200301; фото А. П. Расницына; *2*, *3* – *Ps. latipennis* Martynov, 1927, Каратау, верхняя юра, ПИН 2066/1290 (отпечаток и противоотпечаток); *4*, *5* – *Parapolycentropus paraburmiticus* Grimaldi et Rasnitsyn, 2005, бирманский янтарь, ПИН 5608/39; *6* – *Dualula kachinensis* Lin et al., 2019, бирманский янтарь, ПИН 5608/68.

an – антенна, *ga* – галеа, *hy* – гипофаринкс, *lbr* – лабрум, *mp* – максиллярный щупик, *mt* – ментум.

Масштабная линейка: *1* – 3 мм; *2* – 2 мм; *3*, *5* – 0.5 мм; *4*, *6* – 1 мм.

тивным остаткам тел плохой сохранности. В. Г. Новокшонов, переизучая дополнительный экземпляр *P. latipennis* Martynov, 1927 из Каратау, впервые обнаружил у него длинный прямой хоботок, хотя и не вполне ясного строения (Новокшонов, 1997б) (рис. 3, *2*, *3*). Позднее многочисленные находки Pseudopolycentropodinae с сохранившимися ротовыми частями были сделаны в средней юре Китая (Даохугоу) (Grimaldi et al., 2005; Ren et al., 2009, 2010b; Shih et al., 2011), откуда описаны 3 вида *Pseudopolycentropus* (впрочем, различия между ними столь ничтожны, что речь, скорее, может идти лишь об одном виде), а также монотипический род *Sinopolycentropus* Shih et al., 2011.

Одновременно с находками в Даохугоу были описаны и первые псевдополицентроподиды из бирманского янтаря: *Parapolycentropus burmiticus* Grimaldi et Rasnitsyn, 2005 и *P. paraburmiticus* Grimaldi et Rasnitsyn, 2005 – двукрылые комароподобные насекомые с тонким «колющим» хоботком, состоящим из 3 стилетовидных элементов (Grimaldi et al., 2005). Высказывались предположения о максиллярно-мандибулярной (центральный стилет состоит из сдвоенных мандибул, боковые створки образованы из лациний (Grimaldi et al., 2005)) или лабиальной природе хоботка (стилетообразный лабрум и пара лабиальных створок (Ren et al., 2009)). Впоследствии оказалось, что *P. paraburmiticus* – один из самых массовых видов насекомых в бирманском янтаре (рис. 3, *4*, *5*). Если первые описания были выполнены на основе 3 плохо сохранившихся инклюзов, то сейчас, полтора десятилетия спустя, доступный материал исчисляется сотнями экземпляров, а строение хоботка изучено досконально. Согласно Д. Гримальди и Э. Джонстону (Grimaldi, Johnston, 2014), хоботок *Parapolycentropus* состоит из двух внешних створок, гомологичных галеа и служащих чехлом для внутреннего зазубренного гипофарингеального стилета, на котором дорсально располагается тонкий полуоткрытый пищевой канал. Эта интерпретация была существенно доработана после обнаружения очень близкого к *Parapolycentropus*, но более крупного и редкого вида *Dualula kachinensis* Lin et al., 2019 (рис. 3, *6*). Согласно новой реконструкции, латеральные створки хоботка *Dualula* и *Parapolycentropus*, застегиваясь как «молния», образовывали герметичную пищевую трубку, в вентральной части которой находился гипофаринкс со слюнным каналом. Сами галеа, по-видимому, были лишены мускулатуры, и подвижность хоботка обеспечивалась за счет гипофаринкса. Вопреки прежним реконструкциям, гипофаринкс едва ли мог выполнять колющую функцию, а пильчатая насечка с вентральной стороны, вероятнее всего, служила для сцепления с внутренней поверхностью пищевой трубки. Всасывание производилось посредством цибариального насоса, маркированного небольшим вздутием под клипеусом. Подобная реконструкция хоботка и отсутствие каких-либо иных жестких стилетов, подходящих для прокалывания, делают маловероятными высказывавшиеся ранее предположения о возможности хотя бы факультативного кровососания (Grimaldi et al., 2005) или энтомофагии (Grimaldi, Johnston, 2014). Не вызывает сомнений, что питание *Parapolycentropus* и *Dualula* было связано с генеративными органами растений, что косвенно подтверждается также присутствием пыльцевых зерен формального рода *Cycadopites* вблизи хоботка у некоторых экземпляров *P. paraburmiticus* (Lin et al., 2019). Существенная разница в длине хоботка (у *Parapolycentropus* 0.6–1.5 мм, у *Dualula* 1.8–3.2 мм) свидетельствует о различной трофической специализации: более крупные *Dualula*, вероятно, высасывали опылительные капли каких-то энтомофильных голосеменных, в то время как более мелкие *Parapolycentropus* могли питаться нектаром уже на мелких цветках ранних покрытосеменных типа *Tropidogyne*

Chambers et al., 2010, встречающихся в бирманском янтаре (Lin et al., 2019, Suppl. Note 4).

Строение хоботка псевдополицентроподид первой группы долгое время оставалось менее изученным, поскольку по сохранности каменный материал несопоставим с янтарным и не позволяет обнаружить и идентифицировать отдельные ротовые части. У большинства экземпляров хоботок сохранился в виде длинной (в 2–3 раза больше длины головы) трубки, чаще всего сплошной, но в некоторых случаях разошедшейся вдоль на 2 или 3 видимые продольные лопасти, интерпретированные как стилеты (Новокшонов, 1997б; Grimaldi et al., 2005). Лишь недавно на отпечатках китайских *Pseudopolycentropodus* было показано принципиальное сходство в строении створок хоботка с *Parapolycentropus* и *Dualula* (Lin et al., 2019, Suppl. Note 3).

Aneuretopsychidae. Первая мезозойская группа скорпионниц, у которых найден хоботок, впервые была описана из мезозойских отложениий Каратау и Байсы (Расницын, Козлов, 1990). Это крайне редкое и малоразнообразное семейство (всего 9 описанных видов) демонстрирует совершенно иное направление морфологической эволюции: в противоположность грацильным псевдополицентроподидам, это были крупные (длина крыла до 30 мм), массивные цикадоподобные насекомые с широкими задними крыльями с обширной складывающейся анальной областью (рис. 4). Хоботок аневретопсихид опистогнатный, достигает середины груди и представляет собой сплошную гибкую трубку без стилетов, армированную по всей длине кольчатыми кутикулярными утолщениями и предположительно имеющую на конце пару мягких губчатых образований – так называемых псевдолабеллумов (pseudolabellae), которые могли служить для первоначального капиллярного всасывания жидкости (рис. 4, *3*). Щупики либо полностью утрачены, либо настолько сильно редуцированы, что неразличимы на отпечатках. Такая конструкция хоботка с очевидностью предполагает сильное упрощение и редукцию части элементов ротового аппарата. Предполагалось, что хоботок аневретопсихид, так же как и других хоботковых скорпионниц, представляет собой модифицированный лабиум (Ren et al. 2009; Labandeira, 2010). Ситуация прояснилась лишь недавно, когда были открыты аневретопсихиды в бирманском янтаре (Zhao et al., 2020). Описанный из него род *Burmopsyche* Zhao et al., 2020 имеет опистогнатный хоботок, по строению очень сходный с хоботком *Parapolycentropus* (и наверняка гомологичный ему): две створки (вероятно, галеа) образуют пищевую трубку, внутри которой находится гибкий нитеобразный гипофаринкс (рис. 4, *4–6*). Максиллярные щупики рудиментарны и скорее всего не функциональны (на реконструкции на рис. 4, *6* изображены преувеличенными). Скорпионницы *Burmopsyche* намного крупнее, чем *Parapolycentropus* и даже *Dualula*, длина их хоботка достигает 4 мм. Предполагалось, что аневретопсихиды могли дополнять нектарофагию охотой на мелких насекомых (Zhao et al., 2020), однако их хоботок еще менее пригоден для этого, чем хоботок *Parapolycentropus* и *Dualula*; кроме того, у *Burmopsyche* отсутствуют какие-либо иные адаптации к хищному образу жизни.

Mesopsychidae. Самое многочисленное и распространенное из 3 семейств мезозойских хоботковых скорпионниц (рис. 5), при этом их расцвет приходится на триас, почти все находки из которого представлены изолированными крыльями. Юрские и меловые мезопсихиды более редки, но гораздо лучше изучены благодаря целым насекомым прекрасной сохранности в китайских местонахождениях Даохугоу и Исянь. В отличие от аневретопсихид и псевдополицентроподид, чьи последние находки при-

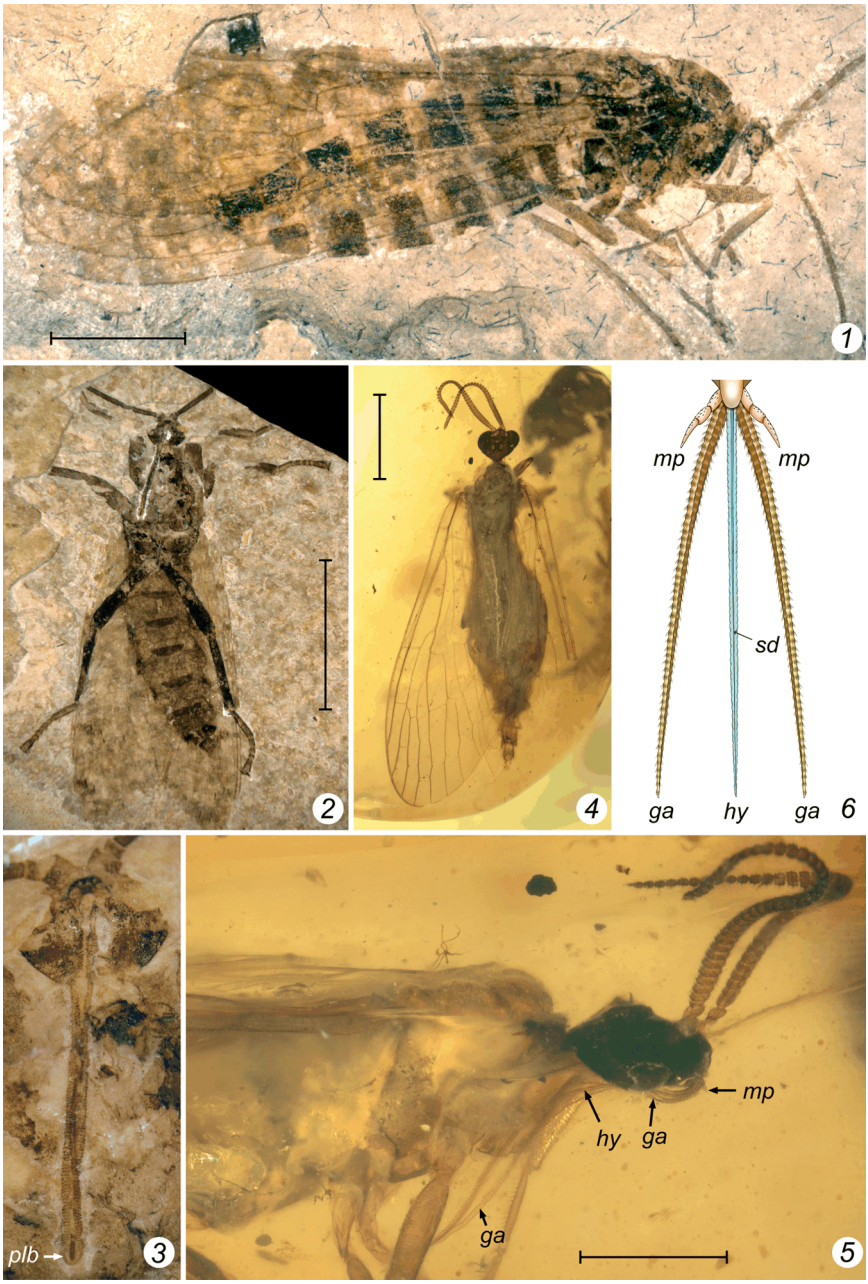


Рис. 4. Длиннохоботковые Aneuretopsychidae (Mecoptera).

1 – *Aneuretopsyche rostrata* Rasnitsyn et Kozlov, 1990, Каратау, верхняя юра, голотип ПИН 2904/1198; *2*, *3* – *Jeholopsyche liaoningensis* Ren, Shih et Labandeira, 2011, формация Исянь, нижний мел, голотип CNU-M-LB-2005-002 (*2* – общий вид, *3* – голова с хоботком; по: Ren et al., 2011 с изменениями); *4–6* – *Burmopsyche bella* Zhao et al., 2020, бирманский янтарь (*4*, *5* – паратип NIGP 166159; фото С.-Д. Чжао; *6* – реконструкция ротовых частей, по: Zhao et al., 2020 с изменениями).

plb – псевдолабеллум, *sd* – слюнной канал; остальные обозначения как на рис. 3.

Масштабная линейка: *1* – 5 мм; *2* – 10 мм; *4* – 2 мм; *5* – 1 мм; для *3* отсутствует.

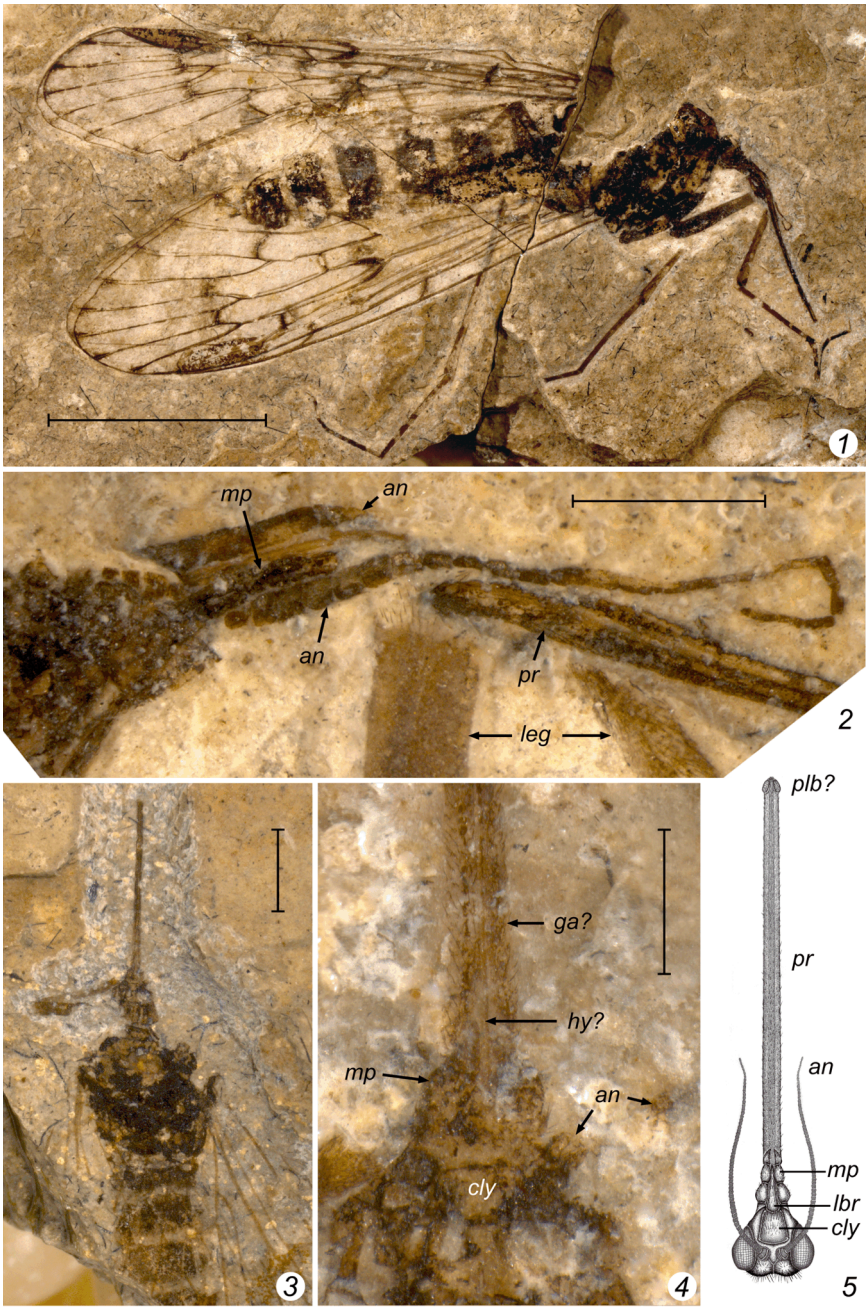


Рис. 5. Длиннохоботковые Mesopsychidae (Mecoptera) из верхней юры Каратау.

1, *2* – *Lichnomesopsyche* sp., ПИН 2997/4185; *3*, *4* – Mesopsychidae gen. sp., ПИН 2239/1807; *5* – реконструкция ротовых частей *Lichnomesopsyche* (по: Ren et al., 2009, с изменениями).

leg – передние бедро и голень, остальные обозначения как на рис. 1–4.

Масштабная линейка: *1* – 10 мм; *2* – 1 мм; *3* – 2 мм; *4* – 0.5 мм; для *5* отсутствует.

ходятся на бирманский янтарь, мезопсихиды до сих пор неизвестны из бирмита, как и из какого-либо другого янтаря, а самые поздние представители этого семейства происходят из раннего мела Исяня и Байсы (Lin et al., 2016).

Хоботок мезопсихид прогнатный и самый длинный среди скорпионниц: у некоторых юрских видов рода *Lichnomesopsyche* Ren et al., 2010 его длина достигает 10–11 мм, составляя до половины длины тела (рис. 5, *1*, *2*). Хоботок снаружи густо покрыт направленными вперед, не собранными в кольца микротрихиями и лишен кольцевых кутикулярных утолщений, что, возможно, связано с отказом от молниеобразного механизма сцепления створок, развитого в других семействах, для обеспечения большей жесткости. Почти у всех сохранившихся экземпляров хоботок цельный, лишь в одном случае (Ren et al., 2009: fig. 1, P, Q) он разошелся продольно на 3 лопасти, возможно, из-за посмертного разложения.

Общая черта в строении ротовых частей всех аневретопсихиновых скорпионниц «мезозойской тройки» – частичная или полная утрата целого ряда структур: лабиума, включая лабиальные щупики, лациний и, вероятно, мандибул; в некоторых случаях сильно редуцированы лабрум и максиллярные щупики. Несмотря на бросающиеся в глаза внешние различия между всеми 3 семействами, структурно и функционально их хоботки достаточно сходны. Пока неясно, был ли хоботок унаследован от общего предка (вероятно, еще в поздней перми) или же сформировался в каждой группе независимо. В пользу второй гипотезы может свидетельствовать находка юрской мезопсихиды, не имевшей длинного хоботка, – *Epicharmesopsyche pentavenulosa* Shih et al., 2013, – однако этот род по целому ряду признаков сильно отличается от всех остальных представителей семейства и, возможно, не относится к мезопсихидам. Кроме того, не исключена и возможность вторичной утраты хоботка.

III. Neuroptera

Сетчатокрылые (Neuroptera) – небольшой отряд насекомых с полным превращением, существующий, как и скорпионницы, с ранней перми и в настоящее время насчитывающий около 6000 видов в составе 14 семейств. В строении ротовых частей между личинками и имаго современных сетчатокрылых наблюдается резкий контраст. У личинок имеется ротовой аппарат уникальной конструкции, основу которого составляют две сосательные трубочки, образованные попарно соединенными мандибулами и максиллами. Такое устройство личиночных ротовых частей считается важнейшей апоморфией отряда (Zimmermann et al., 2019). Напротив, для имаго современных сетчатокрылых, большинство из которых составляют хищники или всеядные, характерен грызущий ротовой аппарат без ярко выраженных специализаций. Это можно сказать и о тех имаго, которые питаются преимущественно или исключительно на цветах – такой тип питания отмечается для некоторых видов Berothidae и Myrmeleontidae, златоглазок подсем. Nothochrysinae, а также нитекрылок (Nemopteridae). Эти сетчатокрылые поедают главным образом пыльцу, в некоторых случаях в их рацион входит также нектар (Devetak, Klokočovnik, 2016). У нитекрылок, которые демонстрируют наибольшее число адаптаций к палинофагии, удлинены максиллы, участвующие в сборе пыльцы, а мандибулы утратили грызущую функцию и используются для удаления пыльцевой массы, прилипшей к другим ротовым частям. Тем не менее, даже у нитекрылок не утрачен ни один из элементов, характерных для стандартного грызущего ротового аппарата (Krenn et al., 2008).

В противоположность современным видам, на мезозойском этапе эволюции сетчатокрылые, как и скорпионницы (см. выше), были куда менее консервативны в строении ротовых частей имаго. Судя по палеонтологическим данным, как минимум 4 группы мезозойских сетчатокрылых отказались от грызущего ротового аппарата в пользу хоботка сосущего типа с полностью редуцированными мандибулами (табл. 2). К таким вымершим хоботковым группам относятся, во-первых, семейства Kalligrammatidae и Aetheogrammatidae, и, во-вторых, подсемейства Cretanallachiinae и Paradoxosisyrinae, второе из которых входит в состав современного сем. Sisyridae, тогда как семейственная принадлежность первого дискуссионна. В противоположность каллиграмматидам и этеограмматидам, известным исключительно в виде каменных отпечатков, кретаналлахины и парадоксосизирины найдены только в янтаре, причем исключительно в бирманском – в других меловых янтарях они отсутствуют. Рассмотрим все эти 4 группы в вышеобозначенном порядке.

Kalligrammatidae – самая разнообразная и наиболее широко распространенная группа хоботковых сетчатокрылых. Представителей каллиграмматид иногда называют «мезозойскими бабочками» за внешнее сходство с дневными чешуекрылыми, которое проявляется в форме крыльев, наличии глазчатых пятен и хоботка (Labandeira et al., 2016). Известно около 50 видов каллиграмматид в составе 18 родов, которые описывались из мезозойских отложений Германии, Англии, российского Забайкалья, Китая, Казахстана и Бразилии (Liu et al., 2015; Bechly, Makarkin, 2016; Labandeira et al., 2016, Suppl. Mat.; Ansorge, Makarkin, 2020). Каллиграмматиды были также найдены в нижнем мелу Монголии, Испании и Южной Кореи. Древнейшие находки семейства были сделаны в нижней юре Германии (Ansorge, Makarkin, 2020). Последние по возрасту и одновременно самые крупные каллиграмматиды (длина переднего крыла 14–16 см) найдены в бразильской формации Крато (ранний мел, апт) (Bechly, Makarkin, 2016). Другие каллиграмматиды также характеризуются крупными размерами, их крылья имели в длину в среднем 5–10 см.

Первую каллиграмматиду, *Kalligramma haeckeli* Walther, 1904 из верхнеюрских зольнхофенских известняков Южной Германии (титонский ярус) описал немецкий геолог и палеонтолог Иоганнес Вальтер, сразу же опознав в ней представителя неуроптероидов (Walther, 1904). Два года спустя австрийский палеэнтомолог Антон Гандлирш выделил каллиграмматид в отдельное семейство в составе отряда Neuroptera, и он же описал, также из Зольнхофена, еще 3 монотипических рода этих насекомых (Handlirsch, 1906–1908; Handlirsch, 1919). Однако ни у одной из зольнхофенских каллиграмматид голова не сохранилась. Впервые изучить строение ротовых частей у представителей этого семейства стало возможным после того, как в верхнеюрском местонахождении Каратау (Южный Казахстан) в 1966 г. была найдена практически целая каллиграмматида, лежащая на боку со сложенными крыльями (рис. 6, *1*, *3*). Изображения этой каллиграмматиды были опубликованы Панфиловым (1980), который отнес ее к зольнхофенскому роду *Meioneurites* Handlirsch, 1906 без указания видовой принадлежности; позднее она была описана как *Meioneurites spectabilis* Engel, 2005.

На отпечатке *M. spectabilis* хорошо видны густо опушенные щупики, которые по длине чуть превышают голову. Согласно одной из точек зрения, у *M. spectabilis* присутствует лишь пара максиллярных щупиков, которые наложены на другие ротовые части, образовывавшие хоботок (Labandeira et al., 2016, Suppl.: fig. 1, l). Согласно другой интерпретации, которая представляется нам верной, у *M. spectabilis* имелись

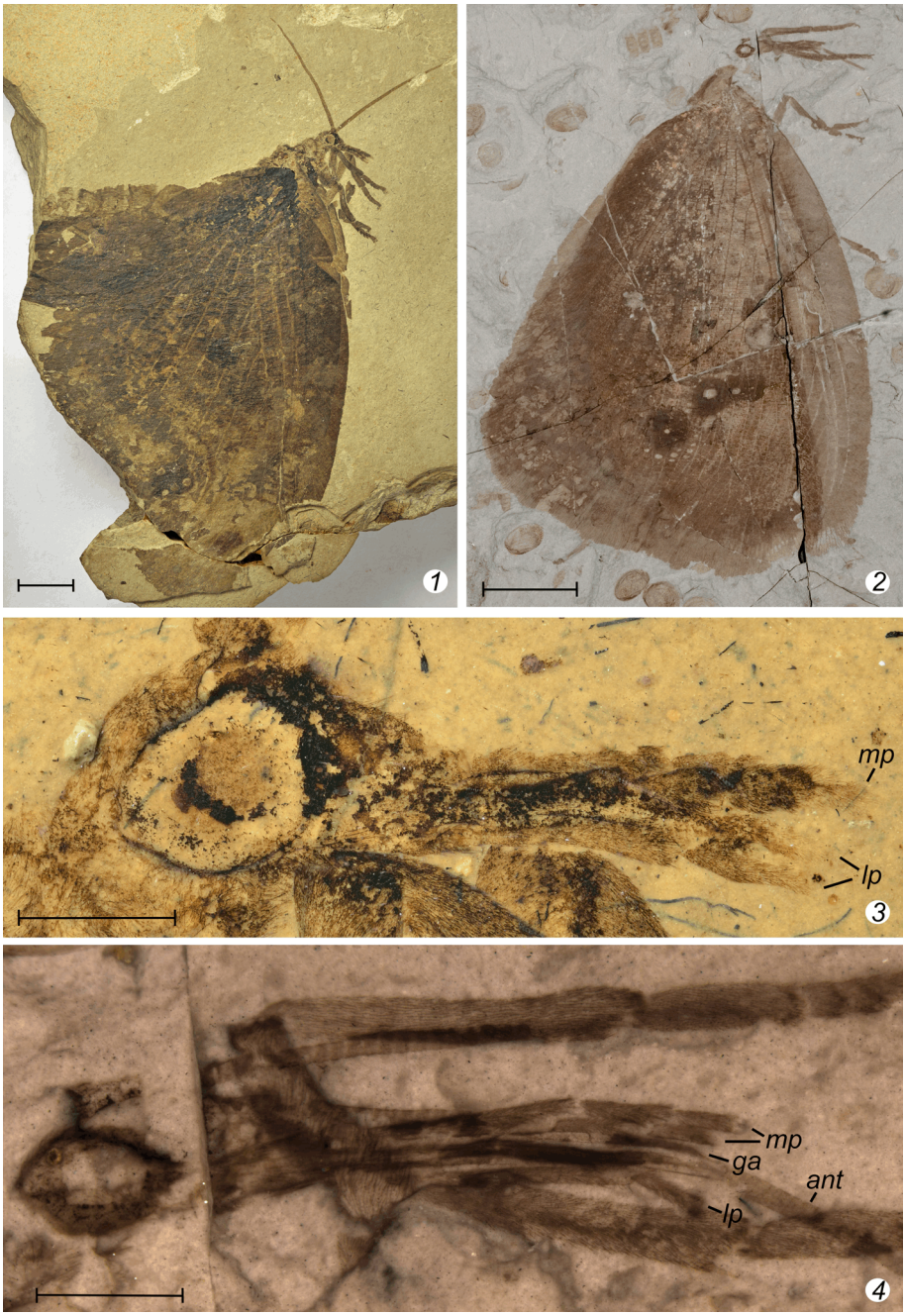


Рис. 6. Юрские длиннохоботковые Kalligrammatidae (Neuroptera), общий вид (*1*, *2*) и ротовые части (*3*, *4*).

1, *3* – *Meioneurites spectabilis* Engel, 2005, Каратау, верхняя юра; *2*, *4* – ?*Kalligramma* sp., Даохугоу, средняя юра, NIGP 164470.

ant – антенна, *lp* – лабиальный щупик, *mp* – максиллярный щупик, остальные обозначения как на рис. 1–3.

Масштабная линейка: *1*, *2* – 10 мм; *3*, *4* – 2 мм.

Таблица 2. Находки ископаемых сетчатокрылых (Neuroptera) с сохранившимся хоботком

Семейство (подсемейство)	Вид	PL (мм)	PL/HL	Место-нахождение, возраст	Источник
Kalligrammatidae	*Affinigramma myrioneura* Yang et al., 2014	14	2.9*	Даохугоу, J_2	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	Kallihemerobius aciedentatus Yang et al., 2014	9.8	2.8*	Даохугоу, J_2	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	K. almacellus Yang et al., 2014	9.1	1.8*	Даохугоу, J_2	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	Kalligramma brachyrhyncha Yang et al., 2014	11.2	1.5*	Даохугоу, J_2	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	K. circularia Yang et al., 2014	5.4–8.5 **6.9**	1.3–1.5* **1.4**	Даохугоу, J_2	Yang et al., 2014; Labandeira et al., 2016, Suppl.
	?*Kalligramma* sp.	6.2	2.2	Даохугоу, J_2	Эта статья, рис. 6, *2*, *4*
	Meioneurites spectabilis Engel, 2005	5.8	1.2*	Каратау, J_3	Эта статья, рис. 6, *1*, *3*
	Abrigramma calophleba Yang et al., 2014	10.7	2*	Исянь, K_1	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	Ithigramma multinervia Yang et al., 2014	9.8	–	Исянь, K_1	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	Oregramma aureolusa Yang et al., 2014	>18.0	>1.8*	Исянь, K_1	Labandeira et al., 2016, Suppl.
	O. illecebrosa Yang et al., 2014	16.1	~2.5	Исянь, K_1	Liu et al., 2018, Suppl.
	?*Oregramma* sp.	12.5	3.3	Исянь, K_1	Эта статья, рис. 7, *1*, *2*
Aetheogrammatidae	*Aetheogramma glycophila* Khramov et Chen, 2020	>5.4	>2	Исянь, K_1	Khramov, Chen, 2020; эта статья, рис. 7, *3*, *4*
Cretadilarinae (Psychopsoidea)	*Cretadilar olei* Makarkin, 2017	–	–	Бирманский янтарь, K_2	Makarkin, 2017
Cretanallachiinae (Psychopsoidea)	*Burmogramma liui* Liu et al., 2018	3.2	2*	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.

	Burmopsychops labandeirai Liu et al., 2018	1.7	2.1*	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.
	B. limoae Lu et al., 2016	0.9	3.2	Бирманский янтарь, K_2	Lu et al., 2016
	Cretogramma engeli Liu et al., 2018	1.3	–	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.
	Cretanallachius magnificus Huang et al., 2015	0.6	1.2*	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.
	Oligopsychopsis grandis Liu et al., 2018	1.9	–	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.
	O. groehni (Makarkin, 2017)	1.4–1.5 **1.4**	2.1*	Бирманский янтарь, K_2	Liu et al., 2018, Suppl.; эта статья, рис. 8, *1–3*
	O. penniformis Chang et al., 2018	1.6	1.4	Бирманский янтарь, K_2	Chang et al., 2018
Cretanallachiinae s. l. (Psychopsoidea)	*Fiaponeura penghiani* Lu et al., 2016	1.2	4.1	Бирманский янтарь, K_2	Lu et al., 2016
Paradoxosisyrinae (Sisyridae)	*Buratina truncata* Khramov, 2019	0.6	1.4*	Бирманский янтарь, K_2	Khramov et al., 2019
	Khobotun elephantinus Khramov, 2019	0.7	1.1*	Бирманский янтарь, K_2	Khramov et al., 2019
	Paradoxosisyra groehni Makarkin, 2016	1.1	3.4*	Бирманский янтарь, K_2	Makarkin, 2016
	Protosiphoniella anthophila Khramov, 2019	0.9	1.6*	Бирманский янтарь, K_2	Khramov et al., 2019
	Sidorchukatia gracilis Khramov, 2019	0.8	2.5*	Бирманский янтарь, K_2	Khramov et al., 2019

Примечание. Обозначения как в табл. 1.
* – измерено по иллюстративному материалу в публикации.

как максиллярные, так и лабиальные щупики (Engel, 2005: fig. 2) – переизучение экземпляра показало, что на нем различимы концы как минимум 3 наложенных друг на друга щупиков. А. П. Расницын предполагал, что щупики, складываясь, образовывали у *M. spectabilis* «подобие хоботка» (Расницын, 1980, с. 38). В. Н. Макаркин (2016) также считает, что хоботок *Meioneurites* был «щупиковым». В таком случае всасывание сладковатых выделений у *M. spectabilis* должно было происходить за счет капиллярного эффекта, создававшегося благодаря многочисленным волоскам на щупиках. Хоботок похожей конструкции, образованный двумя парами щупиков и предназначенный для извлечения нектара, есть у рецентной бракониды *Agathis longipalpus* (Cresson, 1865). Примечательно, что по относительной длине хоботок у этого наездника значительно превосходит хоботок *M. spectabilis*, будучи в 4.4 раза длиннее головы у самок и в 2.3 раза – у самцов (Jervis, 1998).

За исключением *M. spectabilis* из Каратау, все остальные каллиграмматиды с сохранившимися ротовыми частями были найдены в мезозойских отложениях Китая – в среднеюрских слоях Даохугоу и нижнемеловой формации Исянь. Впервые их изображения появились в работе К. Лабандейры (Labandeira, 2010), где фигурируют две каллиграмматиды с хоботком – одна в виде небольшого рисунка (fig. 2.2), обозначенного видовым названием «*Heterokallihemerobius myrioneurus*» без какого-либо описания и привязки к местонахождению, так что данное название следует рассматривать как nomen nudum, тогда как вторая каллиграмматида (там же: fig. 8), происходящая из формации Исянь, осталась неназванной и впоследствии была описана как *Oregramma aureolosa* Yang et al., 2014. В этой же работе К. Лабандейра высказал предположение, что хоботок каллиграмматид был устроен так же, как и хоботок чешуекрылых, так что его сосущая часть была образована двумя удлиненными галеа.

Всего к настоящему моменту было описано 4 вида каллиграмматид с сохранившимися хоботками из формации Исянь, и еще 5 – из Даохугоу (см. табл. 2). Кроме того, известно еще по меньшей мере 7 экземпляров хоботковых каллиграмматид, не определенных до вида (Labandeira, Currano, 2013: fig. 6f; Yang et al., 2014: figs. 6, 9, 12, 15; Liu et al., 2018a, Suppl.: fig. 10; рис. 6, *2*, *4*; 7, *1*, *2*). Но хоботки были не у всех представителей семейства, доказательством чему служит раннемеловой род *Sophogramma* Ren et Guo, 1996. В формации Исянь было найдено как минимум 3 полностью сохранившихся экземпляра, относящихся к этому роду (Yang et al., 2009; Yang et al., 2014: fig. 16; Zhang, 2007: p. 106–107), но ни у одного из них нельзя заметить ни малейшего следа наличия хоботка. Помимо этого, есть неописанный экземпляр *Sophogramma*, также из Исяня, на котором различимы мандибулы и другие элементы грызущего аппарата без признаков какого-либо удлинения (В. Н. Макаркин, личное сообщение). Подсем. Sophogrammatinae, включающее помимо *Sophogramma* также юрский род *Protokalligramma* Yang et al., 2011, известный только по крыльям, считается самой базальной группой каллиграмматид (Yang et al., 2014). Возможно, хоботков не было также и у некоторых других базальных родов. В любом случае, при создании палеоэкологических реконструкций надо соблюдать известную осторожность, анализируя находки изолированных крыльев каллиграмматид, поскольку их обладатели отнюдь не всегда могли обладать хоботками. С учетом *Sophogramma*, к настоящему времени строение ротовых частей известно для 8 родов каллиграмматид из 17, из них 7 родов были хоботоковыми (см. табл. 2).

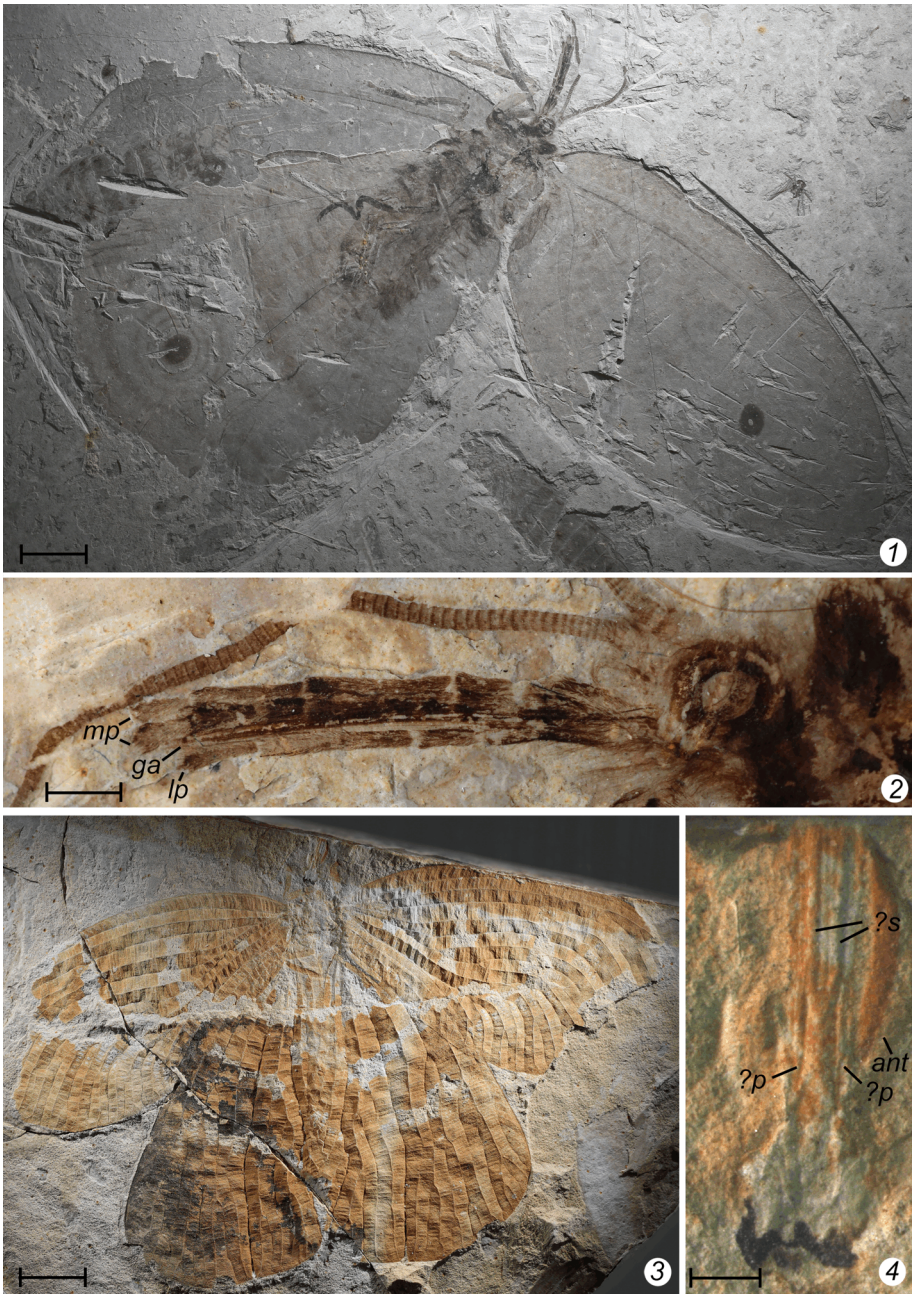


Рис. 7. Длиннохоботковые Neuroptera из нижнего мела формации Исянь.

1, *2* – ?*Oregramma* sp. (Kalligrammatidae), STMN48-1614 (*1* – общий вид, *2* – ротовые части); *3*, *4* – *Aetheogramma glycophila* Khramov et Chen, 2010 (Aetheogrammatidae), STMN48-1621 (*3* – общий вид, *4* – ротовые части; все фото Цз. Чэня).

?p – предположительно максиллярный или лабиальный щупик, *?s* – стилетовидный элемент неясной природы, остальные обозначения как на рис. 1–6.

Масштабная линейка: *1*, *3* – 10 мм; *2* – 2 мм; *4* – 1 мм.

Ротовые части многих уже описанных видов каллиграмматид из Китая нуждаются в переизучении, необходимо также привлечение нового материала. Тем не менее, уже сейчас очевидно, что каллиграмматиды обладали двумя парами удлиненных ротовых щупиков, а также как минимум одной парой стилетовидных структур (возможно, галеа), приблизительно равных по длине щупикам (см. рис. 6, *2*, *4*; 7, *1*, *2*). Из-за наложенных друг на друга щупиков стилетовидные структуры не всегда хорошо видны. Возможно, по этой же причине в хоботке *Meioneurites spectabilis* из Каратау неразличимы какие-либо иные элементы помимо щупиков, но это не означает, что он действительно был чисто «щупиковым». Длина хоботка некоторых каллиграмматид составляла свыше 18 мм (Labandeira et al., 2016, Suppl. inf.), у отдельных видов хоботок по длине почти в 3 раза превосходил голову, но в целом по сравнению с крупными крыльями и телом он был относительно коротким. В отличие от дневных бабочек, у каллиграмматид за почти 70 млн лет эволюции так и не возник механизм скручивания хоботка, что, возможно, препятствовало его удлинению.

Нектарофагия рассматривается как основной способ питания хоботковых каллиграмматид (Labandeira et al., 2016). Недавно было высказано предположение, что каллиграмматиды могли дополнять нектарофагию энтомофагией (Zhao et al., 2020), но, на наш взгляд, оно не выдерживает критики. Такие бабочковидные и маломаневренные насекомые, как каллиграмматиды, могли бы охотиться только на сидячую добычу в виде тлей и других Sternorrhyncha, как это делают имаго современных сетчатокрылых, в том числе крупные муравьиные львы (Devetak, Klokočovnik, 2016). Однако трудно вообразить, каким образом каллиграмматиды прокалывали бы своим крупным хоботком мелких равнокрылых – для поимки и поедания такой добычи гораздо больше подходит обычный грызущий ротовой аппарат. Отсюда следует, что энтомофагию могли практиковать лишь представители *Sophogramma* и других мандибулярных каллиграмматид, но никак не хоботковые виды.

Aetheogrammatidae. В мезозойских местонахождениях Казахстана и Китая, из которых известны каллиграмматиды, встречаются также другие хоботковые сетчатокрылые – этеограмматиды. Главным отличительным признаком данного семейства служит строение апикальной части жилки *Sc*, которая несет ветви наподобие ветвей *Rs*, тогда как число последних сокращено. Такая конфигурация *Sc* и *Rs* весьма нетипична для отряда Neuroptera в целом, однако в остальном, включая форму крыльев и обилие поперечных жилок, этеограмматиды близки к каллиграмматидам и, скорее всего, их следует рассматривать как сестринские семейства. В. Н. Макаркин (2016) предполагает даже, что этеограмматиды могут быть всего лишь «специализированной ветвью» каллиграмматид. Этеограмматиды значительно уступают каллиграмматидам по числу находок, разнообразию и распространению. Известно всего 6 видов этеограмматид в составе 5 родов из средней юры Даохугоу, верхней юры Каратау и нижнего мела Исяня (Yang et al., 2015), за пределами Азии семейство не обнаружено. По размерам этеограмматиды были сопоставимы с некрупными каллиграмматидами, длина их передних крыльев достигала 4–5 см.

Известны всего два экземпляра этеограмматид с сохранившимися ротовыми частями, оба относятся к роду *Aetheogramma* Ren et Engel, 2008 и происходят из формации Исянь. Фотография одного из этих экземпляров опубликована в китайском каталоге окаменелостей, где вид неверно отнесен к каллиграмматидам (Zhang, 2007: p. 104). На фотографии хорошо заметен хоботок, состоящий из 4 придатков приблизи-

тельно равной длины, которые почти в два раза длиннее головы. В. Н. Макаркин интерпретирует эти придатки как максиллярные и лабиальные щупики (Makarkin, 2016), в другом месте он утверждает, что у этеограмматид имелся щупиковый хоботок (Макаркин, 2016). Тем не менее, судя по фотографии, внутренняя пара придатков заметно у́же наружной и загнута на концах, так что, возможно, она представляет собой не щупики, а пару каких-то других ротовых частей. К сожалению, место хранения данного экземпляра неизвестно, и изучить его пока не представляется возможным.

У *Aetheogramma glycophila* Khramov et Chen, 2020, другого представителя этеограмматид с сохранившимися ротовыми частями, по центру хоботка различимы два длинных элемента, отходящих от общего основания и обрамленных парой плохо сохранившихся наружных придатков (рис. 7, *3*, *4*). Длина сохранившейся части хоботка равна 5.4 мм. Возможно, структура с общим основанием и двумя придатками – единственная сохранившаяся максилла, несущая удлиненные галеа и лацинию. Не исключено также, что центральную структуру следует интепретировать как лабиум с двумя удлиненными придатками, тогда как внешние придатки соответствуют максиллярным или лабиальным щупикам (Khramov, Chen, 2020). Так или иначе, хоботок этеограмматид нельзя считать чисто щупиковым, он был устроен сложнее, но чтобы сказать что-то более определенное по этому поводу требуются новые находки хорошей сохранности.

Cretanallachiinae и Cretadilarinae (Fam. indet.) – это наиболее разнообразная группа хоботковых сетчатокрылых в бирманском янтаре. Ее таксономический статус до сих пор остается неясным. Первый представитель кретаналлахин, *Cretanallachius magnificus* Huang et al., 2015, был описан в составе современного сем. Dilaridae и отнесен к современному же подсем. Nallachiinae (Huang et al., 2015). Позднее В. Н. Макаркин выделил род *Cretanallachius* вместе с родом *Burmopsychops* Lu et al., 2016, ранее описанным в составе надсем. Psychopsoidea без указания семейственной принадлежности (Lu et al., 2016b), в особое подсем. Cretanallachiinae, также в составе Dilaridae (Makarkin, 2017). В этой же работе В. Н. Макаркин установил и другое вымершее подсемейство диларид, Cretadilarinae, отнеся к нему монотипический род *Cretadilar* Makarkin, 2017. Основным аргументом в пользу отнесения 3 этих родов к диларидам было строение жилок *Sc* и R_1, которые впадают в край крыла, не сливаясь, а также наличие гребенчатых антенн у самцов (Huang et al., 2015; Makarkin, 2017). Но, как было справедливо отмечено, у самцов современных диларид антенны односторонне гребенчатые (флагелломеры несут только по одному длинному выросту), тогда как у самцов Cretanallachiinae и Cretadilarinae антенны двусторонне гребенчатые (флагелломеры несут по два выроста), так что данное сходство могло возникнуть конвергентно как адаптация к феромонной коммуникации (Lu et al., 2016a). По этим соображениям некоторые авторы в дальнейшем описывали кретаналлахин в надсем. Psychopsoidea без отнесения к какому-то определенному семейству (Chang et al., 2018).

Вторая попытка найти для кретаналлахин место в существующей классификации отряда была предпринята после обнаружения в бирманском янтаре относительно крупнокрылых представителей данной группы, внешне похожих на каллиграмматид и получивших название *Burmogramma liui* Liu et al., 2018. Подобно «классическим» каллиграмматидам, *B. liui* несет характерные глазчатые пятна на крыльях, длина его передних крыльев составляет 26–32 мм (Liu et al., 2018a). Это обстоятельство заставило авторов находки поместить *B. liui* вместе с остальными кретаналлахинами в сем.

Kalligrammatidae (Liu et al., 2018a). Всего в составе подсем. Cretanallachiinae к каллиграмматидам было отнесено 5 родов и 8 видов (см. табл. 2). Таксономический статус двух монотипических родов, *Cretadilar* и *Fiaponeura* Lu et al., 2016, в целом близких к кретаналлахинам, но изначально описанных как Dilaridae – Cretadilarinae и Psychopsoidea fam. indet. соответственно, авторы данной работы оставили непроясненным.

На наш взгляд, отнесение кретаналлахин к Kalligrammatidae не более обосновано, чем к Dilaridae. За исключением *B. liui*, все кретаналлахины – это мелкие насекомые с длиной переднего крыла 8–12 мм, что в несколько раз меньше, чем у самых мелких каллиграмматид. Далее, у кретаналлахин поперечные жилки не бывают плотно расположены, что столь типично для каллиграмматид. В свою очередь, ни у одной «классической» каллиграмматиды нет гребенчатых антенн. На наш взгляд, кретаналлахины и близкие к ним формы из бирманского янтаря представляют собой независимую ветвь сетчатокрылых и заслуживают отнесения к отдельному семейству. Глазчатые пятна и хоботок, скорее всего, возникли у кретаналлахин независимо от каллиграмматид как адаптация к сходному образу жизни.

Тем не менее, по строению ротовых частей кретаналлахины напоминают каллиграмматид – у них также имелись две пары длинных лабиальных и максиллярных щупиков, в чем согласны все исследователи (Lu et al., 2016a; Makarkin, 2017; Liu et al., 2018a). Строение других элементов хоботка могло варьировать; кроме того, существуют разногласия по части интерпретации этих структур. У *Burmogramma liui*, *Cretanallachius magnificus* и *Oligopsychopsis groehni* (Makarkin, 2017) в состав ротового аппарата помимо 4 щупиков входят также 4 удлиненных стилетовидных элемента (рис. 8, *1–3*). Их интерпретируют либо как галеа и парную лигулу (Lu et al., 2016a; Liu et al., 2018a; Chang et al., 2018), либо как галеа и лацинии (Makarkin, 2017). У *Fiaponeura penghiani* Lu et al., 2016 наряду с двумя галеа есть только непарная лигула (Lu et al., 2016a), у *Oligopsychopsis penniformis* Chang et al., 2018 помимо галеа есть два парных элемента (вероятно, лацинии), однако они гораздо короче, чем галеа. У других кретаналлахин строение хоботка известно хуже, но, по-видимому, все представители данной группы обладали удлиненными ротовыми частями.

Функционирование хоботка кретаналлахин пока остается загадкой. Предполагается, что галеа, смыкаясь с другими удлиненными ротовыми частями, могли образовывать временный пищевой канал (Lu et al., 2016a), однако неясно, как именно это происходило. Известно, что у *Fiaponeura* в непарной лигуле прослеживается желобок, который мог входить в состав пищевого канала (Lu et al., 2016a). У всех описанных экземпляров кретаналлахин ротовые части торчат в разные стороны, не образуя подобия какой-либо трубки. Этот факт может свидетельствовать о том, что в прижизненном состоянии створки хоботка кретаналлахин были сомкнуты неплотно, будучи лишены каких-либо специальных запирающих структур, которые есть в хоботках современных чешуекрылых и других хоботковых насекомых. Тем не менее, кретаналлахины могли всасывать нектар и другие сладковатые выделения за счет капиллярного эффекта, как это делают, в частности, бабочки-парусники и белянки с искусственно разомкнутыми створками хоботка (Lehnert et al., 2014) или же самцы пядениц с редуцированным хоботком (Grant et al., 2012). Однако отсутствие герметично замкнутого пищевого канала не позволяло кретаналлахинам создать перепад давления, необходимый для всасывания с помощью мышечного насоса (глоточного или цибариального), что замедляло процесс потребления жидкой пищи и не давало возможности увеличить длину хо-

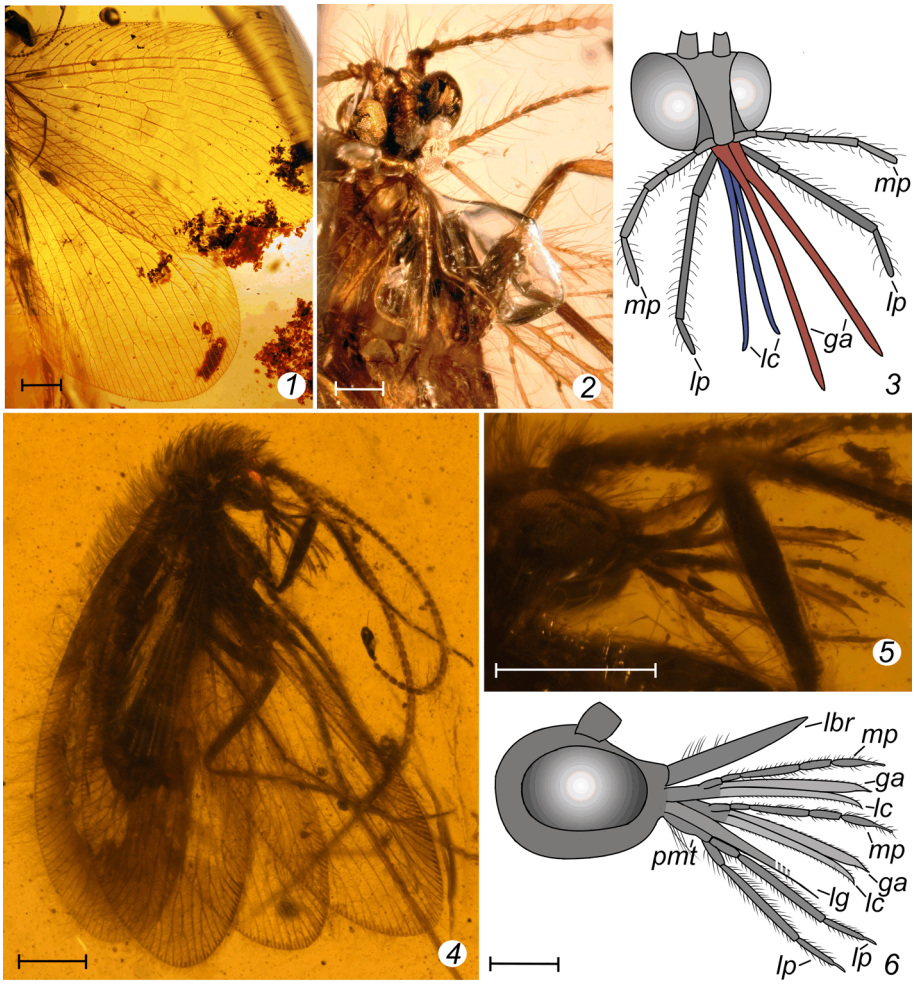


Рис. 8. Длиннохоботковые Neuroptera из бирманского янтаря.

1–3 – *Oligopsychopsis groehni* (Makarkin, 2017) (Psychopsoidea fam. indet.: Cretanallachiinae) (*1* – передние и задние крылья; *2*, *3* – ротовые части; фото В. Н. Макаркина, реконструкция ротовых частей по: Liu et al., 2018a, с изменениями); *4–6* – *Buratina truncata* Khramov, 2019 (Sisyridae: Paradoxosisyrinae) (*4* – общий вид, *5* – ротовые части, *6* – реконструкция ротовых частей).

lc – лациния, *lg* – лигула, *pmt* – прементум, остальные обозначения как на рис. 1–6.

Масштабная линейка: *1* – 1 мм; *2–5* – 0.5 мм; *6* – 0.2 мм.

ботка. Из всех кретаналлахин самые длинные хоботки имелись у *Burmogramma liui*, но и их длина составляла всего 3.2 мм, у остальных видов она варьировала от 0.6 до 1.9 мм (Liu et al., 2018a, Suppl.; см. табл. 2)

Paradoxosisyrinae (Sisyridae) – вторая по числу описанных видов группа хоботковых сетчатокрылых в бирманском янтаре. К настоящему моменту известно 5 монотипических родов парадоксосизирин (см. табл. 2), однако, по-видимому, этим их разнообразие далеко не исчерпывается. На основании строения терминалий самок парадоксосизирины были отнесены к сизиридам в статусе отдельного подсемейства

(Makarkin, 2016). По сравнению с современными сизиридами, для парадоксосизирин характерно более обильное жилкование с бóльшим числом ветвей *Rs* и с терминально ветвящимися *CuP* и анальными жилками (Makarkin, 2016; Khramov et al., 2019). Парадоксосизирины – это самые мелкие из всех хоботковых сетчатокрылых, длина их передних крыльев варьирует от 3.5 до 4.4 мм, длина хоботка – от 0.6 до 1.1 мм (см. табл. 2). Таким образом, по размерам они в 2–3 раза уступают кретаналлахинам, и на порядок – каллиграмматидам и этеограмматидам.

Личинки современных сизирид паразитируют на пресноводных губках, и вместе с сем. Nevrorthidae, у которых личинки также ведут водный образ жизни, сизириды рассматриваются как одно из самых базальных семейств сетчатокрылых (Aspöck et al., 2012). Напротив, кретаналлахины близки к психопсоидным сетчатокрылым, которые, в свою очередь, примыкают к наиболее продвинутому подотряду Myrmeleontiformia. Таким образом, эти две группы хоботковых сетчатокрылых занимают совершенно разное положение на филогенетическом древе отряда. Тем примечательнее, что и у кретаналлахин, и у парадоксосизирин независимо возник хоботок очень сходной конструкции. А именно, как и у ряда кретаналлахин, хоботок парадоксосизирин организован в соответствии с формулой «4 + 4»: 4 длинных щупика и 4 длинных стилетовидных элемента, которые рассматриваются как галеа и лацинии. У ряда парадоксосизирин имелись также длинная игловидная лигула и удлиненный лабрум (последний сохранился только у *Buratina truncata* Khramov, 2019) (Khramov et al., 2019).

В отличие от кретаналлахин, которые до сих пор встречались лишь с полностью дезинтегрированными ротовыми частями, известны экземпляры парадоксосизирин, у которых галеа и лацинии попарно соединены в две трубочки (рис. 8, *4–6*). Предполагается, что через две эти трубочки происходило всасывание жидкой пищи. Таким образом, единого пищевого канала у парадоксосизирин не было. Такое строение хоботка заставляет вспомнить о ротовом аппарате личинок сетчатокрылых, основу которого, как уже говорилось выше, также составляют две сосательные трубочки, хотя и образованные из других элементов. Два независимых пищевых канала в хоботке есть также у мелких примитивных чешуекрылых сем. Neopseustidae (Kristensen, Nielsen, 1981). Чтобы при сосании трубочки в хоботке парадоксосизирин были направлены в одну сторону, их придерживал сверху крышевидный лабрум с загнутыми краями (Khramov et al., 2019). Похожую роль лабрум играет и в ротовом аппарате личинок Coniopterygidae. Из-за того, что у парадоксосизирин, как и у кретаналлахин, вероятно, не было специальных «застежек», соединяющих створки хоботка, трубочки при попадании в смолу легко разваливались на две половинки (галеа и лацинию). Хоботок с такими торчащими в разные стороны ротовыми элементами виден у *Sidorchukatia gracilis* Khramov, 2019, а у *Protosiphoniella anthophila* Khramov, 2019 в собранном виде сохранилась одна из трубочек хоботка, тогда как другая разъехалась почти до основания. Принимая во внимание слабую консолидированность хоботка, можно предположить, что парадоксосизирины, подобно кретаналлахинам, всасывали жидкость за счет капиллярного эффекта, а не за счет работы мышечного насоса.

Высказывалось предположение, что парадоксосизирины могли использовать свой хоботок не только для нектарофагии, но и для кровососания или энтомофагии, причем роль колющего стилета отводилась игловидной лигуле (Makarkin, 2016). Эта точка зрения, однако, была оспорена на том основании, что в хоботке у парадоксосизирин

отсутствует внешний поддерживающий чехол, который бы предотвращал изгибание колющего стилета при прокалывании, в то время как такой чехол есть у комаров сем. Culicidae, полужесткокрылых и других насекомых с настоящим колюще-сосущим хоботком. Стилетовидные лацинии и галеа парадоксосизирин, хотя их вершина кажется заостренной, также не могли использоваться для прокалывания, поскольку по всей длине были покрыты щетинками, отходящими почти под прямым углом. Такие щетинки, очевидно, препятствовали бы проникновению стилетов в плотный субстрат, поэтому нектарофагия представляется единственно возможной опцией для парадоксосизирин (Khramov et al., 2019). Хотя никто не проводил точных подсчетов, складывается впечатление, что по обилию находок парадоксосизирины занимают второе место среди сетчатокрылых в бирманском янтаре после Berothidae, в коллекциях хранятся десятки этих насекомых (Yang et al., 2018). Благодаря своей многочисленности парадоксосизирины могли играть важную роль в опылении растений.

Итак, палеонтологическая летопись свидетельствует о том, что эпоха хоботковых сетчатокрылых продлилась по меньшей мере 65 млн лет, с середины юры до середины мела. За это время сосущий хоботок у сетчатокрылых независимо возникал трижды: один раз у общего предка Kalligrammatidae и Aeotheogrammatidae, один раз у Cretanallachiinae (Psychopsoidea fam. indet.) и близких к ним видов, и один раз у Paradoxosisyrinae (Sisyridae). Во всех трех случаях общий план строения ротового аппарата хоботковых сетчатокрылых был примерно одинаков – его неотъемлемыми составляющими были, во-первых, максиллярные и лабиальные щупики, по длине превосходящие хоботок или равные ему, и, во-вторых, удлиненные стилетовидные элементы, исполнявшие функцию всасывания (хоботок в собственном смысле слова). В то же время состав и способ соединения стилетовидных элементов существенно варьировали как от семейства к семейству, так и в их пределах.

Особенно примечателен тот факт, что у хоботковых сетчатокрылых были одинаково хорошо развиты обе пары щупиков, тогда как у конвергентно сходных с ними хоботковых чешуекрылых в строении щупиков наблюдается резкая асимметрия. А именно, у зубатых молей сем. Micropterigidae длинные максиллярные щупики участвуют в сборе пыльцы (Krenn et al., 2005), однако у хоботковых чешуекрылых, к питанию жидкой пищей, они демонстрирует тенденцию к сильной редукции, за исключением юкковых молей, которые используют вторично удлиненные максиллярные щупики для переноса пыльцы в рамках облигатного опылительного симбиоза. Напротив, лабиальные щупики у хоботковых чешуекрылых остаются более или менее развитыми и играют сенсорную роль (Krenn, 2010). Остается неясным, почему хоботковые сетчатокрылые не пошли по этому же пути, ведь для хеморецепции и осязания им наверняка хватило бы одной пары щупиков. Возможно, обе пары щупиков хоботковых сетчатокрылых в равной степени избежали редукции потому, что у них было какое-то дополнительное, неизвестное нам назначение. Нельзя исключать, что они функционировали как поддерживающие структуры, не давая стилетовидным элементам разъезжаться в стороны.

Нет никаких серьезных оснований полагать, что хоботковые сетчатокрылые использовали ротовые части для чего-либо помимо нектарофагии. Отсутствие мандибул делало невозможным для них питание твердой пищей. Кровососание, хищничество и питание соками растений также можно заведомо исключить, так как рыхлый, слабо интегрированный хоботок сетчатокрылых не подходил для прокалывания. Кроме того,

большинство хоботковых сетчатокрылых имело широкие крылья, явно не предназначенные для маневренного полета и преследования добычи; наличие глазчатых пятен на крыльях у некоторых каллиграмматид и кретаналлахин говорит о том, что они полагались на пассивную защиту и могли, подобно современным чешуекрылым, надолго задерживаться на репродуктивных органах растений в дневное время. Как уже говорилось, длина ротовых частей каллиграмматид и этеограмматид при крупных размерах тела была непропорционально маленькой. Мезозойские мухи и скорпионницы с хоботками сопоставимой длины, но гораздо более миниатюрным телом и крыльями могли легче добираться до репродуктивных органов растений, скрытых в густых зарослях.

Прямые свидетельства пищевого поведения хоботковых сетчатокрылых отсутствуют, если не считать пыльцы хейролепидиевых *Classopollis*, обнаруженной рядом со щупиками *Meioneurites spectabilis* из Каратау (Labandeira et al., 2016). Однако в данном местонахождении эта пыльца широко рассеяна по поверхности породы, так что ее связь с отпечатком каллиграмматиды, по всей видимости, случайна. Тем не менее, поскольку каллиграмматиды и этеограмматиды возникли в юрском периоде, задолго до появления цветковых растений, можно с уверенностью сказать, что первоначально они были связаны с голосеменными растениями, такими как беннеттитовые и кейтониевые (Labandeira et al., 2016), и могли сохранять с ними тесную связь вплоть до своего исчезновения в середине мелового периода.

С кретаналлахинами и парадоксосизиринами ситуация менее ясная – поскольку их появление в палеонтологической летописи пришлось на период радиации покрытосеменных, они могли с самого начала питаться нектаром из цветков с мелким венчиком, тогда как глубоко расположенные источники нектара для них были недоступны (Makarkin, 2016; Khramov et al., 2019). Но нельзя исключать, что они, подобно каллиграмматидам, посещали голосеменные растения. Неизвестно также, почему находки кретаналлахин и парадоксосизирин ограничиваются бирманским янтарем. С одной стороны, эти две группы могли пережить стремительный всплеск разнообразия (например, в связи с появлением цветковых) и столь же стремительный упадок, так что ограниченность их палеонтологической летописи объясняется кратковременностью их существования. С другой стороны, кретаналлахины и парадоксосизирины могли быть специфическим продуктом островной изоляции, в условиях которой, как предполагается, формировалась энтомофауна бирманского янтаря (Zhang et al., 2018; Westerweel et al., 2019), так что отсутствие данных сетчатокрылых в других местонахождениях может говорить об ограниченности их ареала. Если к середине мела прежние хоботковые сетчатокрылые в лице каллиграмматид уже вымерли на большой земле под давлением внешних факторов, таких как экспансия цветковых и вытеснение голосеменных, то крупные острова все еще оставались тем местом, где сетчатокрылые могли какое-то время позволить себе «экспериментировать» с хоботками.

IV. Diptera

Двукрылые – один из самых крупных отрядов насекомых с полным превращением, насчитывающий более 150 рецентных семейств и 160 000 видов (Pape et al., 2011; Lambkin et al., 2013; система отряда здесь и далее в целом принята по: Wiegmann, Yeates, 2017). Самые древние двукрылые найдены в начале среднего триаса; триасовые находки очень малочисленны, но уже в триасе этот отряд был распространен

всесветно, а в юре начинает занимать важное (часто – доминирующее) место в комплексах ископаемых насекомых (Калугина, Ковалев, 1985; Blagoderov et al., 2002). Одно из важнейших приобретений Diptera – видоизмененный ротовой аппарат имаго, в котором, если говорить о базовой комплектации Nematocera и низших Brachycera, сохраняется только одна из двух максиллярных лопастей – лациния, лабрум участвует в образовании пищевого канала, а лабиум превращается в чехол для парных ротовых частей и гипофаринкса, тогда как лабиальные щупики трансформируются в лабеллумы (Crampton, 1942; Wood, Borkent, 1989). Как уже было сказано, потеря одной из лопастей максиллы одновременно с преобразованием лабрума и лабиума происходят и у скорпионниц сем. Nannochoristidae (Crampton, 1942; Beutel, Baum, 2008). Исходным для двукрылых считается подобный сосущий ротовой аппарат, в котором цибариальный и глоточный насосы сочетаются с подвижными лабеллумами, которые втягивают жидкости в основном за счет капиллярного эффекта.

Хоботок двукрылых может служить для всасывания воды, продуктов разложения органических веществ, предварительно растворенных слюной твердых веществ, тканевых жидкостей животных, медвяной пади, различных растительных выделений и, наконец, цветочного нектара. Многие антофильные двукрылые питаются исключительно или преимущественно нектаром как высококалорийным источником углеводов. Больше половины рецентных семейств Nematocera и низших Brachycera включают антофилов и нектарофагов. Многочисленные примеры нектарофагии известны и среди Cyclorrhapha, и именно высшие мухи – самые известные опылители, хотя доля семейств, включающих нектарофагов, среди них гораздо ниже (менее 20 %) (Kevan, Baker, 1983; Larson et al., 2001; Woodcock et al., 2014). Помимо нектара в рацион антофильных двукрылых может входить пыльца. Иногда двукрылые прокалывают и высасывают отдельные пыльцевые зерна, как некоторые Ceratopogonidae, но обычно поглощают их целиком (Bombyliidae, некоторые Syrphidae и др.).

Двукрылые стоят на втором месте после пчел как по числу опыляемых ими видов растений (Ollerton, 2017), так и по объему переносимой пыльцы (Willmer et al., 2017). Например, на двукрылых приходится 67 % от общего числа всех насекомых, посещающих цветы на английских сельхозугодиях (Orford et al., 2015). Хотя по численности двукрылые обычно превосходят пчел, они считаются менее эффективными опылителями. Там же, где пчел мало или нет вовсе из-за экстремальных климатических условий, роль Diptera в опылении особенно важна, как это наблюдается в высокой Арктике, холодных высокогорьях чилийских Анд или альпийских лугах Новой Зеландии (Kevan, 1972; Primack, 1978; Arroyo et al., 1982). Среди двукрылых наиболее важными нектарофагами и опылителями считаются мухи сем. Syrphidae, за ними следуют Bombyliidae и Muscoidea (Larson et al., 2001), но таксономическое разнообразие нектарофагов и опылителей не ограничивается этими хорошо известными примерами. Мокрецы (сем. Ceratopogonidae) опыляют плантации таких тропических культур, как какао, гевея и авокадо (de Meillon, Wirth, 1991; Arnold et al., 2019). В умеренных и субтропических районах грибные комары сем. Mycetophilidae и Sciaridae эффективно опыляют лесные миофильные цветковые растения по крайней мере 8 семейств (Mesler et al., 1980; Mochizuki, Kawakita, 2018).

Ротовые части у большинства антофильных двукрылых относительно короткие, поэтому эти насекомые чаще ограничиваются посещением цветков с открытым или с коротким трубчатым венчиком. Мелкие двукрылые в поисках скрытого нектара могут

проникать также в сложно устроенные цветки Orchidaceae и цветки-ловушки Apocynaceae, Araceae и Aristolochiaceae (Kevan, Baker, 1983; Vogel, Martens, 2000; Larson et al., 2001; Ollerton et al., 2009). Нередко для извлечения труднодоступного нектара двукрылые используют удлиненные ротовые части. Самым ярким примером такой специализации служат некоторые Acroceridae, Nemestrinidae и Tabanidae, чьи хоботки могут в несколько раз превосходить по длине тело. В одном из часто цитируемых обзоров утверждается, что виды с удлиненным ротовым аппаратом есть в 20 семействах антофильных двукрылых (Gilbert, Jervis, 1998), однако по нашим подсчетам таких семейств не менее 30; за исключением Rhagionidae, все эти неучтенные Ф. Гилбертом и М. Джервисом семейства относятся к Nematocera. Ранг семейств давно принят для 5 из них (Limoniidae, Tanyderidae, Blephariceridae, Ceratopogonidae и Cecidomyiidae), а остальные повышены до ранга семейства относительно недавно (Pediciidae, Keroplatidae, Lygistorrhinidae, группа *Heterotricha*).

Далее мы подробно остановимся только на длиннохоботковых семействах двукрылых, отследив время появления в палеонтологической летописи находок их представителей с сохранившимся хоботком. При таком подходе вне рассмотрения оказываются многие несомненные нектарофаги с короткими ротовыми частями, хотя для некоторых из них существуют ископаемые свидетельства участия в опылении. Например, в бирманском янтаре обнаружено бибиономорфное двукрылое *Cascoplecia* Poinar, 2010 (перенесено в Bibionidae: Pape et al., 2011), на лапках которого найдены два типа пыльцы (Poinar, 2010); правда, пока остается непонятным, относится ли она к голо- или к покрытосеменным (Grimaldi et al., 2019).

Nematocera – одна из самых недооцененных групп нектарофагов. К примеру, в недавней обширной сводке при обзоре длиннохоботковых двукрылых, сосущих жидкости, обсуждаются исключительно Brachycera, а из комаров упомянуты лишь Culicidae (Krenn, 2019: Table 3.4). Поэтому мы рассмотрим палеонтологическую летопись всех семейств Nematocera, включающих длиннохоботковые виды, даже если такие виды не найдены в ископаемом состоянии. Из Brachycera мы сосредоточимся только на семействах, для которых известны ископаемые представители с сохранившимся длинным хоботком, бегло упомянув также Syrphidae и антофильных Schizophora в связи с важностью этих групп. Такие семейства низших Brachycera, как Apioceridae, Mydidae и Vermileonidae, включающие длиннохоботковых нектарофагов, останутся за пределами настоящего обзора по причине отсутствия в палеонтологической летописи их представителей с длинными хоботками.

Длинный хоботок у двукрылых не всегда следует расценивать как указание на нектарофагию, поскольку этот орган часто служит также для хищничества или кровососания (известны и более экзотические варианты, например, у кулицид и галлиц – питание жидкостью, отрыгиваемой муравьями). Проблема интерпретации приобретает особую остроту, когда ископаемый вид относится к тем группам двукрылых, в которых в настоящее время эти типы питания практикуются в различных сочетаниях, как в случае Culicidae, Ceratopogonidae, Tabanidae, Empididae и др. На исключительную нектарофагию у Nematocera и низших Brachycera указывают лишь отсутствие или заметная редукция мандибул, хотя наличие функциональных мандибул не препятствует потреблению нектара в дополнение к другим видам пищи (Nagatomi, Soroida, 1985). На палеонтологическом материале, разумеется, невозможно ни доказать, ни опровергнуть подобное совместительство. Состав и тонкое строение ротовых

частей, необходимые для реконструкции пищевого поведения, далеко не всегда различимы даже на янтарных инклюзах (Лукашевич, Мостовский, 2003). Иногда жесткие мандибулярные стилеты у ископаемых экземпляров все же видны, что позволяет отличить длиннохоботковых хищников и кровососов, возможно, примешивавших к своей диете нектар, от чистых нектарофагов.

1. Nematocera

Удлинение ротового аппарата у Nematocera может достигаться двумя принципиально разными путями (Crampton, 1942).

1. Удлиняется клипеус (часть головной капсулы) и, сливаясь с геной и связанными головными склеритами, образует неподвижную склеротизованную трубку – рострум, а собственно ротовые части располагаются на вершине рострума и остаются короткими (*Elephantomyia*, Limoniidae; *Gnoriste*, Mycetophilidae).

2. Клипеус сравнительно короткий, а удлиняются сами ротовые части – либо большинство элементов более или менее равномерно (*Anopheles*, Culicidae), либо удлиняются только лабеллумы, далеко заходя за вершину лабрума (*Geranomyia*, Limoniidae; *Neocurupira*, Blephariceridae).

У Nematocera оба варианта могут встречаться в пределах одного семейства (табл. 3), различаясь даже на ископаемом материале благодаря максиллярным щупикам, основание которых расположено у вершины клипеуса и маркирует начало собственно ротовых частей.

Limoniidae – единственное современное семейство комаров, известное из самого древнего местонахождения двукрылых Вогезы во Франции (средний триас; Lukashevich, Ribeiro, 2019). Это одно из самых крупных семейств Nematocera, включающее почти 11 000 видов (Pape et al., 2011) и имеющее всесветное распространение. Лимонииды были широко распространены уже в триасе: они известны не только из Европы, но и из Азии и Северной Америки (Shcherbakov et al., 1995; Blagoderov et al., 2007).

Многие долгоножки – афаги, среди них есть также антофилы и, вероятно, нектарофаги, однако удлиненные хоботки в этом огромном семействе известны всего у 4 рецентных родов, хотя некоторые из них относятся к самым крупным. Встречаются оба варианта удлинения: у *Helius* Lepeletier et Serville, 1828, *Elephantomyia* Osten Sacken, 1860 и *Toxorhina* Loew, 1850 развит длинный рострум, а у *Geranomyia* Haliday, 1933 удлинены сами ротовые части с довольно длинными гипофаринксом, лабрумом и лабиумом, а очень длинные лабеллумы далеко выдаются за вершину всех остальных ротовых частей (табл. 3), при этом, как и во всем семействе, ни мандибул, ни лациний нет. Все 3 рода с рострумом известны из эоценового балтийского янтаря (*Geranomyia* не обнаружен; табл. 4), а вся «длинноносая четверка» найдена в миоценовом доминиканском янтаре (Podenas, Poinar, 2001; Kopeć et al., 2016). *Geranomyia* относится к подсем. Limoniinae, а 3 рода с рострумом многие авторы считают близкородственными, но объединяют их в группы разного ранга в разных подсемействах (Савченко, 1983; Ribeiro, Amorim, 2002; Ribeiro, 2008) вплоть до выделения подсем. Elephantomyiinae (Petersen et al., 2010). Вероятно, эти два типа ротовых аппаратов сформировались независимо друг от друга.

Таблица 3. Древнейшие ископаемые находки рецентных семейств Nematocera (Diptera) и их представителей с длинным ротовым аппаратом с указанием типа его удлинения у рецентных родов

Семейство	Время появления	Первый длинный ротовой аппарат (время появления, род)	Удлиненный рострум	Ротовые части		Источник
				удлинены равномерно	удлинены лабеллумы	
Pediciidae	J_2	R	*Ornithodes*	–	–	Coquillett, 1900
Limoniidae	Tr_2	K_1; *Helius*	*Elephantomyia*	–	*Geranomyia*	Crampton, 1942
Tanyderidae	J_1	$J_{1–2}$; *Praemacrochile*	*Peringueyomyina*	*Eutanyderus*	–	Alexander, 1927; эта статья
Psychodidae	J_1	K_1; *Paleopsychoda*	–	*Lutzomyia*	–	Quate, Vockeroth, 1981
Blephariceridae	J_2	R	–	*Paltostoma*	*Apistomyia*	Stuckenberg, 2004
Culicidae	K_2	K_2; *Burmaculex*	–	*Anopheles*	–	Crampton, 1942
Chironomidae	Tr_3	J_3; *Cretaenne*	–	–	*Rhinocladius*	Edwards, 1931
Ceratopogonidae	K_1	K_1; *Gerontodacus*	–	*Atrichopogon* (*Lophomyidium*)	–	Wirth, 1994
Keroplatidae	K_1	Pg_2; *Antlemon*	–	*Antlemon*	*Rhynchorfelia*	Baez, Santos-Pinto, 1981; Matile, 1988
Mycetophilidae	K_1	N_1; *Aphrastomyia*	*Gnoriste*	–	*Aphrastomyia*	Crampton, 1942; Coher, Lane, 1949
Lygistorrhynidae	K_1	Pg_2; *Palaeognoriste*	–	–	*Lygistorrhina*	Blagoderov, 2017
Cecidomyiidae	J_3/K_1	R	*Contarinia*	*Ozirhincus*	*Farquharsonia*	Gagné, Byers, 1984
Sciaridae	K_2	R	–	*Eugnoriste*	–	Steffan, 1981
Группа *Heterotricha*	Pg_2	R	*Rhynchoheterotricha*	–	–	Freeman, 1960

Helius – космополитный род, включающий более 230 рецентных видов (здесь и ниже видовой состав родов долгоножек принят по: Oosterbroek, 2020). Мало какой ныне живущий род может похвастаться настолько богатой палеонтологической летописью. Еще в середине XIX в. первый вымерший вид *Helius* был описан из эоценового балтийского янтаря (Loew, 1850), из которого к настоящему времени известно 9 видов (Kania, 2014), а всего из кайнозойских местонахождений Евразии и Северной Америки описано уже 22 вида этого рода (Podenas, 2002; Podenas, Poinar, 2012; Wu et al., 2019; Krzemiński et al., 2019). Род известен с раннего мела и уже в мезозое он был широко распространен (Rayner, Waters, 1990; Ribeiro, 2002; Kania et al., 2018). Вымершие виды *Helius*, как и рецентные, заметно различаются по длине ротового аппарата (Kania et al., 2016): он может быть длинным, в 3–5 раз длиннее головы (*H. fossils* Kania, 2014), или коротким, вдвое короче головы (*H. krzeminskii* Ribeiro, 2002). В мезозое самый длинный относительно тела рострум описан у раннемелового *H. ewa* Krzemiński et al., 2014 (достигает трети длины тела: рис. 9, *1*; см. табл. 4), но из того же ливанского янтаря известен другой вид, чей рострум не длиннее головы (Kania et al., 2013; Krzemiński et al., 2014). Среди долгоножек это единственный длиннохоботковый род, существовавший уже в мезозое, а среди Nematocera – единственный мезозойский нектарофаг с длинным хоботком, известный с раннего мела, для которого можно исключить кровососание и хищничество из-за наличия рострума, неизвестного при таком способе питании, и в связи с отсутствием мандибул у рецентных видов.

Elephantomyia – широко распространенный род, включает около 130 рецентных видов. У рода один из самых длинных рострумов среди лимониид: и у рецентных, и у вымерших видов рострум может быть длиннее головы в 6–10 раз и даже длиннее тела (Alexander, 1931; Zhang et al., 2015; см. табл. 4). Относительно длинный рострум встречается и у мелких, и у крупных видов: у *E. baltica* Alexander, 1931 рострум длиной 8.5 мм равен по длине крылу, а у *E. grata* Podenas, Poinar, 2001 трехмиллиметровый рострум равен по длине телу (Kopeć et al., 2016; рис. 9, *2*). Род слабо представлен в ископаемой летописи: хотя 3 первых вымерших вида были описаны еще в середине XIX в. из балтийского янтаря (рис. 9, *3*), в котором *Elephantomyia* довольно часто встречается, сейчас известны всего 7 видов и все – из кайнозойских янтарей: 6 из балтийского и 1 из доминиканского (Podenas, Poinar, 2001; Kania, 2015a).

Род *Toxorhina* включает около 150 рецентных видов, у которых рострум нередко достигает длины тела. Именно этот род (в статье Р. Сингера ошибочно указан как *Leptotarsus*) не только является нектарофагом, но участвует в сложном процессе опыления орхидеи *Habenaia parviflora* в Бразилии наряду с бабочками-огневками (сем. Pyralidae; Singer, 2001). Род известен с кайнозоя, самый древний вид *Toxorhina* (*Ceratocheilus*) *eridana* (Meunier, 1917) описан из балтийского янтаря, его рострум примерно равен по длине брюшку (Alexander, 1931), как и у *Toxorhina* (*Ceratocheilus*) *mexicana* Kopeć et al., 2016.

Geranomyia – один из самых крупных космополитных родов, включает около 350 рецентных видов; хоботок может быть и коротким, но часто достигает половины длины тела (Hancock, 2011; Lantsov, 2015). *Geranomyia* – обычный нектарофаг на цветках с трубчатым венчиком, часто встречается на сложноцветных. Вымершие представители очень редки и ограничены кайнозоем, самый древний – *G. euchara* Podenas et Poinar, 2001 описан из доминиканского янтаря по единственному самцу. Это единственный

Таблица 4. Некоторые мезозойские и кайнозойские длиннохоботковые Nematocera (Diptera)

Семейство	Вид	PL (мм)	PL/HL	Местонахождение, возраст	Источник
Limoniidae	*Helius ewa* Krzemiński et al., 2014	♂0.75*	3.1*	Ливанский янтарь, K_1	Krzemiński et al., 2014; эта статья, рис. 9, *1*
	H. alavensis Kania et al., 2016	0.42	1.5*	Испанский янтарь, K_1	Kania et al., 2016
	H. spiralensis Kania et al., 2018	♂0.47	1.72	Испанский янтарь, K_1	Kania et al., 2018
	H. botswanensis Rayner et Waters, 1990	1.6*	1.65*	Орапа, K_2	Rayner, Waters, 1990
	H. mutus Podenas, 2002	♀1.9–2.0	5*	Балтийский янтарь, Pg_2	Podenas, 2002
	Elephantomyia longirostris (Loew, 1851)	2.66–4.2	6*	Балтийский янтарь, Pg_2	Kania, 2015a; эта статья, рис. 9, *3*
	E. grata Podenas et Poinar, 2001	♂3.3 3.0	10*	Доминиканский янтарь, N_1	Podenas, Poinar, 2001; Kopeć et al., 2016; эта статья, рис. 9, *2*
	Toxorhina eridana (Meunier, 1917)	♂4.0	–	Балтийский янтарь, Pg_2	Alexander, 1931
	T. mexicana Kopeć et al., 2016	♀4.67	12	Мексиканский янтарь, N_1	Kopeć et al., 2016
	Geranomyia euchara Podenas et Poinar, 2001	♂1.9	3.6	Доминиканский янтарь, N_1	Podenas, Poinar, 2001
	Trentepohlia (*Onutia*) *damzeni* Podenas, 2003	♀1.0	2*	Балтийский янтарь, Pg_2	Podenas, 2003; эта статья, рис. 9, *4*
Tanyderidae	*Praemacrochile stackelbergi* Kalugina, 1985	♂0.8	1.3	Новоспасское, J_{1-2}	Калугина, Ковалев, 1985; Lukashevich, Krzemiński, 2009
	P. ansorgei Lukashevich et Krzemiński, 2009	♀1.1	1.6	Каратау, J_3	Lukashevich, Krzemiński, 2009
	P. kaluginae Lukashevich et Krzemiński, 2009	♀1.2	2.0	Каратау, J_3	Lukashevich, Krzemiński, 2009
	Dacochile microsoma Poinar et Brown, 2004	♀0.37* ♂0.26	1.4* 0.8	Бирманский янтарь, K_2	Poinar, Brown, 2004, 2006
	Macrochile spectrum Loew, 1850	♀1.5–2.0 ♂2.0–2.8	1.6* 2.0–2.9*	Балтийский янтарь, Pg_2	Crampton, 1926; Alexander, 1931; Wichard et al., 2009; эта статья, рис. 9, *5*

Psychodidae	*Phlebotomites brevifilis* Hennig, 1972	♂0.18*	1.0*	Ливанский янтарь, K_1	Hennig, 1972
	Ph. burmaticus Ain Malak et al., 2013	♀0.23	2.3	Бирманский янтарь, K_2	Ain Malak et al., 2013
	Paleopsychoda jacquelinae Azar et al., 1999	♀0.25*	1.2*	Ливанский янтарь, K_1	Azar et al., 1999
	P. zherikhini Azar et al., 2007	0.16*	1.0	Таймырский янтарь, K_2	Azar et al., 2007
	Eophlebotomus carentonensis Azar et al., 2003	♀0.3*	1.3*	Французский янтарь, K_1	Azar et al., 2003
	Datzia sp.	♀0.3*	1.0*	Бирманский янтарь, K_2	Stebner et al., 2015
	Palaeomyia burmitis Poinar, 2004	♀0.14*	1.0*	Бирманский янтарь, K_2	Poinar, 2004
	Lutzomyia shleei Peñalver et Grimaldi, 2006	♀0.5*	2.1*	Доминиканский янтарь, N_1	Peñalver, Grimaldi, 2006
Culicidae	*Burmaculex antiquus* Borkent et Grimaldi, 2004	♀0.7*	2.3	Бирманский янтарь, K_2	Borkent, Grimaldi, 2016; эта статья, рис. 10, *1*
	Priscoculex burmanicus Poinar et al., 2019	♀1.0	2.1*	Бирманский янтарь, K_2	Poinar et al., 2019
	Eoaedes damseni (Szadziewski, 1998)	♂1.84	4.0*	Балтийский янтарь, Pg_2	Szadziewski, 1998
	Coquillettidia gedanica Szadziewski et al., 2019	♂1.9	3.5*	Балтийский янтарь, Pg_2	Szadziewski et al., 2019c
	Culiseta kishenehn Harbach et Greenwalt, 2012	♀2.2–2.4	5.0*	Кишенен, Pg_2	Harbach, Greenwalt, 2012
	Toxorhynchites mexicanus Zavortink et Poinar, 2008	♀5.5	7.5*	Мексиканский янтарь, N_1	Zavortink, Poinar, 2008
Chironomidae	*Cretaenne rasnicyni* Lukashevich et Przhiboro, 2011	♀0.6	1.5	Шар Тэг, J_3	Lukashevich, Prziboro, 2011; эта статья, рис. 10, *2*
	C. kobeyssii Azar et al., 2008	♀0.3*	1.2	Ливанский янтарь, K_1	Azar et al., 2008
	Burmochlus madmaxi Giłka et al., 2020	♂0.2	1.3	Бирманский янтарь, K_2	Giłka et al., 2020
	Eoprocladius hoffeinsorum Szadziewski et al., 2018	♀0.6* ♂	1.5 1.4	Балтийский янтарь, Pg_2	Szadziewski et al., 2018

Таблица 4 (*продолжение*)

Семейство	Вид	PL (мм)	PL/HL	Местонахождение, возраст	Источник
Ceratopogonidae	*Gerontodacus skalskii* (Szadziewski et Arillo, 1998)	♀0.3*	2.0	Испанские янтари, K_1	Szadziewski, Arillo, 1998
	Burmahelea neli Szadziewski et Sontag, 2019	♀0.27*	1.4	Бирманский янтарь, K_2	Szadziewski et al., 2019b
	Culicoides bojarskii Szadziewski et Dominiak, 2019	♀0.33*	2.1	Бирманский янтарь, K_2	Szadziewski, et al., 2019a; эта статья, рис. 10, *3*
	C. yoosti Borkent, 2000	♀	2.5*	Янтарь Нью-Джерси, K_2	Borkent, 2000b
	C. filipalpis Remm, 1976	♀0.75	1.9–2.0*	Таймырский и канадский янтари, K_2	Borkent, 1995; Szadziewski, 1996
	Ceratopalpomyia eocenica Szadziewski, 1988	♀ ♂	1.4* 0.8*	Балтийский янтарь, Pg_2	Szadziewski, 1988
	Forcipomyia tuberculosa Szadziewski, 1993	♀	1.2*	Саксонский янтарь, Pg_2	Szadziewski, 1993
Keroplatidae	*Antlemon* sp.	♀0.76	2.0	Балтийский янтарь, Pg_2	Hoffeins et al., 2010; эта статья, рис. 10, *5*
Mycetophilidae	*Aphrastomyia planistylus* Baxter, 1994	♂0.35*	1.4*	Доминиканский янтарь, N_1	Baxter, Poinar, 1994
Lygistorrhinidae	*Palaegnoriste affine* Meunier, 1912	♀0.75–0.95 ♂0.95	2.3* 1.9*	Балтийский янтарь, Pg_2	Blagoderov et al., 2010; http://sciaroidea.info/taxonomy/41600; эта статья, рис. 10, *4*
	Indorrhina sahni Stebner et Grimaldi, 2017	♀0.81	2.1	Индийский янтарь, Pg_2	Stebner et al., 2017
	Lygistorrhina indica Stebner et Grimaldi, 2017	♀0.9 ♂?0.5	2.2–3.3 2.3	Индийский янтарь, Pg_2	Stebner et al.., 2017

П р и м е ч а н и е. Обозначения как в табл. 1, 2.
* – измерения по опубликованным иллюстрациям.

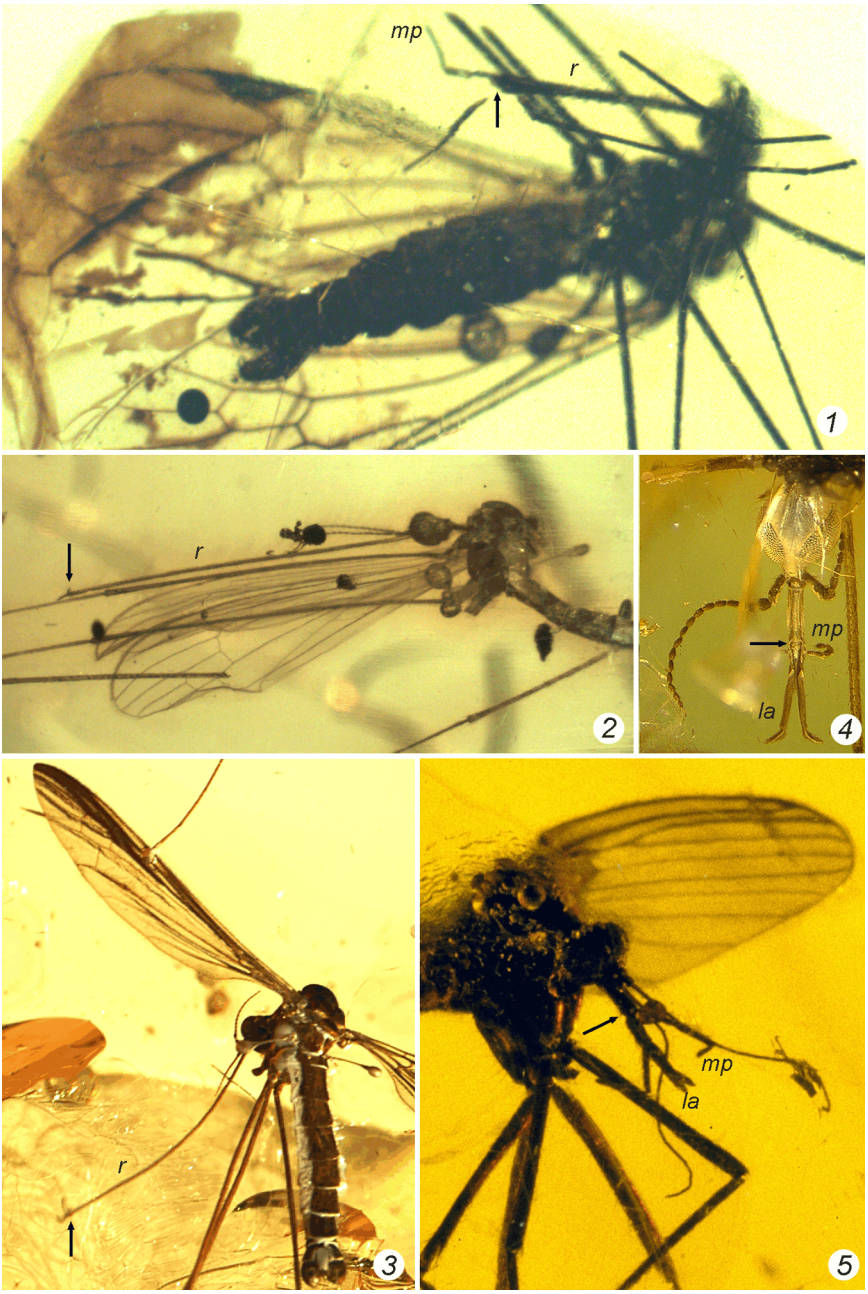


Рис. 9. Длиннохоботковые Tipulomorpha и Psychodomorpha (Diptera) из янтарей.

1 – Helius ewa Krzemiński et al., 2014 (Limoniidae), ливанский янтарь, нижний мел; фото И. Кани; *2 – Elephantomyia grata* Podenas et Poinar, 2001 (Limoniidae), доминиканский янтарь, миоцен; фото И. Кани; *3 – E. longirostris* (Loew, 1851) (Limoniidae), балтийский янтарь, эоцен; фото И. Кани; *4 – Trentepohlia* (*Onutia*) *damzeni* Podenas, 2003 (Limoniidae), балтийский янтарь, эоцен; фото С. Поденаса; *5 – Macrochile spectrum* Loew, 1850 (Tanyderidae), балтийский янтарь, эоцен; фото В. Вихарда.

la – лабеллум, *r* – рострум, остальные обозначения как на рис. 1–6.

Стрелка указывает на границу лабрума.

вид рода, к настоящему времени описанный из янтарей; известны еще две находки в олигоцене и миоцене Европы (Evenhuis, 2020).

Особняком стоит *Trentepohlia* Bigot, 1854 – крупный космополитный род, объединяющий около 300 рецентных видов. Удлиненный хоботок не характерен для этого рода. У единственного мезозойского вида, *T.* (*Paramongoma*) *dzeura* Podenas et Poinar, 2009 (бирманский янтарь), как и у остальных 10 вымерших кайнозойских видов из рецентных подродов, ротовые части короткие или не сохранились (Podenas, Poinar, 1999, 2001, 2009; Podenas, 2005; Kania, 2015b; Krzemiński et al., 2019; Ngô-Muller et al., 2019). Но у одного вида, *T.* (*Onutia*) *damzeni* Podenas, 2003 (балтийский янтарь) из вымершего подрода удлиненные ротовые части у обоих полов (Podenas, 2003, 2005); это редкий пример наличия хоботка в таксоне родовой группы, у современных представителей которого его нет. Строение ротовых частей сходно с таковым у *Geranomyia* (рис. 9, *4*): вытянутый клипеус сочетается с вытянутым лабиумом с длинными лабеллумами, но лабрум заметно короче, а ротовой аппарат оказывается в два раза длиннее головы – подобное соотношение неизвестно нам у рецентных видов этого рода.

Странно, что при таком обилии и разнообразии специализированных рецентных нектарофагов до сих пор неизвестны представители каких-либо вымерших родов долгоножек с длинным хоботком.

Pediciidae – небольшое семейство долгоножек, известное с середины юры (Lukashevich, 2009). Только один рецентный род *Ornithodes* Coquillett, 1900 с двумя видами имеет удлиненный ротовой аппарат (Coquillett, 1900), причем длинный рострум (в 1.5 раза длиннее головы) обнаружен лишь у типового вида. В ископаемом состоянии ни *Ornithodes*, ни какие-либо другие педицииды с рострумом не обнаружены (Alexander, 1931; Podenas, 2001; Gao et al., 2015; Лукашевич, 2020).

Tanyderidae – небольшое реликтовое семейство, насчитывающее в современной фауне всего полсотни видов (Eskov, Lukashevich, 2015). По многим признакам семейство считается одним из самых примитивных в отряде, однако из триасовых отложений до сих пор неизвестно, первые находки – из ранней юры (Ansorge, 1994).

Прямых наблюдений за питанием танидерид до сих пор нет, но для некоторых современных родов можно уверенно предполагать нектарофагию на основании особенностей строения удлиненного ротового аппарата с сильно редуцированными или утраченными мандибулами (Е. Л., личные данные). Известны оба типа удлинения (см. табл. 3): длинный склеротизованный рострум и короткие собственно ротовые части у южноафриканского эндемика *Peringueyomyina* Alexander, 1921 (Alexander, 1927) или равномерно удлиненные ротовые части и заметный клипеус у австралийского *Eutanyderus* Alexander, 1928. Эти роды принадлежат к разным подсемействам, Nannotanyderinae и Tanyderinae, которые известны из мезозоя, однако рострум у вымерших танидерид пока не обнаружен, несмотря на довольно многочисленные находки. Второй вариант с удлиненными ротовыми частями известен в палеонтологической летописи давно: у первой описанной танидериды из балтийского янтаря, *Macrochile spectrum* Loew, 1850, хорошо развитый клипеус примерно равен по длине голове, а сами равномерно удлиненные ротовые части могут быть в два раза длиннее головы (Crampton, 1926: fig. 3; Alexander, 1931: fig. 1; Wichard et al., 2009: fig. 10.09; рис. 9, *5*). Подобный ротовой аппарат известен у *Eutanyderus* и предполагает нектарофагию. Промеры ротовых частей балтийских танидерид были сделаны только Ч. Алек-

сандером для *M. spectrum*, но, судя по опубликованным иллюстрациям и личным наблюдениям, у *M. hornei* Krzemiński et al., 2013 ротовой аппарат тоже сильно удлинен (Krzemiński et al., 2013: fig. 13), а у *Podemacrochile baltica* (Podenas, 1997) он ненамного длиннее головы (Podenas, 1997: fig. 1).

Удлиненные ротовые части, заметно превышающие по длине голову, встречаются у мезозойских родов танидерид не позже средней юры, например, у нескольких азиатских видов *Praemacrochile* Kalugina, 1985 (Калугина, Ковалев, 1985, рис. 2; Lukashevich, Krzemiński, 2009: figs.1 A; 4 B, F, G; Dong et al., 2015: figs. 7, 8; см. табл. 4). Самый древний вид с удлиненнным хоботком, *P. stackelbergi* Kalugina, 1985, описан из ранней или средней юры Сибири (Калугина, Ковалев, 1985), и это первая находка хоботка у двукрылых. Отсутствие данных о тонком строении этих хоботков не позволяет делать выводы о питании юрских танидерид. Только в отношении *Dachochile* Poinar et Brown, 2004 из мелового бирмита есть некоторая определенность: судя по фото (ни промеров, ни рисунков нет), у самок ротовые части немного длиннее головы (у самцов – короче), с зазубренными мандибулами (Poinar, Brown, 2004, 2006: fig. 5). Для этого рода логично предположить кровососание или хищничество (очень редкий вариант среди Nematocera) как основной тип питания, а не потребление свободных жидкостей, одним из вариантов которого является нектарофагия. По аналогии с москитами можно предполагать у мезозойских танидерид только комбинированное питание, причем источником углеводов могла быть и медвяная падь, а специализацию к нектарофагии можно реконструировать лишь у кайнозойских танидерид.

Psychodidae известны с ранней юры (Ansorge, 1994). Эти близкие родственники танидерид оказались гораздо более успешными и широко распространенными – в современной фауне их более 3000 видов (Pape et al., 2011). Удлиненные ротовые части с хорошо развитыми стилетами известны у москитов (подсем. Phlebotominae) (Quate, Vockeroth, 1981). Эти печально знаменитые кровососы позвоночных, например *Phlebotomus papatasi* (Scopoli, 1786) и *Lutzomyia longipalpis* (Lutz, Neiva, 1912), могут протыкать и высасывать зеленые части растений, а также дополнительно питаться и медвяной падью, и нектаром цветов из разных семейств, проявляя при этом избирательность (Petts et al., 1997; Müller et al., 2011). Найти сведения об исключительной нектарофагии у каких-либо родов с удлиненным хоботком не удалось. Вероятно, не является кровососом типовой род подсем. Horaiellinae с длинным хоботком (Tonnoir, 1933; Curler, Priyadarsanan, 2015), но данных о питании представителей этого рода нет, а по длинным мандибулам и укороченным максиллам у самок *Horaiella* Tonnoir, 1933 можно предположить хищничество на насекомых. Horaiellinae обнаружены в мелу, у самцов обоих видов из бирманского янтаря ротовые части короткие, самки их неизвестны (Curler et al., 2019).

Phlebotominae неплохо представлены в палеонтологической летописи. Род *Lutzomyia* França, 1924 известен с миоцена, представители рода разнообразны и многочисленны в доминиканском и мексиканском янтарях, их ротовые части вместе с клипеусом бывают в два раза длиннее головы, длинные мандибулы хорошо развиты, исключительно у самок отмечено гранулированное содержимое желудков, а в качестве сининклюзов обнаружена шерсть млекопитающих, так что кровососание на млекопитающих, по крайней мере, у нескольких видов, несомненно (Peñalver, Grimaldi, 2006; Ibáñez-Bernal et al., 2014). Род *Phlebotomus* Rondani et Berté, 1840 известен с середины мела, ротовые части вида из бирманского янтаря примерно равны по длине голове, а ротовые части

других меловых родов Phlebotominae бывают и короче, и длиннее головы (Hennig, 1972; Poinar, 2004; Ain Malak et al., 2013; Stebner et al., 2015).

С раннего мела и в других подсемействах психодид известны хоботки, примерно равные по длине голове, а именно среди мелового подсем. Datziinae и у вымерших родов неясной систематической принадлежности (Azar et al., 1999, 2003, 2007; Stebner et al., 2015; см. табл. 4). Часто у этих меловых инклюзов видны мандибулы, поэтому для них реконструируется кровососание, но комбинированное питание исключать нельзя.

Blephariceridae обнаруживаются с середины юры (Lukashevich et al., 2006), однако ископаемые находки чрезвычайно редки. Известно всего 30 современных родов, ротовые части их представителей редуцированы или хорошо развиты: самки многих видов с длинными зазубренными мандибулами хищничают, высасывая гемолимфу других насекомых, способ питания самцов и самок без мандибул неизвестен, но предполагается афагия либо нектарофагия (Courtney, 2017). У вероятных нектарофагов встречаются два варианта удлинения собственно ротовых частей (см. табл. 3). В трибе Paltostomini (Blepharicerinae) в пределах одного рода *Paltostoma* Schiner, 1866 обнаружены удивительно разнообразные, но всегда равномерно удлиненные ротовые части: с выраженным половым диморфизмом или без него, с мандибулами и без них, чаще длинные, но иногда короткие (Edwards, 1929; Stuckenberg, 2004). В другой трибе этого же подсемейства Apistomyiini лишь лабиум сильно удлинен за счет лабеллумов (в несколько раз длиннее головы), лабрум гораздо короче лабиума, максиллы очень короткие (Crampton, 1942: fig. 3d; Stuckenberg, 2004). Мандибулы обычно отсутствуют, но обнаружены у некоторых родов; склеротизация их всегда ослаблена, и размеры обычно уменьшены (Zwick, 1998). Кажется, опубликовано лишь одно наблюдение за питанием имаго Apistomyiini – типовой вид *Apistomyia elegans* Bigot, 1862 не раз наблюдали на цветах (в интернете можно найти множество фотографий этого европейского вида на дуднике), но, вероятно, триба полностью состоит из нектарофагов, судя по удлиненным лабеллумам с густой сетью псевдотрахей, приспособленных для капиллярного втягивания жидкостей (Zwick, 1998). Ископаемых находок Paltostomini и Apistomyiini пока нет.

Ни у одной из 4 мезозойских блефарицерид удлиненные ротовые части не обнаружены (Lukashevich, Shcherbakov, 1997; Lukashevich et al., 2006; Zhang, Lukashevich, 2007), напротив, есть свидетельства хищного образа жизни: типичный «хищный» клюв, пучок щетинок на вздутом основании последнего членика лапки (calcipala) и зазубренные коготки. Не описанный формально комар из бирманского янтаря (Grimaldi et al., 2002: fig. 35b), судя по фотографии, может относиться к хищному роду *Philorus* Kellogg, 1903 (Blepharicerini; Zhang, Lukashevich, 2007). Достоверные находки ископаемых блефарицерид кайнозойского возраста отсутствуют.

Culicidae – это, вероятно, самое известное семейство Nematocera с длинным хоботком, включающее почти 3600 ныне живущих видов (Harbach, 2020). В мезозое семейство появилось поздно, в середине мела, и мезозойские находки очень редки, описаны всего 3 монотипических рода по 4 инклюзам из бирманского и канадского янтарей (Poinar et al., 2000; Borkent, Grimaldi, 2004, 2016; Poinar et al., 2019). У меловых кулицид хоботки короткие по меркам семейства, по крайней мере, у 2 из 3 родов (см. табл. 4; рис. 10, *1*). У *Burmaculex* Borkent et Grimaldi 2004 и *Priscoculex* Poinar et al., 2019 из бирманского янтаря хоботок удлинен незначительно (примерно в 2 раза

длинее головы), лабеллумы короткие, мандибулы не видны. *У Paleoculicis* Poinar et al., 2000 из канадского янтаря строение и длина хоботка неизвестны из-за неполной сохранности единственного инклюза.

Кайнозойских находок заметно больше: известно около 3 десятков ископаемых кулицид этого возраста, относящихся как к вымершим, так и к рецентным родам (Edwards, 1923; Szadziewski, 1998; Solórzano Kraemer, 2007; Szadziewski, Gilka, 2011; Harbach, Greenwalt, 2012; Krzemiński et al., 2019; Szadziewski et al., 2019c). Хоботки кайнозойских видов очень длинные, типичные кулицидные, обычно в 3.5–5 раз длиннее головы (см. табл. 4) и состоят из равномерно удлиненных ротовых частей.

Неоднократно сообщалось, что кровососущие Culicidae обоих полов посещают репродуктивные органы покрытосеменных для питания, причем диапазон растений очень широк, а форма цветков не имеет решающего значения. Комары были замечены на цветах 17 семейств растений, включая орхидеи (Grimstad, deFoliart, 1974; Magnarelli, 1983; Woodcock et al., 2014). Так, в опылении бореальной орхидеи *Platanthera obtusata* участвуют комары *Ochlerotatus communis* (De Geer, 1776) и *O. canadensis* (Theobald, 1901) (Thien, 1969) – широко распространенные массовые виды, активные кровососы позвоночных. Нектарофагия самок – постоянное дополнение к белковому питанию, но нельзя исключить и временное или даже постоянное замещение кровососания в определенные периоды или на определенных территориях. В любом случае, очевидно, что типичный кулицидный ротовой аппарат хорошо приспособлен и для кровососания, и для нектарофагии.

Toxorhynchites Theobald, 1901 – единственный рецентный род из обнаруженных в кайнозое, самки которого не пьют кровь, а оба пола сосут нектар и другие сахаристые выделения растений. Прямых наблюдений за питанием немного, но самки разных видов отмечены на цветках Apiaceae, Asteraceae, Hydrangeaceae, Lamiaceae и Rubiaceae (Knab, 1911 и др.). Длинный хоботок имеет нестандартную форму – он жесткий в базальной половине, не прямой и не торчит вперед, как обычно у комаров, а согнут посередине почти под прямым углом, поскольку тонкая дистальная часть отогнута вниз и назад (Coetzee, 2017: figs 29, 31.1). У *Toxorhynchites* (*Toxorhynchites*) *mexicanus* Zavortink, Poinar, 2008 из мексиканского янтаря такая же форма хоботка (Zavortink, Poinar, 2008: fig. 2), что позволяет уверенно реконструировать нектарофагию и для этого миоценового вида.

Chironomidae – это одно из самых разнообразных ныне семейств двукрылых, включает почти 7000 видов (Pape et al., 2011). Семейство известно начиная с позднего триаса (Krzemiński, Jarzembowski, 1999), в мезозое было широко распространено (Калугина, Ковалев, 1985).

Имаго рецентных хирономид короткоживущие, имеют очень короткие ротовые части (заметно короче головы) и обычно не питаются. Однако, как в любом большом семействе, из этого правила есть исключения, например, в подсемействах Podonominae (см. далее) и Orthocladiinae. Некоторые виды рода *Smittia* Holmgren, 1869 (Orthocladiinae) оказались самыми частыми посетителями цветков примитивных покрытосеменных сем. Winteraceae в Новой Зеландии (Lloyd, Wells, 1992), а в арктических районах Канады виды *Smittia*, в том числе вид с говорящим названием *S. longirostris* Goetghebuer, 1937, были собраны на цветках камнеломки (род *Saxifraga*) (Kevan, 1972). Ротовые аппараты этих несомненных нектарофагов по длине не превы-

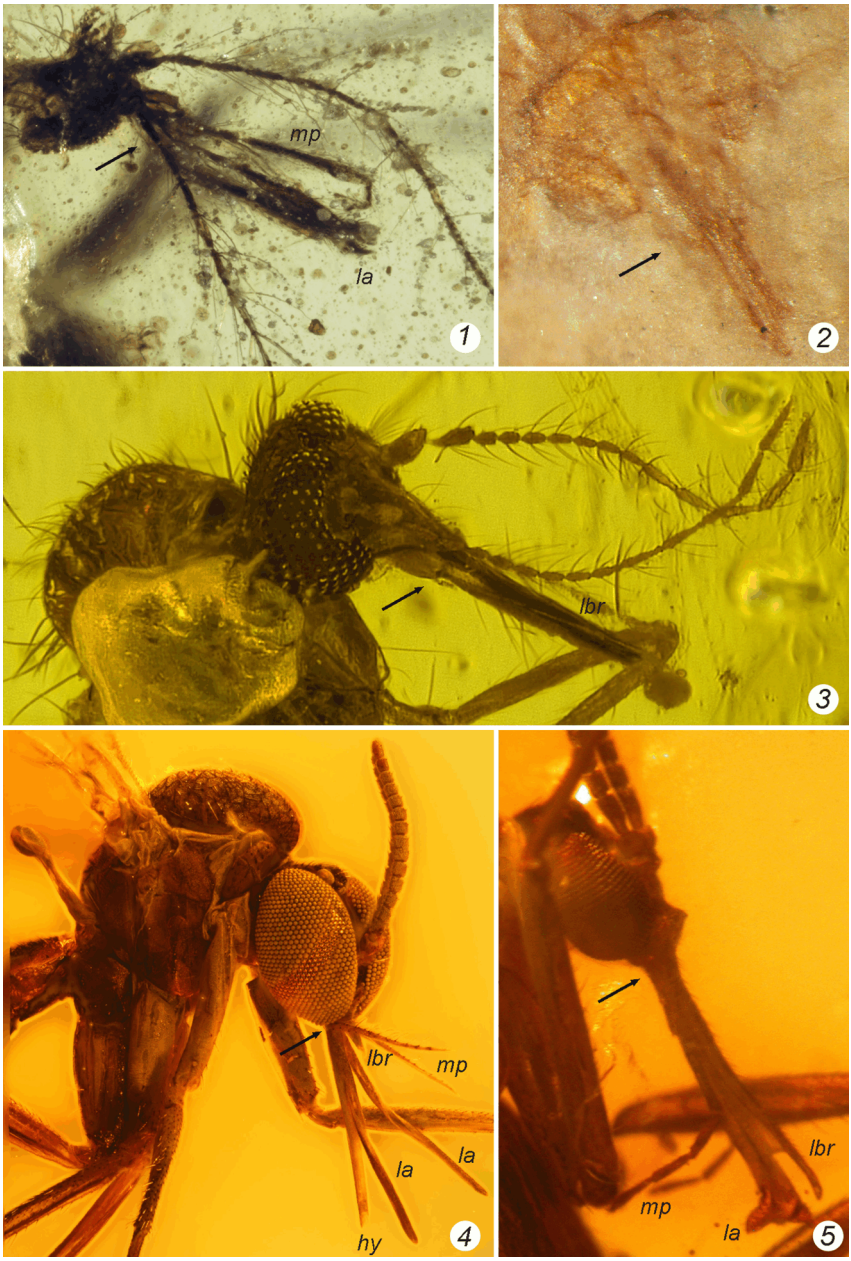


Рис. 10. Длиннохоботковые Culicomorpha и Bibionomorpha (Diptera).

1 – Burmaculex antiquus Borkent et Grimaldi, 2004 (Culicidae), бирманский янтарь, верхний мел; фото А. Боркента; *2 – Cretaenne rasnicyni* Lukashevich et Przhiboro, 2011 (Chironomidae), Шар Тэг (Монголия), верхняя юра; *3 – Culicoides bojarskii* Szadziewski et Dominiak, 2019 (Ceratopogonidae), бирманский янтарь, верхний мел; фото Р. Шадзевского; *4 – Palaegnoriste affine* Meunier, 1912 (Lygistorrhinidae), балтийский янтарь, эоцен; фото В. А. Благодерова; *5 – Antlemon* sp. (Keroplatidae), балтийский янтарь, эоцен; фото К. и Г. Хоффайнсов.

Обозначения как на рис. 1–9.

Стрелка указывает на границу лабрума.

шают высоты головы и могут считаться заметными только на фоне большинства видов этого семейства. Действительно впечатляющие хоботки обнаружены у других ортокладиин, в двух близких родах *Rhinocladius* Edwards, 1931 и *Pseudorthocladius* Goetghebuer, 1943.

Хоботок *Rhinocladius* очень длинный, может в 4 раза превосходить высоту головы и на первый взгляд напоминает хоботок Culicidae. Удлинение ротовых частей у видов этого рода происходит исключительно за счет лабиума, причем почти вся эта немалая длина приходится на лабеллумы, тогда как другие ротовые части остаются короткими (Edwards, 1931), как у блефарицерид трибы Apistomyiini. У всех 3 известных видов *Rhinocladius* лабеллумы удлиненные, но самые впечатляющие они у *Rh. longirostris* Edwards, 1931: у обоих полов лабеллумы почти равны по длине телу и составляют 3/4 длины крыла (Edwards, 1931; Saether, Andersen, 2003). Хоботок сходного строения с удлиненными лабеллумами (и без мандибул) обнаружен и у *Pseudorthocladius macrostomus* Soponis, 1980, хотя у большинства остальных видов этого рода ничего подобного нет. Вероятно, хоботки этих мелких ортокладиин, не превышающие 1.5 мм, приспособлены для втягивания нектара, но точных данных на этот счет до сих пор нет (Soponis, 1980; Saether, Andersen, 2003).

В ископаемом состоянии подобные хоботки с очень длинными лабеллумами, приспособленные только для нектарофагии, у Chironomidae не найдены. Удлиненные ротовые части описаны у кайнозойских Tanypodinae из балтийского янтаря (Meunier, 1916; Szadziewski et al., 2018): у *Cricotopiella rostrata* Meunier, 1916 они равны по длине голове, а у *Eoprocladius hoffeinsorum* Szadziewski et al., 2018 хоботок вместе с клипеусом в 1.4–1.5 раза длиннее головы. Лабрум у этих двух видов удлинен, а состав остальных ротовых частей неясен, виден только лабиум с хорошо развитыми, мясистыми недлинными лабеллумами. В недавней статье подробно разбираются почти все известные примеры удлинения ротовых частей у вымерших и ныне живущих хирономид (Szadziewski et al., 2018). Остается, однако, непонятным, почему авторы убеждены в отсутствии парных стилетов у этих кайнозойских видов, ведь у обоих типовых экземпляров *Eo. hoffeinsorum* ротовые части плотно сомкнуты, т. е. внутренние стилеты не могут быть видны. Похожее удлинение ротовых частей отмечено также у хирономид, предположительно отнесенных к мезозойскому подсем. Aenneinae: у позднеюрской *Cretaenne rasnicyni* Lukashevich et Przhiboro, 2011 хоботок вместе с клипеусом в 1.5 раза длиннее головы (Lukashevich, Przhiboro, 2011; рис. 10, *2*). Этот род не обсуждается Р. Шадзиевским с соавторами, хотя, судя по всему, мандибулы были зазубрены и функционировали у всех мезозойских видов *Cretaenne* Azar et al., 2008 и у некоторых меловых родов из подсем. Tanypodinae (Azar et al., 2008). Подобные зазубренные мандибулы найдены у современных родов Podonominae с хорошо развитыми ротовыми частями, *Archeochlus* Brundin, 1966 и *Austrochlus* Cranston, 2002, для которых предполагают хищничество на насекомых, хотя прямых наблюдений и доказательств этого пока нет (Cranston et al., 2002). Похожие ротовые части (вместе с клипеусом в 1.3 раза длиннее головы), описаны недавно у меловой подономины, *Burmochlus madmaxi* Giłka et al., 2020, которую авторы считают близкой к *Archeochlus*, однако мандибулы у единственного самца не различимы (Giłka et al., 2020).

Таким образом, пока говорить о специализированных нектарофагах среди вымерших хирономид преждевременно, хотя для длиннохоботковых видов нельзя исключить двойной характер питания, как у мокрецов и кулицид. Присутствие в янтаре рядом с

Eo. hoffeinsorum многочисленной пыльцы (между прочим, лишь рядом с инклюзом самца) дает основание предполагать нектарофагию, но определенно свидетельствует только о том, что лёт этих хирономид происходил во время цветения, и не может считаться доказательством до обнаружения экземпляров с хорошо сохранившимися ротовыми частями.

Ceratopogonidae – крупное, всесветно распространенное семейство (почти 6200 ныне живущих и 300 вымерших видов), известное с раннего мела (Szadziewski, 1996; Borkent, Dominiak, 2020). Это семейство сегодня умеет все, т. е. демонстрирует практически весь спектр пищевого поведения. Среди мокрецов есть хищники мелких насекомых и эктопаразиты крупных насекомых и пауков, кровососы разнообразных позвоночных, некрофаги и нектарофаги. Редкие мокрецы не сосут ни кровь, ни гемолимфу, а питаются исключительно на растениях – медвяной падью, нектаром и сладкими выделениями, например, весь род *Dasyhelea* Kieffer, 1911, у представителей которого мандибулы отсутствуют или лишены зубцов, а ротовой аппарат короткий, что не мешает этому роду быть важным опылителем какао и гевеи (Gad, 1951; Глухова, 1981; de Meillon, Wirth, 1991; Borkent, 2017). *Dasyhelea* известен с эоцена (балтийский янтарь), длинные ротовые части не обнаружены ни у одного вымершего его вида (Szadziewski, 1988; 1993).

Обычно две пищевые стратегии у мокрецов наблюдаются в пределах одного рода и даже вида. Среди Forcipomyiinae преобладают энтомофаги (Szadziewski, 2018), многие из которых – антофилы и опылители, например, какао, гевеи и авокадо, а некоторые прокалывают и высасывают пыльцевые зерна (de Meillon, Wirth, 1991). В подсемействе известно несколько примеров удлиненных ротовых частей: в подродах *Lophomyidium* рода *Atrichopogon* Kieffer, 1906 и *Rhinohelea* рода *Forcipomyia* Meigen, 1818 длина ротовых частей вместе с сильно развитым клипеусом в 2–2.5 раза превосходит высоту головы. В обоих подродах хорошо развиты зазубренные мандибулы, при этом оба отмечены на цветах, например, *Forcipomyia* (*Rh.*) *briani* de Meillon et Wirth, 1979 – на трубчатых цветках *Erica* (Ericaceae), что свидетельствует о двойном характере питания (de Meillon, Wirth, 1979, 1991; Wirth, 1994).

Оба рода, *Forcipomyia* и *Atrichopogon*, известны в палеонтологической летописи с эоцена, *Forcipomyia* присутствует во многих кайнозойских янтарях, *Atrichopogon* – лишь в балтийском и доминиканском (Szadziewski, 1988, 2018; Szadziewski, Grogan, 1998). При этом в ископаемом состоянии не отмечены ни обсуждаемые подроды, ни какие-либо вымершие виды с очень длинным хоботком. Иногда в описании кайнозойских мокрецов упоминаются длинные ротовые части, но без промеров и иллюстраций трудно оценить их размеры. Вероятно, ротовые части обычно не превышают по длине голову, как можно судить по опубликованной фотографии *F. nadicola* Szadziewski, 2013 из среднеэоценового сахалинского янтаря (Szadziewski, Sontag, 2013). Изредка все же попадаются виды с ротовыми частями, которые немного длиннее головы, как у *F. miocenica* Szadziewski, 1993 и *F. tuberculosa* Szadziewski, 1993 из саксонского янтаря (Szadziewski, 1993). В составе Forcipomyiinae описан также монотипический меловой род *Burmahelea* Szadziewski et Sontag, 2019 из бирманского янтаря, у единственного вида которого ротовые части заметно длиннее головы и позволяют предположить комбинированное питание, так как строение мелкозазубренных лациний свидетельствует о питании гемолимфой насекомых (Szadziewski et al., 2019b).

Culicoides Latreille, 1809 (подсем. Ceratopogoninae) – злостный кровосос и самый крупный космополитный род в семействе, включает 1400 видов, из которых полсотни вымерших (Borkent, Dominiak, 2020). Среди хозяев *Culicoides* в основном млекопитающие и птицы, изредка рептилии и даже рыбы, а один из подродов *Trithecoides* Wirth et Hubert, 1959 питается кровью и, вероятно, гемолимфой из насосавшихся комаров Culicidae и москитов Psychodidae (Borkent, 2017). Но и в этом роде есть явно «некровожадные» виды с редуцированными зубцами на мандибулах или вовсе без мандибул, для которых предполагается нектарофагия (Wirth, Hubert, 1962). *Culicoides* известен из янтарей позднего мела и кайнозоя, причем описано несколько меловых видов с длинными ротовыми частями (Remm, 1976; Szadziewski, 1996; Borkent, 2000b; Szadziewski et al., 2019a). Самые длинные ротовые части, в два раза превышающие по длине голову, обнаружены у *Culicoides filipalpis* Remm, 1976, *C. yoosti* Borkent, 2000 и *C. bojarskii* Szadziewski et Dominiak, 2019 (см. табл. 4; рис. 10, *3*). Для многих меловых видов, в том числе для *C. filipalpis* из канадского янтаря, по ротовым частям реконструируется кровососание (Borkent, 1995), которое, как и у рецентных видов этого рода, вероятно, совмещалось с нектарофагией у обоих полов.

У раннемеловых родов *Archiculicoides* Szadziewski, 1996 и *Gerontodacus* Borkent, 2019 и у позднемелового рода *Alautunmyia* Borkent, 1996, чье положение в семействе не определено, ротовые части не короче (Borkent, 1996), а часто – заметно длиннее головы, например у *G. punctus* (Borkent, 2000) и *A. unus* (Borkent, 2000) из ливанского янтаря (Borkent, 2000a) и у *G. skalskii* (Szadziewski et Arillo, 1998) из испанского янтаря (родовая принадлежность видов по: Borkent, 2019). По тонкозазубренным мандибулам и зазубренным лациниям для обоих родов уверенно реконструируется кровососание, но детали ротовых частей испанского вида неясны (Szadziewski, Arillo, 1998; Pérez-de la Fuente et al., 2011).

Получается, что удлиненные ротовые части довольно обычны у меловых мокрецов, однако почти всегда можно предполагать комбинированное питание, а не исключительную нектарофагию.

Keroplatidae – космополитное семейство грибных комаров почти с 1000 видов (Pape et al., 2011), известное с раннего мела и особенно хорошо представленное в кайнозойских янтарях (Blagoderov, Arillo, 2002). Ротовые части обычно короткие, но варьируют от очень коротких до длинных у нескольких родов, изредка в несколько раз превышают длину головы, например у *Antlemon* Loew, 1871 и *Rhynchoplatyura* de Meijere (Baez, Santos-Pinto, 1981; Vockeroth, 1981).

У родов *Rhynchoplatyura* и *Rhynchorfelia* Matile, 1988 самая длинная часть ротовых частей – это тонкие лабеллумы, которые далеко выдаются за вершину лабрума и составляют около половины длины хоботка. Максиллярные щупики при этом многочлениковые, но короткие (Edwards, 1925; Matile, 1988; Hippa et al., 2005). Чаще хоботок кероплатид состоит из равномерно удлиненных ротовых частей, причем лабиум удлиняется за счет прементума, который в несколько раз длиннее лабеллумов (*Antlemon*), но иногда удлинены массивные и мясистые лабеллумы (*Asindulum* Latreille, 1805). Оба этих рода отмечены на цветках Apiaceae, Asteraceae и Saxifragaceae (Bechev, 2010). У эоценового *Antlemon* sp. из балтийского янтаря (см. табл. 4; рис. 10, *5*) обнаружен длинный хоботок такого же строения, как и у рецентных видов этого рода, с равномерно удлиненными лабрумом и лабиумом и короткими лабеллумами, но с длинными

максиллярными щупиками (Hoffeins et al., 2010). Ни у каких других ископаемых кероплатид удлинение ротовых частей не прослеживается.

Mycetophilidae – космополитное семейство грибных комаров, включающее более 4500 видов (Pape et al., 2011) и известное с раннего мела (Благодеров, 1995). Ротовой аппарат иногда редуцирован, обычно развит нормально, но изредка удлинен; самый известный пример – *Gnoriste* Meigen, 1818 с очень длинным рострумом, в 5–7 раз длиннее головы и почти равным по длине телу (Crampton, 1942; Vockeroth, 1981). Некоторые виды камнеломковых, как с открытыми, так и с закрытыми цветками, опыляются исключительно или преимущественно представителями этого рода (Goldblatt et al., 2004; Okuyama et al., 2008).

У Mycetophilidae могут удлиняться не только рострум, но и собственно ротовые части. У *Aphrastomyia* Coher et Lane, 1949 ротовые части бывают короткими, но обычно они в два раза длиннее головы. У этого рода нет рострума, лабрум, лабиум и гипофаринкс удлинены одинаково, лацинии короче, а несклеротизованные лабеллумы длиннее лабиума, к которому причленены подвижно и обычно подвернуты внутрь (Coher, Lane, 1949; Jaschhof, Kallwein, 2004; Hippa et al., 2005). Самцы типового вида *Aphrastomyia* были пойманы на гниющих фруктах, других данных о питании рода нет. У единственного ископаемого представителя рода, *A. planistylus* Baxter, 1994 из доминиканского янтаря, ротовые части имеют типичное строение, у самца длина их немного превышает высоту глаз; на фото виден характерный подгиб лабеллумов внутрь (Baxter, Poinar, 1994: fig. 13).

Mycetophilidae – одни из самых многочисленных двукрылых в ископаемой летописи, описано около 400 вымерших видов, львиная доля из них (около 2/3) – из балтийского янтаря и, как обычно в кайнозое, это большей частью представители рецентных родов (Evenhuis, 1994). Странно, что среди многочисленных балтийских инклюзов не нашлось ни одного *Gnoriste*, хотя ныне этот род широко распространен в Голарктике. Давно описаны два экземпляра кайнозойских *Gnoriste*: из эоцена США (Scudder, 1877; ротовые части в описании не упомянуты, рисунка нет) и из олигоцена Франции (Curtis, 1829; Heer, 1856; Théobald, 1937). Французский экземпляр описан и дважды переописан, но родовая принадлежность осталась под вопросом, поскольку жилкование крыла близко к жилкованию *Gnoriste*, но не идентично ему, а характерного для рода рострума Н. Теобальд не нашел (Théobald, 1937: 324, Pl. XX: fig. 22). У остальных кайнозойских (Meunier, 1904) и мезозойских мицетофилид (Благодеров, 1997, 1998; Blagoderov, Grimaldi, 2004) не удалось обнаружить никаких упоминаний о длинных хоботках, обычно ротовые части у них заметно короче головы.

Lygistorrhinidae – это широко распространенное в тропиках и субтропиках небольшое семейство грибных комаров, включающее 16 родов, из которых половина вымершие. Это единственное семейство специализированных нектарофагов среди Nematocera. Хоботок состоит из короткого лабрума, длинных гипофаринкса и лабиума, удлиненного за счет лабеллумов, но иногда – и за счет прементума. Уникальная черта ротового аппарата этих комаров – очень длинные одночлениковые максиллярные щупики (Thompson, 1975; Hippa et al., 2005; Blagoderov, 2017). Прямых наблюдений за питанием Lygistorrhinidae мало. Вероятно, по большей части это нектарофаги-генералисты. Представители семейства замечены на разнообразных Asteraceae и единичных Adoxaceae, Anacardiaceae, Diapensiaceae и Hydrangeaceae (Thompson, 1975;

Berton, 2018), а также в колбовидных «цветках-ловушках» Apocynaceae (Ollerton et al., 2009).

Длина хоботка Lygistorrhinidae сильно варьирует и среди рецентных, и среди вымерших родов – от очень короткого (1/10 высоты головы) до очень длинного, в 3–6 раз длиннее головы, что характерно для рецентного рода *Lygistorrhina* Skuse, 1890. Этот космополитный род известен с кайнозоя; у вымерших видов, найденных в индийском и доминиканском янтарях, ротовые части длинные, в 2–3 раза длиннее головы, а длинные одночлениковые максиллярные щупики составляют около 2/3 общей длины хоботка (Grunt, 2012; Stebner et al., 2017). У эоценовых родов *Palaeognoriste* Meunier, 1904 (балтийский и индийский янтари; рис. 10, *4*) и *Indorrhina* Stebner et Grimaldi, 2017 (индийский янтарь) ротовые части умеренно удлиненные, в 1.3–2.3 раза длиннее высоты головы (см. табл. 4), а максиллярные щупики составляют от половины до 2/3 длины хоботка (Grimaldi, Blagoderov, 2001; Blagoderov et al., 2010; Stebner et al., 2017; Blagoderov, 2020).

Короткие ротовые части среди Lygistorrhinidae можно встретить у рецентного рода *Seguyola* Matile, 1990 (Blagoderov, 2017), у эоценового рода *Parisognoriste* Blagoderov et al., 2010 (парижский янтарь) и у всех 5 родов из меловых янтарей. У всех у них ротовые части гораздо короче головы, а максиллярные щупики обычные, короткие и многочлениковые (Blagoderov, Grimaldi, 2004; Blagoderov et al., 2010). Таким образом, у Lygistorrhinidae удлинение ротовых частей и одночлениковых максиллярных щупиков произошло лишь в кайнозое.

Cecidomyiidae – одно из самых крупных семейств двукрылых, включает более 6300 видов (Pape et al., 2011). Большинство взрослых галлиц не питаются и имеют очень короткие ротовые части, но, как обычно, есть несколько исключений (см. табл. 3).

Род *Ozirhincus* Rondani, 1840 – несомненный антофил, связанный с цветками Anthemideae (Asteraceae). У 3 из 4 видов рода обнаружены заметные ротовые части, превосходящие по длине голову, функция которых до сих пор неясна (Dorchin et al., 2015). Уникальная комбинация длинного рострума, примерно равного по длине голове, и таких же длинных узких лабеллумов, которые в два раза длиннее лабрума и гипофаринкса, обнаружена у *Contarinia prolixa* Gagné et Byers, 1984, единственного из 300 видов рода; данных о питании этого вида нет. У *Farquharsonia rostrata* Collin, 1922 – третий вариант развития длинных ротовых частей, где основную роль играют очень крупные опушенные лабеллумы, превышающие по длине голову. Эти галлицы питаются жидкостью, которую отрыгивают муравьи (Gagné, Byers, 1984). Интересно, что у комаров рода *Malaya* Leicester, 1908, ведущих аналогичный образ жизни, коленчатый длинный хоботок тоже густо опушен и дистально расширен (Coetzee, 2017: fig. 31.30).

Галлицы известны начиная с границы юры и мела (Ковалев, 1990). Семейство обильно представлено практически во всех янтарях мелового возраста (Arillo, Nel, 2000). Из балтийского янтаря их описывают с начала XX в. (Meunier, 1904), обнаружены галлицы и в других кайнозойских янтарях, например в мексиканском и доминиканском (Fedotova, Perkovsky, 2019). Тем не менее, никаких указаний на наличие длинных ротовых частей у вымерших галлиц нам обнаружить не удалось.

Sciaridae – широко распространенное семейство, включает чуть менее 2500 видов (Pape et al., 2011). Ротовые части обычно короткие, как исключение – удлиненнные у *Eugnoriste* Coquillett, 1896, причем у типового вида *Eu. occidentalis* Coquillett, 1896 хоботок в 3 с лишним раза длиннее головы, но у других видов может быть и короче головы. Ротовые части удлинены равномерно, с небольшими лабеллумами (Steffan, 1981: fig. 3). Этот небольшой род (7 видов) отмечен на цветках, например, Adoxaceae и разнообразных Asteraceae (Cockerell, 1897; Mohrig, Kauschke, 2017).

Самый древний представитель семейства описан из мелового бирманского янтаря, а подавляющее большинство ископаемых сциарид известно из кайнозойских янтарей (Camier, Nel, 2019). Никаких указаний на длинные ротовые части у вымерших сциарид нам обнаружить не удалось, а род *Eugnoriste* неизвестен в ископаемом состоянии.

Группа *Heterotricha* включает десяток редких родов Sciaroidea, большинство видов в составе которых описано по единичным типовым экземплярам (Chandler, 2002). Только у рода *Rhynchoheterotricha* Freeman, 1960 обнаружен очень длинный рострум, при этом у типового вида *Rh. stuckenbergae* Freeman, 1960 рострум в 3 раза длиннее головы (Jaschhof, 2017: fig. 23.1), тогда как у второго вида, *Rh. chandeleri* Hippa et Vilkamaa, 2006 рострум отсутствует, а ротовые части короткие (Hippa, Vilkamaa, 2006). Отмечено питание самцов *Rh. stuckenbergae* на цветках Ericaceae (Freeman, 1960), других сведений о питании видов этого рода нет (Jaschhof, 2017). В ископаемом состоянии род *Rhynchoheterotricha* неизвестен. В составе этой группы описаны лишь 3 вымерших (эоценовых) вида *Heterotricha* Loew, 1850, все – с короткими ротовыми частями (Meunier, 1904; Chandler, 2002).

Стоит упомянуть, что *Rh. stuckenbergae* обитает в финбоше – поясе вечнозеленой кустарниковой растительности средиземноморского типа, растущей на бедных песчаных почвах в Капской области ЮАР. В финбоше сконцентрировано небывалое количество длиннохоботковых родов, причем часто это уникумы в своих семействах, на что обратил внимание Б. Штукенберг (Stukenberg, 1998). Именно здесь обитают и другие уже упомянутые Nematocera **(**танидериды *Peringueyomyina*, мокрецы *Forcipomyia* (*Rhinohelea*) *briani***)** и низшие Brachycera: *Arthroteles* – единственный род рагионид с очень длинными ротовыми частями, *Moegistorhynchus longirostris* – длиннохоботковая неместринида-рекордсмен, несколько видов длиннохоботковых слепней *Philoliche* и вермилеонид *Leptynoma* Westwood, 1876.

Как ясно из приведенного обзора, удлиненные рострумы и хоботки у вымерших Nematocera встречаются в тех же семействах, в которых они есть и сейчас. Нет ни одного примера, когда какое-либо семейство обладало такими приспособлениями в прошлом, но не обладало бы им в настоящее время. Недавно длинный хоботок был указан для юрской Chaoboridae (Labandeira, 2019: fig. 17.11a), но это сообщение основано на ошибочной интерпретации рисунка при первоописании: без пересмотра материала за хоботок была принята нога *Dixamima villosa* Rohdendorf, 1964 (Родендорф, 1964). У большинства мезозойских хаоборид действительно довольно заметные ротовые части (Лукашевич, 1996), но никаких хоботков ни у вымерших, ни у рецентных видов пока не обнаружено.

Удлиненные ротовые аппараты, предназначенные для нектарофагии, возникали у Nematocera от случая к случаю, на разной морфологической основе, часто в пределах

семейства в неродственных таксонах, иногда – только у единичных видов рода. В ходе исторического развития Nematocera подобные морфологические инновации многократно воспроизводились в разных семействах, но не приводили к мощной эволюционной радиации, за исключением, возможно, *Helius* и нескольких других крупных родов длиннохоботковых Limoniidae. Среди Nematocera есть лишь одно семейство специализированных длиннохоботковых нектарофагов – Lygistorrhinidae, но и оно насчитывает меньше десятка рецентных родов, причем длиннохоботковые формы появляются в этом семействе лишь в кайнозое.

2. Brachycera

В отличие от Nematocera, длинный склеротизованный рострум для Brachycera не характерен, для нектарофагии им служат только удлиненные ротовые части, т. е. хоботок в узком смысле слова. Хоботки Brachycera, предназначенные для извлечения труднодоступного нектара, можно опознать не только по относительной длине, но и по узким лабеллумам с небольшим числом псевдотрахей (Зайцев, 1992; Gilbert, Jervis, 1998; Krenn et al., 2005). В противоположность Nematocera, у Brachycera лабеллумы никогда не вносят существенный вклад в удлинение хоботка, эту роль берет на себя прементум, но, как и у Nematocera, ротовые части могут быть или равномерно удлиненными (Empididae), или с коротким лабрумом и длинным лабиумом (Acroceridae). У короткоусых двукрылых наличие длинных и очень длинных хоботков характерно главным образом для парафилетической группы прямошовных (Orthorrhapha), или низших Brachycera. Для круглошовных (Cyclorrhapha) наиболее типичны короткие мясистые хоботки с широкими лабеллумами, изобилующие псевдотрахеями. Такие хоботки больше подходят для потребления нектара в открытых цветках, а также для сбора пыльцы и подлизывания пищи с различных поверхностей. Виды с хоботками подобного строения (а также с редуцированным ротовым аппаратом) часто встречаются и среди низших Brachycera, причем в тех же семействах, что и длиннохоботковые виды, так что сама по себе принадлежность вымерших двукрылых к определенному семейству при отсутствии сохранившихся ротовых частей мало что может сказать о способе их питания.

Мы рассмотрим лишь те семейства Brachycera, чьи представители с удлиненными ротовыми частями присутствуют в палеонтологической летописи.

Rhagionidae – единственное современное семейство мух, известное из самого древнего местонахождения двукрылых Вогезы во Франции (средний триас; Krzemiński, Krzemińska, 2003). Это единственная находка семейства в триасе, а ее неполная сохранность может вызывать сомнения в принадлежности именно к этому семейству (Blagoderov et al., 2007). Однако уже в ранней юре рагиониды были широко распространены (известны из Германии и Индии; Ansorge, 1996; Mostovski, Jarzembowski, 2000; Krzemiński, Ansorge, 2005), а весь юрский период можно смело назвать временем рагионид – они очень разнообразны и обычно доминируют по численности среди мух, а в мелу постепенно сдают доминирующие позиции (Mostovski, 2009). Это реликтовое семейство ныне включает лишь 16 родов, тогда как вымерших родов описано в два раза больше, но они еще ожидают ревизии (Kerr, 2010; Pape et al., 2011; Zhang, 2013).

Данных о питании многих современных рагионид нет, но среди них встречаются энтомофаги, гематофаги и единственный специализированный нектарофаг – длиннохоботковый южноафриканский эндемик *Arthroteles* Bezzi, 1926. Хоботок с равномерно

удлиненными ротовыми частями у большинства видов *Arthroteles* в 1.5–2 раза длиннее головы вместе с клипеусом, но у *A. longipalpis* Nagatomi et Nagatomi, 1990 хоботок чуть длиннее головы (Stuckenberg, 1956; Nagatomi, Nagatomi, 1990). Древнейший представитель рагионид с относительно длинным хоботком, *Elliprhagio macrosiphonius* Han et al., 2019, описан недавно из средней юры Китая. Хоботок у него довольно тонкий, чуть короче головы. Авторы предполагают для этого вида кровососание (Han et al., 2019), что сомнительно, поскольку мандибулы у него не обнаружены, а у рецентных рагионид-гематофагов *Spaniopsis* White, 1915 и *Symphoromyia* Frauenfeld, 1867 ротовые части мясистые и несут широкие лабеллумы, изобилующие псевдотрахеями (Kerr, 2010). Похожие мясистые ротовые части были описаны и у предполагаемого мезозойского гематофага *Palaeoarthroteles mesozoicus* Kovalev et Mostovski, 1997 (Ковалев, Мостовский, 1997; Лукашевич, Мостовский, 2003; рис. 11, *2*, *3*). Ничего похожего не видно на опубликованной фотографии головы *E. macrosiphonius* (Han et al., 2019: fig. 1B), а хоботок этого вида с узкими лабеллумами гораздо больше напоминает хоботок *A. longipalpis* (Nagatomi, Nagatomi, 1990: fig. 6). Из этого же китайского местонахождения описана еще одна рагионида, *Trichorhagio gregarius* Zhang, 2013, с хоботком и узкими лабеллумами, опушенными телом и ногами и максиллярными щупиками, покрытыми длинными волосками (Zhang, 2013: fig. 1), – все эти признаки характерны также для *Arthroteles*, поэтому нектарофагия у этих двух юрских родов кажется гораздо более вероятным типом питания, чем гематофагия.

Tabanidae – космополитное семейство, насчитывающее более 4400 видов и известное с раннего мела (Мостовский и др., 2003; Pape et al., 2011). Слепни – хорошо известные кровососы, пьют кровь млекопитающих, птиц и рептилий, при этом активно посещают цветы. В семействе нередки и строгие нектарофаги (González, Floras, 2004), но исключительной длины достигают лишь хоботки видов с комбинированной диетой. Род *Philoliche* Wiedemann, 1820 совмещает гематофагию с высокоспециализированной нектарофагией благодаря разделению хоботка на две функциональные части: в состав базальной входят короткие колющие стилеты (включающие мандибулы), а дистальная образована удлиненным прементумом, который погружается в венчик цветка и отгибается в сторону при прокалывании кожи (Панов, 2008; Karolyi et al., 2014). По абсолютной и относительной длине хоботка, который в 1.5–3 раза длиннее тела, слепни рода *Philoliche* могут соперничать с длиннохоботковыми Nemestrinidae, занимая в Южной Африке ту же экологическую нишу (Goldblatt, Manning, 2000). Самые обычные слепни, такие как *Chrysops* Meigen, 1803, у которых колющий хоботок просто удлинен, но не подразделен на две части, тоже могут использовать его двояким образом: чтобы добираться сквозь густую шерсть к коже и чтобы извлекать нектар из глубоких околоцветников (Lall, Davies, 1971).

В связи с этими фактами не удивляет существование разноречивых интерпретаций питания длиннохоботковых мезозойских Tabanomorpha. Так, длиннохоботковый вид *Palaepangonius eupterus* Ren, 1998 из нижнего мела Китая изначально был отнесен к подсем. слепней Pangoniinae, которое содержит вышеупомянутый род *Philoliche*, и причислен к нектарофагам (Ren, 1998b). Д. Гримальди счел предположение об антофильности *Palaepangonius* «неубедительным», указав, что данный род, скорее всего, относится не к Pangoniinae (Tabanidae), а к Rhagionidae, для которых характерно хищничество и кровососание (Grimaldi, 1999). Но, очевидно, отнесение *Palaepangonius* к рагионидам ничего не меняет в вопросе о его возможном типе питания, поскольку, как и среди слепней, среди современных рагионид также есть нектарофаги. Позднее род

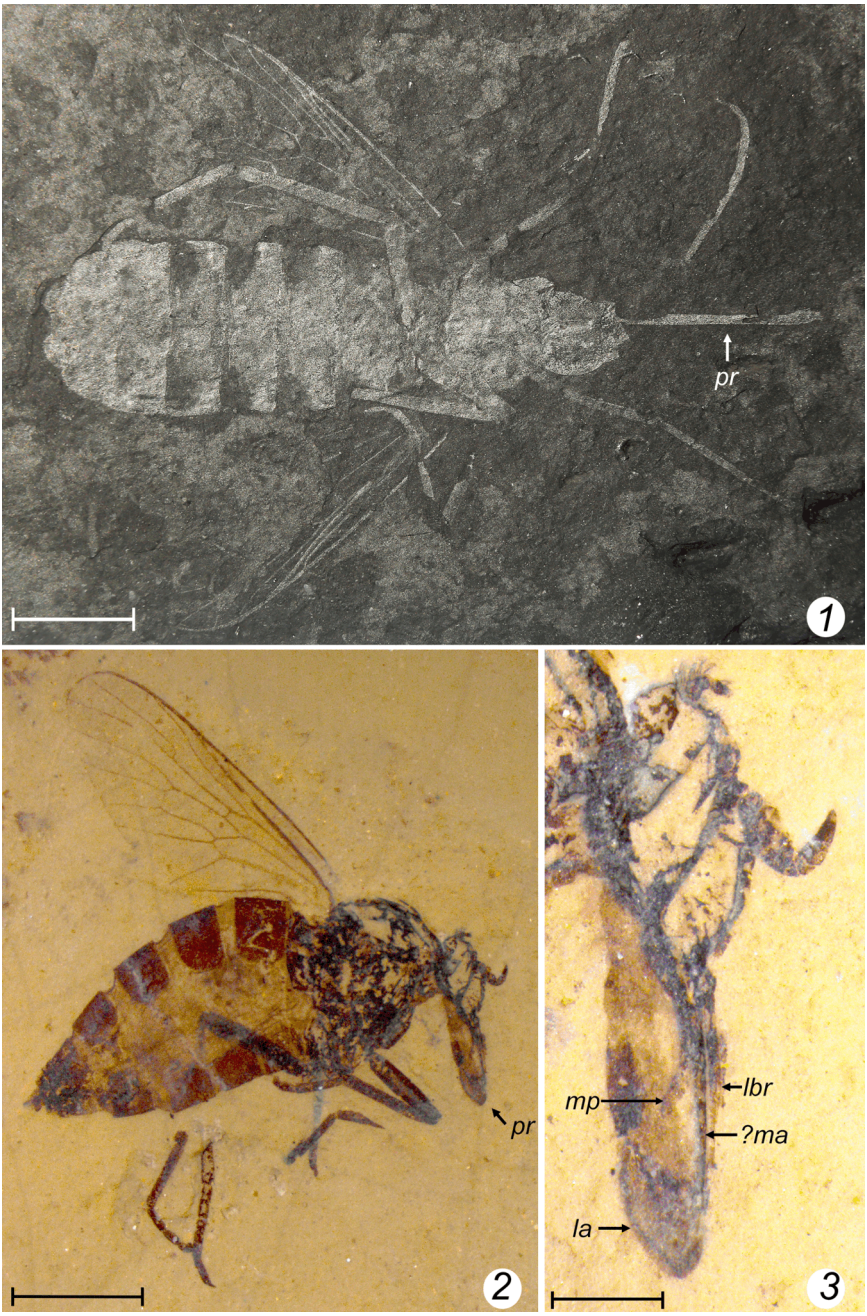


Рис. 11. Мезозойские длиннохоботковые Brachycera (Diptera).

1 – *Buccinatormyia gangnami* Khramov et Nam, 2019 (Zhangsolvidae), формации Чинджу (Южная Корея), нижний мел; фото Г. С. Нама; *2*, *3* – *Palaeoarthroteles mesozoicus* Kovalev et Mostovski, 1997 (Rhagionidae), глушковская свита, верхняя юра (Россия, Читинская обл.).

ma – мандибула, остальные обозначения как на рис. 1–9.

Масштабная линейка: *1*– 3 мм; *2* – 2 мм; *3* – 0.5 мм.

Palaepangonius вместе с некоторыми другими пробовали поместить в Athericidae (антофильное семейство; Larson et al., 2001), а сейчас Д. Гримальди рассматривает его как базальную группу Tabanomorpha fam. indet. (Grimaldi, 2016). В недавней работе Гримальди уже считает меловых *Palaepangonius* Ren, 1998 и *Galloatherix* Nel et al., 2014 (почему-то без *Atherhagious* Grimaldi, 2016 с похожим хоботком) опылителями (несмотря на обнаружение обеих пар колющих стилетов) и приводит в одном ряду с Kalligrammatidae и Zhangsolvidae (Grimaldi et al., 2019: fig. 3).

Жесткие колющие стилеты обнаружены в хоботках несомненных Tabanidae этого возраста (Мостовский и др., 2003, Grimaldi, 2016). Тем не менее, наличие колющих элементов, предназначенных для хищничества или кровососания, не могло помешать древнейшим хоботковым Tabanidae посещать и репродуктивные органы растений, так что нет оснований исключать их из числа возможных нектарофагов. Это же можно сказать и про длиннохоботковых Tabanidae кайнозойского возраста, таких как неописанный слепень из эоценового ровенского янтаря (Pielowska et al., 2018: fig. 1F) и слепни *Stenotabanus* Lutz, 1913 из миоценового мексиканского янтаря (Strelow et al., 2013).

Nemestrinidae – космополитное семейство, включающее 300 видов (Pape et al., 2011), прослеживается с ранней юры, но его самые древние представители, известные по изолированным крыльям из Германии, остаются неописанными (Ansorge, Mostovski, 2000). В этом рецентном семействе личинки паразитоидные, а имаго – облигатные нектарофаги, часто с длинным хоботком, причем некоторые виды по его размерам затмевают всех остальных двукрылых. Самый яркий пример гипертрофированного удлинения ротовых частей – южноафриканский эндемик *Moegistorhynchus longirostris* (Wiedemann, 1891), длина хоботка которого составляет 35–100 мм и может в 4 раза превосходить длину остального тела. Этот вид опыляет (иногда – только он) около 20 видов растений из семейств Iridaceae, Geraniaceae и Orchidaceae с глубоким вытянутым венчиком, изредка конкурируя с длиннохоботковыми слепнями рода *Philoliche* (Goldblatt, Manning, 2000; Bauder, Karolyi, 2019). У другой неместриниды рода *Prosoeca* Schiner, 1867 из того же региона отношение длины хоботка к длине тела колеблется от 1.5 до 2 (Karolyi et al., 2012; Barraclough et al., 2018).

Древнейшая неместринида с сохранившимся длинным хоботком найдена в верхней юре Казахстана (Мостовский, 1998), правда, ротовые части у нее лежат не впереди головы, а вдоль груди, а потому сохранились плохо (рис. 12, *2*, *3*). Целые неместриниды с хоботками найдены также в нижнемеловых отложениях Китая и Испании (Ren, 1998a; Mostovski, Martínez-Delclòs, 2000), но строение их ротовых частей нуждается в переизучении. Стоит отметить, что в мезозое, как и сейчас, неместриниды были представлены не только длиннохоботковыми, но и короткохоботковыми видами, что свидетельствует о существовании различных трофических специализаций (Ansorge, Mostovski, 2000; Liu, Huang, 2019).

Длиннохоботковые Nemestrinidae известны и из кайнозойских отложений, например, *Prosoeca florigera* (Scudder, 1878) из эоцена Флориссанта (Bequaert, Carpenter, 1936). Можно констатировать, что Nemestrinidae на протяжении всей своей длительной эволюционной истории (около 160 млн лет) никогда не покидали экологическую нишу, связанную с эксплуатацией труднодоступных источников нектара, хотя спектр их кормовых растений постоянно менялся, в особенности по мере вытеснения мезозойских энтомофильных голосеменных современными группами цветковых.

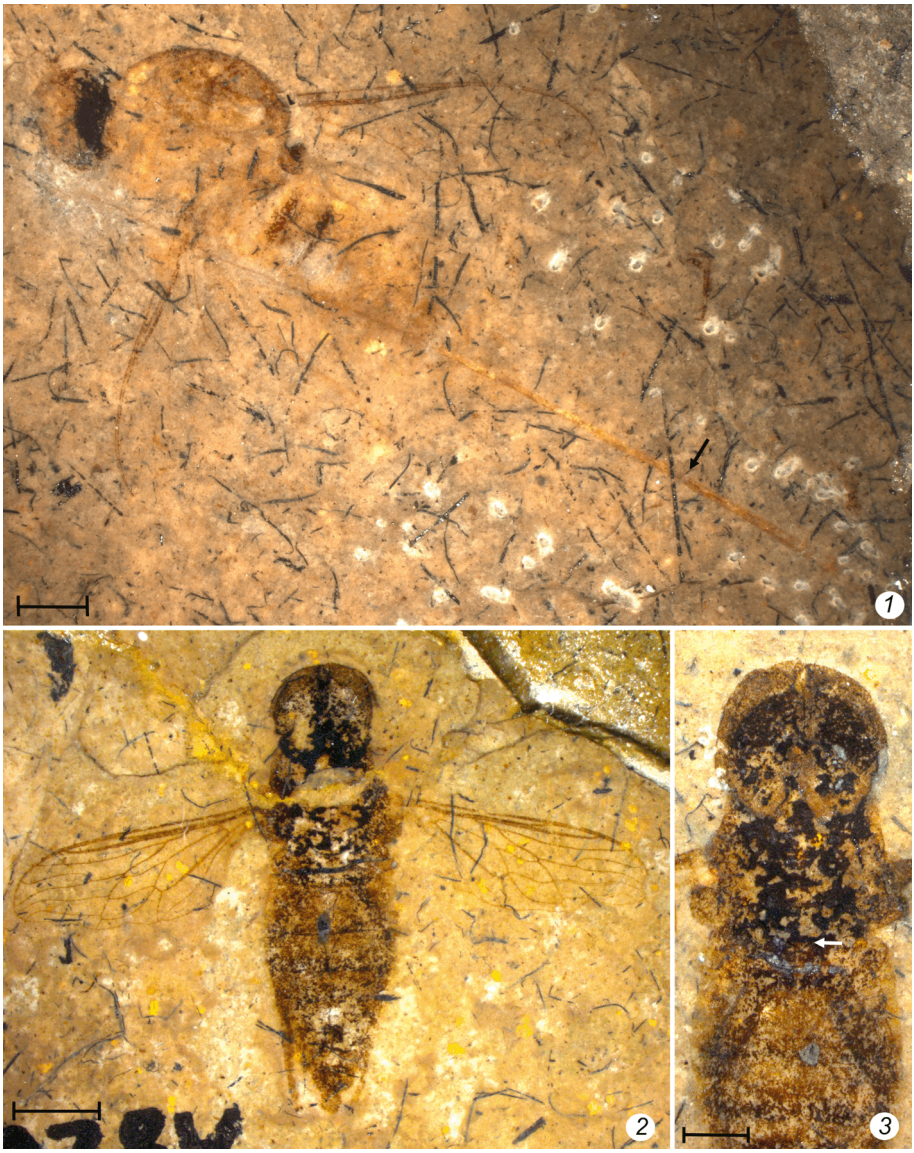


Рис. 12. Длиннохоботковые Brachycera (Diptera) из верхней юры Каратау.

1 – *Archocyrtus kovalevi* (Nartshuk, 1996) (Acroceridae); *2*, *3* – *Protonemestrius rohdendorfi* Mostovski, 1998 (Nemestrinidae), отпечаток (*2*) и противоотпечаток (*3*).

Стрелками отмечены хоботки.

Масштабная линейка: *1*, *3* – 1 мм; *2* – 2 мм.

Сем. **Acroceridae** включает около 400 видов, резко различающихся по строению ротовых частей имаго. У части акроцерид хоботки очень короткие или вообще отсутствуют, а у других видов, напротив, хоботки могут по длине превосходить тело и служат для питания на цветках с длинным шпорцем и глубоким венчиком (Borkent et al., 2016). Древнейший представитель семейства, *Archocyrtus kovalevi* (Nartshuk, 1996) из верхней юры Казахстана, не уступал по длине хоботка наиболее длиннохо-

ботковым современным акроцеридам: 12-миллиметровый хоботок этого юрского вида превышал по длине тело в 1.8 раза (Khramov, Lukashevich, 2019; рис. 12, *1*). По относительной длине хоботка *Archocyrtus* превосходит всех остальных мезозойских насекомых, хотя абсолютная длина хоботков некоторых меловых каллиграмматид больше (Khramov, Lukashevich, 2019). *Archocyrtus kovalevi* – это единственное известное длиннохоботковое двукрылое юрского возраста с хоботком, превосходящим по длине тело. Из балтийского янтаря были описаны вымершие роды акроцерид *Eulonchiella* Meunier, 1912 и *Prophilopota* Hennig, 1966 с хоботками заметно длиннее головы, но не длиннее брюшка (Gillung, Winterton, 2018). Наряду с Nemestrinidae, акроцериды, также ведущие паразитоидный образ жизни на личиночной стадии, – это древнейшая группа специализированных насекомых-нектарофагов, дожившая до настоящего времени, хотя причины ее эволюционного долгожительства не вполне ясны.

Hilarimorphidae – монотипическое рецентное семейство, положение которого среди Brachycera остается неопределенным. Рецентные виды рода *Hilarimorpha* Schiner, 1860 встречаются на ивах и зонтичных, однако среди них нет обладателей длинных хоботков. В составе Hilarimorphidae была описана двухмиллиметровая муха *Cretahilarimorpha lebanensis* Myskowiak et al., 2016, единственный представитель длиннохоботковых Brachycera, найденный к настоящему времени в меловом ливанском янтаре (Myskowiak et al., 2016). Принадлежность этой мухи к данному семейству вызывает сомнения (Grimaldi, 2016), а другие находки семейства в ископаемом состоянии неизвестны. Если принадлежность *Cretahilarimorpha lebanensis* к Hilarimorphidae подтвердится, это будет первый случай обнаружения длинного хоботка у вымерших представителей рецентного короткохоботкового семейства Diptera Brachycera.

Zhangsolvidae – единственное вымершее длиннохоботковое семейство Diptera. Оно появилось в первой половине мелового периода и пережило кратковременный, но бурный расцвет, превосходя по числу длиннохоботковых видов всех остальных мезозойских Brachycera (табл. 5). Джангсольвиды относятся к инфраотряду Stratiomyomorpha, известному с ранней юры (Ansorge, Krzemiński, 1994). В состав Stratiomyomorpha входят три ныне живущих семейства: Stratiomyidae, Xylomyidae и Pantophthalmidae (Arillo et al., 2015). Среди современных стратиомиид, самого крупного из этих семейств, есть множество антофильных видов, однако длинные хоботки для них не характерны за редкими исключениями, такими как некоторые виды рода *Nemotelus* Geoffroy, 1762 (Melander, 1903). У Zhangsolvidae ситуация прямо противоположная – хоботки длинные у всех 10 известных видов этого семейства (Khramov et al., 2020).

Ни у одной из джангсольвид стилеты не обнаружены, что свидетельствует о нектарофагии как единственном способе их питания. *Cratomyia mimetica* Grimaldi, 2016 из бирманского янтаря и *Buccinatormyia gangnami* Khramov et Nam, 2019 из нижнего мела Южной Кореи несли на сегментах брюшка рисунок из светлых и темных пятен (рис. 11, *1*). Похожий рисунок украшает многих антофильных стратиомиид, сирфид и других Brachycera, которые подражают жалящим перепончатокрылым, питающимся на цветах (Grimaldi, 2016; Khramov et al., 2020). Наличие этого рисунка, как и пыльца на теле (Peñalver et al., 2015), подтверждает, что джангсольвиды тоже были нектарофагами, активными в дневное время. В некоторых местонахождениях джангсольвиды достаточно многочисленны – например, в нижнемеловой формации Чинджу (Южная

Корея) по числу находок (15) они стоят среди двукрылых на втором месте после Chaoboridae (А. Х., личные данные). Это говорит о том, что роль джангсольвид как опылителей могла быть достаточно важной. Предполагается, что вымирание джангсольвид во второй половине мелового периода было связано с исчезновением пищевой базы – энтомофильных голосеменных (Zhang, Wang 2017), однако неясно, почему по той же причине не вымерли также другие древние облигатные нектарофаги – акроцериды и неместриниды.

Bombyliidae – одно из самых крупных семейств антофильных двукрылых, включающее почти 5400 видов. Их имаго сегодня – облигатные нектарофаги, чей рацион дополняет пыльца (Панов, 2007), а на личиночной стадии бомбилииды, так же как акроцериды и неместриниды, ведут паразитоидный образ жизни. Утверждается, что среди современных двукрылых по опылительной активности сем. Bombyliidae стоит на втором месте после Syrphidae (Grimaldi, 1999). В Кении бомбилииды превосходят всех остальных двукрылых по количеству переносимой за один визит пыльцы (Willmer et al., 2017). В умеренном климате бомбилииды выступают в роли опылителей-генералистов (Kastinger, Weber, 2001). Длина хоботка у различных видов бомбилиид варьирует «чрезвычайно» (Yeates, 1994), однако никогда не бывает экстремальной. Обычно у длиннохоботковых бомбилиид хоботок всего в 2.4–4.8 раза превышает по длине голову (Зайцев, 1992, с. 152), изредка превышая длину тела (Marshall, Kirk-Spriggs, 2017: fig. 4.1). Это можно объяснить тем, что бомбилииды, в отличие от акроцерид и неместринид, из-за особенностей строения головной капсулы не могут подгибать хоботок под тело и даже в полете вынуждены держать его торчащим вперед (Зайцев, 1992, с. 163), что делает невозможным чрезмерное удлинение этого органа. Впрочем, данное объяснение работает лишь отчасти, поскольку Pangoniinae (Tabanidae) также неспособны подгибать хоботок (Karolyi et al., 2012), однако это не помешало некоторым из них, как было сказано выше, удлинить его до чрезвычайной степени.

Несмотря на обилие длиннохоботковых видов в современной фауне, не обнаружено ни одного мезозойского представителя бомбилиид с удлиненными ротовыми частями, хотя эти мухи известны со средней юры (Калугина, Ковалев, 1985), найдены в раннем мелу (Монголия; Ковалев, 1986), и более десятка видов описано из таймырского и бирманского меловых янтарей (Зайцев, 1986; Grimaldi et al., 2011; Grimaldi, 2016; Ye et al., 2019; Ngô-Muller et al., 2020). Подсемейственная принадлежность некоторых мезозойских бомбилиид неясна, но большинство относится к базальному подсем. Mythicomyiinae. Как и среди более продвинутых бомбилиид, среди современных Mythicomyiinae также встречаются виды с длинным хоботком (Evenhuis, 2007), так что если бы не отсутствие находок, существование таких видов теоретически можно было бы предположить и для мезозоя.

Полное отсутствие длиннохоботковых бомбилиид в мезозое резко контрастирует с их обилием в кайнозое (рис. 13, *1*, *3*, *4*), когда появляются другие современные подсемейства (Nel, de Ploëg, 2004; Nel, 2006, 2008; Wedmann, Yeates, 2008; Maheu, Nel, 2020). Бомбилииды с хоботком длиннее головы присутствуют в эоценовых французском и балтийском янтарях (Hennig, 1966; Nel, 2006) и разнообразны в эоцене США (Cockerell, 1909; Melander, 1949; Evenhuis, 1984; Labandeira, 2005: fig. 9.6; Greenwalt et al., 2015). Как и у пчел, быстрая радиация продвинутых (не относящихся к Mythicomyiinae) бомбилиид в кайнозое стала ответом на экспансию цветковых растений (Nel, 2008). Возможно также, что одновременный эволюционный «взлет» двух

Таблица 5. Список мезозойских видов Brachycera (Diptera) с сохранившимся длинным хоботком

Семейство/ надсемейство	Вид	PL (мм)	PL/HL	Местонахождение, возраст	Источник
Rhagionidae	*Elliprhagio macrosiphonius* Han et al., 2019	~0.9*	~ 0.9*	Даохугоу, J_2	Han et al., 2019
	Palaeoarthroteles mesozoicus Kovalev et Mostovski, 1997	♂1.3* ♀1.7*	♂1 ♀1.4*	Глушковская свита, J_3	Ковалев, Мостовский, 1997; эта статья, рис. 11, *2*, *3*
	Orsobrachyceron chinensis Ren, 1998	1.3	0.9	Исянь, K_1	Ren, 1998a
Tabanidae	*Baissomyia redita* Mostovski et al., 2003	2.9*	~1*	Байса, K_1	Мостовский и др., 2003
	Cratotabanus newjerseyensis Grimaldi, 2011	2.1	0.75*	Янтарь Нью-Джерси, K_2	Grimaldi et al., 2011
Tabanomorpha fam. indet.	*Palaepangonius eupterus* Ren, 1998	2	~1*	Исянь, K_1	Ren, 1998a
	P. glossa Grimaldi, 2016	♀1.7	1.9	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, 2016
	Atherhagiox ambiguum Grimaldi, 2016	♀0.47	1.5	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, 2016
	A. simulans Grimaldi, 2016	♀0.8	~1	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, 2016
	Galloatherix completus Grimaldi, 2016	♂0.52 ♀1.46	0.5 1.5*	Бирманский янтарь, K_2	Grimaldi, 2016
Nemestrinidae	*Prosoeca saxea* Mostovski et Martínez-Delclòs, 2000	1.6*	~1*	Лас Ойес, K_1	Mostovski, Martínez-Delclòs, 2000
	Florinemestrius pulcherrimus Ren, 1998	3.1	~1*	Исянь, K_1	Ren, 1998a
	Protonemestrius jurassicus Ren, 1998	5	2.9*	Исянь, K_1	Ren, 1998a
	P. rohdendorfi Mostovski, 1998	2.6*	1.3*	Каратау, J_3	Мостовский, 1998; эта статья, рис. 12, *2*, *3*

Acroceridae	*Archocyrtus kovalevi* (Nartshuk, 1996)	12	8.7*	Каратау, J_3	Khramov, Lukashevich, 2019; эта статья, рис. 12, *1*
?Hilarimorphidae	*Cretahilarimorpha lebanensis* Myskowiak et al., 2016	0.64	2	Ливанский янтарь, K_1	Myskowiak et al., 2016
Zhangsolvidae	*Zhangsolva cupressa* (Zhang et al., 1993)	5.2*	3*	Формация Лайян, K_1	Nagatomi, Yang, 1998
	Burmomyia rossi Zhang et Wang, 2019	0.66	1.4	Бирманский янтарь, K_2	Zhang et al., 2019
	Cratomyia zhuoi Zhang et Wang, 2019	1.9	3.1	Бирманский янтарь, K_2	Zhang et al., 2019
	Linguatormyia teletacta Grimaldi, 2015	4.37	~2.2*	Бирманский янтарь, K_2	Arillo et al., 2015
	Buccinatormyia magnifica Arillo et al., 2015	3.85	~4.5*	Испанский янтарь, K_1	Arillo et al., 2015
	B. soplaensis Arillo et al., 2015	>1	>2*	Испанский янтарь, K_1	Arillo et al., 2015
	B. gangnami Khramov et Nam, 2019	2.9–5.2 **4.6**	1.6–3 **2.3**	Формация Чинджу, K_1	Khramov et al., 2019; эта статья, рис. 11, *1*
	Cratomyia macrorrhyncha Mazzarolo et Amorim, 2000	7	4.6*	Формация Крато, K_1	Mazzarolo, Amorim, 2000
	C. cretacica (Wilkommen, 2007)	1.3	~1*	Формация Крато, K_1	Wilkommen, Grimaldi, 2007
Empididae s. l.	Gen. sp.	~0.5	~1	Орапа, K_2	Mostovski, 2009

Примечание. Обозначения как в табл. 1, 3, 4.
*Измерения по опубликованным иллюстрациям.

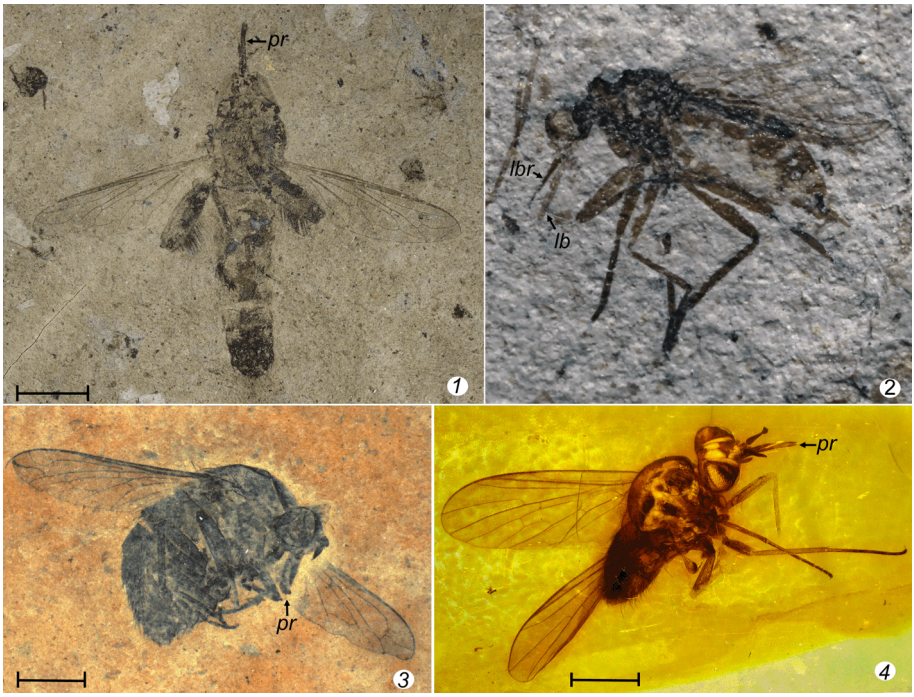


Рис. 13. Кайнозойские длиннохоботковые Brachycera (Diptera).

1 – Pachysystropus rohweri Cockerell, 1909 (Bombyliidae), Флориссант (США), терминальный эоцен, YPM IP 026175; фото Г. В. Мейера; *2 – Empis* sp. (Empididae) (определение И. В. Шамшева), Флориссант (США), терминальный эоцен; фото Р. Вольфа; *3 – Eoanomala melas* Greenwalt et Evenhuis, 2015 (Bombyliidae), формация Кишенен (США), средний эоцен, фото Д. Гринволта; *4 – Elektrophthiria magnifica* Nel, 2006 (Bombyliidae), янтарь Уазы (Франция), нижний эоцен; фото Г. Дойте.

Обозначения как на рис. 1–9.

Масштабная линейка: *1* – 3 мм; *3* – 2 мм; *4* – 1 мм; для *2* отсутствует.

этих антофильных групп был не просто совпадением, поскольку пчелы выступают в качестве основного хозяина для паразитоидных личинок многих бомбилид (Yeates, Greathead, 1997), и, следовательно, расцвет первых мог повлечь за собой и расцвет вторых. Интересно, что современные бомбилииды наиболее разнообразны и обильны в тех же засушливых и жарких биотопах средиземноморского типа, что и пчелы, и подобно пчелам исчезают в высоких широтах и в высокогорьях, уступая место другим семействам антофильных Brachycera (Kearns, 1992).

Empididae s. l. – это наиболее обычные длиннохоботковые антофилы из числа низших Brachycera в умеренном поясе. Этих некрупных и среднего размера мух, чей хоботок по длине в 2–3 раза превосходит голову (например, у рода *Empis*), можно в большом количестве встретить на самых разных цветах (Гринфельд, 1978, с. 122–123), хотя степень их участия в опылении и питании нектаром до сих пор остается малоизученной. Некоторые толкунчики совмещают хищничество с нектарофагией, используя хоботок как для прокалывания покровов других насекомых, так и для извлечения нек-

тара и пыльцы (Downes, Smith, 1969), причем обнаружены и нектарные грабители (Sinclair, Daugeron, 2017: fig. 51.6).

Вымершее подсемейство Protempidinae, известное с юры (Mostovski, 1999), вряд ли относится к Empididae (Grimaldi, Cumming, 1999; И. В. Шамшев, личное сообщение). Настоящие Empididae становятся многочисленными и разнообразными в раннем мелу, часто доминируя среди Brachycera (Coram et al., 2000; Mostovski, 2009). Из позднего мела описаны представители подсем. Empidinae (Grimaldi, Cumming, 1999), в котором сейчас сосредоточена основная масса длиннохоботковых форм, включая антофильный длиннохоботковый род *Empis* L., известный по отпечатку мухи без головы (Waters, 1989), а также экземпляр Empididae incertae sedis с относительно длинным хоботом, по-видимому, равным по длине голове (Mostovski, 2009: fig. 2D). Несмотря на обилие эмпидид в меловом периоде, среди них до сих пор не найдено ни одного вида с хоботком длиннее головы, хотя в кайнозое такие находки достаточно обычны (рис. 13, *2*). Например, у *Rhamphomyia craterae* Melander, 1949 из терминального эоцена Флориссанта хоботок в 3 раза длиннее головы (Melander, 1949), длиннохоботковые толкунчики *Empis* есть и в балтийском янтаре (Penney, Jepson, 2014: fig. 205). Можно предположить, что возникновение длиннохоботковых форм среди Empididae, как и среди Bombyliidae, было связано с распространением цветковых растений. Для прокалывания тонкой кутикулы насекомых длинный хоботок не требуется: многие современные энтомофаги из числа двукрылых (например, Asilidae) обходятся коротким хоботком, как это было характерно и для Empididae до того, как нектар стал важным дополнением к их плотоядной диете. Впрочем, не очень понятно, почему Empididae и Bombyliidae не обзавелись длинными хоботками еще в мезозое и не начали кормиться на энтомофильных мезозойских голосеменных, как это сделали их ровесники Nemestrinidae, Acroceridae и Zhangsolvidae.

Изолированные головы длиннохоботковых низших Brachycera. Находки изолированных крыльев, по которым можно с некоторыми оговорками определить систематическую принадлежность, но нельзя установить тип питания, – это привычное явление для палеоэнтомологов. С изолированными головами длиннохоботковых Brachycera ситуация прямо противоположная – остается только догадываться, к каким семействам принадлежали соответствующие двукрылые, однако в их нектарофагии сомневаться не приходится. Одна из таких голов (ПИН 5340/2662) в 2019 г. была найдена авторами настоящей статьи в нижнемеловом местонахождении Хасурты (Россия, Забайкалье). Она несет хоботок длиной 5.7 мм, который в 2.3 раза превосходит по длине голову (рис. 14, *1*). Лабрум достаточно короткий, лабеллумы узкие, что типично для нектарофагов, а дистальная часть хоботка образована прементумом, как у многих низших Brachycera, в частности у длиннохоботковых неместринид (Karolyi et al., 2012). Из этого местонахождения известна единственная неместринида, относящаяся к роду *Protonemestrius* Rohdendorf, 1968, у позднеюрских представителей которого обнаружен длинный хоботок (Мостовский, 1998), но у *Protonemestrius* sp. из Хасурты голова не сохранились. Кроме того, лабиум неместринид обычно склеротизован, а для антенн характерен тонкий стилус, тогда как на отпечатке видна одна антенна с довольно гомономными многочисленными (5?) члениками, а прементум несомненно был слабосклеротизованный и опушен редкими короткими волосками, что при подобном удлинении встречается довольно редко. Подобное сочетание признаков известно в другом семействе, Austroleptidae, у рода *Austroleptis* Hardy, 1920 (Fachin et al., 2018), например, у длиннохоботкового вида *A. longirostris* Fachin et al., 2018. Этот род

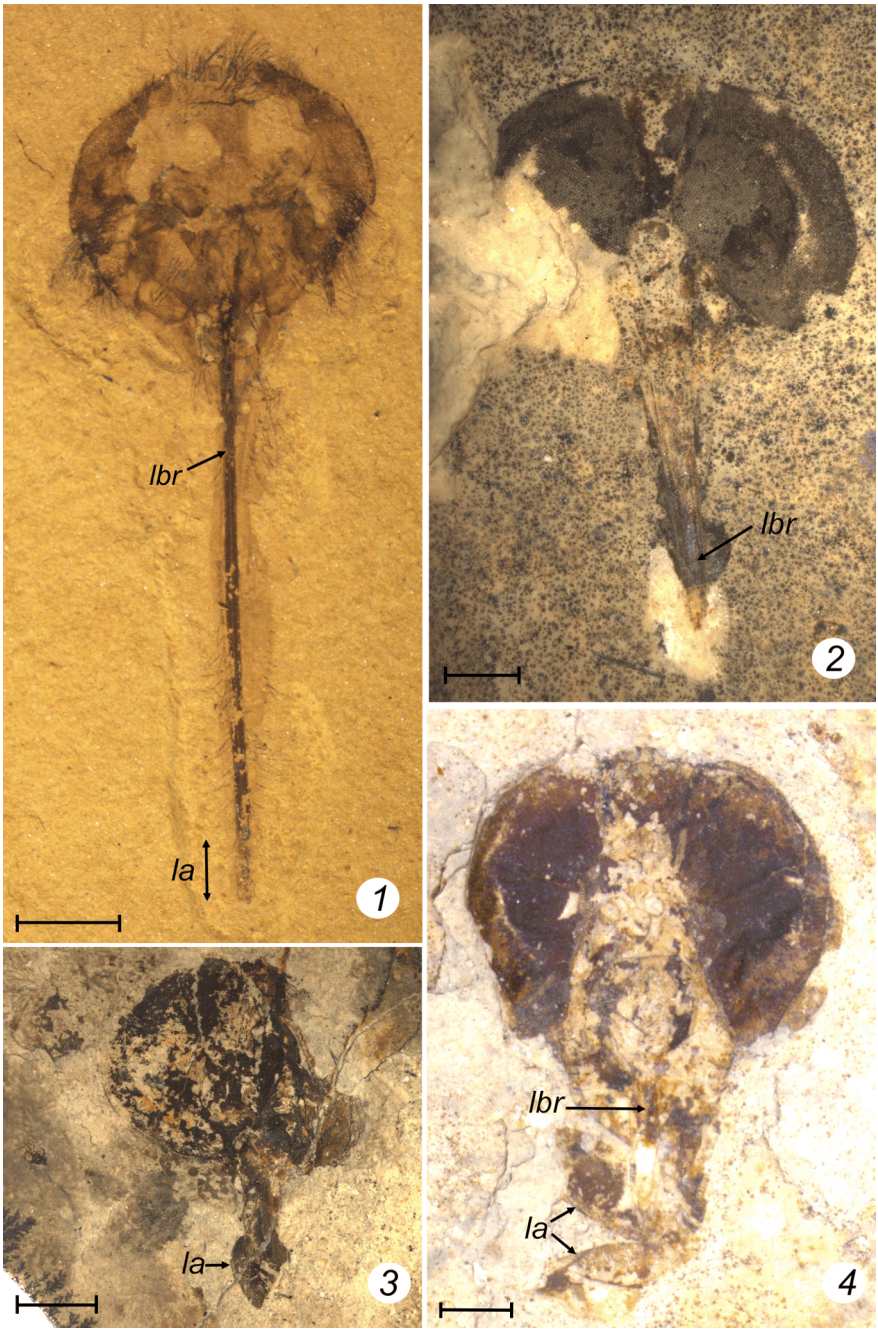


Рис. 14. Головы длиннохоботковых Brachycera (Diptera) из нижнего мела Забайкалья.

1 – ?Austroleptidae, Хасурты, ПИН 5340/2662; *2* – Mydidae, по: Labandeira et al., 2007, Байса, ПИН 3064/9930; *3* – Apioceridae, по: Labandeira, 2005, Байса, ПИН 4210/6380; *4* – Nemestrinidae, по: Mostovski, Martínez-Delclòs, 2000 или Mydidae, по: Labandeira et al., 2007, Байса, ПИН 3064/9690.

Обозначения как на рис. 1–9.

Масштабная линейка: *1*, *2*, *4* – 1 мм; *3* – 2 мм.

ныне выделяется в монотипическое семейство, но еще совсем недавно рассматривался в рамках Rhagionidae (Kerr, 2010). При многочисленности и разнообразии крыльев рагионидного типа в местонахождении Хасурты эта версия не кажется неправдоподобной и нуждается в дальнейшей проверке.

Несколько изолированных голов с хоботками разной длины уже были описаны из нижнего мела Забайкалья. Вначале без каких-либо объяснений одна голова (рис. 14, *3*) отнесена к Nemestrinidae (Mostovski, Martínez-Delclòs, 2000: fig. 22), позже она и две другие (рис. 14, *2*, *3*) – к Apioceridae или Mydidae (Labandeira, 2005: fig. 9.5, D–G; Labandeira et al., 2007: fig. 4, J–L). Хотя во всех 3 семействах немало длиннохоботковых нектарофагов, оснований для таких отнесений пока явно недостаточно и принадлежность голов остается под вопросом до обнаружения целых экземпляров.

Cyclorrhapha. На круглошовных мух приходятся, по некоторым подсчетам, 91 из 117 семейств и две трети видового разнообразия современных Brachycera (Wiegmann et al., 2011). В отличие от прямошовных Brachycera, хоботок круглошовных мух в состоянии покоя способен полностью втягиваться в головную капсулу, даже если он в развернутом виде по длине существенно превосходит голову, как, например, у *Rhingia* Scopoli, 1763 и ряда других Syrphidae. Это происходит благодаря вворачивающейся мембранозной вставке между стенкой головной капсулы и прементумом. В посмертном состоянии хоботок круглошовных мух чаще всего втянут, так что его реальную длину довольно затруднительно установить даже у наколотых современных экземпляров, не говоря уже об ископаемых находках.

Лишь у некоторых Cyclorrhapha подвижный и мясистый хоботок, в целом характерный для этой группы, благодаря сильной склеротизации и одновременному удлинению гаустеллума и лабеллумов становится жестким и невтяжным, в этом отношении приближаясь к хоботку длиннохоботковых низших Brachycera. Длинные жесткие хоботки среди Cyclorrhapha встречаются не только у кровососущих видов, таких как хорошо известные *Glossina* Wiedemann, 1830 и *Stomoxys* Geoffroy, 1762, но у и ряда нектарофагов, питающихся на цветах с глубоким венчиком. В особенности длиннохоботковость типична для Tachinidae (Allen, 1929; Andersen, 1982; Gilbert, Jervis, 1998) – это семейство благодаря сочетанию паразитоидных личинок и антофильных длиннохоботковых имаго, характерных для ряда родов, можно рассматривать как своеобразный аналог Nemestrinidae и Bombyliidae среди Cyclorrhapha. Нектарофаги с длинным склеротизованным хоботком есть также среди Conopidae и Phoridae (Гринфельд, 1978, с. 124–125; Gilbert, Jervis, 1998). Теоретически, ротовые части таких длиннохоботковых Cyclorrhapha должны хорошо сохраняться в ископаемом виде.

В большинстве современных экосистем антофильные круглошовные мухи по обилию и активности превосходят низших Brachycera. Во многом первенство Cyclorrhapha в этой экологической нише достигается за счет мух-журчалок (Syrphidae), которые по значимости стоят на первом месте среди всех антофильных двукрылых (Larson et al., 2011). Например, на журчалок приходится 16 % совокупной массы пыльцы, транспортируемой всеми двукрылыми на английских сельхозугодиях (Orford et al., 2015). Журчалки сопоставимы с пчелами, не относящимися к *Apis melifera*, по числу визитов к цветам целого ряда сельскохозяйственных культур (Rader et al., 2016). Высшие Cyclorrhapha также очень часто посещают цветы – например, представители Calyptratae, такие как Muscidae, Tachinidae, Calliphoridae и Anthomyi-

idae, доминируют в качестве опылителей в арктических и альпийских экосистемах (Kearns, 1992; Larson et al., 2011).

По сравнению с современной диптерофауной в мезозое доля представителей Cyclorrhapha среди Brachycera была пренебрежимо мала. Древнейшие круглошовные мухи известны с раннего мела, однако вплоть до начала кайнозоя они были представлены лишь базальными семействами, объединяемыми в парафилетическую группу Aschiza, такими как Opetiidae, Platypezidae, Phoridae и Lonchopteridae (Grimaldi, Cumming, 1999; Coram et al., 2000). Выраженных антофильных адаптаций среди этих меловых Aschiza не отмечалось. Сирфиды также относятся к Aschiza и, теоретически, они могли появиться в рамках меловой радиации данной группы, а их обнаружение в позднем мелу было недавно предсказано (Grimaldi, 2018). Тем не менее, до сих пор не найдено ни одной сирфиды мелового возраста, в ископаемом состоянии они известны лишь с эоцена (Nidergas et al., 2018). Из бирманского янтаря по единственному самцу описан род *Prosyrphus* Grimaldi, 2018, который относят к предковой группе Syrphidae из-за отсутствия у него некоторых апоморфий семейства в жилковании (Grimaldi, 2018). Единственная предполагаемая меловая сирфида из таймырского янтаря – это экземпляр плохой сохранности с отсутствующими крыльями, относящийся предположительно к Platypezoidea (Popov, 2015). Отсутствие сирфид в мелу резко контрастирует с их обилием и разнообразием в кайнозое. К настоящему моменту описано более 100 видов кайнозойских сирфид (Nidergas et al., 2018), только в коллекциях балтийского янтаря насчитывается более 150 мух этого семейства (Hull, 1945).

Радиация круглошовных мух из группы Schizophora пришлась на кайнозой (Wiegmann et al., 2011). Палеонтологическая летопись основных антофильных семейств из числа Schizophora весьма скудна, что, по-видимому, означает сравнительно недавнее происхождение этих семейств. В частности, древнейшие Conopidae и древнейшие Calyptratae в лице Anthomyiidae известны из балтийского янтаря (Michelsen, 2000; Rocha et al., 2015). Если не считать кровососущих мух рода *Glossina* из терминального эоцена Флориссанта (Smith, Moe-Hoffman, 2007, fig. 3F), ископаемые круглошовные мухи с сохранившимися длинными хоботками, насколько нам известно, до сих пор не обнаружены. В любом случае не вызывает сомнений, что длиннохоботковость у Cyclorrhapha возникла в кайнозое и связана с питанием на цветковых растениях.

Из вышесказанного очевидно, что в ходе эволюции Brachycera длинные хоботки для питания нектаром возникали неоднократно, зачастую по нескольку раз в пределах одного и того же семейства. В мезозое экологическая ниша длиннохоботковых нектарофагов была занята исключительно низшими Brachycera, такими как Nemestrinidae, Acroceridae, Zhangsolvidae и, возможно, Tabanomorpha. Эта когорта длиннохоботковых Brachycera возникновением удлиненных ротовых частей почти наверняка обязана мезозойским энтомофильным голосеменным. Вторая когорта длиннохоботковых Brachycera появилась в кайнозое и с самого начала была связана с цветковыми. Помимо всех антофильных Cyclorrhapha в эту кайнозойскую когорту входит ряд низших Brachycera (Bombyliidae, Empididae), которые обзавелась длинными хоботками с большим запозданием, хотя их эволюционная история простирается далеко в мезозой. Отмечалось, что частота находок Bombyliidae в кайнозое возрастает, тогда как находки Nemestrinidae идут на спад (Nel, 2008). Действительно, хотя некоторые представители мезозойской длиннохоботковой когорты (Nemestrinidae, Acroceridae, Tabanomorpha)

смогли переключиться на питание нектаром цветковых растений, по сравнению с кайнозойской когортой нектарофагов в настоящее время они играют подчиненную роль.

V. Lepidoptera

Чешуекрылые (Lepidoptera) – самая разнообразная группа ныне живущих хоботковых нектарофагов (Wardhaugh, 2015). Этот отряд, в ископаемом виде известный с терминального триаса и ранней юры, включает 124 семейства и около 160 000 описанных видов (Kristensen et al., 2007), больше 99.9 % из которых относятся к группе Glossata, чьим главным отличительным признаком служит наличие хоботка. Если у перепончатокрылых, сетчатокрылых и скорпионниц в ходе эволюции хоботки независимо появлялись несколько раз, то у чешуекрылых возникновение хоботка было однократным событием (Krenn et al., 2005). Поэтому, в отличие от многих других хоботковых нектарофагов, хоботки которых в пределах отряда значительно варьируют по набору составных элементов, их пропорциям и функциональной роли, план строения хоботка у всех Glossata единообразен и включает две удлиненных галеа, формирующих единый пищевой канал (за исключением базальных семейств, таких как Neopseustidae и Eriocraniidae, у которых галеа отстоят друг от друга при питье). Имеются также лабиальные и максиллярные щупики (последние чаще всего редуцированы). Все остальные элементы ротовые частей, включая мандибулы, у Glossata подверглись редукции. Хорошо развитые, функциональные мандибулы есть только у бесхоботковых (non-Glossatan) молей, в настоящее время представленных 3 небольшими семействами: Micropterigidae, Agathiphagidae и Heterobathmiidae.

Важная особенность хоботковых чешуекрылых – способность спирально свертывать хоботок в нерабочем состоянии. У наиболее базальных Glossata, таких как Eriocraniidae, скручивание хоботка достигается лишь за счет эластичной кутикулы, тогда как у всех остальных семейств, объединяемых в группу Myoglossata, хоботок многократно скручивается за счет внутренней мускулатуры галеа (Krenn, Kristensen, 2004). Благодаря такой мускулатуре Myoglossata получили возможность практически неограниченного удлинения хоботка, не сталкиваясь с неудобствами, какие мог бы вызывать этот орган, оставаясь все время в распрямленном состоянии, как у некоторых длиннохоботковых мух (Nemestrinidae, Acroceridae, Tabanidae: Pangoniinae) и пчел (Apidae: Euglossini). Кроме того, продвинутые Myoglossata приобрели дополнительный ряд вентральных легул (зубцов) на галеа, что обеспечило более герметичное замыкание пищевого канала и открыло новые возможности для нектарофагии. Чешуекрылых с таким усовершенствованным запирающим механизмом хоботка объединяют в группу Eulepidoptera, в которую входят практически все Myoglossata, за исключением десяти базальных семейств, таких как Nepticulidae (Krenn, Kristensen, 2000; Krenn, 2010).

Благодаря вышеперечисленным особенностям современные продвинутые Eulepidoptera из группы Apoditrysia по абсолютной и относительной длине хоботка превосходят всех остальных насекомых-нектарофагов, что дает им доступ к труднодоступным источникам нектара, таким как очень длинные шпорцы тропических орхидей. У южноамериканского бражника *Amphimoea walkeri* (Boisduval, 1875), рекордсмена в данном отношении, предельная длина хоботка составляет 280 мм, у ряда других тропических бражников хоботки достигают сравнимых значений, в расправленном виде в 3–4 раза превосходя остальное тело по длине (Miller, 1997) и в состо-

янии покоя скручиваясь не менее чем в 20 оборотов (Müller, 1873). У южноамериканского вида *Damas immaculata* Nicolay, 1973 (Hesperiidae), дневной бабочки с самым длинным хоботком, длина этого органа достигает 52 мм, что в 2.4 раза превышает длину тела (Bauder et al., 2014). Количество оборотов хоботка у Hesperiidae в состоянии покоя достигает 7.5 (Krenn, Bauder, 2017).

Скудость палеонтологической летописи чешуекрылых уже давно стала притчей во языцех (Козлов, 1988). Крыловые чешуйки препятствует быстрому намоканию и погружению этих насекомых на дно, что необходимо для захоронения в виде каменных отпечатков. Эта же особенность затрудняет прилипание чешуекрылых к натекам смолы, что снижает их встречаемость в янтарях. Кроме того, из-за чешуек на ископаемых чешуекрылых плохо различимо жилкование и другие диагностические признаки, что усложняет их определение. В результате по числу описанных ископаемых видов отряд Lepidoptera в 10 раз уступает Hymenoptera и в 16 раз – Diptera, хотя современное видовое разнообразие этих трех отрядов сопоставимо (Pape et al., 2011; Aguiar et al., 2013; Sohn et al., 2015). Относительная немногочисленность ископаемых чешуекрылых всегда делала их благодатным материалом для подготовки многочисленных обзорных статей (Shields, 1976; Whalley, 1986; Козлов, 1988; Skalski, 1990). Самые свежие из таких обзоров были опубликованы совсем недавно (Sohn et al., 2012; Sohn, Lamas, 2013; Sohn et al., 2015; De Jong, 2017), что избавляет нас от необходимости прослеживать палеонтологическую летопись отдельных надсемейств, ограничившись обсуждением ключевых моментов эволюции ротовых частей отряда в целом. В своем обзоре мы будем следовать схеме классификации чешуекрылых, разработанной Н. П. Кристенсеном с соавт. (Kristensen et al., 2007).

Древнейшие чешуекрылые, известные по отпечаткам тел и крыльев, найдены в ранней юре – как и большинство мезозойских представителей отряда, они относятся к бесхоботковым молям (Sohn et al., 2012). Свидетельства существования Glossata до начала мелового периода крайне незначительны. Предполагаемые крыловые чешуйки Glossata обнаружены в терминальном триасе вместе с чешуйками бесхоботковых молей (Van Eldijk et al., 2018). Древнейшей описанной находкой Glossata с сохранившимся телом считается *Protolepis cuprealata* Kozlov, 1989 неясной семейственной принадлежности из верхней юры Каратау. Тем не менее, переизучение голотипа данного вида не позволило с уверенностью подтвердить наличие у него хоботка (М. Хейккила, личное сообщение).

Начиная с раннего мела, находки Glossata становятся более многочисленными и определенными. Представители базального сем. Eriocraniidae с удлиненными галеа, не соединенными в общий хоботок, описаны из нижнего мела Забайкалья (Kopylov et al., 2020). Неописанная гусеница хоботковых бабочек найдена в ливанском янтаре (Grimaldi, 1999: fig. 12e), там же обнаружены крыловые чешуйки, возможно, принадлежащие представителю сем. Incurvariidae (Whalley, 1986), хотя их идентификация вызывает вопросы (Козлов, 1988). Неописанные имаго Lophocoronidae и Incurvariidae указывались из верхнемелового таймырского янтаря (Skalski, 1979). Головная капсула гусеницы, предположительно относящейся к Tineoidea (Скальски, 1979), найдена в канадском янтаре (Mackay, 1970). В США фрагмент оболочки яйца совки (Noctuidae) найден при просеивании верхнемеловых глин (Gall, Tiffney, 1983), однако единичность этой находки заставляет подозревать современное загрязнение. Неописанные Glossata с сохранившимся коротким хоботком присутствуют как в бирманском янтаре

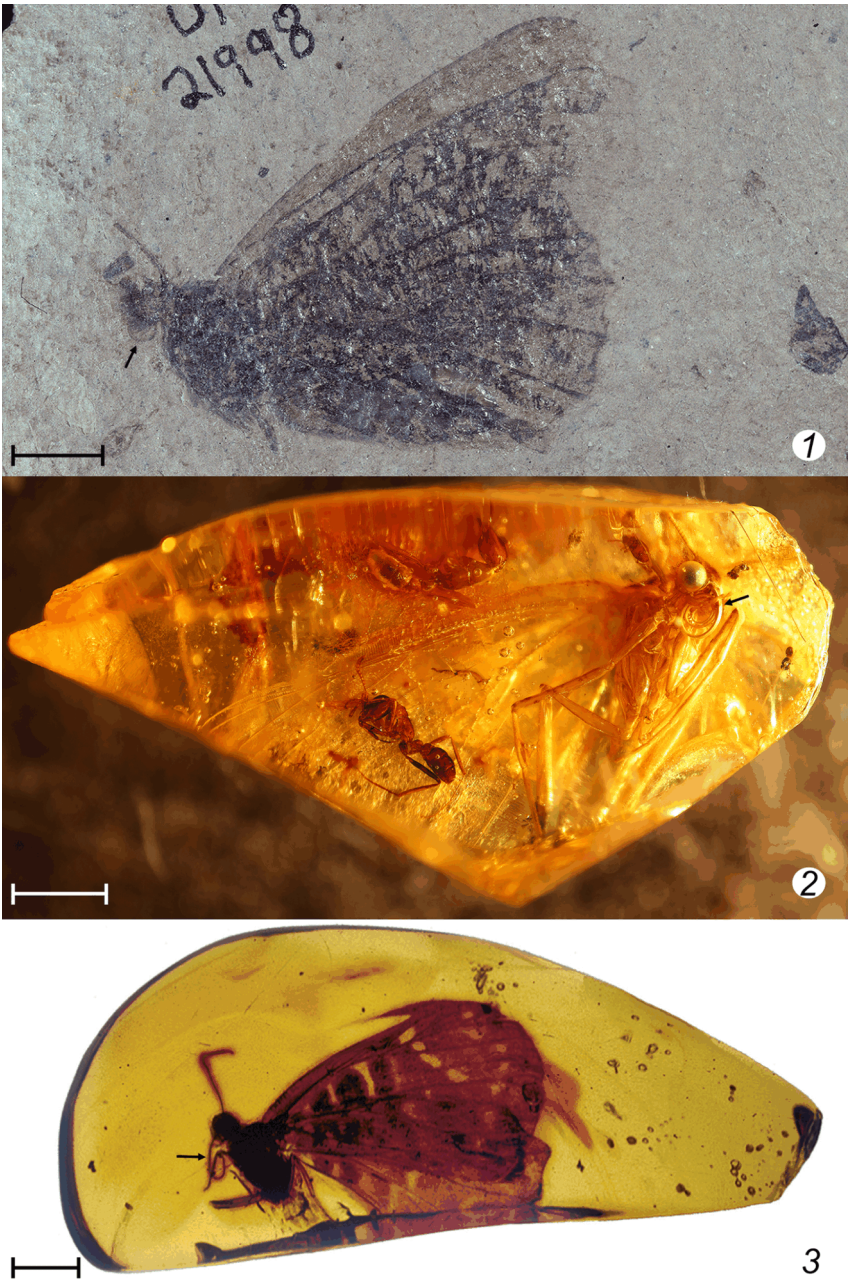


Рис. 15. Ископаемые и субфоссильные Papilionoidea (Lepidoptera) с сохранившимися хоботками.

1 – *Oligodonta florissantensis* Brown, 1976 (Nymphalidae), Флориссант, терминальный эоцен, FLFO-108/UF-21998; фото Г. В. Мейера; *2* – ?Pieridae, танзанийский копал, плейстоцен (определение А. В. Крупицкого), YPM IP 238406; фото С. Х. Батс; *3* – *Voltinia dramba* Hall et al., 2004 (Riodinidae), доминиканский янтарь, миоцен; фото Дж. П. В. Холла.

Стрелками отмечены хоботки.

Масштабная линейка: *1*, *3* – 5 мм; *2* – 3 мм.

(Grimaldi et al., 2002: fig. 42d), так и в верхнемеловом янтаре Нью-Джерси (Grimaldi, 1999: fig. 12e). Также из бирмита было описано чешуекрылое *Tanyglossus orectometopus* Poinar, 2017, отнесенное к Douglasiidae (Gracillarioidea). Утверждается, что оно обладало хоботком длиной 1.6 мм, превосходящим по длине тело (Poinar, 2019). Однако длинная прямая структура, тянущаяся под брюшком, которую Дж. Пойнар считает хоботком, не похожа на хоботок чешуекрылых, полностью или частично свернутый в состоянии покоя или post mortem. Кроме того, хоботки таких пропорций, насколько нам известно, никогда не встречаются у современных базальных Microlepidoptera. Чтобы уточнить строение ротовых частей данного чешуекрылого и определить его систематическое положение, необходимо переизучение голотипа.

Помимо телесных остатков имаго и личинок на существование Glossata в мелу указывают также ихнологические данные. Многочисленные следы минирования гусеницами Nepticulidae были найдены на листьях покрытосеменных из верхнего мела США и Казахстана (Doorenweerd et al., 2015). Повреждения листьев, связанные с деятельностью гусениц Incurvarioidea, отмечены из верхнего мела Израиля (Krassilov, Shuklina, 2008). Из этих же местонахождений указывалась также листовая флора с ходами минеров из надсем. Gracillarioidea – мины Bucculatricidae из верхнего мела Казахстана (Козлов, 1988) и мины Gracillariidae из верхнего мела США (Labandeira et al., 1994), хотя надежность идентификации последних ставилась под сомнение (Grimaldi, 1999).

Пищевое поведение имаго современных низших Glossata изучено недостаточно. Немногие имеющиеся наблюдения свидетельствуют, что эти чешуекрылые используют свои короткие хоботки не для высасывания труднодоступного нектара, а для поглощения различных жидкостей, выступающих на поверхность, таких как вода и растительный сок в случае Eriocraniidae (Krenn, Kristensen, 2000) или выделения экстрафлоральных нектарников в случае Nepticulidae (Downes, 1968). Предполагается поэтому, что изначально хоботок появился у чешуекрылых не в связи с нектарофагией, а как средство для быстрого восполнения дефицита воды (Стекольников, Корзеев, 2007). Если двигаться в восходящем направлении по системе отряда, то нектарофагия у чешуекрылых наблюдается лишь с уровня Incurvarioidea, т. е. с самых базальных Eulepidoptera (Krenn, Kristensen, 2000). Однако эта группа, в мезозое представленная надсемействами Incurvarioidea, Tineoidea и Gracillarioidea, как явствует из только что приведенного обзора ископаемых находок, отмечается лишь с верхнего мела, причем только по косвенным свидетельствам, весьма фрагментарным и ненадежным – пока достоверно не описано ни одного имаго мезозойских Eulepidoptera. Таким образом, можно констатировать, что в мезозое чешуекрылые еще не освоили нишу хоботковых нектарофагов или же их роль в этом качестве была крайне незначительна.

Практически полное отсутствие хоботковых чешуекрылых, в особенности Eulepidoptera, в крупных мезозойских лагерштеттах нельзя полностью списать на их низкий тафономический потенциал, поскольку в кайнозое в тех же обстановках они представлены уже гораздо лучше, хотя, конечно, не так обильно, как другие насекомые. По числу экземпляров мезозойские чешуекрылые составляют всего 2 % от более чем 4200 представителей этого отряда, найденных в ископаемом состоянии – остальные 98 % приходятся на кайнозой (Sohn et al., 2015). Именно в кайнозое, судя по ископаемым данным, появилось большинство эулепидоптерных надсемейств из группы Ditrysia, которая в настоящее время включает 98 % видов всех чешуекрылых.

Если верить редким косвенным и весьма небесспорным свидетельствам на этот счет, то в мезозое Ditrysia были представлены лишь базальными надсемействами Tineoidea и Gracillarioidea, тогда как уже с раннего эоцена по отпечаткам тел и крыльев известны продвинутые представители этой группы, объединяемые в группу Apoditrysia, куда относятся все макролипедоптеры. За счет дополнительной мускулатуры хоботок Apoditrysia отличается повышенной подвижностью, необходимой для антофилии (Стекольников, Корзеев, 2007). В большинстве случае хоботок у этой группы чешуекрылых используется для потребления нектара, однако он также может применяться для сбора пыльцы, прокалывания фруктов, кровососания, клептопаразитизма, а также для высасывании пота, мочи, слезных выделений и при посещении грязи, трупов, открытых ран и экскрементов (Downes, 1973; Büttiker et al., 1996).

Не считая балтийского янтаря, из всех кайнозойских местонахождений ископаемыми чешуекрылыми наиболее богата датская формация Фур, датируемая поздним палеоценом – ранним эоценом. Из нее происходят древнейшие находки ряда надсемейств Apoditrysia, таких как Pyraloidea (Heikkilä et al., 2018) и Papilionoidea (De Jong, 2016), причем первые – с сохранившимся хоботком. В балтийском янтаре преобладают микролепидоптеры, среди которых попадаются длиннохоботковые формы, такие как Tortricidae (Козлов, 1988). Бабочки сем. Nymphalidae с сохранившимися хоботками, *Lethites reynesii* (Scudder, 1872) и *Oligodonta florissantensis* Brown, 1976, найдены в верхнем олигоцене Франции и терминальном эоцене США соответственно (Scudder, 1875, Pl. I: fig. 2; De Jong, 2017: fig. 8; рис. 15, *1*). Бабочка *Voltinia dramba* Hall et al., 2004 (Riodinidae) с длинным хоботком описана из доминиканского янтаря (Hall et al., 2004; рис. 15, *3*). Неописанный представитель предполагаемой Pieridae с хорошо сохранившимся хоботком найден в танзанийском копале (рис. 15, *2*). Поскольку хоботки ископаемых бабочек, как правило, находятся полностью или частично в свернутом состоянии, их точную длину установить затруднительно. В любом случае эти и другие находки красноречиво свидетельствуют, что чешуекрылые, включая макролепидоптер, все-таки регулярно попадают в палеонтологическую летопись. Поэтому сделанный на основе молекулярных данных вывод о том, что основная радиация Ditrysia (включая даже дневных бабочек!) произошла уже в раннем мелу в ходе коэволюции с ранними покрытосеменными (Wahlberg et al., 2013), опровергается полным отсутствием ископаемых находок соответствующего возраста. Вместо коэволюционного сценария для Ditrysia надо предполагать быструю колонизацию уже имевшегося разнообразия покрытосеменных, сложившегося к началу кайнозоя.

VI. Hymenoptera

Перепончатокрылые – это один из наиболее разнообразных отрядов насекомых, насчитывающий более 152 000 описанных видов в составе 130 семейств (Aguiar et al., 2013) и существующий с позднего триаса (Расницын, 1980). Нектар и пыльца составляют основу рациона многих, если не большинства, взрослых перепончатокрылых, включая группы с паразитоидными и плотоядными личинками. Особенность строения ротового аппарата перепончатокрылых заключается в том, что даже при наличии хоботка у них сохраняются функциональные грызущие мандибулы.

Длинные хоботки различного строения, предназначенные для эксплуатации труднодоступных источников нектара, неоднократно возникали в разных ветвях этого отряда на основе лабиомаксиллярного комплекса. В частности, длинные хоботки имеются у

отдельных родов пилильщиков семейств Pergidae и Tenthredinidae (Houston, 1983; Jervis, Vilhelmsen, 1999; Smith, Naito, 2015), у некоторых наездников сем. Braconidae (Jervis, 1998), а также у целого ряда жалящих, таких как веспиды (Krenn et al., 2002; Mauss et al., 2019) и сфекоидные осы (Gillaspy, 1963; Krenn et al., 2005). Тем не менее, эпизодическое появление форм с удлиненными ротовыми частями не оказало значительного влияния на эволюционную судьбу ни одной из перечисленных групп. Из всех длиннохоботковых перепончатокрылых значительного видового разнообразия достигли только пчелы (Apiformes), насчитывающие около 20 000 рецентных видов в составе нескольких семейств, число и состав которых дискуссионны (Michener, 2007). Помимо пчел в ископаемом состоянии неизвестны какие-либо другие перепончатокрылые с хоботками, из чего следует, что в прошлом, как и в настоящее время, такие формы были большой редкостью.

Если у большинства перепончатокрылых длинные хоботки появлялись от случая к случаю, то у пчел тенденция к удлинению ротовых частей стала определяющей. Интересно, что длиннохоботковыми формами изобилуют также цветочные осы (Vespidae: Masarinae), которые, как и пчелы, заготовляют для личинок пыльцу, а не животную пищу: длинные хоботки возникали в этом подсемействе дважды и есть по меньшей мере у 9 из 14 родов (Krenn et al., 2002; Hermes, Melo, 2006; Garcette-Barrett, Klassen Dück, 2010). Тем не менее, несмотря на сходную биологию, цветочные осы не смогли повторить успех пчел, которые в силу своего обилия и распространенности стоят на первом месте среди опылителей современных цветковых. Например, в английских садах 80 % посещений цветков приходится на долю пчел, для вересковых пустошей этот показатель еще выше – 94 %, в кенийской саванне он ниже, но тоже очень значителен – 55 % (Willmer et al., 2017). В тропическом поясе, центре растительного разнообразия, пчелы в среднем опыляют 45 % видов растений, причем в лесах на Коста-Рике и Борнео доля таких видов достигает 70 % (Wardhaugh, 2015). Значение пчел ощутимо падает только в условиях низких температур, например, в некоторых альпийских и арктических экосистемах, где на первое место среди опылителей выходят двукрылые (Kearns, 1992; Pont, 1993; Tiusanen et al., 2016).

Хотя современная флора цветковых непредставима без пчел, на первых этапах эволюции их взаимодействие с пчелами, по-видимому, имело гораздо меньший масштаб. Предположение о существенном влиянии пчел на меловую радиацию эудикот (двудольных), основанное на данных молекулярной филогении (Cardinal, Danforth, 2013), не находит поддержки на палеонтологическом материале. В то время как сфекоидные осы, от которых ведут происхождение пчелы, известны с раннего мела (Расницын, 1980: с. 116–117), самые ранние бесспорные находки самих пчел датируются лишь началом кайнозоя: речь идет о пчелах из палеоценовых отложений французского местонахождения Mená (Nel, Petrulevičius, 2003; Michez et al., 2009). Пчелы из Mená относятся к продвинутым длинноязычковым семействам Apidae и Megachilidae, поэтому логично предположить, что радиация более базальных семейств пчел произошла еще в конце мелового периода. Однако это предположение можно подкрепить лишь косвенными свидетельствами, такими как норки в верхнемеловых палеопочвах США и Аргентины, которые напоминают подземные гнезда современных Halictidae (Elliott, Nations, 2008; Genise et al., 2020), а также цветы Clusiaceae со смолопродуцирующими стаминодиями (туронская флора Нью-Джерси), предположительно предназначавшимися для привлечения пчел (Crepet, Nixon, 1998). В то же время все попытки обнаружить телесные остатки меловых пчел пока остаются безрезультатными.

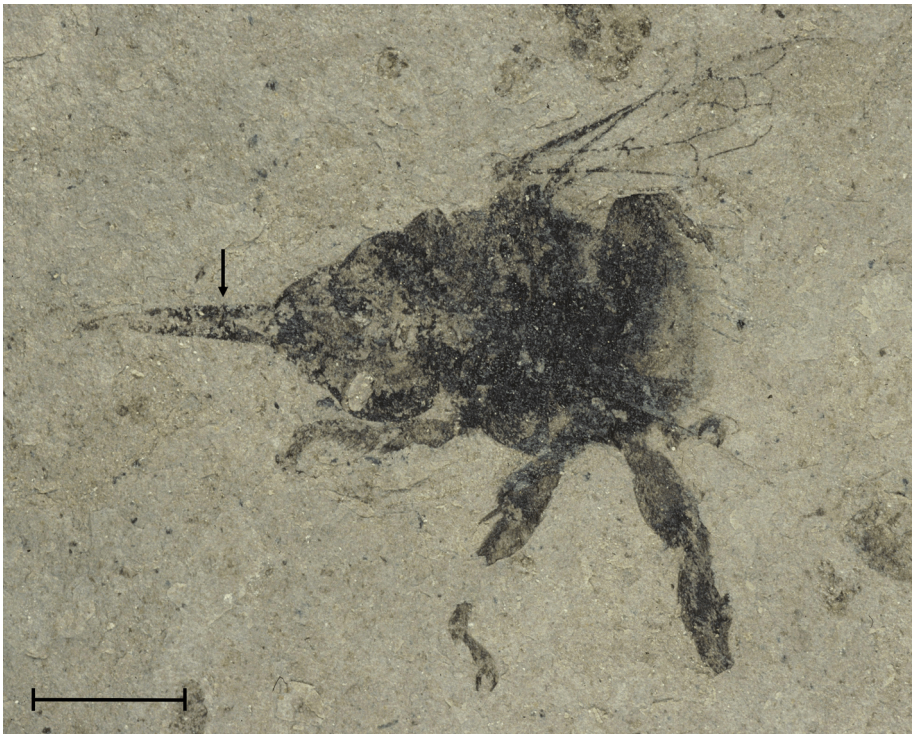


Рис. 16. *Anthophora melfordi* Cockerell, 1908 (Apidae), Флориссант, терминальный эоцен; фото Г. В. Мейера.

Стрелкой отмечен хоботок.

Масштабная линейка: 3 мм.

Перепончатокрылое *Melittosphex burmensis* Poinar et Danforth, 2006 из мелового бирманского янтаря, объявленное «древнейшей пчелой» из-за наличия ветвистых волосков (Poinar, Danforth, 2006), лишено других пчелиных апоморфий, таких как расширенные задние базитарзусы, и впоследствии было классифицировано как сфекоидная оса, близкая к Crabronidae (Michez et al., 2011; Danforth, Poinar, 2011). По этим же причинам к сфекоидным осам следует отнести и перепончатокрылое *Discoscapa apicula* Poinar, 2020, описанное недавно в качестве базальной пчелы из того же бирманского янтаря (Poinar, 2020). Не считая этих двух находок, на сегодня единственный потенциальный кандидат в меловые пчелы – *Cretotrigona prisca* (Michener et Grimaldi, 1988), однако возраст данного экземпляра вызывает сомнения. Янтарный фрагмент, в котором заключена эта пчела, на основании старой музейной этикетки и химического анализа был идентифицирован в качестве верхнемелового янтаря Нью-Джерси (Michener, Grimaldi, 1988). Тем не менее, вид *C. prisca* относится к очень продвинутой группе тропических безжальных пчел (Apidae: Meliponini) и настолько похож на современных ее представителей, что изначально был включен в рецентный род *Trigona* Jurine, 1807 (Michener, Grimaldi, 1988; Engel, 2000), что уже само по себе неожиданно на фоне полного отсутствия в мелу других, более базальных пчел. Кроме того, переизучение *C. prisca* показало, что в том же янтарном блоке присутствуют высшие термиты, характерные для миоценового доминиканского янтаря, но отсутствующие в

мелу (Rasnitsyn, Michener, 1991). Таким образом, *C. prisca* нельзя рассматривать как надежное указание на меловую радиацию пчел.

Даже с поправкой на общую скудость находок верхнемеловых насекомых полное отсутствие остатков пчел этого возраста свидетельствует либо об их малочисленности в тогдашних экосистемах, либо о крайне быстрых темпах их радиации в терминальном мелу. Наконец, если предположить, что длинноязычковые пчелы, появившиеся в палеонтологической летописи первыми, вопреки распространенному мнению являются одними из самых базальных, то гипотеза о скрытой радиации пчел в мелу вообще становится ненужной (Danforth et al., 2006). Так или иначе, все известные находки ископаемых пчел приходятся на кайнозой. Сводный список, опубликованный 10 лет назад, включает 184 вида ископаемых пчел (Michez et al., 2011); с учетом новых публикаций (Engel et al., 2012, 2013, 2018; Engel, Breitkreuz, 2013; Engel, Michener, 2013; Dehon et al., 2014, и др.) это число уже превысило две сотни. Однако стоит отметить, что палеонтологическая летопись пчел довольно неравномерна: большинство описанных видов происходит всего из 3 источников: из эоценового балтийского янтаря, из терминального эоцена Флориссанта (США) и из миоценового доминиканского янтаря (Michez et al., 2011).

По строению хоботка пчелы традиционно подразделяются на две группы: длинноязычковых, в число которых входят Apidae и Megachilidae, и короткоязычковых, к которым относятся все остальные семейства (Michener, 2007: p. 92). У длинноязычковых пчел язычок (сросшиеся глоссы) длиннее, чем остальной лабиум (прементум), и находится внутри пищевого канала, дорсальная часть которого образована удлиненными галеа, а вентральная – уплощенными и вытянутыми 1-м и 2-м члениками лабиальных щупиков. У короткоязычковых пчел лабиальные щупики не видоизменены, а длина язычка невелика по сравнению с хоботком в целом, что соответствует предковому состоянию ротовых частей. За некоторыми исключениями, такими как орхидные пчелы (Apidae: Euglossini) с преимущественно сосущим хоботком, втягивание нектара у большинства пчел сопровождается лижущими движениями язычка, так что его строение напрямую сказывается на функциональных свойствах хоботка. У небольших пчел относительная длина язычка не влияет на скорость поглощения нектара, однако при возрастании размеров тела длинноязычковые виды получают преимущество (Harder, 1983).

Доля длинноязычковых пчел была высокой уже с самого начала кайнозоя – к ним принадлежат обе древнейшие пчелы, описанные из палеоцена Mená (Nel, Petrulevičius, 2003; Michez et al., 2009). Из балтийского янтаря известно 38 видов пчел, представленных 160 экземплярами, и из них только 4 экземпляра 3 видов относятся к короткоязычковым семействам (Michez et al., 2011). В раннеэоценовом индийском янтаре встречаются исключительно длинноязычковые пчелы (Engel et al., 2013). В более молодом доминиканском янтаре пропорция иная: только 9 видов пчел из 21 являются длинноязычковыми (Engel et al., 2012). Важно отметить, что сама по себе принадлежность той или иной ископаемой пчелы к короткоязычковой группе не позволяет судить, какие источники нектара она эксплуатировала. Короткоязычковые пчелы, вопреки своему названию, не всегда обладают коротким хоботком. Ряд современных видов Halictidae, Melittidae, Andrenidae и Colletidae могут дополнительно наращивать длину ротовых частей за счет прементума, максиллярных или лабиальных щупиков или же язычка (в последнем случае, однако, лабиальные щупики не входят в состав

пищевого канала, как у длинноязычковых пчел) и таким образом получать доступ к нектару в цветах с длинным венчиком (Laroca et al., 1989).

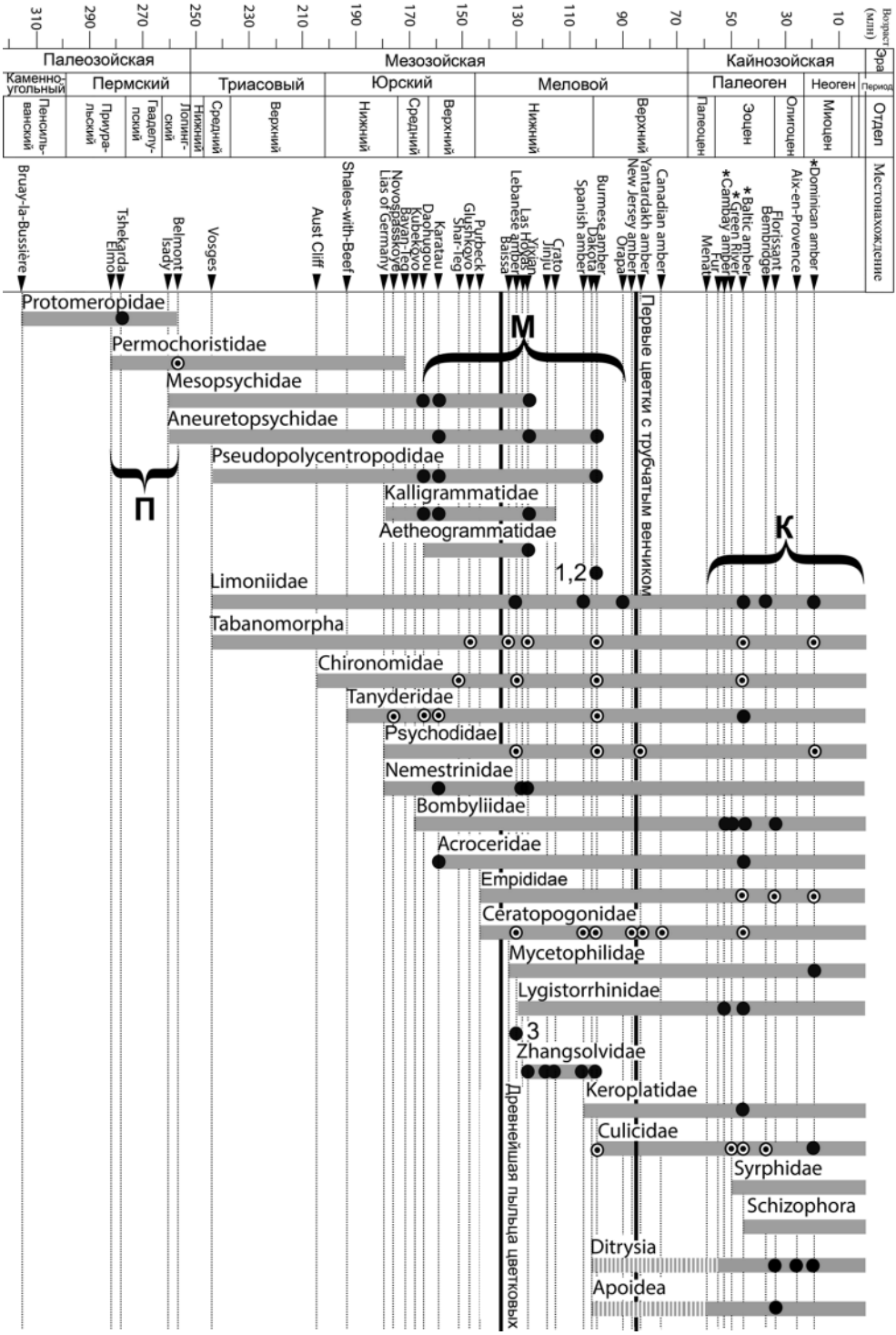
Находки пчел с сохранившимся хоботком очень редки: даже у целых экземпляров хоботок, как правило, в момент смерти был сложен под голову и потому трудно различим. В числе немногих исключений следует упомянуть *Anthophora melfordi* Cockerell, 1908 (Apidae: Anthophorini) из эоцена Флориссанта. На отпечатке этой пчелы хорошо сохранился 4.5-миллиметровый хоботок, чуть превосходящий по длине голову, в котором различимы галеа и выступающий из-под них язычок (рис. 16). В первоначальном описании говорилось о наличии на язычке обильных длинных волосков (Cockerell, 1908), однако при переизучении экземпляра это не подтвердилось (Zeuner, Manning, 1976). Другие каменные отпечатки пчел демонстрируют значительно худшую сохранность ротовых частей (в тех случаях, когда те вообще присутствуют). Например, от хоботка *Probombus hirsutus* Piton, 1940 (Megachilidae) из палеоцена Мена́ уцелела только двухсегментная длинная структура, лежащая книзу от правой мандибулы, которая предположительно соответствует двум удлиненным членикам лабиального щупика (Nel, Petrulevičius, 2003). Отдельные элементы хоботков также различимы у некоторых пчел из балтийского янтаря, например у *Protobombus indecisus* (Cockerell, 1908) и *Melissites trigona* Engel, 2001 (Apidae), а также у *Paleomelitta nigripennis* Engel, 2001 (Paleomelittidae) (Engel, 2001, Pl. 6 *a*, *b*, *d*, fig. 17). Как и в других случаях, надежды на получение дополнительной информации о строении хоботка ранних пчел остается возлагать прежде всего на новые янтарные находки.

ОБСУЖДЕНИЕ

I. Три этапа радиации длиннохоботковых нектарофагов

1. Палеозой

Хоботок был и остается одним из важнейших орудий в арсенале адаптаций крылатых насекомых с момента их появления в конце раннего карбона. Древнейшие обладатели хоботка, палеодиктиоптероиды, использовали его как колющий инструмент, и в таком же качестве он служил предковым равнокрылым Archescytinidae и другим палеозойским хоботковым экзоптериготам. У всех последующих экзоптеригот, включая современных, хоботок сохранил исходную колющую функцию, специализированных нектарофагов среди них не возникло. Возможно, этот факт напрямую связан с неполным метаморфозом, который затрудняет резкую дифференциацию по типу строения ротовых частей между нимфами и имаго (даже у стрекоз она ограничивается лишь различиями в устройстве лабиума). Нектар – богатая сахарами, но бедная белками пища – хорошо подходит для взрослого насекомого, нуждающегося в источнике энергии для полета, но не годится для роста и развития личинки. Поэтому у насекомых с полным превращением взрослой стадии хоботкового нектарофага всегда предшествует личиночная стадия с иным ротовым аппаратом и типом питания – таким как паразитизм (Bombyliidae, Acroceridae, Nemestrinidae, Tachinidae и т. д.), хищничество (например, Vermileonidae и некоторые Syrphidae), растительноядность (Lepidoptera) и палинофагия (Apoidea). У экзоптеригот же, у которых радикальная перестройка ротового аппарата в ходе индивидуального развития невозможна, специализированный хоботок для всасывания нектара нельзя закрепить только за имаго, что исключает существование такой специализации в принципе.


Возраст (млн)
310
290
270
250
230
210
190
170
150
130
110
90
70
50
30
10
Эра
Палеозойская
Мезозойская
Кайнозойская
Период
Каменноугольный
Пермский
Триасовый
Юрский
Меловой
Палеоген
Неоген
Отдел
Пенсильванский
Приуральский
Гваделупский
Лопингский
Нижний
Средний
Верхний
Палеоцен
Эоцен
Олигоцен
Миоцен
Местонахождение
Bruay-la-Bussière
Tshekarda
Elmo
Belmont
Isady
Vosges
Aust Cliff
Shales-with-Beef
Lias of Germany
Novospasskoye
Kubekovo
Bayan-Teg
Dachuigou
Karatau
Shar-Teg
Glushkovo
Purbeck
Baissa
Lebanese
Las Hoyas
Jehol
Jinju
Crato
Spanish amber
Burmese amber
Dakota
Orapa
New Jersey amber
Yantardakh amber
Canadian amber
Menat
Fur
*Cambay amber
*Green River
*Baltic amber
Bembridge
Florissant
Aix-en-Provence
*Dominican amber
Protomeropidae
Permochoristidae
Mesopsychidae
Aneuretopsychidae
Pseudopolycentropodidae
Kalligrammatidae
Aetheogrammatidae
Limoniidae
Tabanomorpha
Chironomidae
Tanyderidae
Psychodidae
Nemestrinidae
Bombyliidae
Acroceridae
Empididae
Ceratopogonidae
Mycetophilidae
Lygistorrhinidae
Zhangsolvidae
Keroplatidae
Culicidae
Syrphidae
Schizophora
Ditrysia
Apoidea
П
М
К
1,2
3
Первые цветки с трубчатым венчиком
Древнейшая пыльца цветковых

Впервые сосущий хоботок, пригодный исключительно для нектарофагии, возник у раннепермских Holometabola – ручейникоподобных Permomeropidae. В конце перми ряды хоботковых нектарофагов, вероятно, пополнили некоторые скорпионницы, главным образом Permochoristidae, хотя их хоботок, судя по наличию стилетов, мог предназначаться также для хищничества. Эта первая и очень скромная по разнообразию радиация длиннохоботковых нектарофагов (рис. 17) могла быть связана с палеозойскими семенными папоротниками, некоторые группы которых сдвигались от анемофилии к энтомофилии. В частности, об энтомофильности некоторых Medullosales свидетельствуют очень крупные пыльцевые зерна (Taylor, Millay, 1979), а в случае Peltaspermales – закрытые семеносные диски, мало пригодные для ветроопыления (Naugolnykh, Oskolski, 2010). Для пыльцы семенных папоротников, извлеченной из кишечников раннепермских палинофагов, характерна сильно скульптурированная поверхность, что предположительно облегчало ее распознавание насекомыми-переносчиками и, следовательно, тоже может рассматриваться как адаптация к энтомофилии (Krassilov et al., 2007).

2. Мезозой

Вторая, мезозойская радиация длиннохоботковых нектарофагов была гораздо более масштабной, чем первая. Судя по палеонтологическим данным, эта радиация началась в средней юре и длилась около 70 млн лет, до начала позднего мела включительно. В реальности она могла начаться еще раньше, в ранней юре или позднем триасе, вслед за появлением Bennettitales и других групп мезозойских голосеменных, включающих в себя энтомофильные виды. Находки крыльев свидетельствуют о существовании всех 3 семейств мезозойских длиннохоботковых скорпионниц уже со среднего триаса, в ранней юре к ним добавились каллиграмматиды и неместриниды (рис. 18). Однако подтвердить наличие длинных хоботков у насекомых этого возраста достаточно сложно, поскольку в триасе и ранней юре практически отсутствуют лагерштетты, где насекомые сохранялись бы целиком. За исключением североамериканской верхнетриасовой формации Кау Бранч, большинство крупных местонахождений насекомых, которые приходятся на этот интервал (Вогезы, Мадыген, Сай-Сагул, лейас Европы и др.), приносят почти исключительно изолированные крылья.

Рис. 17. Группы длиннохоботковых насекомых-нектарофагов, чьи представители с удлиненным ротовым аппаратом известны в ископаемом состоянии, а также Syrphidae и антофильные Schizophora, находки которых с сохранившимся длинным хоботком пока не отмечались.

1, *2* – Cretanallachiinae (Psychopsoidea), Paradoxosisyrinae (Sysiridae); *3* – *Cretahilarimorpha lebanensis* (?Hilarimorphidae).

П, М, К – палеозойская, мезозойская и кайнозойская радиации длиннохоботковых нектарофагов. Звездочки (*) означают, что в дополнение к находкам из подписанного местонахождения на том же уровне отмечены находки из близкого по возрасту местонахождения: камбейский янтарь показан вместе с янтарем из Уазы (Oise amber), формация Грин-Ривер – вместе с формацией Кишенен (Kishenehn), балтийский янтарь – вместе с ровенским янтарем, доминиканский янтарь вместе с мексиканским янтарем.

Сплошные серые полосы обозначают временны́е интервалы между первыми и последними находками. Штрихованными серыми линиям обозначены интервалы существования групп, известные на основании ихнофоссилий. Сплошные точки обозначают находки нектарофагов с длинным (длиннее головы) сосущим хоботком, бело-черные точки – находки кровососов и энтомофагов с длинным колющим хоботком, который мог использоваться и для питания нектаром.

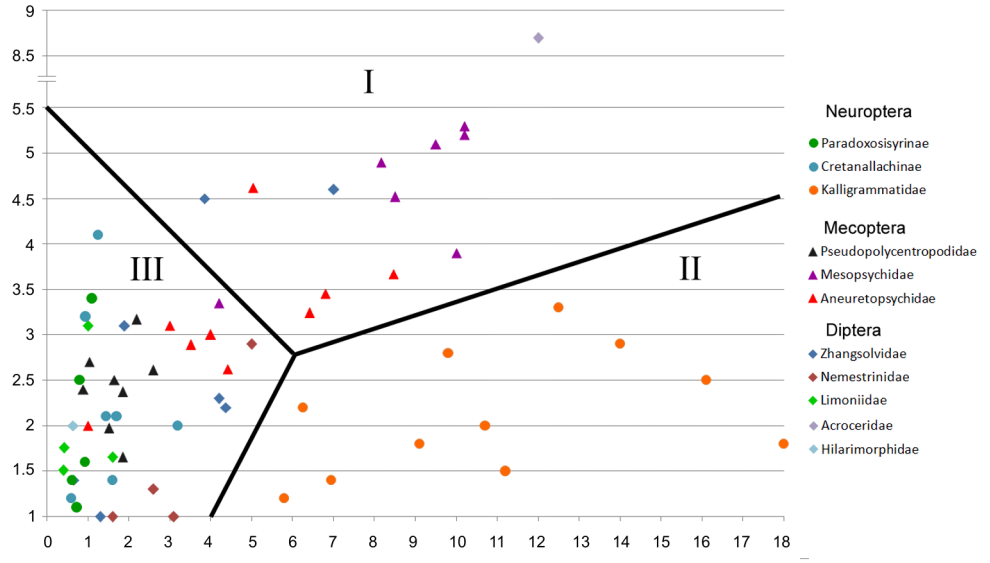


Рис. 18. Длина и пропорции ротовых частей 59 описанных и 5 неописанных видов мезозойских длиннохоботковых нектарофагов.

Для видов, известных более чем в одном экземпляре, приведены средние значения (см. табл. 1, 2, 4, 5). Виды, известные только по голотипу с сильно поврежденными ротовыми частями, не учитывались. *По горизонтальной оси* – длина хоботка в мм, *по вертикальной оси* – отношение длины хоботка к длине головы. Римскими цифрами I–III обозначены соответствующие морфогруппы (см. текст).

В мезозое питание труднодоступным нектаром монополизировали 3 отряда насекомых: Mecoptera, Neuroptera и Diptera. К настоящему времени известно не менее 67 видов мезозойских длиннохоботковых нектарофагов с сохранившимися ротовыми частями, относящихся к 12 семействам в составе этих 3 отрядов (табл. 6). По относительной и абсолютной длине хоботка их можно разделить на 3 морфогруппы (рис. 18). К 1-й относятся почти все скорпионницы сем. Mesopsychidae и многие Aneuretopsychidae, а также некоторые мухи. Они пошли по пути относительного увеличения длины хоботка, тогда как тело насекомых при этом оставалось сравнительно некрупным. Предельным случаем такой тенденции служат юрская муха-акроцерида *Archocyrtus kovalevi* с хоботком почти в 2 раза длиннее тела (Khramov, Lukashevich, 2019) и современные ей мезопсихиды, чей хоботок по длине равен почти половине тела (Ren et al., 2010a). С одной стороны, небольшие общие размеры облегчали перемещение насекомых 1-й морфогруппы в густых зарослях, но, с другой стороны, манипулировать таким непропорционально длинным и к тому же нескладывающимся хоботком было непросто.

2-я морфогруппа длиннохоботковых нектарофагов состоит исключительно из бабочкоподобных каллиграмматид. По абсолютной длине ротовых частей они сопоставимы с представителями 1-й морфогруппы и изредка превосходят их, что достигается главным образом не за счет удлинения самого хоботка, а за счет укрупнения всего насекомого. Например, юрские каллиграмматиды в 1.5–2.5 раза превосходят в размахе

Таблица 6. Число описанных видов мезозойских длиннохоботковых нектарофагов с сохранившимися ротовыми частями

Отряд	Семейство (подсемейство)	Число длиннохоботковых видов
Mecoptera	Pseudopolycentropodidae	8
	Aneuretopsychidae	8
	Mesopsychidae	6
Neuroptera	Kalligrammatidae	10
	Aetheogrammatidae	1
	Cretanallachiinae, Cretadilarinae (Psychopsoidea)	10
	Paradoxosysirinae (Sisyridae)	5
Diptera	Limoniidae	4
	Nemestrinidae	4
	Acroceridae	1
	?Hilarimorphidae	1
	Zhangsolvidae	9

крыльев одновозрастных мезопсихид с хоботком такой же длины. Из-за крупных размеров каллиграмматиды, видимо, были вынуждены держаться открытых пространств, но могли питаться на тех же растениях, что и нектарофаги 1-й морфогруппы, поскольку стробилы голосеменных были достаточно крупными и могли обеспечить «посадочные места» для насекомых всех размерных категорий. Любопытно, что лишь немногие представители 1-й и 2-й морфогрупп при удлинении хоботка преодолевали отметку в 10–11 мм – видимо, это объясняется устройством стробилов энтомофильных голосеменных, которые редко скрывали сладковатые выделения на большей глубине.

Наконец, 3-я морфогруппа включает в себя большинство мезозойских нектарофагов. Их хоботки характеризуются весьма скромными пропорциями (не более чем в 3.5 раза длиннее головы) и длиной до 5 мм **(**для сравнения: функциональная длина хоботка современной медоносной пчелы в среднем составляет 7 мм (Waddington, Herbst, 1987)**)**. Очевидно, нектарофаги 3-й морфогруппы посещали иной спектр растений, нежели насекомые из двух других морфогрупп. Более трех десятков известных видов мезозойских двукрылых с длинными колющими хоботками, предположительно сочетавшие нектарофагию с кровососанием или хищничеством (Tanyderidae, Psychodidae, Culicidae, Chironomidae, Ceratopogonidae, Rhagionidae, Tabanidae), также попадают в 3-ю морфогруппу. Примечательно, что кулициды с хоботками большей относительной длины, чем в 3-й морфогруппе, начинают встречаться в ископаемом состоянии лишь с кайнозоя, что может указывать либо распространение цветковых растений с длинным венчиком, пришедших на смену голосеменным с более доступным нектаром, либо же на появление млекопитающих с более длинной шерстью. Длиннохоботковые комары-нектарофаги сем. Limoniidae демонстрируют такую же эволюционную тенденцию:

в мезозое все они находятся в пределах 3-й морфогруппы, тогда как в кайнозое относительная и абсолютная длина хоботков у них возрастает.

Находки длиннохоботковых мух в верхнеюрских отложениях (позднее оказавшихся нижнемеловыми) первоначально интерпретировались как указание на существование цветковых (Ren, 1998b). Однако, как уже тогда отмечал К. Лабандейра, с тем же успехом подобные насекомые могли питаться и на репродуктивных органах вымерших энтомофильных голосеменных (Labandeira, 1998). За прошедшие 20 лет справедливость второй точки зрения стала еще очевиднее. Многочисленные попытки найти какие-либо остатки цветковых в отложениях древнее раннего мела не увенчались успехом (Herendeen et al., 2017), поэтому можно с уверенностью говорить, что все длиннохоботковые двукрылые, скорпионницы и сетчатокрылые юрского возраста были связаны с голосеменной флорой, поскольку другой в их время просто не было. Однако с раннемеловыми представителями этих же групп ситуация в первом приближении выглядит менее однозначной. Древнейшее свидетельство существования цветковых растений – одноборозднaя пыльца с колумеллятной экзиной – датируется валанжином (Coiro et al., 2019). Таким образом, все раннемеловые длиннохоботковые нектарофаги были ровесниками цветковых и, на первый взгляд, могли питаться также и на них.

Тем не менее, можно утверждать, что, как и в юре, в раннем мелу длиннохоботковые нектарофаги по-прежнему находились в тесной ассоциации с голосеменными. В отличие от крупных стробилов раннемеловых голосеменных, околоцветник всех без исключения цветков этого возраста, в том случае, если он вообще имелся, был простым, мелким (в среднем 0.5–5 мм в диаметре), плоским или чашеобразным, а вознаграждением для опылителей служила пыльца, а не нектар (Friis et al., 2006, 2010, 2011: p. 434, 436). Длинный хоботок был совершенно бесполезен для питания на таких цветках – скорее всего, их посещали насекомые с короткими ротовыми частями, прежде всего жуки, а также мелкие двукрылые, что характерно и для самых базальных современных цветковых из группы ANITA (Thien et al., 2009).

Усложнение архитектуры цветка произошло лишь в позднем мелу с диверсификацией основных групп настоящих двудольных (core eudicots). Древнейшие цветки с нектарниками и околоцветником, дифференцированным на венчик и чашечку, известны из бирманского янтаря (Liu et al., 2018b) и альб-сеноманских отложений североамериканской формации Дакота (Basinger, Dilcher, 1984; Friis et al., 2011, p. 437; Manchester et al., 2018), однако и они были открытыми и, следовательно, доступными без длинного хоботка. Считается, что древнейшие сростнолепестные цветы с трубчатым основанием, ограничивающим доступ для нектарофагов, принадлежат верескоцветным из сантона–кампана Швеции (Friis, 1985; Schönenberger, Friis, 2001; Friis et al., 2011, p. 400, 439, 442). Наличие сростнолепестности и трубчатого венчика постулировалось также для верескоцветных из туронской флоры Нью-Джерси (Nixon, Crepet, 1993; Crepet, 1996). Поскольку все раннемеловые длиннохоботковые насекомые значительно древнее, их пищевая специализация была по-прежнему направлена на энтомофильные голосеменные, тогда как нектар цветковых в лучшем случае мог служить источником пищи для нектарофагов 3-й морфогруппы, живших в начале позднего мела (прежде всего это относится к длиннохоботковой энтомофауне бирманского янтаря).

Прямым доказательством связи мезозойских длиннохоботковых насекомых с голосеменными растениями служит пыльца, прилипшая к их телу. Так, пыльца голосе-

менных, предположительно относящаяся к вильямсониевым беннеттитовым, была обнаружена на мухе-джангсольвиде из раннемелового испанского янтаря (Peñalver et al., 2015). Пыльца голосеменных, как уже говорилось, найдена также рядом со скорпионницей *Parapolycentropus* в бирманском янтаре (Lin et al., 2019). Пыльцу же покрытосеменных до сих пор находили только на меловых насекомых с короткими ротовыми частями, таких как жуки и осы (Bao et al., 2019; Grimaldi et al., 2019), а также в кишечниках сеноедоподобных пермопсоцид (Huang et al., 2016).

Предположения о пищевых предпочтениях мезозойских нектарофагов строятся также на основе изучения репродуктивных структур одновозрастных им растений. Традиционно в качестве основного кандидата на роль энтомофильных голосеменных рассматриваются беннеттитовые (Расницын, Козлов, 1990; Мостовский, 1998; Labandeira et al., 2016; Khramov, Lukashevich, 2019). В цветкоподобных стробилах вильямсониевых беннеттитовых, таких как *Williamsonia* и *Williamsoniella*, брактеи (видоизменные прицветные листья), смыкаясь над рецептакулом (семяложем), ограничивают доступ к семязачаткам, что делает необходимым использование длинного хоботка для высасывания опылительных капель (Friis et al., 2011: p. 430–432; Khramov, Lukashevich, 2019). Репродуктивные органы с узким входом, потенциально привлекательные для длиннохоботковых нектарофагов, отмечались также у Caytoniales и Pentoxylales, близких к цветковым, а также у Gnetales, Czekanowskiales и хвойных Cheirolepidiaceae (Ren et al., 2009, Table S6).

Но даже если бы о мезозойских голосеменных с энтомофильным синдромом было ничего неизвестно, то находки насекомых с длинными сосущими хоботками в любом случае дали бы веский повод предполагать их существование. Действительно, специализация в виде длинного хоботка, предназначенного для высасывания опылительных капель, могла быть полезной только в том случае, если эти капли были обогащены сахарами и скрыты в глубине стробилов. Ни то, ни другое не сочетается с анемофилией. У современных анемофильных голосеменных опылительные капли содержат гораздо меньше сахаров, чем энтомофильные (1–2 % у сосны против 25 % у эфедры (Bolinder et al., 2016)), что делает их малопривлекательными для нектарофагов. Кроме того, когда пыльца переносится ветром, опылительные капли должны быть выставлены на поверхность, что устраняет необходимость в длинном хоботке. Таким образом, мезозойские голосеменные не просто эксплуатировались длиннохоботковыми нектарофагами, не получая ничего взамен, но активно привлекали и использовали их в качестве опылителей.

Стимулом для удлинения хоботка у мезозойских нектарофагов могла быть эволюционная гонка растений и опылителей, на которую Ч. Дарвин впервые указал в своей работе об опылении орхидей, и чье существование подтвердили последующие исследования (Nilsson, 1988; Pauw et al., 2009). Эта гонка возникает из-за того, что опылители и растения преследуют прямо противоположные цели, несмотря на существующий между ними мутуализм. Чтобы эффективно питаться нектаром, насекомое нуждается в хоботке, который превышает по длине венчик цветка. Напротив, растение должно иметь венчик, чуть превосходящий по длине хоботок, поскольку лишь в этом случае насекомое вынуждено глубоко погружать голову в цветок, измазываясь в пыльце. Слишком длинный хоботок привел бы к тому, что насекомое выпивало бы нектар, но не участвовало в опылении, превращаясь в нектарного вора. Вот почему в процессе эволюции опылители постепенно удлиняли хоботок, а растения, в свою оче-

редь, шаг за шагом удлиняли трубки венчиков, шпорцы и т. д. Надо полагать, этот процесс шел и в мезозое, с той поправкой, что вместо околоцветника увеличивалась длина брактей и межсеменных чешуй, скрывающих семязачатки с опылительными каплями. Появление мезозойских длиннохоботковых нектарофагов, относящихся к 1-й и 2-й морфогруппам, могло стать непосредственным результатом этой «дарвиновской гонки».

В отличие от цветковых, для большинства которых характерны обоеполые цветки, репродуктивным органам голосеменных, за исключением беннеттитовых Cycadeoidaceae и некоторых Williamsoniaceae, свойственна раздельнополость. Следовательно, энтомофильные голосеменные, опылявшиеся длиннохоботковыми нектарофагами, должны были как-то привлекать их не только на женские, но и на мужские стробилы, где нет семязачатков и опылительных капель. У всех 3 родов современных энтомофильных гнетовых в мужских стробилах есть стерильные семязачатки – функциональный аналог нектарников цветковых растений, единственная роль которых заключается в выделении сладковатой жидкости, привлекательной для опылителей (Kato et al., 1995; Wetschnig, Depisch, 1999; Bolinder et al., 2016). Возможно, подобные структуры имелись и в мужских стробилах вымерших энтомофильных голосеменных. Предполагается, что функцию привлечения опылителей могли исполнять многочисленные желёзки, расположенные на внутренней поверхности *Weltrichia*, мужских стробилов вильямсониевых беннеттитовых (Friis et al., 2011, p. 430; Popa, 2019).

Некоторые вымершие энтомофильные голосеменные могли также прибегать к обманному или ошибочному опылению (deceit/mistake pollination), подобно многим современным энтомофильным цветковым с однополыми цветами. Например, у *Jacaratia dolichaula* (Caricaceae) женские цветки не выделяют нектар, однако длиннохоботковые опылители (бражники) регулярно посещают их, из-за внешнего сходства принимая за мужские, которые продуцируют нектар в изобилии (Bawa, 1980). Рассуждая по аналогии, можно представить, что у ряда энтомофильных голосеменных мужские стробилы по запаху и внешним параметрам были похожи на женские, благодаря чему длиннохоботковые насекомые наведывались к ним регулярно.

Следует подчеркнуть, что для немногочисленных энтомофильных голосеменных из числа ныне существующих Gnetales и Cycadales репродуктивные органы со скрытой внутри сладковатой жидкостью не характерны. У современных энтомофильных гнетовых опылительные капли находятся на поверхности стробилов и легко доступны для насекомых с короткими ротовыми частями, таких как муравьи и осы, хотя их при случае потребляют также насекомые с длинным хоботком, например, чешуекрылые и мухи-сирфиды (Kato et al., 1995; Wetschnig, Depisch, 1999; Bolinder et al., 2016). Опылители же саговниковых – долгоносикообразные жуки и трипсы – питаются тканями стробилов и пыльцой и вообще не имеют отношения к нектарофагии (Schneider et al., 2002). Интересно, что в женские стробилы энтомофильные саговниковые привлекают опылителей обманным путем (Terry et al., 2004).

3. Кайнозой

Третья радиация длиннохоботковых нектарофагов пришлась на кайнозой и, без сомнения, была связана с распространением цветковых с глубоким венчиком. Отсчитывать начало этой радиации надо как минимум с позднего палеоцена – раннего эоцена, когда в отложениях появляются первые остатки тел пчел и дитризных чешуекрылых.

Но, как и в случае с мезозойской радиацией, здесь надо сделать поправку на особенности палеонтологической летописи насекомых, которая в конце мела и в палеоцене очень скудна. Соответственно, истоки кайнозойской фауны длиннохоботковых нектарофагов могут скрываться уже во второй половине позднего мела, о чем свидетельствуют и некоторые ихнофоссилии, указывающие на существование в это время Apoidea и Ditrysia (см. выше). С другой стороны, полное отсутствие Apoidea и Ditrysia в многочисленных раннемеловых лагерштеттах опровергает выводы молекулярных исследований, согласно которым основная радиация двух этих групп на уровне семейств будто бы завершилась уже к середине мелового периода (Cardinal, Danforth, 2013; Wahlberg et al., 2013).

Фауна длиннохоботковых нектарофагов принимает современный облик к раннему кайнозою. К этому времени от мезозойской длиннохоботковой «тройки» остаются только двукрылые. К ним прибавляются дитризные чешуекрылые и пчелы, которые как бы приходят на смену вымершим длиннохоботковым скорпионницам и сетчатокрылым. Состав длиннохоботковых двукрылых в кайнозое при этом существенно изменяется. С одной стороны, вымирают некоторые мезозойские семейства (Zhangsolvidae). С другой стороны, к длиннохоботковых двукрылым, появившимся в мезозое (Limoniidae, Acroceridae, Nemestrinidae), добавляются новые семейства, ставшие частью масштабной радиации Cyclorrhapha в кайнозое (Syrphidae, Conopidae, Phoridae, Tachinidae и др.). Наконец, в кайнозое длинные хоботки и рострумы впервые появляются как у древних групп двукрылых, известных с юры (Bombyliidae), так и у более молодых, существующих с мела (Empididae, Keroplatidae, Mycetophilidae, Lygistorrhinidae).

Среди двукрылых внимание обращают на себя Acroceridae и Nemestrinidae, которые удерживаются в экологической нише длиннохоботковых нектарофагов, начиная с юры, несмотря на радикальные перемены в составе растительности, произошедшие с того времени. Как и некоторые жуки-палинофаги (Peris et al., 2017), эти семейства смогли переориентироваться с голосеменных на цветковые, что, однако, было не одномоментным переходом, а результатом длинной серии эволюционных изменений. В частности, в процессе адаптации к цветковым произошло вымирание мезозойских длиннохоботковых неместринид подсем. Archinemestrininae, тогда как их кайнозойские аналоги возникли уже в рамках другого, современного подсемейства Nemestrininae.

В отличие от двукрылых, у сетчатокрылых и скорпионниц вымирание длиннохоботковых нектарофагов произошло на уровне целых семейств, вследствие чего эта жизненная форма в двух данных отрядах не просто сменила «место прописки» на филогенетическом древе, а полностью исчезла. Возможно, сетчатокрылые и скорпионницы не выдержали прямой конкуренции за цветочный нектар с появившимися в конце верхнего мела пчелами и дитризными чешуекрылыми. Более вероятно, однако, что лабильность поведения длиннохоботковых сетчатокрылых и скорпионниц была меньше, чем у двукрылых, в силу чего они до конца оставались верны энтомофильным голосеменным и исчезли после их окончательного вымирания.

Таким образом, цветковые, без сомнения, оказали определяющее влияние на эволюцию насекомых-нектарофагов. Но были ли нектарофаги и опылители, со своей стороны, драйвером эволюции цветковых?

II. Было ли насекомоопыление залогом успеха цветковых?

Как продемонстрировал настоящий обзор, коэволюция насекомых-нектарофагов и растений началась задолго до появления цветковых растений. В раннем мелу первые цветковые с их мелкими цветками с простым, слаборазвитым околоцветником, на которых питались морфологически неспециализированные насекомые, сосуществовали с энтомофильными голосеменными со сложноустроенными стробилами, опылявшимися с участием продвинутых длиннохоботковых нектарофагов. На фоне отлаженных опылительных систем, свойственных беннеттитовым и другим группам мезозойских голосеменных, репродуктивная биология ранних цветковых выглядела хаотичной и примитивной. Тем не менее, в верхнем мелу цветковым удалось выбиться в лидеры, тогда как мутуалистические отношения с насекомыми-опылителями, складывавшиеся многие миллионы лет, не спасли энтомофильные голосеменные от вымирания. Это ставит под сомнение распространенную точку зрения, согласно которой своим эволюционным успехом и колоссальным видовым разнообразием покрытосеменные обязаны насекомоопыляемости.

Из 350 000 видов цветковых примерно 87.5 % опыляются животными, главным образом насекомыми (Ollerton et al., 2011). Напротив, около 60 % из 1000 с небольшим видов современных голосеменных составляют хвойные, опыляемые исключительно ветром, а остальные 40 % приходятся на гнетовые и цикадовые, среди которых доля энтомофильных видов не слишком значительна (Wang, Ran, 2014). Такой контраст между преимущественно энтомофильными, молодыми и очень разнообразными цветковыми и в основном анемофильными и бедными видами, но древними голосеменными естественно наводит на мысль о решающем вкладе насекомых-опылителей в преобладание первых над вторыми, которое особенно заметно в тропических широтах.

Считается, что периодическая смена специализированных опылителей, вызванная небольшими изменениями в строении цветка, способствует репродуктивной изоляции и тем самым – ускоренному видообразованию (Van der Niet, Johnson, 2012). Особенно эффективно этот процесс идет с участием длиннохоботковых насекомых: рода цветковых с нектарными шпорцами, которые опыляются такими насекомыми, в десятки раз превышают по числу видов сестринские рода с открытыми цветками (Hodges, 1997). Кроме того, если анемофильные виды вынуждены расти кучно, то благодаря насекомым-опылителям, адресно доставляющим пыльцу, энтомофилы получают возможность существовать в виде дисперсных популяций, лучше застрахованных от нападений фитофагов и патогенов и от внутривидовой конкуренции. Из множества таких рассредоточенных популяций и складывается совокупное видовое разнообразие тропического леса и других сообществ с преобладанием цветковых (Janzen, 1971).

Представление о насекомоопылении как о ключевой инновации цветковых растений, позволившей им быстро вырваться вперед, восходит еще к Ч. Дарвину и его единомышленнику-эволюционисту, французскому палеоботанику Гастону де Сапорта. В письме к Дарвину за 1877 г. Сапорта писал о поразительном «отсутствии сосущих [= хоботковых] насекомых в юре», с которым была связана «ранняя скудость растительного царства, <...>долгое время ограничивавшегося одними анемофильными растениями, чье число и разнообразие никогда не могли достичь определенного уровня». В ответном письме Ч. Дарвин горячо поддержал это предположение: «Ваша идея, что двудольные растения не вошли в силу до того, как появились сосущие насекомые,

представляется мне великолепной. Я удивляюсь, как сам не додумался до нее» (цит. по: Friedman, 2009).

Учитывая все вышесказанное, нет нужды доказывать, насколько ошибочными оказались эти представления в свете открытий палеоэнтомологии, совершенных за последние 30 лет. Вопреки Ч. Дарвину, Г. Сапорта и всем последующим авторам, рассуждавшим в аналогичном русле, длиннохоботковые насекомые-нектарофаги были в изобилии представлены еще в юре, что указывает на расцвет энтомофилии среди голосеменных, наблюдавшийся задолго до возникновения цветковых. Таким образом, цветковые растения в этом отношении не изобрели ничего нового. Все те преимущества, которые несет насекомоопыление, должны были ощущать на себе уже мезозойские голосеменные, и если их оказалось недостаточно, чтобы выиграть конкуренцию у цветковых, значит, на стороне последних были какие-то дополнительные факторы, которыми и надо объяснять их успех.

Впервые на этот недочет энтомофильной гипотезы указал в своей книге «Победители в борьбе за существование» (1927) отечественный ботаник М. И. Голенкин (1864–1941). Хотя о существовании длиннохоботковых нектарофагов, предшествовавших возникновению цветковых, в его время никто не догадывался, свидетельства в пользу энтомофилии беннеттитовых уже были известны палеоботаникам. Тот факт, что «огромное большинство энтомофильных голосеменных вымерло, а анемофильные сохранились в живых», подрывает представление о решающем преимуществе энтомофилии, писал М. И. Голенкин (1927, с. 27). Кроме того, он справедливо указывал, что анемофилия не помешала злакам, пальмам и ряду других цветковых добиться значительного эволюционного успеха. На основании этих соображений М. И. Голенкин предположил, что причины успеха цветковых, вопреки очевидности, надо искать не в наличии цветка и даже не в покрытосемянности как таковой (возникновение у цветковых завязи, защищающей семязачатки), а в строении их вегетативных органов и действии внешних климатических факторов. Независимо от М. И. Голенкина сходная критика в адрес энтомофильной гипотезы позднее высказывалась и другими специалистами (Midgley et al., 1991; Gorelick, 2001; Augusto et al., 2014).

Настоящей инновацией покрытосеменных, давшей им преимущество над голосеменными, была не энтомофилия, а усовершенствованная проводящая система (возникновение сосудов и ситовидных трубок) вкупе с более сложно организованными листьями. Листья покрытосеменных в среднем в 4 раза превышают листья голосеменных по плотности расположения жилок на единицу площади, что в 3–5 раз увеличивает скорость транспирации и поглощения CO_2 (Boyce et al., 2009). Как результат, у покрытосеменных выше скорость роста и репродукции, благодаря чему голосеменные могут успешно конкурировать с ними только в стесненных условиях, где отсутствуют возможности для быстрого роста (бедные почвы, холодный климат, малое количество осадков) (Bond, 1989; Augusto et al., 2014). Наиболее примитивные покрытосеменные по строению проводящей системы и обилию жилок в листьях принципиально не отличались от голосеменных и, вероятно, по этой причине были незначительным элементом в раннемеловых флорах. Судя по палеоботаническим данным, резкое увеличение плотности жилок в листьях покрытосеменных произошло в альбе-сеномане, и тогда же началось их повсеместное распространение (Feild et al., 2011).

Таким образом, кайнозойская радиация пчел, дитризных чешуекрылых и других насекомых, специализирующихся на питании цветочным нектаром, была не причиной, а

следствием экспансии цветковых, произошедшей в силу превосходства их вегетативных органов. Будем надеяться, что дальнейшее изучение особенностей строения и функционирования ротовых частей ископаемых и современных хоботковых насекомых поможет еще детальнее прояснить эволюционные закономерности их взаимодействия с растительным миром.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы выражаем искреннюю благодарность за предоставленные иллюстрации и за разрешение их использовать В. А. Благодерову (V. A. Blagoderov, Edinburgh, UK), В. Н. Макаркину (ФНЦ Биоразнообразия Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток), А. П. Расницыну (ПИН РАН, Москва), Бо Вану (Bo Wang, Nanjing, China), Сяньдуну Чжао (Xiangdong Zhao, Nanjing, China), Герберту Мейеру (Herbert Meyer, Colorado, U.S.A.), Андре Нелю (André Nel, Paris, France), Цзюнь Чэню (Jun Chen, Linyi, China), Ришарду Шадзевскому (Ryszard Szadziewski, Gdansk, Poland), Кристель и Гансу Хоффайнсам (Christel and Hans Hoffeins, Hamburg, Germany), Ивоне Кане (Iwona Kania, Rzeszow, Poland), Сигитасу Поденасу (Sigitas Podenas, Vilnius, Lithuania), Артуру Боркенту (Art Borkent, Salmon Arm, Canada), Сюзане Батс (Susan Butts, New Haven, Connecticut, U.S.A.), Джейсону Холлу (Jason Hall, Washington, DC, U.S.A.), Ги-Со Наму (Gi-Soo Nam, Gongju, South Korea) и Вильфреду Вихарду (Wilfried Wichard, Cologne, Germany). Мы благодарим за консультации И. В. Шамшева (Зоологический институт РАН, С.-Петербург), Марию Хейккиле (Maria Heikkilä, Helsinki, Finland), Йорга Анзорге (Jorg Ansorge, Greifswald, Germany), З. А. Федотову (ВНИИ защиты растений РАН, С.-Петербург), М. Г. Коваленко и А. В. Крупицкого (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва). Мы очень признательны рецензентам, А. П. Расницыну и В. Д. Иванову (Санкт-Петербургский государственный университет, С.-Петербург), а также главному редактору журнала “Энтомологическое обозрение” Б.А. Коротяеву (Зоологический институт РАН, С.-Петербург) за ценные советы и замечания, позволившие значительно улучшить эту работу. Разумеется, вся ответственность за возможные ошибки и неточности полностью лежит на нас.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках научных проектов № 19-14-50222 и 18-04-00322.

FUNDING

The reported study was funded by RFBR, project numbers 19-14-50222 and 18-04-00322.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Благодеров В. А. 1995. Грибные комарики трибы Sciophilini (Diptera, Mycetophilidae) из раннего мела Забайкалья. Палеонтологический журнал **1**: 55–63. [Blagoderov V. A. 1995. Fungus gnats of the tribe Sciophilini (Diptera, Mycetophilidae) from the Early Cretaceous of Transbaikalia. Paleontological Journal **29** (1): 72–83].

Благодеров В. А. 1997. Грибные комарики трибы Gnoristini (Diptera, Mycetophilidae) из раннего мела Забайкалья. Палеонтологический журнал **6**: 44–49. [Blagoderov V. A. 1997. Fungus gnats of the tribe Gnoristini (Diptera, Mycetophilidae) from the Lower Cretaceous of Transbaikalia. Paleontological Journal **31** (6): 609–615].

Благодеров В. А. 1998. Грибные комарики триб Gnoristini и Leiini (Diptera, Mycetophilidae) из раннего мела Забайкалья. Палеонтологический журнал **1**: 58–62. [Blagoderov V. A. 1998. Fungus gnats of the tribe

Gnoristini (Diptera, Mycetophilidae) from the Early Cretaceous of Transbaikalia. Paleontological Journal **32** (1): 54–59].

Глухова В. М. 1981. Сравнительно-морфологический обзор ротового аппарата самок и самцов мокрецов подсемейств Dasyheleinae и Forcipomyiinae (Diptera, Ceratopogonidae). Энтомологическое обозрение **60** (1): 61–76. [Glukhova V. M. 1982. A comparative morphological review of the mouthparts of females and males in the subfamilies Dasyheleinae and Forcipomyiinae (Diptera, Ceratopogonidae). Entomological Review **60** (1): 59–72].

Голенкин М. И. 1927. Победители в борьбе за существование. Исследование причин и условий завоевания Земли покрытосеменными растениями в середине мелового периода. М.: Издательство Ассоциации научно-исследовательских институтов при физико-математическом факультете 1-го МГУ, 101 с.

Гринфельд Э. К. 1978. Происхождение и развитие антофилии у насекомых. Л.: Издательство Ленинградского университета, 206 с.

Зайцев В. Ф. 1986. Новые виды ископаемых меловых мух-жужжал и обзор палеонтологических данных по сем. Bombyliidae (Diptera). Энтомологическое обозрение **65** (4): 815–824. [Zaitzev V. F. 1987. New species of Cretaceous fossil bee flies and a review of paleontological data on Bombyliidae (Diptera). Entomological Review **66** (3): 150–160].

Зайцев В. Ф. 1992. Эволюционные тенденции морфофункциональных адаптаций (на примере надсемейства Bombyloidea, Diptera). Труды Зоологического института РАН **185**: 1–188.

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

Ковалев В. Г.1986. Двукрылые. Инфраотряды Bibionomorpha и Asilomorpha. В кн.: А. П. Расницын (ред.). Насекомые в раннемеловых экосистемах Западной Монголии. Труды совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции, М.: Наука, т. 28, с. 125–154.

Ковалев В. Г.1990. Двукрылые. Muscida. В кн.: А. П. Расницын (ред.). Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. Труды Палеонтологического института. М.: Наука, т. 239, с. 123–177.

Ковалев В. Г., Мостовский М. Б. 1997. Новый род мух-рагионид (Diptera, Rhagionidae) из мезозойских отложений Восточного Забайкалья. Палеонтологический журнал **5**: 86–90. [Kovalev V. G., Mostovski M. B. 1997. A new genus of snipe flies (Diptera, Rhagionidae) from the Mesozoic of eastern Transbaikalia. Paleontological Journal **31** (5): 523–527.].

Козлов М. В. 1988. Палеонтология чешуекрылых и вопросы филогении отряда Papilionida. В кн.: А. Г. Пономаренко (ред.). Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, с. 16–69.

Лукашевич Е. Д. 1996. Новые хаобориды из мезозоя Монголии (Diptera: Chaoboridae). Палеонтологический журнал **4**: 55–60. [Lukashevich E. D. 1996. New chaoborids from the Mesozoic of Mongolia (Diptera: Chaoboridae). Paleontological Journal **30** (5): 551–558.].

Лукашевич Е. Д. 2020. Редкие длинноусые двукрылые (Insecta: Diptera) из местонахождения Хасурты, Забайкалье. Палеонтологический журнал **54** (6): 43–54. [Lukashevich E. D. 2020. Rare Nematoceran Dipterans (Insecta: Diptera) from the Khasurty locality, Transbaikalia. Paleontological Journal **54** (6): 600–612]. doi: 10.31857/S0031031X20060045

Лукашевич Е. Д., Мостовский М. Б. 2003. Насекомые-гематофаги в палеонтологической летописи. Палеонтологический журнал **2:** 48–53. [Lukashevich E. D., Mostovski M. B. 2003. Hematophagous insects in the fossil record. Paleontological Journal **37** (2): 153–161].

Макаркин В. Н. 2016. Удивительное разнообразие меловых сетчатокрылых (Neuroptera). В кн.: Чтения памяти Алексея Ивановича Куренцова. Владивосток: Дальнаука, выпуск 27, с. 27–47.

Мостовский М. Б. 1998. Ревизия мух-неместринид (Diptera, Nemestrinidae), описанных Б. Б. Родендорфом, и новые таксоны неместринид из верхней юры Казахстана. Палеонтологический журнал **4**: 47–53. [Mostovski M. B. 1998 A revision of the nemestrinid flies (Diptera, Nemestrinidae) described by B. B. Rohdendorf, and a description of new taxa of the Nemestrinidae from the Upper Jurassic of Kazakhstan. Paleontological Journal **32** (4): 369–375].

Мостовский М. Б., Яржембовский Э. А., Корам Р. 2003. Слепни и атерициды (Diptera: Tabanidae, Athericidae) из нижнего мела Англии и Забайкалья. Палеонтологический журнал **2**: 57–64. [Mostovski M. B., Jarzembowski E. A., Coram R. A. 2003. Horseflies and athericids (Diptera: Tabanidae, Athericidae) from the Lower Cretaceous of England and Transbaikalia. Paleontological Journal **37** (2): 162–169].

Новокшонов В. Г. 1994. Скорпионницы Permochoristidae – ближайшие общие предки современных скорпионниц (Insecta, Panorpida = Mecoptera). Зоологический журнал **73** (7–8): 58–70. [Novokshonov V. G. 1995. Scorpion flies of the family Permochoristidae, the closest common ancestors of extant scorpion flies (Insecta, Panorpida = Mecoptera). Entomological Review **74** (2): 84–97].

Новокшонов В. Г. 1997а. Ранняя эволюция скорпионниц (Insecta: Panorpida). М.: Наука, 140 с.

Новокшонов В. Г. 1997б. Некоторые мезозойские скорпионницы (Insecta: Panorpida = Mecoptera) семейств Mesopsychidae, Pseudopolycentropodidae, Bittacidae, Permochoristidae. Палеонтологический журнал **1**: 65–71. [Novokshonov V. G. 1997. Some Mesozoic scorpionflies (Insecta: Panorpida = Mecoptera) of the

families Mesopsychidae, Pseudopolycentropodidae, Bittacidae, and Permochoristidae. Paleontological Journal **31** (1): 65–71].

Панов А. А. 2007. О половой специфичности питания *Bombylius major* и некоторых других бомбилиид (Diptera, Bombyliidae). Зоологический журнал **86** (10): 1221–1230. [Panov A. A. 2007. Sex-related diet specificity in *Bombylius major* and some other Bombyliidae (Diptera). Entomological Review **87** (7): 812–821. https://doi.org/10.1134/S0013873807070032].

Панов А. А. 2008. Гистологическое строение ротового аппарата, клипео-цибариальной системы и головного отдела передней кишки у *Philoliche rondani* (Diptera, Tabanidae, Pangoniinae). Зоологический журнал **87** (7): 799–812. [Panov A. A. 2008. Histological structure of the mouthparts, clypeo-cibarial system, and cephalic foregut in *Philoliche rondani* (Diptera, Tabanidae, Pangoniinae). Entomological Review **88** (7): 764–777. https://doi.org/10.1134/S0013873808070026].

Панфилов Д. В. 1980. Новые представители сетчатокрылых (Neuroptera) из юры Каратау. В кн.: В. Г. Долин, Д. В. Панфилов, А. Г. Пономаренко, Л. Н. Притыкина. Ископаемые насекомые мезозоя. Отв. ред. В. А. Топачевский. Киев: Наукова думка, с. 82–111.

Расницын А. П. 1980. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 191 с.

Расницын А. П., Козлов М. В. 1990. Новая группа ископаемых насекомых: скорпионница с адаптациями цикад и бабочек. Доклады Академии наук СССР **310** (4): 973–976. [Rasnitsyn A. P., Kozlov M. V. 1990. A new group of fossil insects: scorpion[flie]s with cicad[a] and butterfly adaptations. Transactions of the USSR Academy of Sciences. Earth Science Sections **310**: 233–236].

Расницын А. П., Красилов В. А. 1996. Первая находка пыльцы в кишечнике нижнепермских насекомых. Палеонтологический журнал **3**: 119–124. [Rasnitsyn A. P., Krassilov V. A. 1996. First find of pollen grains in the gut of Permian insects. Paleontological Journal **30** (4): 484–490].

Ремм Х. Я. 1976. Позднемеловые мокрецы (Diptera, Ceratopogonidae) ископаемых смол Хатангской впадины. Палеонтологический журнал **3**: 107–116. [Remm H. 1976. Midges (Diptera, Ceratopogonidae) from the Upper Cretaceous fossil resins of the Khatanga Depression. Paleontological Journal **10** (3): 344–351].

Родендорф Б. Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых. Труды Палеонтологического института. М.: Наука, т. 100, 311 с.

Савченко Е. Н. 1983. Комары-лимонииды Южного Приморья. Киев: Наукова думка, 156 с.

Скальски А. В. 1979. Новый представитель семейства Micropterigidae (Lepidoptera) из нижнего мела Забайкалья. Палеонтологический журнал **2**: 90–97. [Skalski A. W. 1979. A new member of the family Micropterigidae (Lepidoptera) from the Lower Cretaceous of Transbaikalia. Paleontological Journal **13**: 206–214].

Стекольников А. А., Корзеев А. И. 2007. Экологический сценарий эволюции чешуекрылых (Insecta: Lepidoptera). Энтомологическое обозрение **86** (3): 508–520. [Stekolnikov A. A., Korzeev A. I. 2007. The ecological scenario of Lepidopteran evolution. Entomological Review **87** (7): 830–839. https://doi.org/10.1134/S0013873807070056].

Сукачева И. Д. 1976. Ручейники подотряда Permotrichoptera. Палеонтологический журнал **2**: 94–105. [Sukatscheva I. D. 1976. Caddis-flies of the suborder Permotrichoptera. Paleontological Journal **10** (2): 198–209].

Шаров А. Г. 1973. Морфологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер. В кн.: Г. Я. Бей-Биенко, Э. П. Нарчук (ред.). Доклады на двадцать четвертом ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского, 1–2 апреля 1971 г. Вопросы палеонтологии насекомых. Л.: Наука, с. 49–62.

Aguiar A. P., Deans A. R., Engel M. S., Forshage M., Huber J. T., Jennings J. T., Johnson N. F., Lelej A. S., Longino J. T., Lohrmann V., Mikó I., Ohl M., Rasmussen C., Taeger A., Dicky S. K. 2013. Order Hymenoptera. Zootaxa **3703** (1): 51–62. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.12

Ain Malak M., Salamé Y., Azar D. 2013. New phlebotomine flies from Burmese amber (Diptera: Psychodidae: Phlebotominae). Terrestrial Arthropods Reviews **6** (1–2): 81–101. doi: 10.1163/18749836-06021060

Alexander C. P. 1927. Diptera fam. Tanyderidae. In: P. Wytsman (ed.), Genera Insectorum, vol. 189, p. 1–13.

Alexander C. P. 1931. Crane-flies of the Baltic amber (Diptera). Bernstein-Forschungen **2**: 1–135.

Allen H. W. 1929. An annotated list of the Tachinidae of Mississippi. Annals of the Entomological Society of America **22** (4): 676–690. https://doi.org/10.1093/aesa/22.4.676

Andersen S. 1982. Revision of European species of *Siphona* Meigen (Diptera: Tachinidae). Insect Systematics & Evolution **13** (2): 149–172. https://doi.org/10.1163/187631282X00066

Ansorge J. 1994. Tanyderidae and Psychodidae (Insecta: Diptera) from the Lower Jurassic of northeastern Germany. Paläontologische Zeitschrift **68**: 199–210. https://doi.org/10.1007/BF02989440

Ansorge J. 1996. The Upper Liassic insects of Grimmen (Pomerania, north Germany). Neue Paläontologische Abhandlungen **2**: 1–132.

Ansorge J., Krzemiński W. 1994. Oligophrynidae, a Lower Jurassic dipteran family (Diptera, Brachycera). Acta Zoologica Cracoviensia **37** (2): 115–119.

Ansorge J., Makarkin V. N. 2020. The oldest giant lacewings (Neuroptera: Kalligrammatidae) from the Lower Jurassic of Germany. Palaeoworld https://doi.org/10.1016/j.palwor.2020.07.001

Ansorge J., Mostovski M. B. 2000. Redescription of *Prohirmoneura jurassica* Handlirsh, 1906 (Diptera: Nemestrinidae) from the Lower Tithonian lithographic limestone of Eichstätt (Bavaria). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie: Monatshefte **4**: 235–243.

Arillo A., Nel A. 2000. Two new fossil cecidomyiids flies from the Lower Cretaceous amber of Alava (Spain) (Diptera, Cecidomyiidae). Bulletin de la Société Entomologique de France **105** (3): 285–288.

Arillo A., Peñalver E., Pérez-de la Feunte R., Delclòs X., Criscione J., Barden P. M., Ricco M. L., Grimaldi D. A. 2015. Long-proboscid brachyceran flies in Cretaceous amber (Diptera: Stratiomyomorpha: Zhangsolvidae). Systematic Entomology **40** (1): 242–267. https://doi.org/10.1111/syen.12106

Aristov D. S., Bashkuev A. S., Vassilenko D. V. 2013. The Severodvinian locality of Isady (= Mutovino) in Vologda Region: Review of the Entomofauna. In: D. S. Aristov (ed.). Fossil insects of the Middle and Upper Permian of European Russia. Paleontological Journal **47** (7): 641–832. https://doi.org/10.1134/S0031030113070010

Arnold S. E. J., Forbes S. J., Hall D. R., Farman D. I., Bridgemohan P., Spinelli G. R., Bray D. P., Perry G. B., Grey L., Belmain S. R., Stevenson P. C. 2019. Floral odors and the interaction between pollinating ceratopogonid midges and cacao. Journal of Chemical Ecology **45** (10): 869–878. doi: 10.1007/s10886-019-01118-9

Arroyo M. T. K., Primack R., Armesto J. 1982. Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of Central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. American Journal of Botany **69** (1): 82–97.

Aspöck U., Haring E., Aspöck H. 2012. The phylogeny of the Neuropterida: long lasting and current controversies and challenges (Insecta: Endopterygota). Arthropod Systematics and Phylogeny **70** (2): 119–129.

Augusto L., Davies T. J., Delzon S., Schrijver A. 2014. The enigma of the rise of angiosperms: can we untie the knot? Ecology Letters **17** (10): 1326–1338. https://doi.org/10.1111/ele.12323

Azar D., Adaymeh C., Jreich N. 2007. *Paleopsychoda zherikhini*, a new Cretaceous species of moth flies from Taimyr amber (Diptera: Psychodidae: Psychodinae). African Invertebrates **48** (1): 163–168.

Azar D., Nel A., Solignac M., Paicheler J.-C., Bouche F. 1999. New genera and species of psychodoid flies from the Lower Cretaceous amber of Lebanon. Palaeontology **42** (6): 1101–1136. https://doi.org/10.1111/1475-4983.00112

Azar D., Perrichot V., Neradeau D., Nel A. 2003. New psychodids from the Cretaceous ambers of Lebanon and France, with a discussion of *Eophlebotomus connectens* Cockerell, 1920 (Diptera, Psychodidae). Annals of the Entomological Society of America **96** (2): 117–126.

Azar D., Veltz I., Nel A. 2008. Mandibulate chironomids: primitive or derived? (Diptera: Chironomidae). Systematic Entomology **33** (4): 688–699. https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2008.00438.x

Baez M., Santos-Pinto E. 1981. Revisión de los géneros *Macrocera* y *Antlemon* en las Islas Canarias (Dipt., Mycetophilidae, Keroplatinae). Boletín de la Asociación Española de Entomologia **4**: 37–42.

Bao T., Wang B., Li J., Dilcher D. 2019. Pollination of Cretaceous flowers. Proceedings of the National Academy of Sciences **116** (49): 24707–24711. https://doi.org/10.1073/pnas.1916186116

Barraclough D. A., Colville J. F., Karolyi F., Krenn H. W. 2018. A striking new species of *Prosoeca* Schiner, 1867 (Diptera: Nemestrinidae): an important pollinator from the Bokkeveld Plateau, Northern Cape Province, South Africa. Zootaxa **4497** (3): 411–421. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4497.3.5

Bashkuev A. S. 2011a. Nedubroviidae, a new family of Mecoptera: the first Paleozoic long-proboscid scorpionflies. Zootaxa **2895** (1): 47–57. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2895.1.3

Bashkuev A. S. 2011b. The earliest Mesopsychidae and revision of the family Mesopanorpodidae (Mecoptera). ZooKeys **130**: 263–279. https://doi.org/10.3897/zookeys.130.1611

Bashkuev A. S. 2013. New Mecoptera from the end-Permian intertrappean deposits of the Tunguska Basin. Russian Entomological Journal **22** (1): 1–4.

Bashkuev A. S. 2016. Insights into the origin and evolution of the long-proboscid scorpionfly family Aneuretopsychidae (Mecoptera) based on new Mesozoic and Palaeozoic records. In: D. Penney, A. J. Ross (eds). Abstracts of the 7th International Conference on Fossil Insects, Arthropods and Amber. Edinburgh: Siri Scientific Press, National Museum of Scotland, p. 64.

Bashkuev A. S., Sell J., Aristov D., Ponomarenko A., Sinitshenkova N., Mahler H. 2012. Insects from the Buntsandstein of Lower Franconia and Thuringia. Paläontologische Zeitschrift **86** (2): 175–185. doi: 10.1007/s12542-011-0119-8

Basinger J. F., Dilcher D. L. 1984. Ancient bisexual flowers. Science **224** (4648): 511–513. doi: 10.1126/science.224.4648.511

Bauder J. A. S., Karolyi F. 2019. Superlong proboscises as co-adaptations to flowers. In: H. W. Krenn (ed.). Insect Mouthparts. Form, Function, Development and Performance. Zoological Monographs, vol. 5. Cham (Switzerland): Springer Nature, p. 479–527.

Bauder J. A.-S., Warren A. D., Krenn H. W. 2014. Evolution of extreme proboscis lengths in Neotropical Hesperiidae (Lepidoptera). Journal of Research on the Lepidoptera **47**: 65–71.

Bauder J. A. S., Warren A. D., Krenn H. W. 2015. The ecological role of extremely long-proboscid Neotropical butterflies (Lepidoptera: Hesperiidae) in plant-pollinator networks. Arthropod-Plant Interactions **9**: 415–424. https://doi.org/10.1007/s11829-015-9379-7

Bawa K. S. 1980. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollinators in *Jacaratia dolichaula* (D. Smith) Woodson (Caricaceae). Evolution **34** (3): 467–474. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1980.tb04836.x

Baxter J. E., Poinar G. O. 1994. A new genus and new species of fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae) from Dominican amber. Annales de la Société Entomologique de France (N. S.) **30** (1): 93–102.

Beattie R. 2007. The geological setting and palaeoenvironmental and palaeoecological reconstructions of the Upper Permian insect beds at Belmont, New South Wales, Australia. African Invertebrates **48** (1): 41–57.

Bechev D. 2010. Flower visitation of fungus gnats from the genera *Antlemon*, *Asindulum* and *Macrorrhyncha* (Diptera: Keroplatidae): published data and a new record. ZooNotes **7**: 1–3.

Bechly G., Makarkin V. N. 2016. A new gigantic lacewing species (Insecta: Neuroptera) from the Lower Cretaceous of Brazil confirms the occurrence of Kalligrammatidae in the Americas. Cretaceous Research **58**: 135–140. doi: 10.1016/j.cretres.2015.10.014

Bequaert J. C., Carpenter F. M. 1936. The Nemestrinidae of the Miocene of Florissant, Colorado, and their relations to the recent fauna. Journal of Paleontology **10** (5): 395–409.

Bertone M. A. 2018. Field observations of *Lygistorrhina sanctaecatharinae* Thompson (Diptera: Sciaroidea). Proceedings of the Entomological Society of Washington **120** (2): 448–451. https://doi.org/10.4289/0013-8797.120.2.448

Beutel R. G., Baum E. 2008. A longstanding entomological problem finally solved? Head morphology of *Nannochorista* (Mecoptera, Insecta) and possible phylogenetic implications. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research **46** (4): 346–367. https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2008.00473.x

Beutel R. G., Friedrich F. (Eds.). 2019. Nannomecoptera and Neomecoptera, Handbook of Zoology. Berlin/Boston: Walter de Gruyter, 176 p.

Bicha W. J. 2018. Biodiversity of Mecoptera. In: R. G. Foottit, P. H. Adler (eds). Insect Biodiversity: Science and Society. Vol. II. Wiley-Blackwell, p. 705–720. https://doi.org/10.1002/9781118945582.ch23

Blagoderov V. 2017. Lygistorrhinidae (long-beaked fungus gnats). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Suricata 5. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 527–531.

Blagoderov V. 2020. Fungus Gnats Online. [URL: http://sciaroidea.info]. (Last updated 14 June 2020).

Blagoderov V. A., Arillo A. 2002. New Sciaroidea (Insecta: Diptera) in Lower Cretaceous amber from Spain. Studia Dipterologica **9**: 31–40.

Blagoderov V., Grimaldi D. 2004. Fossil Sciaroidea (Diptera) in Cretaceous ambers, exclusive of Cecidomyiidae, Sciaridae, and Keroplatidae. American Museum Novitates **3433**: 1–76. doi: 10.1206/0003-0082(2004)433<0001:FSDICA>2.0.CO;2

Blagoderov V. A., Grimaldi D. A., Fraser N. C. 2007. How time fly for flies: diverse Diptera from the Triassic of Virginia and early radiation of the order. American Museum Novitates **3572**: 1–39. https://doi.org/10.1206/0003-0082(2007)509[1:HTFFFD]2.0.CO;2

Blagoderov V., Hippa H., Nel A. 2010. *Parisognoriste*, a new genus of Lygistorrhinidae (Diptera: Sciaroidea) from Oise amber with redescription of *Palaeognoriste* Meunier. ZooKeys **50**: 79–90. doi: 10.3897/zookeys.50.506

Blagoderov V. A., Lukashevich E. D., Mostovski M. B. 2002. Order Diptera Linne, 1758. The True Flies (= *Muscida* Laicharting, 1781). In: A. P. Rasnitsyn, D. L. J. Quicke (eds). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 227–240.

Bolinder K., Humphreys A. M., Ehrlén J., Alexandersson R., Ickert-Bond S. M., Rydin C. 2016. From near extinction to diversification by means of a shift in pollination mechanism in the gymnosperm relict *Ephedra* (Ephedraceae, Gnetales). Botanical Journal of the Linnean Society **180** (4): 461–477. https://doi.org/10.1111/boj.12380

Bond W. J. 1989. The tortoise and the hare: ecology of angiosperm dominance and gymnosperm persistence. Biological Journal of the Linnean Society **36** (3): 227–249. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1989.tb00492.x

Borell B. J. 2005. Long tongues and loose niches: Evolution of euglossine bees and their nectar flowers. Biotropica **37** (4): 664–669. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00084.x

Borkent A. 1995. Biting Midges in the Cretaceous Amber of North America (Diptera: Ceratopogonidae). Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 237 p.

Borkent A. 1996. Biting midges from Upper Cretaceous New Jersey amber (Diptera: Ceratopogonidae). American Museum Novitates **3159**: 1–29.

Borkent A. 2000a. Biting midges (Ceratopogonidae: Diptera) from Lower Cretaceous Lebanese amber with a discussion of the diversity and patterns found in other ambers. In: D. Grimaldi (ed.). Studies on Fossils in

Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey. Leiden: Backhuys Publishers, p. 355–451.
Borkent A. 2000b. Further biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from Upper Cretaceous New Jersey amber. In: D. Grimaldi (ed.). Studies on Fossils in Amber, with Particular Reference to the Cretaceous of New Jersey. Leiden: Backhuys Publishers, p. 453–472.
Borkent A. 2017. Ceratopogonidae (biting midges). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Suricata 5. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 733–812.
Borkent A. 2019. The phylogenetic relationships of Cretaceous biting midges, with a key to all known genera (Diptera: Ceratopogonidae). American Museum Novitates **3921**: 1–48. https://doi.org/10.1206/3921.1
Borkent A., Dominiak P. 2020. Catalog of the biting midges of the World (Diptera: Ceratopogonidae). Zootaxa **4787** (1): 001–377. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4787.1.1
Borkent A., Grimaldi D. 2004. The earliest fossil mosquito (Diptera: Culicidae), in mid-Cretaceous Burmese amber. Annals of the Entomological Society of America **97** (5): 882–888. doi: 10.1603/0013-8746(2004)097[0882:tefmdc]2.0.co;2
Borkent A., Grimaldi D. 2016. The Cretaceous fossil *Burmaculex antiquus* confirmed as the earliest known lineage of mosquitoes (Diptera: Culicidae). Zootaxa **4079** (4): 457–466. doi: 10.11646/zootaxa.4079.4.5
Borkent C. J., Gillung J. P., Winteron S. L. 2016. Jewelled spider flies of North America: a revision and phylogeny of *Eulonchus* Gerstaecker (Diptera, Acroceridae). Zookeys **619**: 103–146. http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.619.8249
Boyce C. K., Brodribb T. J., Feild T. S., Zwieniecki M. A. 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. Proceedings of the Royal Society B **276** (1663): 1771–1776. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1919
Büttiker W., Krenn H. W., Putterill J. F. 1996. The proboscis of eye-frequenting and piercing Lepidoptera (Insecta). Zoomorphology **116**: 77–83. https://doi.org/10.1007/BF02526872
Camier M., Nel A. 2019. A fossil black fungus gnat from the lowermost Eocene amber of France (Diptera: Sciaridae). Palaeoentomology **2** (4): 316–321. https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.2.4.3
Cardinal S., Danforth B. N. 2013. Bees diversified in the age of eudicots. Proceedings of the Royal Society B **280** (1755): 20122686. https://doi.org/10.1098/rspb.2012.2686
Carpenter F. M. 1930. The Lower Permian insects of Kansas. Part I. Introduction and the order Mecoptera. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College **70**: 69–101.
Chandler P. 2002. *Heterotricha* Loew and allied genera (Diptera: Sciaroidea): offshoots of the stem group of Mycetophilidae and/or Sciaridae? Annales de la Société Entomologique de France (N. S.) **38** (1–2): 101–144.
Chang Y., Fang H., Shih C., Ren D., Wang Y. 2018. Reevaluation of the subfamily Cretanallachiinae Makarkin, 2017 (Insecta, Neuroptera) from Upper Cretaceous Myanmar amber. Cretaceous Research **84**: 533–539. doi: 10.1016/j.cretres.2017.10.028
Cockerell T. D. A. 1897. Notes on New Mexican flowers and their insect visitors. Botanical Gazette **24** (2): 104–107.
Cockerell T. D. A. 1908. XXXVI.—Descriptions and records of bees.—XX. The Annals and Magazine of Natural History, Eighth Series **2** (10): 323–334. doi: 10.1080/00222930808692489
Cockerell T. D. A. 1909. Descriptions of tertiary insects (V): Some new Diptera. American Journal of Science **27** (157): 53–58.
Coetzee M. 2017. Culicidae (mosquitoes). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Suricata 5. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 677–692.
Coher E. I., Lane J. 1949. A new Neotropical genus of "Mycetophilidae" (Diptera, Nematocera). Revista Brasileira de Biologia **9** (4): 485–488.
Coiro M., Doyle J. A., Hilton J. 2019. How deep is the conflict between molecular and fossil evidence on the age of angiosperms? New Phytologist **223** (1): 83–99. https://doi.org/10.1111/nph.15708
Coquillett D. W. 1900. Papers from the Harriman Alaska expedition. IX. Entomological results (3): Diptera. Proceedings of the Washington Academy of Sciences **2**: 389–464.
Coram R. A., Jarzembowski E. A., Mostovski M. B. 2000. Two rare eremoneuran flies (Diptera: Empididae and Opetiidae) from the Purbeck Limestone Group. Paleontological Journal **34** (Suppl. 3): 370–373.
Coram R. A., Jepson J. E. 2012. Fossil Insects of the Purbeck Limestone Group of Southern England: Palaeoentomology from the Dawn of the Cretaceous. Manchester, UK: Siri Scientific Press, 144 p.
Courtney G. W. 2017. Blephariceridae (Net-winged midges or torrent midges). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Suricata 5. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 195–204.
Crampton G. C. 1926. The external anatomy of the primitive tanyderid dipteran *Macrochile spectrum* Loew, preserved in Baltic amber. Bulletin of the Brooklyn Entomological Society **21**: 1–14.

Crampton G. C. 1942. The external morphology of the Diptera. In: The Guide to the insects of Connecticut, Part VI. The Diptera or true flies of Connecticut, Fasc. 1. State Geological and Natural History Survey of Connecticut. Bulletin **64**: 10–165.

Cranston P. S., Edward D. H. D., Cook L. G. 2002. New status, species, distribution records and phylogeny for Australian mandibulate Chironomidae (Diptera). Australian Journal of Entomolody **41** (4): 357–366. doi: 10.1046/j.1440-6055.2002.00304.x

Crepet W. L. 1979. Insect pollination: A Paleontological perspective. BioScience **29**: 102–108. doi: 10.2307/1307746

Crepet W. L. 1996. Timing in the evolution of derived floral characters: Upper Cretaceous (Turonian) taxa with tricolpate and tricolpate-derived pollen. Review of Palaeobotany and Palynology **90** (3–4): 339–359. https://doi.org/10.1016/0034-6667(95)00091-7

Crepet W. L., Nixon K. C. 1998. Fossil Clusiaceae from the Late Cretaceous (Turonian) of New Jersey and implications regarding the history of bee pollination. American Journal of Botany **85** (8): 1122–1133. doi: 10.2307/2446345

Curler G. R., Krzemiński W., Skibińska K. 2019. The first record of fossil Horaiellinae (Diptera: Psychodidae) from mid-Cretaceous amber of northern Myanmar. Cretaceous Research **98**: 305–315. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.02.005

Curler G. R., Priyadarsanan D. R. 2015. Descriptions of Psychodidae (Diptera) from the Western Ghats of India. Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae **55** (2): 473–483.

Curtis J. 1829. Observations upon a collection of fossil insects discovered near Aix in Provence, in the summer of 1828, by R. J. Murchison, esq. and Charles Lyell esq., jun. Edinburgh New Philosophical Journal **7**: 293–297.

Danforth B. N., Poinar G. O. 2011. Morphology, classification, and antiquity of *Melittosphex burmensis* (Apoidea: Melittosphecidae) and implications for early bee evolution. Journal of Paleontology **85** (5): 882–891. https://doi.org/10.1666/10-130.1

Danforth B. N., Sipes S., Fang J., Brady S. G. 2006. The history of early bee diversification based on five genes plus morphology. Proceedings of the National Academy of Sciences **103** (41): 15118–15123. https://doi.org/10.1073/pnas.0604033103

Dehon M., Michez D., Nel A., Engel M. S., Meulemeester T. 2014. Wing shape of four new bee fossils (Hymenoptera: Anthophila) provides insights to bee evolution. PLoS One **9**: e108865. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108865

De Jong R. 2016. Reconstructing a 55-million-year-old butterfly (Lepidoptera: Hesperiidae). European Journal of Entomology **113**: 423–428. doi: 10.14411/eje.2016.055

De Jong R. 2017. Fossil butterflies, calibration points and the molecular clock (Lepidoptera: Papilionoidea). Zootaxa **4270** (1): 1–63. doi: 10.11646/zootaxa.4270.1.1.

Devetak D., Klokočovnik V. 2016. The feeding biology of adult lacewings (Neuroptera): a review. Trends in Entomology **12**: 30–42.

Dong F., Shih C., Skibińska K., Krzemiński W., Ren D. 2015. New species of Tanyderidae (Diptera) from the Jiulongshan Formation of China. Alcheringa: An Australian Journal of Palaeontology **39** (4): 494–507. doi: 10.1080/03115518.2015.1041308

Doorenweerd C., van Nieukerken E. J., Sohn J.-C., Labandeira C. C. 2015. A revised checklist of Nepticulidae fossils (Lepidoptera) indicates an Early Cretaceous origin. Zootaxa **3963** (3): 295–334. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3963.3.2

Dorchin N., Astrin J. J., Bodner L., Harris K. M. 2015. Morphological and molecular revision of the genus *Ozirhincus* (Diptera: Cecidomyiidae) – long-snouted seed-feeding gall midges on Asteraceae. PLoS ONE **10** (7): e0130981. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130981

Downes J. A. 1968. A nepticulid moth feeding at the leaf-nectaries of poplar. Canadian Entomologist **100** (10): 1078–1079. https://doi.org/10.4039/Ent1001078-10

Downes J. A. 1973. Lepidoptera feeding at puddle-margins, dung, and carrion. Journal of the Lepidopterists' Society **27** (2): 89–99.

Downes J. A., Smith S. M. 1969. New or little known feeding habits in Empididae (Diptera). The Canadian Entomologist **101** (4): 404–408. https://doi.org/10.4039/Ent101404-4

Downes W. L. Jr., Dahlem G. A. 1987. Keys to the evolution of Diptera: role of Homoptera. Environmental Entomology **16** (4): 847–854. https://doi.org/10.1093/ee/16.4.847

Edwards F. W. 1923. Oligocene mosquitoes in the British Museum; with a summary of present knowledge concerning fossil Culicidae. Quarterly Journal of Geological Society of London **79**: 139–155.

Edwards F. W. 1925. British fungus-gnats (Diptera, Mycetophilidae). With a revised generic classification of the family. Transactions of the Entomological Society of London **72** (3–4): 505–670. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1925.tb03369.x

Edwards F. W. 1929. Fasc. 2. Blepharoceridae. In: Diptera of Patagonia and South Chile, Part 2. London: British Museum, p. 33–75.

Edwards F. W. 1931. Fasc. 5. Chironomidae. In: Diptera of Patagonia and South Chile, Part 2. London: British Museum, p. 233–324.
Elliott D. K., Nations J. D. 2008. Bee burrows in the late cretaceous (Late Cenomanian) Dakota formation, northeastern Arizona. Ichnos **5** (4): 243–253. https://doi.org/10.1080/10420949809386423
Engel M. S. 2000. A new interpretation of the oldest fossil bee (Hymenoptera, Apidae). American Museum Novitates **3296**: 1–11.
Engel M. S. 2001. A monograph of the Baltic amber bees and evolution of the Apoidea (Hymenoptera). Bulletin of the American Museum of Natural History **259**: 1–192. https://doi.org/10.1206/0003-0090(2001)259%3C0001:AMOTBA%3E2.0.CO;2
Engel M. S. 2005. A remarkable kalligrammatid lacewing from the Upper Jurassic of Kazakhstan (Neuroptera: Kalligrammatidae). Transactions of the Kansas Academy of Science **108**: 59–62. doi: 10.1660/0022-8443(2005)108[0059:ARKLFT]2.0.CO;2
Engel M. S., Breitkreuz L. C. V. 2013. A male of the bee genus *Agapostemon* in Dominican amber (Hymenoptera: Halictidae). Journal of Melittology **16**: 1–9. https://doi.org/10.17161/jom.v0i16.4572
Engel M. S., Breitkreuz L. C. V., Ohl M. 2014. The first male of the extinct bee tribe Melikertini (Hymenoptera: Apidae). Journal of Melittology **30**: 1–18. https://doi.org/10.17161/jom.v0i30.4698
Engel M. S., Grimaldi D. A., Gonzalez V. H., Hinojosa-Díaz I. A., Michener C. D. 2012. An exomalopsine bee in Early Miocene amber from the Dominican Republic (Hymenoptera: Apidae). American Museum Novitates **3758**: 1–16. https://doi.org/10.1206/3758.2
Engel M. S., Michener C. D. 2013. A minute stingless bee in Eocene Fushan amber from northeastern China (Hymenoptera: Apidae). Journal of Melittology **14**: 1–10. https://doi.org/10.17161/jom.v0i14.4560
Engel M. S., Ortega-Blanco J., Nascimbene P. C., Singh H. 2013. The bees of Early Eocene Cambay amber (Hymenoptera: Apidae). Journal of Melittology **25**: 1–12. https://doi.org/10.17161/jom.v0i25.4659
Engel M. S., Wang B., Alqarni A. S., Jia L.-B., Su T., Zhou Z., Wappler T. 2018. A primitive honey bee from the Middle Miocene deposits of southeastern Yunnan, China (Hymenoptera, Apidae). Zookeys **775**: 117–129. doi: 10.3897/zookeys.775.24909
Eskov K. Y., Lukashevich E. D. 2015. On the history of ranges of two relict nematoceran families, Ptychopteridae and Tanyderidae (Insecta: Diptera): a biogeographical puzzle. Russian Entomological Journal **24** (3): 257–270.
Evenhuis N. L. 1984. A reassessment of the taxonomic position of the fossil species *Protophthiria palpalis* and *P. atra* (Diptera: Bombyliidae). International Journal of Entomology **26**: 157–161.
Evenhuis N. L. 1994. Catalogue of the Fossil Flies of the World (Insecta: Diptera). Leiden: Backhuys, 600 p.
Evenhuis N. L. 2007. A remarkable new species of *Empidideicus* (Diptera: Mythicomyiidae) from Madagascar. Zootaxa **1474** (1): 55–62. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1474.1.2
Evenhuis N. L. 2020. Catalog of the fossil flies of the world (Insecta: Diptera) (Version 2.0) [URL: http://hbs.bishopmuseum.org/fossilcat] (accessed June 2020).
Fachin D. A., Santos C. M. D., Amorim D. 2018. First two species of *Austroleptis* Hardy (Diptera: Brachycera: Austroleptidae) from Brazil. Zootaxa **4369** (4): 557–574. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4369.4.6
Fedotova Z. A., Perkovsky E. E. 2019. First findings of gall midges (Diptera, Cecidomyioidea, Cecidomyiidae) of the tribes Karshomyiini (Mexican amber) and Bremiini (Dominican amber). Paleontological Journal **53** (10): 1060–1073. https://doi.org/10.1134/S0031030119100058
Feild T. S. et al. 2011. Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences **108** (20): 8363–8366. https://doi.org/10.1073/pnas.1014456108
Freeman P. 1960. A new genus and species of Sciaridae (Diptera, Nematocera) from South Africa. Annals of the Natal Museum **15** (6): 75–77.
Friedman W. E. 2009. The meaning of Darwin's 'abominable mystery'. American Journal of Botany **96** (1): 5–21. https://doi.org/10.3732/ajb.0800150
Friis E. M. 1985. *Actinocalyx* gen. nov., sympetalous angiosperm flowers from the Upper Cretaceous of southern Sweden. Review of Palaeobotany and Palynology **45** (3–4): 171–183. https://doi.org/10.1016/0034-6667(85)90001-6
Friis E. M., Raunsgaard Pedersen K., Crane P. R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **232** (2–4): 251–293. https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.07.006
Friis E. M., Raunsgaard Pedersen K., Crane P. R. 2010. Diversity in obscurity: fossil flowers and the early history of angiosperms. Philosophical Transactions of the Royal Society B **365** (1539): 369–382. doi: 10.1098/rstb.2009.0227
Friis E. M., Raunsgaard Pedersen K., Crane P. R. 2011. Early Flowers and Angiosperm Evolution. Cambridge: Cambridge University Press, 585 p. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01260.x
Gad A. M. 1951. The head-capsule and mouth-parts in the Ceratopogonidae. Bulletin de la Société Fouad Premier d'Entomologie **35**: 17–75.

Gagné R. J., Byers G. 1984. A remarkable new Neotropical species of *Contarinia* (Diptera: Cecidomyiidae). Journal of Kansas Entomological Society **57**: 736–738.

Gall L. F., Tiffney B. H. 1983. A fossil noctuid moth egg from the Late Cretaceous of Eastern North America. Science **219** (4584): 507–509. doi: 10.1126/science.219.4584.507

Gao J., Shih C., Kopeć K., Krzemiński W., Ren D. 2015. New species and revisions of Pediciidae (Diptera) from the Middle Jurassic of Northeastern China and Russia. Zootaxa **3963** (2): 240–249. http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.3963.2.5

Gao T., Shih C., Labandeira C. C., Santiago-Blay J. A., Yao Y., Ren D. 2016. Convergent evolution of ramified antennae in insect lineages from the Early Cretaceous of Northeastern China. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **283** (1839): 20161448. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1448

Garcette-Barrett B. R., Klassen Dück C. H. 2010. Biological observations on the genus *Ceramiopsis* Zavattari (Insecta: Hymenoptera: Vespidae: Masarinae). Boletín del Museo Nacional de Historia Natural del Paraguay **16**: 8–17.

Genise J. F., Bellosi E. S., Sarzetti L. C., Krause J. M., Dinghi P. A., Sánchez M. V., Umazano A. M., Puerta P., Cantil L. F., Jicha B. R. 2020. 100 Ma sweat bee nests: Early and rapid co-diversification of crown bees and flowering plants. PLoS ONE **15** (1): e0227789. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227789

Gilbert F., Jervis M. 1998. Functional, evolutionary and ecological aspects of feeding-related mouthpart specializations in parasitoid flies. Biological Journal of the Linnean Society **63** (4): 495–535. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb00327.x

Giłka W., Zakrzewska M., Makarchenko E. A. 2020. *Burmochlus* gen. nov., the first Cretaceous member of *Archaeochlus* cluster (Diptera: Chironomidae: Podonominae). Cretaceous Research **106**: 104261. doi: 10.1016/j.cretres.2019.104261

Gillaspy J. E. 1963. A revisionary study of the genus *Steniolia* (Hymenoptera: Sphecidae: Bembicini). Transactions of the American Entomological Society **89** (1/2): 1–117.

Gillung J. P., Winterton S. L. 2018. A review of fossil spider flies (Diptera: Acroceridae) with descriptions of new genera and species from Baltic amber. Journal of Systematic Palaeontology **16** (4): 325–350. doi: 10.1080/14772019.2017.1289566

Goldblatt P., Bernhardt P., Vogan P., Manning J. C. 2004. Pollination by fungus gnats (Diptera: Mycetophilidae) and self-recognition sites in *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae). Plant Systematics and Evolution **244**: 56–67. https://doi.org/10.1007/s00606-003-0067-1

Goldblatt P., Manning J. S. 2000. The long-proboscid fly pollination system in Southern Africa. Annals of the Missouri Botanical Garden **87** (2): 146–170. doi: 10.2307/2666158

González C. R., Flores P. 2004.Comparative study of mouthparts of three species of horse flies of the tribe Pangoniini of Chilean distribution (Diptera: Tabanidae). Zootaxa **579** (1): 1–15. https://doi.org/10.11646/zootaxa.579.1.1

Gorelick R. 2001. Did insect pollination cause increased seed plant diversity? Biological Journal of the Linnean Society **74**: 407–427. doi:10.1006/bijl.2001.0602

Grant J. I., Djani D. M., Lehnert M. S. 2012. Functionality of a reduced proboscis: Fluid uptake by *Phigalia strigataria* (Minot) (Geometridae: Ennominae). Journal of the Lepidopterists' Society **66** (4): 211–215.

Greenwalt D. E., Wingerath J. G., Evenhuis N. L. 2015. Two new and disparate fossil bee flies (Bombyliidae: Anthracinae) from the Americas and reassessment of *Anthrax dentoni* Lewis, 1969. Palaeontologia Electronica **18.3.51A**: 1–10. https://doi.org/10.26879/582

Grimaldi D. 1999. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. Annals of the Missouri Botanical Garden **86** (2): 373–406. doi: 10.2307/2666181

Grimaldi D. A. 2016. Diverse orthorrhaphan flies (Insecta: Diptera: Brachycera) in amber from the Cretaceous of Myanmar: Brachycera in Cretaceous amber, Part VII. Bulletin of the American Museum of Natural History **408**: 1–131. https://doi.org/10.1206/0003-0090-408.1.1

Grimaldi D., Blagoderov V. 2001. A new genus of Lygistorrhinidae from Vietnam (Diptera: Sciaroidea), and phylogenetic relationships in the family. Studia Dipterologica **8**: 43–57.

Grimaldi D., Johnston M. A. 2014. The long-tongued Cretaceous scorpionfly *Parapolycentropus* Grimaldi and Rasnitsyn (Mecoptera: Pseudopolycentropodidae): New data and interpretations. American Museum Novitates **3793**: 1–24. doi: 10.1206/3793.1

Grimaldi D. A. 2018. Basal Cyclorrhapha in amber from the Cretaceous and Tertiary (Insecta: Diptera), and their relationships: Brachycera in Cretaceous amber, Part IX. Bulletin of the American Museum of Natural History **423**: 1–97. https://doi.org/10.1206/0003-0090-423.1.1

Grimaldi D. A., Arillo A., Cumming J. M., Hauser M. 2011. Brachyceran Diptera (Insecta). In: Cretaceous ambers, Part IV, Significant new orthorrhaphous taxa. ZooKeys **148**: 293–332. doi: 10.3897/zookeys.148.1809

Grimaldi D. A., Cumming J. 1999. Brachyceran Diptera in Cretaceous ambers and Mesozoic diversification of the Eremoneura. Bulletin of the American Museum of Natural History **239**: 1–124.

Grimaldi D. A., Engel M. S., Nascimbene P. C. 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): Its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significance. American Museum Novitates **3361**: 1–72. doi: 10.1206/0003-0082(2002)3612.0.CO;2

Grimaldi D. A., Junfeng Z., Fraser N. C., Rasnitsyn A. 2005. Revision of the bizarre Mesozoic scorpionflies in the Pseudopolycentropodidae (Mecopteroidea). Insect Systematics and Evolution **36** (4): 443–458. https://doi.org/10.1163/187631205794761021

Grimaldi D. A., Peñalver E., Barrón E., Herhold H. W., Engel M. S. 2019. Direct evidence for eudicot pollen-feeding in a Cretaceous stinging wasp (Angiospermae; Hymenoptera, Aculeata) preserved in Burmese amber. Communications Biology **2**: 408. https://doi.org/10.1038/s42003-019-0652-7

Grimstad P. R., DeFoliart G. R. 1974. Nectar sources of Wisconsin mosquitoes. Journal of Medical Entomology **11** (3): 331–341. doi: 10.1093/jmedent/11.3.331

Grund M. 2012. A long-beaked fungus gnat in Dominican amber. Annales Zoologici **62** (4): 639–642. https://doi.org/10.3161/000345412X659704

Hall J. P. W., Robbins R. K., Harvey D. J. 2004. Extinction and biogeography in the Caribbean: New evidence from a fossil riodinid butterfly in Dominican amber. Proceedings of the Royal Society B **271**: 789–801. doi: 10.1098/rspb.2004.2691

Han Y. E., Cai Y., Ren D., Wang Y. 2019. A new fossil snipe fly with long proboscis from the Middle Jurassic of Inner Mongolia, China (Diptera: Rhagionidae). Zootaxa **4691** (2): 153–160. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4691.2.4

Hancock E. G. 2011. Order Diptera, family Limoniidae. Arthropod Fauna of the United Arab Emirates **4**: 684–695.

Handlirsch A. 1906–1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen, Vol. 1–3. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1430 p.

Handlirsch A. 1919. Eine neue Kalligrammide (Neuroptera) aus dem Solnhofener Plattenkalke. Senckenbergiana **1**: 61–63.

Harbach R. 2020. Mosquito Taxonomy Inventory. [URL: http://mosquito-taxonomic-inventory.info] (accessed: June 2020).

Harbach R. E., Greenwalt D. 2012. Two Eocene species of *Culiseta* (Diptera: Culicidae) from the Kishenehn Formation in Montana. Zootaxa **3530** (1): 25–34. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3530.1.2

Harder L. D. 1983. Functional differences of the proboscides of short- and long-tongued bees (Hymenoptera, Apoidea). Canadian Journal of Zoology **61** (7): 1580–1586. https://doi.org/10.1139/z83-212

Heer O. 1856. Ueber die fossilen Insekten von Aix in der Provence. Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich **1**: 1–40.

Heikkilä M., Simonsen T. J., Solis M. A. 2018. Reassessment of known fossil Pyraloidea (Lepidoptera) with descriptions of the oldest fossil pyraloid and a crambid larva in Baltic amber. Zootaxa **4483** (1): 101–127. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4483.1.4

Hennig W. 1966. Bombyliidae im Kopal und im baltischen Bernstein (Diptera: Brachycera). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde **166**: 1–20.

Hennig W. 1972. Insektenfossilien aus der Unteren Kreide. IV. Psychodidae (Phlebotominae), mit einer kritischen Übersicht über das phylogenetische System der Familie und die bisher beschriebenen Fossilien (Diptera). Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde **241**: 1–69.

Herendeen P. S., Friis E. M., Pedersen K. R., Crane P. R. 2017. Palaeobotanical redux: revisiting the age of the angiosperms. Nature Plants **3**: 17015. https://doi.org/10.1038/nplants.2017.15

Hermes M. G., Melo G. A. R. 2006. Two new species of *Trimeria* de Saussure from Brazil, with biological notes and a key to the Brazilian taxa (Hymenoptera, Vespidae, Masarinae). Zootaxa **1155** (1): 61–68. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1155.1.6

Hippa H., Mattsson I., Vilkamaa P. 2005. New taxa of the Lygistorrhinidae (Diptera: Sciaroidea) and their implications for a phylogenetic analysis of the family. Zootaxa **960**: 1–34.

Hippa H., Vilkamaa P. 2006. Recharacterization of *Rhynchoheterotricha* Freeman (Diptera, Sciaroidea), with description of *R. chandleri* sp. n. from South Africa. Zootaxa **1167**: 61–68.

Hodges S. A. 1997. Floral nectar spurs and diversification. International Journal of Plant Sciences **158** (S6): 81–88. https://doi.org/10.1086/297508

Hoffeins C., Hoffeins H. W., Jaschhof M. 2010. First record of *Antlemon* Loew (Diptera: Keroplatidae) in Baltic amber. Studia Dipterologica **17**: 143–149.

Houston T. F. 1983. An extraordinary new bee and adaptation of palpi for nectar-feeding in some Australian Colletidae and Pergidae (Hymenoptera). Australian Journal of Entomology **22** (3): 263–270. doi: 10.1111/j.1440-6055.1983.tb01894.x

Huang D., Azar D., Cai C., Garrouste R., Nel A. 2015. The first Mesozoic pleasing lacewing (Neuroptera: Dilaridae). Cretaceous Research **56**: 274–277. doi: 10.1016/j.cretres.2015.06.001

Huang D. et al. 2016. New fossil insect order Permopsocida elucidates major radiation and evolution of suction feeding in hemimetabolous insects (Hexapoda: Acercaria). Scientific Reports **6**: 23004. https://doi.org/10.1038/srep23004

Hull F. M. 1945. A revisional study of the fossil Syrphidae. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology **95**: 251–355.

Ibáñez-Bernal S., Solórzano Kraemer M., Stebner F., Wagner R. 2014. A new fossil species of Phlebotominae sand fly from Miocene amber of Chiapas, Mexico (Diptera: Psychodidae). Paläontologische Zeitschrift **88** (2): 227–233. doi: 10.1007/s12542-013-0191-3

Ishida C., Kono M., Sakai S. 2009. A new pollination system: brood-site pollination by flower bugs in *Macaranga* (Euphorbiaceae). Annals of Botany **103** (1): 39–44. https://doi.org/10.1093/aob/mcn212

Iwasaki Y. 1987. Distribution and bionomics of the short-winged type of *Panorpodes paradoxa* MacLachlan (Mecoptera, Panorpodidae) in the mountainous regions of Central Japan. Bulletin of the Sugadaira Montane Research Center, University of Tsukuba **8**: 73–82.

Janzen D. H. 1971. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science **171** (3967): 203–205. doi: 10.1126/science.171.3967.203

Jaschhof M. 2017. *Heterotricha*-group (Sciaroidea, unassigned to family). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 2. Nematocerous Diptera and Lower Brachycera. Suricata 5. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 601–605.

Jaschhof M., Kallweit U. 2004. The genus *Aphrastomyia* Coher & Lane, 1949 in Costa Rica (Insecta: Diptera: Mycetophilidae). Faunistische Abhandlungen **25**: 107–123.

Jervis M. 1998. Functional and evolutionary aspects of mouthpart structures in parasitoid wasps. Biological Journal of the Linnean Society **63** (4): 461–493. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb00326.x

Jervis M., Vilhelmsen L. 2000. Mouthpart evolution in adults of the basal, 'symphytan', hymenopteran lineages. Biological Journal of the Linnean Society **70** (1): 121–146. https://doi.org/10.1006/bijl.1999.0396

Kania I. 2014. Subfamily Limoniinae Speiser, 1909 (Diptera, Limoniidae) from Baltic amber (Eocene): the genus *Helius* Lepeletier & Serville, 1828. Zootaxa **3814** (3): 333–352. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3814.3.2

Kania I. 2015a. Subfamily Limoniinae Speiser, 1909 (Diptera, Limoniidae) from Baltic amber (Eocene): the genus *Elephantomyia* Osten Sacken, 1860. PLoS ONE **10** (2): e0117434. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117434

Kania I. 2015b. The taxonomy of selected genera of the subfamily Limoniinae (Diptera: Limoniidae) from Baltic amber (Eocene), with notes on their phylogeny. Annales Zoologici **65** (1): 71–100. https://doi.org/10.3161/00034541ANZ2015.65.1.007

Kania I., Krzemiński W., Arillo A. 2016. First representative of the genus *Helius* Lepeletier and Serville, 1828 (Diptera, Limoniidae) from the Lower Cretaceous Álava amber (Spain). Cretaceous Research **63**: 33–38. doi: 10.1016/j.cretres.2016.02.018

Kania I., Krzemiński W., Arillo A. 2018. A new peculiar species of the genus *Helius* Lepeletier & Serville, 1828 (Diptera, Limoniidae) from Cretaceous Álava amber (Spain). Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh **107** (2–3): 231–237. doi: 10.1017/S1755691017000299

Kania I., Krzemiński W., Azar D. 2013. The oldest representative of *Helius* Lepeletier & Serville 1828 (Limoniidae, Diptera) from Lebanese amber (Early Cretaceous). Insect Systematics and Evolution **44** (2): 231–238. doi: 10.1163/1876312X-44032093

Karolyi F., Colville J. F., Handschuh S., Metscher B. D., Krenn H. W. 2014. One proboscis, two tasks: Adaptations to blood-feeding and nectar-extracting in long-proboscid horse flies (Tabanidae, *Philoliche*). Arthropod Structure & Development **43** (5): 403–413. https://doi.org/10.1016/j.asd.2014.07.003

Karolyi F., Szucsich N. U., Colville J. F., Krenn H. W. 2012. Adaptations for nectar-feeding in the mouthparts of long-proboscid flies (Nemestrinidae: *Prosoeca*). Biological Journal of the Linnean Society **107** (2): 414–424. doi: 10.1111/j.1095-8312.2012.01945.x

Kastinger C., Weber A. 2001. Bee-flies (*Bombylius* spp., Bombyliidae, Diptera) and the pollination of flowers. Flora **196** (1): 3–25. https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30015-4

Kato M., Inoue T., Nagamitsu T. 1995. Pollination biology of *Gnetum* (Gnetaceae) in a lowland mixed dipterocarp forest in Sarawak. American Journal of Botany **82** (7): 862–868. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb15702.x

Kearns C. A. 1992. Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. The American Midland Naturalist **127** (1): 172–182. doi: 10.2307/2426332

Kerr P. H. 2010. Phylogeny and classification of Rhagionidae, with implications for Tabanomorpha (Diptera: Brachycera). Zootaxa **2592** (1): 1–133. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2592.1.1

Kevan P. G. 1972. Insect pollination of High Arctic flowers. Journal of Ecology **60** (3): 831–847. doi: 10.2307/2258569

Kevan P. G., Baker H. G. 1983. Insects as flower visitors and pollinators. Annual Review of Entomology **28**: 407–453. https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.002203

Khramov A. V., Chen J. 2020. A new species of Aetheogrammatidae (Insecta: Neuroptera) with a preserved proboscis from the Lower Cretaceous of NE China. Acta Geologica Sinica (English Edition) **94** (5): 1714–1715. https://doi.org/10.1111/1755-6724.14593

Khramov A. V., Lukashevich E. D. 2019. A Jurassic dipteran pollinator with an extremely long proboscis. Gondwana Research **71**: 210–215. doi: 10.1016/j.gr.2019.02.004

Khramov A. V., Nam G.-S., Vasilenko D. V. 2020. First long-proboscid flies (Diptera: Zhangsolvidae) from the Lower Cretaceous of South Korea. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology **44** (1): 160–168. https://doi.org/10.1080/03115518.2019.1664634

Khramov A. V., Yan E., Kopylov D. S. 2019. Nature's failed experiment: Long-proboscid Neuroptera (Sisyridae: Paradoxosisyrinae) from Upper Cretaceous amber of northern Myanmar. Cretaceous Research **104**: 104180. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.07.010

Knab F. 1911. The food-habits of *Megarhinus*. Psyche **18**: 80–82.

Kopeć K., Kania I., Krzemiński W. 2016. New and little known crane-fly species of the genera *Helius*, *Elephantomyia* and *Toxorhina* (Diptera, Limoniidae) from Dominican and Mexican amber. Palaeontologia Electronica **19.2.25A**: 1–14.

Kopylov D. S. et al. 2020. The fossil insect Lagerstätte Khasurty. Paleontological Journal **54** (11): 1221–1394 [в печати].

Krassilov V. A., Rasnitsyn A. P., Afonin S. A. 2007. Pollen eaters and pollen morphology: co-evolution through the Permian and Mesozoic. African Invertebrates **48** (1): 3–11.

Krassilov V., Shuklina S. 2008. Arthropod trace diversity on fossil leaves from the mid-Cretaceous of Negev, Israel. Alavesia **2**: 239–245.

Krenn H. W. 2010. Feeding mechanisms of adult Lepidoptera: Structure, function, and evolution of the mouthparts. Annual Review of Entomology **55**: 307–327. doi: 10.1146/annurev-ento-112408-085338

Krenn H. W. 2019. Fluid-feeding mouthparts. In: H. W. Krenn (ed.). Insect Mouthparts. Form, Function, Development and Performance. Zoological Monographs, vol. 5. Cham (Switzerland): Springer Nature, p. 47–99. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29654-4_3

Krenn H. W., Bauder J. A.-S. 2018. Morphological fine tuning of the feeding apparatus to proboscis length in Hesperiidae (Lepidoptera). Journal of Morphology **279** (3): 396–408. https://doi.org/10.1002/jmor.20780

Krenn H., Gereben-Krenn B., Steinwender B., Popov A. 2008. Flower visiting Neuroptera: Mouthparts and feeding behaviour of *Nemoptera sinuata* (Nemopteridae). European Journal of Entomology **105** (2): 267–277. doi: 10.14411/eje.2008.037

Krenn H. W., Kristensen N. P. 2000. Early evolution of the proboscis of Lepidoptera (Insecta): External morphology of the galea in basal glossatan moths lineages, with remarks on the origin of the pilifers. Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology **239** (2): 179–196.

Krenn H. W., Mauss V., Plant J. 2002. Evolution of the suctorial proboscis in pollen wasps (Masarinae, Vespidae). Arthropod Structure & Development **31** (2): 103–120. https://doi.org/10.1016/S1467-8039(02)00025-7

Krenn H. W., Plant J. D., Szucsich N. U. 2005. Mouthparts of flower-visiting insects. Arthropod Structure & Development **34**: 1–40. doi: 10.1016/j.asd.2004.10.002

Kristensen N. P., Nielsen E. S. 1981. Double-tube proboscis configuration in neopseustid moths (Lepidoptera: Neopseustidae). International Journal of Insect Morphology and Embryology **10** (5–6): 483–486. https://doi.org/10.1016/0020-7322(81)90027-1

Kristensen N. P., Scoble M. J., Ole K. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. Zootaxa **1668** (1): 699–747. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.30

Krzemiński W., Ansorge J. 2005. A new rhagionid fly from the Lower Jurassic of Germany. Polskie Pismo Entomologiczne **74**: 369–372.

Krzemiński W., Blagoderov V., Azar D., Lukashevich E., Szadziewski R., Wedman S., Nel A., Collomb F.-M., Waller A., Nicholson D. B. 2019. True flies (Insecta: Diptera) from the late Eocene insect limestone (Bembridge Marls) of the Isle of Wight, England, UK. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh **110** (3–4): 495–554. doi: 10.1017/S1755691018000464

Krzemiński W., Jarzembowski E. 1999. *Aenne triassica* sp. n., the oldest representative of the family Chironomidae (Insecta: Diptera). Polskie Pismo Entomologiczne **68**: 445–449.

Krzemiński W., Kania I., Azar D. 2014. The Early Cretaceous evidence of rapid evolution of the genus *Helius* Lepeletier & Serville, 1828 (Limoniidae, Diptera). Cretaceous Research **48**: 96–101. doi: 10.1016/j.cretres.2013.12.001

Krzemiński W., Krzemińska E. 2003. Triassic Diptera: descriptions, revisions and phylogenetic relations. Acta Zoologica Cracoviensia **46** (Supplement): 153–184.

Krzemiński W., Krzemińska E., Kania I., Ross A. J. 2013. New taxa of Tanyderidae (Diptera) from Eocene Baltic amber. Zootaxa **3599** (1): 59–66.

Krzemiński W., Krzemińska E., Papier F. 1994. *Grauvogelia arzvilleriana* sp. n. – the oldest Diptera species (Lower/Middle Triassic of France). Acta Zoologica Cracovensia **37**: 95–99.

Labandeira C. C. 1998. How old is the flower and the fly? Science **280**: 57–59.
Labandeira C. C. 2000. The paleobiology of pollination and its precursors. In: R. A. Gastaldo, W. A. DiMichele (eds). Phanerozoic Terrestrial Ecosystems. Paleontological Society Papers **6**: 233–269. https://doi.org/10.1017/S1089332600000784
Labandeira C. C. 2005. Fossil history and evolutionary ecology of Diptera and their associations with plants. In: D. K. Yeates, B. M. Wiegmann (eds). The Evolutionary Biology of Flies. New York: Columbia University Press, p. 217–273.
Labandeira C. C. 2010. The pollination of mid mesozoic seed plants and the early history of long-proboscid insects. Annals of the Missouri Botanical Garden **97** (4): 469–513. https://doi.org/10.3417/2010037
Labandeira C. C. 2019. The fossil record of insect mouthparts: innovation, functional convergence, and associations with other organisms. In: H. W. Krenn (ed.). Insect Mouthparts. Form, Function, Development and Performance. Zoological Monographs, vol. 5. Cham (Switzerland): Springer Nature, p. 567– 670. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29654-4_17
Labandeira C. C., Currano E. D. 2013. The fossil record of plant-insect dynamics. Annual Review of Earth and Planetary Sciences **41**: 287–311. https://doi.org/10.1146/annurev-earth-050212-124139
Labandeira C. C., Dilcher D. L., Davis D. R., Wagner D. L. 1994. Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Paleobiological insights into the meaning of co-evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences **91** (25): 12278–12282. https://doi.org/10.1073/pnas.91.25.12278
Labandeira C. C., Kvaček J., Mostovski M. B. 2007. Pollination drops, pollen, and insect pollination of Mesozoic gymnosperms. Taxon **56** (3): 663–695. doi: 10.2307/25065853
Labandeira C. C., Yang Q., Santiago-Blay J. A., Hotton C. L., Monteiro A., Wang Y., Goreva Y., Shih C., Siljeström S., Rose T. R., Dilcher D. L., Ren D. 2016. The evolutionary convergence of mid-Mesozoic lacewings and Cenozoic butterflies. Proceedings of the Royal Society B **283** (1824): 20152893. doi: 10.1098/rspb.2015.2893
Lall S. B., Davies D. M. 1971. An intergeneric comparison of cephalic structure in tabanids (Diptera) in relation to feeding habits. Journal of Medical Entomology **8** (6): 700–706. https://doi.org/10.1093/jmedent/8.6.700
Lambkin C., Sinclair B., Pape T., Courtney G. W., Skevington J. H., Meier R., Yeates D. K., Blagoderov V., Wiegmann B. 2013. The phylogenetic relationships among infraorders and superfamilies of Diptera based on morphological evidence. Systematic Entomology **38**: 164–179. doi: 10.1111/j.1365-3113.2012.00652.x
Lantsov V. I. 2015. A new species of the genus *Geranomyia* Haliday, 1833 (Diptera: Limoniidae) from Transcaucasia. Caucasian Entomological Bulletin **11** (2): 411–415. doi: 10.23885/1814-3326-2015-11-2-411-414
Laroca S., Michener C. D., Hofmeister R. M. 1989. Long mouthparts among "short-tongued" bees and the fine structure of the labium in *Niltonia* (Hymenoptera, Colletidae). Journal of the Kansas Entomological Society **62** (3): 400–410.
Larson B. M. H., Kevan P., Inouye D. 2001. Flies and flowers: Taxonomic diversity of anthophiles and pollinators. The Canadian Entomologist **133** (4): 439–465. https://doi.org/10.4039/Ent133439-4
Lehnert M. S., Mulvane C. P., Brothers A. 2014. Mouthpart separation does not impede butterfly feeding. Arthropod Structure & Development **43** (2): 97–102. doi: 10.1016/j.asd.2013.12.005
Lin X., Labandeira C. C., Shih C., Hotton C. L., Ren D. 2019. Life habits and evolutionary biology of new two-winged long-proboscid scorpionflies from mid-Cretaceous Myanmar amber. Nature Communications **10** (1): 1235. https://doi.org/10.1038/s41467-019-09236-4
Lin X., Shih M. J. H., Labandeira C. C., Ren D. 2016. New data from the Middle Jurassic of China shed light on the phylogeny and origin of the proboscis in the Mesopsychidae (Insecta: Mecoptera). BMC Evolutionary Biology **16** (1): 1–22. https://doi.org/10.1186/s12862-015-0575-y
Liu Q., Khramov A. V., Zhang H., Jarzembowski E. A. 2015. Two new species of *Kalligrammula* Handlirsch, 1919 (Insecta, Neuroptera, Kalligrammatidae) from the Jurassic of China and Kazakhstan. Journal of Paleontology **89** (3): 405–410. https://doi.org/10.1017/jpa.2015.25
Liu Q., Lu X., Zhang Q., Chen J., Zheng X., Zhang W., Liu X., Wang B. 2018a. High niche diversity in Mesozoic pollinating lacewings. Nature Communications **9**: 3793. https://doi.org/10.1038/s41467-018-06120-5
Liu Y., Huang D. 2019. A large new nemestrinid fly from the lower Cretaceous Yixian formation at Liutiaogou, Ningcheng County, Inner Mongolia, NE China. Cretaceous Research **96**: 107–112. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2018.11.018
Liu Z. J., Huang D., Cai C., Wang X. 2018b. The core eudicot boom registered in Myanmar amber. Scientific Reports **8**: 16765. https://doi.org/10.1038/s41598-018-35100-4
Lloyd D. G., Wells M. S. 1992. Reproductive biology of a primitive angiosperm, *Pseudowintera colorata* (Winteraceae), and the evolution of pollination systems in the Anthophyta. Plant Systematics and Evolution **181**: 77–95. https://doi.org/10.1007/BF00937588
Loew H. 1850. Ueber den Bernstein und Bernsteinfauna. Programm der Königlichen Realschule zu Meseritz. Berlin: E. S. Mittler und Sohn, 44 p.

Lu X. M., Zhang W. W., Liu X. Y. 2016a. New long-proboscid lacewings of the mid Cretaceous provide insights into ancient plant-pollinator interactions. Scientific Reports **6**: 25382. doi: 10.1038/srep25382

Lu X. M., Zhang W. W., Liu X. Y. 2016b. Nomenclatural validation of new genera and species of the superfamily Psychopsoidea (Insecta: Neuroptera) from the mid-Cretaceous amber of Myanmar. Zoological Systematics **41** (3): 323–326. doi: 10.11865/zs.201636

Lukashevich E. D. 2009. Limoniidae (Diptera) in the Upper Jurassic of Shar Teg, Mongolia. Zoosymposia **3**: 131–154. https://doi.org/10.11646/zoosymposia.3.1.12

Lukashevich E. D., Huang D.-Y., Lin Q.-B. 2006. Rare families of nematoceran Diptera (Hennigmatidae, Blephariceridae, Perissommatidae) from the Jurassic of China. Studia Dipterologica **13**: 127–143.

Lukashevich E. D., Krzemiński W. 2009. New Jurassic Tanyderidae (Diptera) from Asia with first find of larva. Zoosymposia **3**: 155–172.

Lukashevich E. D., Przhiboro A. A. 2011. New Chironomidae (Diptera) with elongated proboscises from the Late Jurassic of Mongolia. ZooKeys **130**: 307–322. doi: 10.3897/zookeys.130.1555

Lukashevich E. D., Ribeiro G. C. 2019. Mesozoic fossils and the phylogeny of Tipulomorpha (Insecta: Diptera). Journal of Systematic Palaeontology **17** (2): 635–652. doi: 10.1080/14772019.2018.1448899

Lukashevich E. D., Shcherbakov D. E. 1997. A first find of net-winged midges (Blephariceridae, Diptera) in the Mesozoic. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte **1997** (11): 639–646.

Ma N., Huang J., Hua B. 2013. Functional morphology and sexual dimorphism of mouthparts of the short-faced scorpionfly *Panorpodes kuandianensis* (Mecoptera: Panorpodidae). PLoS ONE **8**: e60351. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060351

Ma N., Huang J., Hua B. Z. 2014. Fine structure and functional morphology of the mouthparts of *Bittacus planus* and *Terrobittacus implicatus* (Insecta: Mecoptera: Bittacidae). Zoologischer Anzeiger **253** (6): 441–448. https://doi.org/10.1016/j.jcz.2014.05.001

Mackay M. R. 1970. Lepidoptera in Cretaceous amber. Science **167** (3917): 379–380. doi: 10.1126/science.167.3917.379

Magnarelli L. A. 1983. Nectar sugers and caloric reserves in natural populations of *Aedes canadensis* and *Aedes stimulans* (Diptera: Culicidae). Environmental Entomology **12** (5): 1281–1286.

Maheu A., Nel A. 2020. The oldest representative of the bombyliid bee fly in the earliest Eocene French amber. Acta Palaeontologica Polonica **65** (1): 81–83. https://doi.org/10.4202/app.00657.2019

Maheu A., Nel A. 2020. The oldest representative of the bombyliid bee fly in the earliest Eocene French amber. Acta Palaeontologica Polonica **65** (1): 81–83. https://doi.org/10.4202/app.00657.2019

Makarkin V. N. 2016. Enormously long, siphonate mouthparts of a new, oldest known spongillafly (Neuroptera, Sisyridae) from Burmese amber imply nectarivory or hematophagy. Cretaceous Research **65**: 126–137. doi: 10.1016/j.cretres.2016.04.007

Makarkin V. N. 2017. New taxa of unusual Dilaridae (Neuroptera) with siphonate mouthparts from the mid-Cretaceous Burmese amber. Cretaceous Research **74**: 11–22. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2016.12.019

Manchester S. R., Dilcher D. L., Judd W. S., Corder B., Basinger J. F. 2018. Early eudicot flower and fruit: *Dakotanthus* gen. nov. from the Cretaceous Dakotat Formation of Kansas and Nebraska, USA. Acta Palaeobotanica **58** (1): 27–40. doi: 10.2478/acpa-2018-0006

Marshall S. A., Kirk-Spriggs A. H. 2017. Natural history of Diptera. In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 1. Introduction Chapters and Keys to Diptera Families. Suricata 4. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 135–152.

Matile L. 1988. Dipteres Mycetophiloidea de Nouvelle-Caledonie 2. Keroplatidae. In: S. Tillier (ed.). Zoologia Neocaledonica. Vol. l. Mémories du Museum national d'Histore naturelle Sér. A – Zoologie **142**. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle, p. 89–135.

Mauss V., Kuba K., Krenn H. W. 2019. Evolution of the multifunctional mouthparts of adult Vespidae. In: H. W. Krenn (ed.). Insect Mouthparts. Form, Function, Development and Performance. Zoological Monographs 5. Cham (Switzerland): Springer Nature, p. 443–478. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29654-4_14

Mazzarolo L. A., Amorim D. S. 2000. *Cratomyia macrorrhyncha*, a Lower Cretaceous brachyceran fossil from the Santana Formation, Brazil, representing a new species, genus and family of the Stratiomyomorpha (Diptera). Insect Systematics & Evolution **31**: 91–102.

Meillon B. de, Wirth W. W. 1979. Subsahar Ceratopogonidae (Diptera) IV. *Rhinohelea*, a new subgenus of *Forcipomyia* from the south-west Cape Province, South Africa. Annals of the Natal Museum **23** (3): 881–886.

Meillon B. de, Wirth W. W. 1991. The genera and subgenera (excluding *Culicoides)* of the Afrotropical biting midges (Diptera: Ceratopogonidae). Annals of the Natal Museum **32**: 27–147.

Melander A. L. 1903. A review of the North American species of *Nemotelus*. Psyche **10**: 171–183. https://doi.org/10.1155/1903/48943

Melander A. L., Cockerell T. D. A., Cockerell W. P. 1949. A report on some Miocene Diptera from Florissant, Colorado. American Museum Novitates **1407**: 1–63.

Mesler M. R., Ackerman J. D., Lu K. L. 1980. The effectiveness of fungus gnats as pollinators. American Journal of Botany **67** (4): 564–567. https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1980.tb07685.x

Meunier F. 1904. Monographie des Cecidomyidae, des Sciaridae, des Mycetophilidae et des Chironomidae de l'ambre de la Baltique. Brussels: 264 p. https://doi.org/10.5962/bhl.title.8565

Meunier F. 1916. Sur quelques diptères (Bombylidae, Leptidae, Dolichopodidae, Conopidae et Chironomidae) d'ambre de la Baltique. Tijdschrift voor Entomologie **59**: 274–286.

Michelsen V. 2000. Oldest authentic record of a fossil calyptrate fly (Diptera): a species of Anthomyiidae from early Coenozoic Baltic amber. Studia Dipterologica **7**: 11–18.

Michener C. D. 2007. The Bees of the World. 2nd Edition. Baltimore: John Hopkins University Press, 953 p.

Michener C. D., Grimaldi D. A. 1988. The oldest fossil bee: Apoid history, evolutionary stasis, and antiquity of social behavior. Proceedings of the National Academy of Sciences **85** (17): 6424–6426. https://doi.org/10.1073/pnas.85.17.6424

Michez D., De Meulemeester T., Rasmont P., Nel A., Patiny S. 2009. New fossil evidence of the early diversification of bees: *Paleohabropoda oudardi* from the French Paleocene (Hymenoptera, Apidae, Anthophorini). Zoologica Scripta **38** (2): 171–181. https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2008.00362.x

Michez D., Vanderplanck M., Engel M. S. 2011. Fossil bees and their plant associates. In: S. Patiny (ed.). Evolution of Plant–Pollinator Relationships. Cambridge: Cambridge University Press, p. 103–164. https://doi.org/10.1017/CBO9781139014113.006

Midgley J. J., Bond W. J., Jarzembowski E. A., Grubb P. J. 1991. How important is biotic pollination and dispersal to the success of the angiosperms? [and Discussion]. Philosophical Transactions: Biological Sciences **333** (1267): 209–215.

Miller W. E. 1997. Diversity and evolution of tongue length in hawkmoths (Sphingidae). Journal of the Lepidopterists' Society **51** (1): 9–31.

Mochizuki K., Kawakita A. 2018. Pollination by fungus gnats and associated floral characteristics in five families of the Japanese flora. Annals of Botany **121** (4): 651–663. https://doi.org/10.1093/aob/mcx196

Mohrig W., Kauschke E. 2017. New black fungus gnats (Diptera, Sciaridae) of North America. Part IV. Genera *Eugnoriste* Coquillett and *Keilbachia* Mohrig. Zootaxa **4319** (1): 53–76. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4319.1.3

Mostovski M. B. 1999. A brief review of brachycerous flies (Diptera, Brachycera) in the Mesozoic, with descriptions of some curious taxa. In: P. Vrsansky (ed.). Proceedings of the First Palaeoentomological Conference, Moscow, 1998. AMBA Projects International, Bratislava, p. 103–110.

Mostovski M. B. 2009. Brachyceran assemblages (Insecta: Diptera) as indicators of terrestrial palaeoenvironments in the Late Mesozoic. Palaeontologia Africana **44**: 121–125.

Mostovski M. B., Jarzembowski E. A. 2000. The first brachycerous flies (Diptera: Rhagionidae) from the Lower Jurassic of Gondwana. Paleontological Journal **34** (Suppl. 3): 367–369.

Mostovski M. B., Martínez-Delclòs X. 2000. New Nemestrinoidea (Diptera: Brachycera) from the Upper Jurassic – Lower Cretaceous of Eurasia, taxonomy and palaeobiology. Entomological Problems **31** (2): 137–148.

Müller G. C., Revay E. E., Schlein Y. 2011. Relative attraction of the sand fly *Phlebotomus papatasi* to local flowering plants in the Dead Sea region. Journal of Vector Ecology **36** (Suppl. 1. Special Issue: Sand Fly Research and Control): 187–194. https://doi.org/10.1111/j.1948-7134.2011.00130.x

Müller H. 1873. Probosces capable of sucking the nectar of *Anagraecum sesquipedale*. Nature **8** (194): 223. doi: 10.1038/008223a0

Myskowiak J., Azar D., Nel A. 2016. The first fossil hilarimorphid fly (Diptera: Brachycera). Gondwana Research **35**: 192–197. http://dx.doi.org/10.1016/j.gr.2015.05.003

Nagatomi A., Nagatomi H. 1990. A new *Arthroteles* from South Africa (Diptera, Rhagionidae). South Pacific Study **10** (2): 309–316.

Nagatomi A., Soroida K. 1985. The structure of the mouthparts of the orthorrhaphous Brachycera (Diptera) with special reference to blood-sucking. Beiträge zur Entomologie **35** (2): 263–368. doi: 10.21248/contrib.entomol.35.2.263–368

Nagatomi A., Yang D. 1998. A review of extinct Mesozoic genera and families of Brachycera (Insecta, Diptera, Orthorrhapha). Entomologists' Monthly Magazine **132**: 95–192.

Naugolnykh S. V., Oskolski A. A. 2010. An advanced peltasperm *Permoxylocarpus trojanus* Naug. from the Lower Permian of the Urals (Russia): an ancient case of entomophily in gymnosperms? Wulfenia **17**: 29–43.

Nel A. 2006. Oldest records of Bombyliidae: Phthiriinae and Mythicomyiidae: Glabellulinae from the Lowermost Eocene amber of France (Diptera: Bombylioidea). European Journal of Entomology **103** (1): 109–114. doi: 10.14411/eje.2006.016

Nel A. 2008. The oldest bee fly in the French Paleocene (Diptera: Bombyliidae). Comptes Rendus Palevol **7** (7): 401–405. https://doi.org/10.1016/j.crpv.2008.08.001

Nel A., de Ploëg G. 2004. New fossil bee flies (Diptera: Bombylioidea) in the Lowermost Eocene amber of the Paris Basin. Geologica Acta **2** (1): 57–65. https://doi.org/10.1344/105.000001635

Nel A., Petrulevičius J. F. 2003. New Palaeogene bees from Europe and Asia. Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology **27** (4): 277–293. https://doi.org/10.1080/03115510308619108

Nel A., Roques P., Nel P., Prokop J., Steyer J. S. 2007. The earliest holometabolous insect from the Carboniferous: A «crucial» innovation with delayed success (Insecta Protomeropina Protomeropidae). Annales de la Société Entomologique de France **43** (3): 349–355. doi: 10.1080/00379271.2007.10697531

Nepi M., von Aderkas P., Wagner R., Mugnaini S., Coulter A., Pacini E. 2009. Nectar and pollination drops: how different are they? Annals of Botany **104** (2): 205–219. doi: 10.1093/aob/mcp124

Ngô-Muller V., Garrouste R., Pouillon J.-M., Christophersen V., Christophersen A., Nel A. 2019. The first representative of the fly genus *Trentepohlia* subgenus *Mongoma* in amber from the Miocene of Sumatra (Diptera: Limoniidae). Historical Biology published online https://doi.org/10.1080/08912963.2019.1610948

Ngô-Muller V., Jouault C., Garrouste R., Nel A. 2020. Potential new evidences of bee fly parasitoidism on ground-dwelling insects in 'mid'-Cretaceous Burmese amber (Diptera: Bombyliidae). Cretaceous Research **114**: 104524. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2020.104524

Nicolson S. W. 2007. Nectar consumers. In: S. W. Nicolson, M. Nepi, E. Pacini (eds). Nectaries and Nectar. Dordrecht: Springer, p. 289–342.

Nidergas V., Hadrava J., Garrouste R., Prokop J., Schubnel T., Nel A. 2018. The first pipizine hoverfly from the Oligocene of Céreste, France. Acta Palaeontologica Polonica **63** (3): 539–548. https://doi.org/10.4202/app.00500.2018

Nilsson L. A. 1988. The evolution of flowers with deep corolla tubes. Nature **334**: 147–149. https://doi.org/10.1038/334147a0

Nixon K. C., Crepet W. L. 1993. Late Cretaceous fossil flowers of ericalean affinity. American Journal of Botany **80** (6): 616–623. doi: 10.2307/2445430

Novokshonov V. G. 2002. Order Panorpida Latreille, 1802. The scorpionflies. In: A. P. Rasnitsyn, D. L. J. Quicke (eds). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 194–199.

Okuyama Y., Pellmyr O., Kato M. 2008. Parallel floral adaptations to pollination by fungus gnats within the genus *Mitella* (Saxifragaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution **46**: 560–575. doi: 10.1016/j.ympev.2007.09.020

Ollerton J. 2017. Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics **48**: 353–376. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919

Ollerton J., Masinde S., Meve U., Picker M., Whittington A. 2009. Fly pollination in *Ceropegia* (Apocynaceae: Asclepiadoideae): biogeographic and phylogenetic perspectives. Annals of Botany **103** (9): 1501–1514. doi: 10.1093/aob/mcp072

Ollerton J., Winfree R., Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos **120** (3): 321–326. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x

Oosterbroek P. 2020. Catalogue of the Crane-Flies of the World. (Diptera, Tipuloidea: Pediciidae, Limoniidae, Cylindrotomidae, Tipulidae). [URL: https://ccw.naturalis.nl/index.php]. (Last updated 4 July 2020).

Orford K. A., Vaughan I. P., Memmott J. 2015. The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **282** (1805): 20142934. https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2934

Palmer C. M. 2010. Diversity of feeding strategies in adult Mecoptera. Terrestrial Arthropod Reviews **3**: 111–128. doi: 10.1163/187498310X519716

Pape T., Blagoderov V., Mostovski M. B. 2011. Order Diptera Linnaeus, 1758. In: Z.-Q. Zhang (ed.). Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa **3148** (1): 222–229.

Papier F., Nel A., Grauvogel-Stamm L. 1996. Deux nouveaux insectes Mecopteroidea du Buntsandstein supérieur (Trias) des Vosges (France). Paleontologia Lombarda, Nuova serie **5**: 37–45.

Pauw A., Stofberg J., Waterman R. J. 2009. Flies and flowers in Darwin's race. Evolution **63** (1): 268–279. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00547.x

Peñalver E., Arillo A., Pérez-de la Fuente R., Riccio M. L., Delclòs X., Barrón E., Grimaldi D. A. 2015. Long-proboscid flies as pollinators of Cretaceous gymnosperms. Current Biology **25** (14): 1917–1923. https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.05.062

Peñalver E., Grimaldi D. 2006. Assemblages of mammalian hair and blood-feeding midges (Insecta: Diptera: Psychodidae: Phlebotominae) in Miocene amber. Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences **96**: 177–195.

Penney D., Jepson J. E. 2014. Fossil Insects: An Introduction to Palaeoentomology. Manchester: Siri Scientific Press, 224 p.

Pérez-de la Fuente R., Delclòs X., Peñalver E., Arillo A. 2011. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from the Early Cretaceous El Soplao amber (N Spain). Cretaceous Research **32** (6): 750–761. doi: 10.1016/j.cretres.2011.05.003

Peris D., Pérez-de la Fuente R., Penalver E., Delclòs X., Barron E., Labandeira C. C. 2017. False blister beetles and the expansion of gymnosperm-insect pollination modes before angiosperm dominance. Current Biology **27** (6): 897–904. https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.02.009

Petersen M. J., Berton M. A., Wiegmann B. M. 2010. Phylogenetic synthesis of morphological and molecular data reveals new insights into the higher-level classification of Tipuloidea (Diptera). Systematic Entomology **35** (3): 526–545. https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2010.00524.x

Petts S. L., Tang Y., Ward R. D. 1997. Nectar from a wax plant, *Hoya* sp., as a carbohydrate source for *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: Psychodidae). Annals of Tropical Medicine & Parasitology **91** (4): 443–446. doi: 10.1080/00034989761085

Pielowska A., Sontag E., Szadziewski R. 2018. Haematophagous arthropods in Baltic amber. Annales Zoologici **68** (2): 237–249. doi: 10.3161/00034541ANZ2018.68.2.003

Pinto I. D. 1972. Permian insects from the Paraná Basin, South Brazil – I. Mecoptera. Revista Brasileira de Geociências **2**: 105–116.

Podenas S. 1997. New *Marochile* Loew, 1950 (Diptera, Tanyderidae) from the Baltic amber. Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hamburg **80**: 173–177.

Podenas S. 2001. New species of *Tricyphona* crane flies (Diptera: Pediciidae) from Baltic amber (Eocene). Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **151**: 31–39. doi: 10.1635/0097-3157(2001)151[0031:NSOTCF]2.0.CO;2

Podenas S. 2002. New species of *Helius* crane flies (Diptera: Limoniidae) from Baltic amber (Eocene). Mitteilungen aus dem Geologisch-Paläontologischen Institut der Universität Hämburg **86**: 229–238.

Podenas S. 2003. A new subgenus for *Trentepohlia* crane flies (Diptera: Limoniidae) with elongated mouth parts, from Baltic amber (Eocene). Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia **153** (1): 67–71. https://doi.org/10.1635/0097-3157(2003)153[0067:ANSFTC]2.0.CO;2

Podenas S. 2005. *Trentepohlia* Bigot, 1854, crane flies (Diptera: Limoniidae) from Baltic amber (Eocene). Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles **128**: 145–154. http://doi.org/10.5169/seals-89636

Podenas S., Poinar G. O. 1999. New crane flies (Diptera: Limoniidae) from Dominican amber. Proceedings of the Entomological Society of Washington **101** (3): 595–610.

Podenas S., Poinar G. O. 2001. New crane flies (Diptera: Tipulidae, Limoniidae) from Dominican and Mexican ambers. Proceedings of the Entomological Society of Washington **103** (4): 863–878.

Podenas S., Poinar G. O. 2009. New crane flies (Diptera: Limoniidae) from Burmese amber. Proceedings of the Entomological Society of Washington **111** (2): 470–492. https://doi.org/10.4289/0013-8797-111.2.470

Podenas S., Poinar G. O. 2012. New short-palped crane flies (Diptera: Limoniidae) from Mexican amber. Proceedings of the Entomological Society of Washington **114** (3): 347–371. doi: 10.4289/0013-8797.114.3.347

Poinar G. Jr. 2004. *Palaeomyia burmitis* (Diptera: Phlebotomidae), a new genus and species of Cretaceous sand flies with evidence of blood-sucking habits. Proceedings of the Entomological Society of Washington **106** (3): 598–605.

Poinar G. Jr. 2010. *Cascoplecia insulitis* (Diptera: Cascopleciidae), a new family, genus and species of flower-visiting, unicorn fly (Bibionomorpha) in Early Cretaceous Burmese amber. Cretaceous Research **31**: 71–76. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2009.09.007

Poinar G. Jr. 2019. A new genus of moths (Lepidoptera: Gracillarioidea: Douglasiidae) in Myanmar amber. Historical Biology **31** (7): 898–902. https://doi.org/10.1080/08912963.2017.1402016

Poinar G. O. Jr. 2020. Discoscapidae fam. nov. (Hymenoptera: Apoidea), a new family of stem lineage bees with associated beetle triungulins in mid-Cretaceous Burmese amber. Palaeodiversity **13** (1): 1–9. https://doi.org/10.18476/pale.v13.a1

Poinar G. Jr., Brown A. E. 2004. A new genus of primitive crane flies (Diptera: Tanyderidae) in Cretaceous Burmese amber, with a summary of fossil tanyderids. Proceedings of the Entomological Society of Washington **106** (2): 339–345.

Poinar G. Jr., Brown A. E. 2006. The enigmatic *Dacochile microsoma* Poinar & Brown: Tanyderidae or Bruchomyiinae? Zootaxa **1162**: 19–31. doi: 10.11646/zootaxa.1162.1.2

Poinar G. O., Danforth B. N. 2006. A fossil bee from Early Cretaceous Burmese amber. Science **314** (5799): 614. doi: 10.1126/science.1134103

Poinar G. O., Zavortink T. J., Brown A. 2019. *Priscoculex burmanicus* n. gen. et sp. (Diptera: Culicidae: Anophelinae) from mid-Cretaceous Myanmar amber. Historical Biology **32** (9): 1157–1162. doi: 10.1080/08912963.2019.1570185

Poinar G. O., Zavortink T. J., Pike T., Johnston P. A. 2000. *Paleoculicis minutus* (Diptera: Culicidae) n. gen., n. sp., from Cretaceous Canadian amber, with a summary of described fossil mosquitoes. Acta Geologica Hispanica **35**: 119–128.

Pont A. C. 1993. Observations on anthophilous Muscidae and other Diptera (Insecta) in Abisko National Park, Sweden. Journal of Natural History **27** (3): 631–643. https://doi.org/10.1080/00222939300770361

Popa M. E. 2019. Review of the bennettitalean genus *Weltrichia*. Journal of Palaeogeography **8**: 12. https://doi.org/10.1186/s42501-019-0023-9

Popov G. V. 2015. Syrphidae from the Cretaceous—refuted? In: H. Humphrey-Patton, X. Mengual (eds). 8th International Symposium on Syrphidae, Monschau, 4–8 June 2015, Germany. Programme and Abstracts. Bonn: Zoologisches Forschungsmuseum Alexander Koenig, p. 47.

Portillo N., Alomar O., Wäckers F. 2012. Nectarivory by the plant-tissue feeding predator *Macrolophus pygmaeus* Rambur (Heteroptera: Miridae): Nutritional redundancy or nutritional benefit? Journal of Insect Physiology **58** (3): 397–401. https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.12.013

Primack R. B. 1978. Variability in New Zealand montane and alpine pollinator assamblages. New Zealand Journal of Ecology **1**: 66–72.

Quate L. W., Vockeroth J. R. 1981. Psychodidae. In: J. F. McAlpine, D. M. Wood (eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 27. Ottawa, p. 293–300.

Rader R. et al. 2016. Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. Proceedings of the National Academy of Sciences **113** (1): 146–151. https://doi.org/10.1073/pnas.1517092112

Rasnitsyn A. P., Michener C. D. 1991. Miocene fossil bumblebee from the Soviet Far East with comments on the chronology and distribution of fossil bees (Hymenoptera: Apidae). Annals of the Entomological Society of America **84** (6): 583–589. https://doi.org/10.1093/aesa/84.6.583

Rayner R. J., Waters S. B. 1990. A Cretaceous crane-fly (Diptera: Tipulidae): 93 million years of stasis. Zoological Journal of the Linnean Society **99** (4): 309–318. https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1990.tb00557.x

Reinert J. F., Harbach R. E., Kitching I. J. 2009. Phylogeny and classification of tribe Aedini (Diptera: Culicidae). Zoological Journal of the Linnean Society **157**: 700–794.

Ren D. 1998a. Late Jurassic Brachycera from Northeastern China (Insecta: Diptera). Acta Zootaxonomica Sinica **23**: 65–83.

Ren D. 1998b. Flower-associated Brachycera flies as fossil evidence for Jurassic angiosperm origins. Science **280** (5360): 85–88. doi: 10.1126/science.280.5360.85

Ren D., Labandeira C. C., Santiago-Blay J. A., Rasnitsyn A., Shih C., Bashkuev A., Logan M. A. V., Hotton C. L., Dilcher D. 2009. A probable pollination mode before angiosperms: Eurasian long-proboscid scorpionflies. Science **326**: 840–847. doi: 10.1126/science.1178338

Ren D., Labandeira C. C., Shih C. 2010a. New Mesozoic Mesopsychidae (Mecoptera) from Northeastern China. Acta Geologica Sinica **84** (4): 720–731. https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2010.00244.x

Ren D., Shih C., Labandeira C. C. 2010b. New Jurassic pseudopolycentropodids from China (Insecta: Mecoptera). Acta Geologica Sinica **84** (1): 22–30. https://doi.org/10.1111/j.1755-6724.2010.00166.x

Ribeiro G. C. 2002. A new fossil *Helius* (Diptera, Limoniidae) from Burmese amber. Studia Dipterologica **9** (2): 403–408.

Ribeiro G. C. 2008. Phylogeny of the Limnophilinae (Limoniidae) and early evolution of the Tipulomorpha (Diptera). Invertebrate Systematics **22** (6): 627–694. doi: 10.1071/IS08017

Ribeiro G. C., Amorim D. S. 2002. A review of the genus *Elephantomyia* Osten Sacken in Brazil, with description of two new species (Diptera, Tipulomorpha, Limoniidae). Zootaxa **46** (1): 1–16. https://doi.org/10.11646/zootaxa.46.1.1

Rocha L. S. G., Burt T. O., de Mello-Patiu C. A., Skevington J. H. 2015. The first *Stylogaster* Macquart, 1835 (Diptera: Conopidae) fossil, from Oligo-Miocene Dominican amber, and some phylogenetic and biogeographic considerations. Fossil record **18** (2): 119–125. https://doi.org/10.5194/fr-18-119-2015, 2015

Saether O. A., Andersen T. 2003. Redescription of *Rhinocladius* Edwards (Diptera: Chironomidae: Orthocladiinae). Zootaxa **217** (1): 1–20. doi: 10.11646/zootaxa.217.1.1

Schneider D., Wink M., Sporer F., Lounibos P. 2002. Cycads: their evolution, toxins, herbivores and insect pollinators. Naturwissenschaften **89**: 281–294. https://doi.org/10.1007/s00114-002-0330-2

Schönenberger J., Friis E. M. 2001. Fossil flowers of ericalean affinity from the Late Cretaceous of Southern Sweden. American Journal of Botany **88** (3): 467–480. doi: 10.2307/2657112

Scudder S. H. 1875. Fossil butterflies. Memoirs of the American Association for the Advancement of Science **1**: 1–99.

Scudder S. H. 1877. The first discovered traces of fossil insects in the American Tertiaries. Bulletin of the United States Geological Survey **3**: 741–762.
Shcherbakov D. E., Lukashevich E. D., Blagoderov V. A. 1995. Triassic Diptera and initial radiation of the order. International Journal of Dipterological Research **6** (2): 75–115.
Shields O. 1976. Fossil butterflies and the evolution of Lepidoptera. Journal of Research on the Lepidoptera **15**: 132–143.
Shih C., Yang X., Labandeira C. C., Ren D. 2011. A new long-proboscid genus of Pseudopolycentropodidae (Mecoptera) from the Middle Jurassic of China and its plant-host specializations. Zookeys **130**: 281–297. https://doi.org/10.3897/zookeys.130.1641
Shneider D., Wink M., Sporer F. 2002. Cycads: their evolution, toxins, herbivores and insect pollinators. Naturwissenschaften **89**: 281–294. https://doi.org/10.1007/s00114-002-0330-2
Sinclair B. J., Dauderon C. 2017. Empididae (Empidid dance flies or balloon flies). In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera. Vol. 2. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 1221–1235.
Singer R. B. 2001. Pollinaion biology of *Habenaria parviflora* (Orchidaceae: Habenariinae) in southeastern Brazil. Darwiniana **39** (3): 201–207.
Skalski A. W. 1979. Records of the oldest Lepidoptera. Nota Lepidopterologica **2** (1 & 2): 61–66.
Skalski A. W. 1990. An annotated review of fossil records of lower Lepidoptera. Bulletin of the Sugadeira Montane Research Center, Tsukuba University **11**: 125–128.
Smith D. M., Moe-Hoffman A. P. 2007. Taphonomy of Diptera in lacustrine environments: A case study from Florissant Fossil Beds, Colorado. Palaios **22** (6): 623–629. http://dx.doi.org/10.2110/palo.2006.p06-119r
Smith D. R., Naito T. 2015. Studies on Adelestini (Hymenoptera, Tenthredinidae), particularly the long-tongued *Nipponorhynchus* Takeuchi of Japan. Journal of Hymenoptera Research **45** (1398): 1–14. doi: 10.3897/JHR.45.5442
Sohn J., Labandeira C. C., Davis D. R. 2015. The fossil record and taphonomy of butterflies and moths (Insecta, Lepidoptera): implications for evolutionary diversity and divergence-time estimates. BMC Evolutionary Biology **15**: 12. https://doi.org/10.1186/s12862-015-0290-8
Sohn J. C., Labandeira C. C., Davis D., Mitter C. 2012. An annotated catalog of fossil and subfossil Lepidoptera (Insecta: Holometabola) of the world. Zootaxa **3286** (1): 1–132. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3286.1.1
Sohn J. C., Lamas G. 2013. Corrections, additions, and nomenclatural notes to the recently published world catalog of fossil and subfossil Lepidoptera. Zootaxa **3599** (4): 395–399. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3599.4.8
Solórzano Kraemer M. M. 2007. Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from the Mexican amber. Palaeontographica Abteilung A **282** (1–6): 1–133. doi: 10.1127/pala/282/2007/1
Soponis A. R. 1980. *Pseudorthocladius macrostomus*, a new species of chironomid (Diptera) with a long proboscis. Florida Entomologist **63** (4): 485–490. doi: 10.2307/3494533
Stebner F., Singh H., Rust J., Grimaldi D. A. 2017. Lygistorrhinidae (Diptera: Bibionomorpha: Sciaroidea) in early Eocene Cambay amber. PeerJ **5**:e3313. doi: 10.7717/peerj.3313
Stebner F., Solórzano Kraemer M. M., Ibáñez-Bernal S., Wagner R. 2015. Moth flies and sand flies (Diptera: Psychodidae) in Cretaceous Burmese amber. PeerJ **3**: e1254. doi: 10.7717/peerj.1254
Steffan W. A. 1981. Sciaridae. In: J. F. McAlpine, D. M. Wood (eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 27. Ottawa, p. 247–255.
Strelow J., Solórzano Kraemer M. M., Ibáñez-Bernal S., Rust J. 2013. First fossil horsefly (Diptera: Tabanidae) in Miocene Mexican amber. Paläontologische Zeitschrift **87** (3): 437–444. doi: 10.1007/s12542-013-0171-7
Stuckenberg B. R. 1956. Notes on the genus *Arthroteles* Bezzi, with descriptions of two new species (Diptera: Errinidae). Annals of the Natal Museum **13**: 313–335.
Stuckenberg B. 1998. A new Namibian wormlion species, with an account of the biogeography of *Leptynoma* Westwood s. str. and its association with anthophily in the Fynbos and Succulent Karoo Biomes (Diptera, Vermileonidae). Annals of the Natal Museum **39**: 165–183.
Stuckenberg B. R. 2000. *Namamyia*, a new genus of Vermileonidae (Diptera) from Namaqualand, with a conspectus of the Southern African genera and an account of their adaptations for anthophily. Annals of the Natal Museum **41**: 181—202.
Stuckenberg B. 2004. Labial morphology in Blephariceridae (Diptera: Nematocera): a new interpretation with phylogenetic implications, and a note on colocephaly. African Invertebrates **45**: 223–236.
Sukatsheva I. D., Beattie R., Mostovski M. B. 2007. *Permomerope natalensis* sp. n. from the Lopingian of South Africa, and a redescription of the type species of *Permomerope* (Trichoptera: Protomeropidae). African Invertebrates **48** (2): 245–251.
Szadziewski R. 1988. Biting midges (Diptera, Ceratopogonidae) from Baltic amber. Polskie Pismo Entomologiczne **58** (1): 3–283.

Szadziewski R. 1993. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from Miocene Saxonian amber. Acta Zoologica Cracoviensia **35**: 603–656.

Szadziewski R. 1996. Biting midges from Lower Cretaceous amber of Lebanon and Upper Cretaceous Siberian amber of Taimyr (Diptera, Ceratopogonidae). Studia Dipterologica **3**: 23–86.

Szadziewski R. 1998. New mosquitoes from Baltic amber (Diptera: Culicidae). Polskie Pismo Entomologiczne **67**: 233–244.

Szadziewski R. 2018. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) as indicators of biostratigraphy, ecological reconstructions and identification of amber deposits. Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh **107** (2–3): 219–230. doi: 10.1017/S1755691017000378

Szadziewski R., Arillo A. 1998. Biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from the Lower Cretaceous amber from Alava, Spain. Polskie Pismo Entomologiczne **67**: 291–298.

Szadziewski R., Dominiak P., Sontag E., Krzemiński W., Wang B., Szwedo J. 2019a. Haematophagous biting midges of the extant genus *Culicoides* Latrielle (Diptera: Ceratopogonidae) evolved during the mid-Cretaceous. Zootaxa **4688** (4): 535–548. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4688.4.5

Szadziewski R., Gilka W. 2011. A new fossil mosquito, with notes on the morphology and taxonomy of other species reported from Eocene Baltic amber (Diptera: Culicidae). Polskie Pismo Entomologiczne **80** (4): 765–777. doi: 10.2478/v10200-011-0057-5

Szadziewski R., Grogan W. L. 1998. Biting midges from Dominican amber. IV. Species of the tribes Dasyheleini and Forcipomyiini (Diptera: Ceratopogonidae). Polskie Pismo Entomologiczne **67**: 255–290.

Szadziewski R., Sontag E. 2013. A new species of *Forcipomyia* from Paleocene Sakhalin amber (Diptera: Ceratopogonidae). Polskie Pismo Entomologiczne **82** (1): 59–62. doi: 10.2478/v10200-012-0023-x

Szadziewski R., Sontag E., Dominiak P. 2018. A new chironomid with long proboscis from Eocene Baltic amber (Diptera: Chironomidae: Tanypodinae). Annales Zoologici **68** (3): 601–608. doi: 10.3161/00034541ANZ2018.68.3.014

Szadziewski R., Sontag E., Krzemiński W., Szwedo J. 2019b. Two new genera of insectivorous biting midges (Diptera: Ceratopogonidae) from mid-Cretaceous Burmese amber. Palaeoentomology **2** (6): 657–664. https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.2.6.17

Szadziewski R., Sontag E., Swedo J. 2019c. Mosquitoes of the extant avian malaria vector *Coquillettidia* Dyar, 1905 from Eocene Baltic amber (Diptera: Culicidae). Palaeoentomology **2** (6): 650–656. https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.2.6.16

Szucsich N. U., Krenn H. W. 2000. Morphology and function of the proboscis in Bombyliidae (Diptera, Brachycera) and implications for proboscis evolution in Brachycera. Zoomorphology **120**: 79–90. https://doi.org/10.1007/s004350000025

Taylor T. N., Millay M. A. 1979. Pollination biology and reproduction in early seed plants. Review of Palaeobotany and Palynology **27** (3–4): 329–355. https://doi.org/10.1016/0034-6667(79)90016-2

Terry I., Moore C. J., Walter G. H., Forster P. I., Roemer R. B., Donaldson J. D., Machin P. J. 2004. Association of cone thermogenesis and volatiles with pollinator specificity in *Macrozamia* cycads. Plant Systematics and Evolution **243**: 233–247. https://doi.org/10.1007/s00606-003-0087-x

Tiusanen M., Hebert P. D. N., Schmidt N. M., Roslin T. 2016. One fly to rule them all—muscid flies are the key pollinators in the Arctic. Proceedings of the Royal Society B **283** (1839): 20161271. https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1271

Théobald N. 1937. Les Insectes Fossiles des Terrains Oligocenes de France. Nancy: Imprimerie Georges Thomas, 473 p.

Thien L. B. 1969. Mosquitos and *Habenaria obtusata* (Orchidaceae). Mosquito News **29**: 252–255.

Thien L. B., Bernhardt P., Devall M. S., Chen Z., Luo Y., Fan J. H., Yuan L. C., Williams J. H. 2009. Pollination biology of basal angiosperms (ANITA Grade). American Journal of Botany **96**: 166–182.

Thompson F. C. 1975. Notes on the genus *Lygistorrhina* Skuse with the description of the first Nearctic species (Diptera: Mycetophiloidea). Proceedings of the Entomological Society of Washington **77**: 434–435.

Tonnoir A. P. 1933. Descriptions of remarkable Indian Psychodidae and their early stages, with a theory of the evolution of the ventral suckets of dipterous larvae. Records of Indian Museum **35**: 53–75.

Van der Niet T., Johnson S. D. 2012. Phylogenetic evidence for pollinator-driven diversification of angiosperms. Trends in Ecology & Evolution **27** (6): 353–361. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.02.002

Van Eldijk T. J. B., Wappler T., Strother P. K., van der Weijst C. M. H., Rajaei H., Visscher H., van de Schootbrugge B. 2018. A Triassic-Jurassic window into the evolution of Lepidoptera. Science Advances **4** (1): e1701568. doi: 10.1126/sciadv.1701568

Vockeroth J. R. 1981. Mycetophilidae. In: J. F. McAlpine, D. M. Wood (eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 27. Ottawa, p. 223–246.

Von Aderkas P., Prior N. A., Little S. A. 2018. The evolution of sexual fluids in gymnosperms from pollination drops to nectar. Frontiers in Plant Science **9**: 1844. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01844

Vogel S., Martens J. 2000. A survey of the function of the lethal kettle traps of *Arisaema* (Araceae), with records of pollinating fungus gnats from Nepal. Botanical Journal of the Linnean Society **133** (1): 61–100. https://doi.org/10.1006/bojl.1999.0317

Waddington K. D., Herbst L. H. 1987. Body size and the functional length of the proboscis of honey bees. Florida Entomologist **70**: 124–128.

Wahlberg N., Wheat C. W., Peña C. 2013. Timing and patterns in the taxonomic diversification of Lepidoptera (butterflies and moths). PLoS ONE **8**: e80875. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080875

Walther J. 1904. Die Fauna der Solnhofener Plattenkalke: Bionomisch betrachtet. Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena **11**: 133–214.

Wardhaugh C. W. 2015. How many species of arthropods visit flowers? Arthropod-Plant Interactions **9** (6): 547–565. https://doi.org/10.1007/s11829-015-9398-4

Wang X. Q., Ran J. H. 2014. Evolution and biogeography of gymnosperms. Molecular Phylogenetics and Evolution **75**: 24–40. doi: 10.1016/j.ympev.2014.02.005

Waters S. B. 1989. A Cretaceous dance fly (Diptera: Empididae) from Botswana. Systematic Entomology **14** (2): 233–241. https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.1989.tb00280.x

Wedmann S., Yeates D. K. 2008. Eocene records of bee flies (Insecta, Diptera, Bombyliidae, *Comptosia*): their palaeobiogeographic implications and remarks on the evolutionary history of bombyliids. Palaeontology **51** (1): 231–240. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2007.00745.x

Westerweel J., Roperch P., Licht A., Dupont-Nivet G., Win Z., Poblete F., Ruffet G., Swe H. H., Thi M. K., Aung D. W. 2019. Burma Terrane part of the Trans-Tethyan arc during collision with India according to palaeomagnetic data. Nature Geoscience **12** (10): 863–868. doi: 10.1038/s41561-019-0443-2

Wetschnig W., Depisch B. 1999. Pollination biology of *Welwitschia mirabilis* Hook. f. (Welwitschiaceae, Gnetopsida). Phyton **39** (1): 167–183.

Whalley P. 1986. A review of the current fossil evidence of Lepidoptera in the Mesozoic. Biological Journal of the Linnean Society **28** (3): 253–271. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01756.x

Wichard W., Ggohn C., Seredzus F. 2009. Aquatic Insects in Baltic Amber – Wasserinsekten im Baltischen Bernstein. Remagen-Oberwinter: Verlag Kessel, 336 p.

Wiegmann B. M. et al. 2011. Episodic radiations in the fly tree of life. Proceedings of the National Academy of Sciences **108** (14): 5690–5695. https://doi.org/10.1073/pnas.1012675108

Wiegmann B. M., Yeates D. K. 2017. Phylogeny of Diptera. In: A. H. Kirk-Spriggs, B. J. Sinclair (eds). Manual of Afrotropical Diptera, Vol. 1. Introduction Chapters and Keys to Diptera Families. Suricata 4. Pretoria: South African National Biodiversity Institute, p. 253–265.

Wilhelmi A. P., Krenn H. W. 2012. Elongated mouthparts of nectar-feeding Meloidae (Coleoptera). Zoomorphology **131**: 325–337. https://doi.org/10.1007/s00435-012-0162-3

Willkommen J., Grimaldi D. A. 2007. Diptera: true flies, gnats and crane flies. In: D. M. Martill, G. Bechly, R. F. Loveridge (eds). The Crato Fossil Beds of Brazil: Window into an Ancient World. Cambridge: Cambridge University Press, p. 369–387.

Willmann R. 1989. Evolution und phylogenetisches System der Mecoptera (Insecta: Holometabola). Frankfurt a. M.: W. Kramer, 153 p. (Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft **544**).

Willmer P. G., Cunnold H., Ballantyne G. 2017. Insights from measuring pollen deposition: quantifying the pre-eminence of bees as flower visitors and effective pollinators. Arthropod-Plant Interactions **11**: 411–425. https://doi.org/10.1007/s11829-017-9528-2

Wirth W. W. 1994. The subgenus *Atrichopogon* (*Lophomyidium*) with a revision of the Nearctic species (Diptera: Ceratopogonidae). Insecta Mundi **8**: 17–36.

Wirth W. W., Hubert A. A. 1962. The species of *Culicoides* related to *piliferus* Root and Hoffman in Eastern North America (Diptera, Ceratopogonidae). *Annals of the Entomological Society of America* **55**: 182–195.

Wood D. M., Borkent A. 1989. Phylogeny and classification of the Nematocera. In: J. F. McAlpine, D. M. Wood (eds). Manual of Nearctic Diptera. Vol. 3. Research Branch, Agriculture Canada, Monograph 32. Ottawa, p. 1333–1370.

Woodcock T. S., Larson B. M. H., Kevan P. G., Inouye D. W., Linau K. 2014. Flies and flowers II: floral attractants and rewards. Journal of Pollination Ecology **12**: 63–94. http://dx.doi.org/10.26786/1920-7603%282014%295

Wu S., Krzemiński W., Soszyńska-Maj A., Ren D. 2019. New fossil representative of the genus *Helius* (Diptera, Limoniidae) from the little known and newly discovered locality Caergen Village of northeastern Tibetan Plateau (China). Palaeontologia Electronica **22.1.2A**: 1–8. https://doi.org/10.26879/817

Yang Q., Makarkin V. N., Shih C., Ren D. 2015. New Aetheogrammatidae (Insecta: Neuroptera) from the Lower Cretaceous Yixian Formation, China. Cretaceous Research **55**: 25–31. http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.01.005

Yang Q., Shi C., Ren D., Wang Y., Pang H. 2018. New genus and species of sisyrids (Insecta, Neuroptera) from the Late Cretaceous Myanmar amber. ZooKeys **739**: 151–158. https://doi.org/10.3897/zookeys.739.22310

Yang Q., Wang Y., Labandeira C. C., Shih C., Ren D. 2014. Mesozoic lacewings from China provide phylogenetic insight into evolution of the Kalligrammatidae (Neuroptera). BMC Evolutionary Biology **14**: 126. https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-126

Yang Q., Zhao Y., Ren D. 2009. An exceptionally well-preserved fossil kalligrammatid from the Jehol Biota. Chinese Science Bulletin **54**: 1732–1737. https://doi.org/10.1007/s11434-009-0284-2

Ye X., Yao G., Shih C., Ren D., Wang Y. 2019. New bee flies from the mid-Cretaceous Myanmar amber (Brachycera: Asiloidea: Bombyliidae). Cretaceous Research **100**: 5–13. https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.03.026

Yeates D. K. 1994. The cladistics and classification of the Bombyliidae (Diptera: Asiloidea). Bulletin of the American Museum of Natural History **219**: 1–191.

Yeates D. K. 2002. Relationships of extant lower Brachycera (Diptera): a quantitative synthesis of morphological characters. Zoologica Scripta **31** (1): 105–121. https://doi.org/10.1046/j.0300-3256.2001.00077.x

Yeates D. K., Greathead D. 1997. The evolutionary pattern of host use in the Bombyliidae (Diptera): a diverse family of parasitoid flies. Biological Journal of the Linnean Society **60** (2): 149–185. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1997.tb01490.x

Yong T. H. 2003. Nectar-feeding by a predatory ambush bug (Heteroptera: Phymatidae) that hunts on flowers. Annals of the Entomological Society of America **96** (5): 643–651. https://doi.org/10.1603/0013-8746(2003)096[0643:NBAPAB]2.0.CO;2

Zalessky J. M. 1946. A new representative of the Permian Neuroptera. Comptes Rendus (Doklady) de l'Académie des Sciences de l'URSS. **51** (7): 543–544.

Zavortink T., Poinar G. J. 2008. *Toxorhynchites* (*Toxorhynchites*) *mexicanus*, n. sp. (Diptera: Culicidae) from Mexican amber: a New World species with Old World affinities. Proceedings of the Entomological Society of Washington **110** (1): 116–125.

Zenker M. M., Penz C., de Paris M., Specht A. 2011. Proboscis morphology and its relationship to feeding habits in noctuid moths. Journal of Insect Science **11** (42): 42. https://doi.org/10.1673/031.011.0142

Zeuner F. E., Manning F. J. 1976. A monograph on fossil bees (Hymenoptera: Apoidea). Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology **27**: 149–268.

Zhang H. (ed.). 2007. The Fossils of China. Wuhan: Chinese Geological University Publishing House, 500 p.

Zhang J. 2013. Snipe flies (Diptera: Rhagionidae) from the Daohugou Formation (Jurassic), Inner Mongolia, and the systematic position of related records in China. Palaeontology **56** (1): 217–228. https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2012.01192.x

Zhang J., Lukashevich E. D. 2007. The oldest known net-winged midges (Insecta: Diptera: Blephariceridae) from the late Mesozoic of northeast China. Cretaceous Research **28** (2): 302–309. doi: 10.1016/j.cretres.2006.05.012

Zhang K. Y., Yang D., Ren D. 2007. Notes on the extinct family Protapioceridae, with description of a new species from China (Insecta: Diptera: Asiloidea). Zootaxa **1530** (1): 27–32. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1530.1.3

Zhang Q., Chen K., Wang Y., Xue R., Jarzembowski E. A., Wang B. 2019. Long-proboscid zhangsolvid flies in mid-Cretaceous Burmese amber (Diptera: Stratiomyomorpha). Cretaceous Research **98**: 18–25. doi: 10.1016/j.cretres.2019.01.019

Zhang Q., Rasnitsyn A. P., Wang B., Zhang H. 2018. Hymenoptera (wasps, bees and ants) in mid-Cretaceous Burmese amber: A review of the fauna. Proceedings of the Geologists' Association **129**: 736–747. doi: 10.1016/j.pgeola.2018.06.004

Zhang Q., Wang B. 2017. Evolution of lower brachyceran flies (Diptera) and their adaptive radiation with angiosperms. Frontiers in Plant Science **8**: 631. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00631

Zhang X., Li Y., Yang D. 2015. A review of the genus *Elephantomyia* Osten Sacken from China, with descriptions of two new species (Diptera, Limoniidae). Zootaxa **3919** (3): 553–572. doi: 10.11646/zootaxa.3919.3.6

Zhao X., Wang B., Bashkuev A. S., Aria C., Zhang Q., Zhang H., Tang W., Engel M. S. 2020. Mouthpart homologies and life habits of Mesozoic long-proboscid scorpionflies. Science Advances **6**: eaay1259. doi: 10.1126/sciadv.aay1259

Zherikhin V. V. 2002. Anthophily and evolution of entomophily. In: A. P. Rasnitsyn, D. L. J. Quicke (eds). History of Insects. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, p. 353–358.

Zimmermann D., Randolf S., Aspöck U. 2019. From chewing to sucking via phylogeny—from sucking to chewing via ontogeny: mouthparts of Neuroptera. In: H. W. Krenn (ed.). Insect Mouthparts. Form, Function, Development and Performance. Zoological Monographs, vol. 5. Cham (Switzerland): Springer Nature, p. 361–385. https://doi.org/10.1007/978-3-030-29654-4_11.

Zwick P. 1998. Australian net-winged midges of the tribe Apistomyiini (Diptera: Blephariceridae). Australian Journal of Entomology **37** (4): 289–311. https://doi.org/10.1111/j.1440-6055.1998.tb01587.x

THE FOSSIL RECORD OF LONG-PROBOSCID NECTARIVOROUS INSECTS

Khramov A. V., Bashkuev A. S., Lukashevich E. D.

Key words: nectarivory, entomophily, pollination, flowering plants, pollination drops.

SUMMARY

The paper overviews the fossil record of insects with long mouthparts and beaks adapted for feeding on floral nectar and pollination drops of extinct gymnosperms. For the first time the presence of siphonate mouthparts is demonstrated for the Permian scorpionflies Permochoristidae и Permotanyderidae. The long-proboscid scorpionflies Mesopsychidae are newly recorded from the Upper Jurassic of Kazakhstan. A new finding of a detached head of a long-proboscid nectar-feeding brachyceran fly is reported from the Lower Cretaceous of Transbaikalian region. Three major radiations of the long-proboscid nectar feeders – the Paleozoic, the Mesozoic and the Cenozoic – are identified. They were related to the Paleozoic seed ferns, the Bennettitales and other Mesozoic entomophilous gymnosperms, and the flowering plants, respectively. The earliest long-proboscid nectar feeders, found in the Lower Permian deposits of the Cis-Urals, belong to Protomeropidae (stem-Amphiesmenoptera). Among few other Paleozoic insects specialized for nectarivory probably were also long-proboscid scorpionflies Permochoristidae. The diversity of long-proboscid nectar feeders shows a dramatic increase since the Middle Jurassic. About 70 Mesozoic species in 12 families and three orders (Mecoptera, Neuroptera and Diptera) with preserved long mouthparts are known to date, which could be clustered into three morphogroups. With the beginning of the Cenozoic the long-proboscid Mecoptera and Neuroptera were supplanted by Hymenoptera and Lepidoptera in the nectar-feeding niche, while Diptera, on the whole, continued to stick to this specialization. Abundance of the long-proboscid nectar feeders before the appearance of flowers with hidden nectar indicates that complex pollination systems first evolved with gymnosperms. Therefore, insect pollination could not be considered as a key innovation of flowering plants crucial for their evolutionary success.