

К КЛАССИФИКАЦИИ СЕМЕЙСТВА МОКРЕЦОВ
(DIPTERA, CERATOPOGONIDAE)

Х. Ремм

Тартуский государственный университет, Тарту

На основе морфологического анализа, экологических, палеонтологических и зоогеографических данных выяснены основные направления эволюции мокрецов, составлено описание их гипотетического предка и проанализированы апоморфность и плезиоморфность родов. В результате этого введен ряд изменений в классификацию семейства.

Классификация мокрецов в общих чертах хорошо разработана в последнее время американским энтомологом У. Уиртом. Последний усовершенствованный вариант его системы опубликован в каталоге северо-американских двукрылых (Wirth, 1965). В сжатом виде эта система следующая. Подсемейства *Leptoconopinae*, *Forcipomyiinae*, *Dasyheleinae*, *Ceratopogoninae*, включающее трибы *Culicoidini*, *Ceratopogonini*, *Stilobezziini*, *Heteromyiini*, *Shpaeromiini*, *Stenoxenini*, *Palpomyiini*.

Общим недостатком этой системы, как и всех предыдущих, является ее типологический характер. Типологические системы основаны на сходстве признаков, без учета их ценности как показателей родственных отношений и сложились на основе опыта и интуиции систематиков; специальных исследований по филогении мокрецов не проводили.

Для выяснения филогенетических отношений родов нами проведен детальный сравнительно-морфологический анализ взрослых мокрецов. Учитывались морфология личинок, экология, географическое распространение и палеонтологические данные. Родство групп, по Хеннигу (Hennig, 1950), лучше всего показывают общие апоморфные признаки (синапоморфия). Вопрос о апоморфности или плезиоморфности признака часто трудно решить. Для этого необходимо знать направления эволюции данной группы, что фактически может быть доказано палеонтологическими данными. К сожалению, ископаемые материалы по мокрецам очень фрагментарны, к тому же старые описания настолько поверхностные, что практически не используются для выяснения путей эволюции. Но хорошими ориентирами являются два пути в эволюции семейства, не вызывающие сомнения. Это, во-первых, переход личинок от водного образа жизни к сухопутному. Первичность водного образа жизни доказывается тем, что все личинки апнейстические, в том числе и сухопутные. Апнейстический тип дыхания мог возникнуть только в водной среде. Во-вторых, костализация крыла, результатом которой является укорочение костальной и радиальных жилок. С этими путями хорошо совпадают и изменения образа питания от энтомофагии к кровососанию и афагии, а также характер географического распространения — многие длинокостальные роды с водными личинками имеют реликтовые ареалы, часто с океаническими разрывами на южном полушарии.

Учитывая приведенные выше заключения и данные сравнительной морфологии, гипотетический предок мокрецов представляется таким

образом. Длина тела 2—3 мм; усики 15-члениковые, из которых 5 последних длиннее предыдущих; щупики стройные, 5-члениковые, третий их членик с несколькими разбросанными сенсиллами. Глаза широко расставленные, голые. Мандибулы с 6—7 крупными зубцами. Переднеспинка хорошо обособлена, среднеспинка с редкими слабыми неправильно расположенными волосками. Крылья с длинными радиальными жилками, пятая из них доходит до вершины крыла. Мембрана крыла с микротрихиями, но без макротрихий. Ноги крепкие, цепкие, с шипами на некоторых члениках; коготки равные, крепкие. Сперматеки три, более или менее одинакового размера. Гениталии самца простого строения. IX тергит без вершинных отростков, но с хорошо развитыми церками. Парамеры относительно прямые, парные. Эдеагус в виде широкой треугольной волосистой пластинки. Личинки обитают в воде, червеобразные, без ног, апнейстические.

Для выяснения относительной плезиоморфности родов была отобрана 21 пара морфологических признаков, каждая из них отмечена цифрами 0, 1 и 2 (табл. 1) соответственно тому, имеется ли данный признак у аморф-

Таблица 1
Плезиоморфность родов мокрецов

Род	Признак																					Сумма
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
<i>Jenkinshelea</i>	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	1	2	2	0	2	36
<i>Macropeza</i>	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	2	2	2	1	0	1	2	2	2	2	2	36
<i>Probezzia</i>	2	2	2	2	2	2	0	2	2	2	0	2	2	1	0	1	2	2	2	2	2	34
<i>Mallochohelea</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	1	0	1	2	2	2	2	2	36
<i>Nilobezzia</i>	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	1	2	2	0	2	2	2	34
<i>Sphaeromyias</i>	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	1	1	2	2	2	0	2	2	2	35
<i>Palpomya</i>	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	1	2	2	1	1	2	2	2	1	2	2	37
<i>Bezzia</i>	2	2	1	2	2	1	2	1	2	2	1	1	2	2	1	0	2	2	2	0	2	32
<i>Clinohelea</i>	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	0	2	2	0	0	0	2	2	2	2	2	34
<i>Serromya</i>	1	2	0	1	2	2	1	0	1	2	0	0	2	1	1	2	1	2	2	2	2	27
<i>Monohelea</i>	2	2	0	1	2	2	1	0	1	2	0	0	2	1	2	2	0	2	1	1	2	26
<i>Stilobezzia</i>	2	2	0	1	2	2	1	0	1	2	0	0	0	1	0	2	0	2	2	1	1	22
<i>Alluaudomyia</i>	1	1	0	1	2	1	1	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	2	1	1	0	15
<i>Ceratopogon</i>	1	0	1	0	2	1	1	0	0	1	0	0	2	1	2	1	2	2	1	1	0	19
<i>Culicoides</i>	1	1	1	1	2	1	1	1	0	2	0	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	17
<i>Dasyhelea</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	2	0	2	1	1	1	0	12
<i>Atrichopogon</i>	0	1	1	0	0	1	0	2	1	2	0	0	2	0	2	0	2	0	2	0	0	16
<i>Forcipomyia</i>	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0	2	1	2	0	0	2	11

Примечание. 0 — признак в апоморфном виде; 1 — признак промежуточного характера или различный у разных видов; 2 — признак в плезиоморфном виде. Описание признаков в тексте.

ного, промежуточного или плезиоморфного вида; сумма всех чисел рода показывает его степень плезиоморфности в баллах. При выборе были пропущены все признаки, существенно не изменяющиеся в пределах семейства, некоторые специальные признаки, характеризующие только 1—2 рода, а также признаки, имеющие значительную внутривидовую или даже внутривидовую изменчивость.

В таблице 1 приведены следующие признаки.

1. Глаза на лбу разделены (2) или соприкасаются (0).
2. Глаза голые (2) или опушены (1).
3. Волоски усика самца короткие, пучок усика короткий или отсутствует (2) или пучок усика хорошо развит, доходит до последнего членика (0).
4. Чувствительная ямка усика отсутствует, сенсиллы разбросаны (2) или она хорошо развита (0).
5. Вершина лабрума с зубчиками (2) или гладкая, с волосками или без них (0).

6. Зубцы мандибулы самки крупные, малочисленные (обычно 7) (2), мелкие, свыше десяти (1) или отсутствуют (0).

7. Пронотум свободный (2), сращен в середине (1) или целиком (0).

8. Скutum с короткими беспорядочно рассеянными волосками (2) или имеется небольшое число расположенных рядами крепких щетинок (0).

9. Коста длинная около 0.75—1.0 длины крыла (2), средней длины (0.65—0.8) (1) или короткая (0.45—0.7) (0).

10. Радиальные ячейки хорошо развиты (2) или радиальные жилки частично слиты (1).

11. Вторая медиальная жилка начинается до поперечной жилки (2), под ней (1) или дистальнее (0).

12. Анальная жилка разветвляется (2) или простая (0).

13. Алула голая (2) или с краевыми волосками (0).

14. Макротрихии на крыльях, кроме краевых, отсутствуют (2), малочисленные, в основном на жилках (1) или многочисленные (0).

15. 4-й членик лапок цилиндрический (2) или сердцевидный (0).

16. Шипы в средней части первого членика средней лапки имеются (2) или отсутствуют (0).

17. Коготки самок в числе двух (2) или одного (0).

18. Эмподий между коготками отсутствует (2) или хорошо развит (0).

19. Отростки IX тергита самца отсутствуют (2) или имеются у части видов (1).

20. Вентральный отросток гоноксита имеется (2) или отсутствует (0).

21. Дорсальный отросток гоноксита отсутствует (2) или имеется (0).

Такая таблица, кроме относительной плезиоморфности, наглядно демонстрирует синапоморфию. Вертикальный ряд полей, совпадающий у нескольких признаков, — это явный показатель родства. Сходство родов по одному апоморфному признаку может быть обусловлено и конвергенцией или параллельным развитием. Для показания морфологического сходства родов в табл. 2 приведено число общих, совпадающих признаков

Таблица 2

Число общих морфологических признаков родов мокрецов

Род	Признак																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10, 11	12	13	14	15	16	17	18	
<i>Jenkinshelea</i>	×	16	15	16	16	14	14	14	16	10	9	9	4	4	3	2	6	2
<i>Macropesa</i>	16	×	20	19	16	15	16	14	17	12	9	8	5	4	4	4	4	2
<i>Probezzia</i>	15	20	×	20	15	14	16	14	18	13	10	9	6	5	5	5	5	3
<i>Mallochohelea</i>	16	19	20	×	16	15	16	14	19	12	9	8	5	4	5	4	6	3
<i>Nilobezzia</i>	16	16	15	16	×	18	13	12	15	9	7	7	4	4	5	3	6	5
<i>Sphaeromias</i>	14	15	14	15	18	×	16	13	14	9	6	7	3	5	6	2	5	4
<i>Palpomyia</i>	14	16	16	16	13	16	×	16	15	9	9	7	4	6	6	4	4	3
<i>Bezzia</i>	14	14	14	14	12	13	16	×	13	8	7	6	5	6	8	4	8	6
<i>Clinohela</i>	16	17	18	19	15	14	15	13	×	10	10	10	7	4	4	4	6	3
<i>Serromyia</i>	10	12	13	12	9	9	9	8	10	×	16	15	11	9	8	5	6	5
<i>Monohela</i>	9	9	10	9	7	6	9	7	10	16	×	17	12	11	8	8	6	5
<i>Stilobezzia</i>	9	8	9	8	7	7	7	6	10	15	17	×	12	8	8	5	5	6
<i>Alluaudomyia</i>	4	5	6	5	4	3	4	5	7	11	12	12	×	15	13	10	7	10
<i>Ceratopogon</i>	4	4	5	4	4	5	6	6	4	9	11	8	15	×	12	11	8	8
<i>Culicoides</i>	3	4	5	5	5	6	6	8	4	8	8	8	13	12	×	10	10	12
<i>Dasyhelea</i>	2	4	5	4	3	2	4	4	4	5	8	5	10	11	10	×	11	14
<i>Atrichopogon</i>	6	4	5	6	6	5	4	8	6	6	6	5	7	8	10	11	×	14
<i>Forcipomyia</i>	2	2	3	3	5	4	3	6	3	5	5	6	10	8	12	14	14	×

Примечание. Линией окружены площади, где число общих признаков свыше половины исследованных.

(из названных выше 21). В таблице ясно выделяются три группы родов, соответствующие трем подсемействам.

В результате проведенных исследований оказалось необходимым ввести в систему Уирта 5 более существенных изменений.

Во-первых, из семейства мокрецов по примеру Зилахи-Шебеси (Zilahi-Sebess, 1960) и Кривошеиной (1962) исключено подсемейство *Leptoconopidae* с одним родом *Leptoconops*. Этот род не имеет ни одного общего апоморфного признака с мокрецами, но хорошо отличается от них по целому ряду своеобразных признаков: усики самки 13—14-члениковые, без палочковидных сенсилл; щупики 4-члениковые; крыло без радио-медиальной поперечной жилки; вершина задней голени с одним гребнем; имеется яйцеклад у самки; личинка без головной капсулы, с внутренними опорными стержнями.

Во-вторых, выделено подсемейство *Palpomyiinae*, содержащее трибы *Sphaeromyiini*, *Heteromyiini* и *Palpomyiini*. Это подсемейство хорошо отличается от всех других мокрецов следующими признаками: коста и вторая радиальная ячейка длинные, 0.8—1.0 длины крыла; вторая медиальная жилка начинается до поперечной жилки, реже под ней; крыло без макротрихий (исключая краевые); верхний край пронотума свободный. Подсемейство *Ceratopogoninae*, куда Уиртом было включено и *Palpomyiinae*, в действительности более близко к *Forcipomyiinae*, чем к *Palpomyiinae*, что доказывается общими апоморфными признаками: коста короткая, 0.45—0.85 длины крыла; медиальные жилки разветвляются за поперечной жилкой; крыло с макротрихиями по меньшей мере на некоторых жилках, кроме коста, часто и на мембране; передний край пронотума слит со среднеспинкой. Личинки *Ceratopogoninae* более сходны с личинками *Palpomyiinae*, чем с личинками *Forcipomyiinae*. Это, вероятно, связано с переходом последних в сухопутные или полусухопутные биотоцы, где отсутствие условий для плавания привело к развитию ложноножек для передвижения по субстрату и изменению формы тела. Аналогичное приспособление — наличие передней ложноножки имеется у некоторых личинок первой стадии рода *Culicoides* для выползания из яйцевой оболочки.

В-третьих, соединены трибы *Ceratopogonini* и *Culicoidini*. Анализ апоморфных признаков показывает, что *Ceratopogon* и *Culicoides* близкородственные, хотя род *Culicoides* отличается своим паразитическим образом жизни. Общим для *Ceratopogon* и *Culicoides* апоморфным признаком (по сравнению с *Alluaudomyia*) является наличие щетинистых сенсилл на усиках. По этому признаку они отличаются от всех других мокрецов.

В-четвертых, изменен статус рода *Dasyhelea*. На основании наличия задней ложноножки этот род ранее считался промежуточным подсемейством между *Ceratopogoninae* и *Forcipomyiinae*. Такие общие апоморфные признаки, как соприкосновение глаз на лбу, мандибулы без зубчиков, простая вершина верхней губы и сросшийся пронотум показывают близость с *Forcipomyia* и *Atrichopogon*. Одним из главных признаков для отделения последних двух родов от всех других мокрецов считали наличие хорошо развитого эмподия у последних. Этот признак, по-видимому, конвергентно связан с паразитизмом. Слабо развитый эмподий имеется у *Culicoides*, отсутствует он у хищных видов, а наиболее сильно развит у полупостоянных эктопаразитов подрода *Pterobosca*. Если это предположение правильное, то, следовательно, *Dasyhelea* относительно высокоспециализованный род, прошедший стадию паразитического образа жизни. Остатком от этого периода является небольшой эмподий. К настоящему времени все виды лишены зубчиков на жвалах и характеризуются нектарофагией или частичной афагией. Такой же процесс намечается и в роде *Culicoides*, где у некоторых видов вторично зубчики на жвалах отсутствуют (*C. albicans*), а также в роде *Forcipomyia*, где типичные нектарофаги *Thyridomyia* и *Proforcipomyia* еще имеют зубчатые мандибулы, а виды подрода *Forcipomyia* s. str. лишены зубчиков. Из всего этого вытекает необходимость соединить эти три рода в один таксон, в данном случае в подсемейство *Forcipomyiinae*.

Наконец, в-пятых, вся система мокрецов перевернута. Во всех прежних системах в начале находятся наиболее прогрессивные группы, а наиболее примитивные в конце, что противоречит традициям биологической систематики.

Учитывая названные изменения, система мокрецов представляется в следующем виде. Из родов названы только встречающиеся в СССР.

Подсемейство *Palpomyiinae* Enderlein, 1936

- триба *Stenoxenini* Coquillett, 1899
- триба *Sphaeromiini* Newman, 1834
 - Jenkinshela* Macfie, 1934
 - Macropeza* Meigen, 1818
 - Probezzia* Kieffer, 1906
 - Mallochohelea* Wirth, 1962
 - Nilobezzia* Kieffer, 1921
 - Sphaeromyias* Curtis, 1829
- триба *Palpomyiini*
 - Palpomyia* Meigen, 1818
 - Bezzia* Kieffer, 1899
- триба *Heteromyiini* Wirth, 1962
 - Clinohhelea* Kieffer, 1917

Подсемейство *Ceratopogoninae*

- триба *Stilobezziini* Wirth, 1952
 - Serromyia* Meigen, 1818
 - Monohhelea* Kieffer, 1917
 - Stilobezzia* Kieffer, 1911
- триба *Ceratopogonini*
 - Alluaudomyia* Kieffer, 1913
 - Ceratopogon* Meigen, 1803
 - Culicoides* Latreille, 1809

Подсемейство *Forcipomyiinae* Lenz, 1934

- триба *Dasyheleini* Lenz, 1934
 - Dasyhelea* Kieffer, 1911
- триба *Forcipomyiini*
 - Atrichopogon* Kieffer, 1906
 - Forcipomyia* Meigen, 1818

Л и т е р а т у р а

- К р и в о ш е и н а Н. П. 1962. Преимагинальные стадии *Leptoconops* (*Holoconops borealis* Gutz. и систематическое положение группы *Leptoconops* (Diptera, Nematocera). Зоол. журн., 41 (2) : 247—251.
- Н е н н и г W. 1950. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin.
- W i r t h W. W. 1965. Ceratopogonidae (Heleidae). A catalog of the Diptera of America North of Mexico USDA Agr. Handb., 276 : 121—142.
- Z i l a h i - S e b e s s G. 1960. Über die systematische Stellung der *Leptoconops*-Gruppe (Diptera, Nematocera). Acta Zool. Hung., 6 (1—2) : 227—235.

ON THE CLASSIFICATION OF THE BITING MIDGES (DIPTERA, CERATOPOGONIDAE)

H. Remm

S U M M A R Y

On the basis of morphological analysis of ecological, paleontological and zoogeographical data the main evolutionary trends of biting midges are established, the description of the hypothetical ancestor of the family is given and the apomorphy and plesiomorphy of the genera are analysed. As a result, the subfamily *Palpomyiinae* is separated from *Ceratopogoninae*, the tribes *Culicoidini* and *Ceratopogonini* are united and the genus *Dasyhelea* is transferred to *Forcipomyiinae*.