

УДК 565.77:551.76

НАСЕКОМЫЕ-ГЕМАТОФАГИ В ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

© 2003 г. Е. Д. Лукашевич, М. Б. Мостовский

Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию 03.06.01 г.

Принята к печати 26.07.01 г.

Дан обзор ископаемых находок кровососущих насекомых. Обсуждаются проблемы происхождения гематофагии в разных группах двукрылых.

Кровососание, или гематофагия, у насекомых является не очень распространенным типом пищевой специализации. Если определить гематофагов как насекомых с колюще-сосущим ротовым аппаратом, нападающих на животных гораздо больших размеров, то заметную роль такой тип питания играет только в четырёх отрядах. Это вши (Anoplura), клопы (Heteroptera), двукрылые (Diptera) и блохи (Siphonaptera), причем абсолютно все вши и блохи являются облигатными гематофагами, а среди клопов и двукрылых кровь сосут представители не более 10% семейств. В других отрядах гематофагия иногда встречается, например, среди пухоедов (*Menacanthus stramineus* на домашней птице, Askew, 1971) и бабочек (*Calpe eustrigata* на диких копытных, Vanziger, 1968), но это лишь единичные, экзотические случаи.

Первое упоминание об ископаемой находке современного вида кровососущего комара *Aedes ciliaris* L. в четвертичном копале относится ко второй половине XVIII в. (Bloch, 1776). С тех пор описана уже не одна сотня видов насекомых-гематофагов из разновозрастных отложений всех континентов, кроме Антарктиды.

Гематофаги из разных отрядов представлены в палеонтологической летописи крайне неравномерно (рис. 1). Находки вшей и блох чрезвычайно редки, что вполне понятно, поскольку эти насекомые очень тесно связаны с хозяевами и шансы на успешное захоронение у них невелики как в отложениях континентальных водоемов (основном типе местонахождений ископаемых насекомых), так и в ископаемых смолах. Вши известны пока только из кайнозоя: из плейстоцена Сибири на ископаемых сусликах (Дубинин, 1948) и из эоценового балтийского янтаря в виде яиц на шерсти (Voigt, 1952). Ископаемых блох описано несколько больше: взрослые блохи, причем только современных родов, найдены в эоценовом балтийском (Peus, 1968) и миоценовом доминиканском янтаре (Lewis, Grimaldi, 1997). В нижнемеловых

отложениях Австралии (Jell, Duncan, 1986) обнаружена *Tarwinia*, которая габитуально отличается от современных блох, но имеет с ними много общего, прежде всего, уплощенное с боков тело и прыгательные ноги. Два более древних рода из мезозоя Забайкалья морфологически отличаются от современных блох довольно сильно и потому лишь предварительно, с некоторым сомнением, могут быть отнесены к “предблохам”. В нижнемеловых отложениях местонахождения Байса найдено более десятка экземпляров *Saugrophthirus*, причем уплощенное дорсовентрально тело и длинные прицепные ноги делают его похожим на представителей кровососущих мух и клопов (Nusteribiidae и Polycstenidae), связанных ныне с летучими мышами (Пономаренко, 1976). А.Г. Пономаренко предположил, что *Saugrophthirus* мог паразитировать на птерозаврах, прикрепляясь длинными цепкими ногами к их кожистой перепонке. Несмотря на габитуальные отличия, сходный образ жизни реконструируется А.П. Расницыным и для представителей рода *Strashila*, который описан из верхней юры (Rasnitsyn, 1992). Основанием для подобного вывода послужили морфологические адаптации *Strashila* к паразитизму: длинные ноги с тиббио-базитарзальным пинцетом и длинными коготками, гипогнатная голова и слабо склеротизированное растяжимое брюшко. Косвенным палеоэкологическим подтверждением птерозавровой гипотезы может стать неполный скелет, совсем недавно обнаруженный в Байсе, если окажется, что он принадлежит не птице, а летающей рептилии (Zherikhin et al., 1999).

Среди Heteroptera сосут кровь постельные клопы (Cimicidae), паразиты летучих мышей Polycstenidae, некоторые хищницы (Reduviidae Triatominae), а единичные представители некоторых семейств являются факультативными гематофагами (Myers, 1929). Лишь Reduviidae найдены в ископаемом состоянии в нижнем мелу Китая, но только некровососущие формы (Hong, 1987).

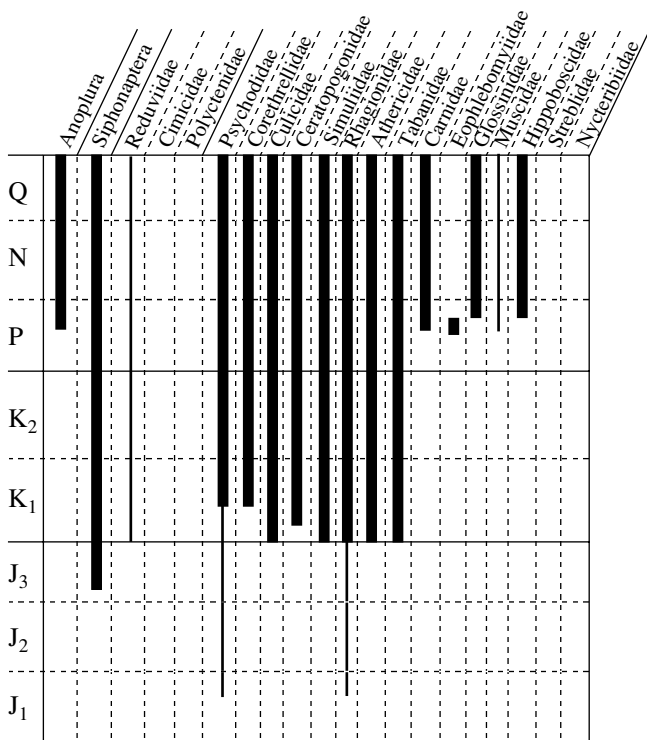


Рис. 1. Время появления кровососущих насекомых в палеонтологической летописи.

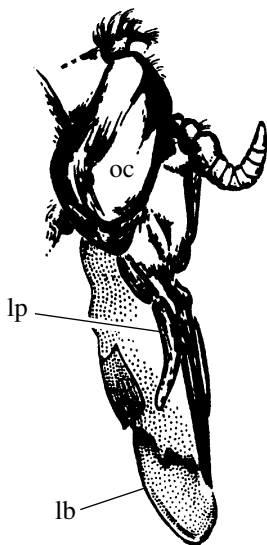


Рис. 2. Голова самки *Palaeoarthroteles mesozoicus* (по Ковалев, Мостовский, 1997).

Изученность кровососущих двукрылых несравненно лучше. Если, следуя данному выше определению, исключить из рассмотрения группы, представители которых питаются только гемолимфой сравнительно мелких насекомых, то к настоящему времени известно 14 современных семейств двукрылых, для которых в той или иной

степени характерно имагинальное кровососание, причем в палеонтологической летописи уже зафиксированы 12 из них.

Традиционно двукрылых насекомых делят на две группы: более примитивных прямошовных (*Orthorrhapha* – комары и низшие мухи) и круглошовных (*Cyclorrhapha* – высшие мухи). У всех кровососущих представителей прямошовных ротовой аппарат имеет единый план строения (Snodgrass, 1943): нижняя губа образует непрокальвающий защитный футляр, а все остальные части (верхняя губа, мандибулы, максиллы, гипофаринкс) – режущие или колющие – активны при приеме пищи. У круглошовных мух морфологическая основа кровососущего ротового аппарата изменена и заметно редуцирована: мандибулы и максиллы отсутствуют, а кожные покровы просверливаются или пропиливаются теркой из зубцов на лабеллумах.

Все круглошовные гематофаги известны лишь из кайнозоя, а кровососущие представители всех семейств прямошовных двукрылых встречаются, начиная с раннего мела (рис. 1). С раннего мела известны все комары-гематофаги: москиты *Psychodidae* *Phlebotominae* и некоторые другие бабочницы *Psychodinae* (Hennig, 1972; Azar et al., 1999), *Corethrellidae* (Szadziewski, 1995), настоящие комары *Culicidae* (с некоторым сомнением из раннего мела – Р. Корам, личн. сообщ.; несомненно – в позднем мелу, Poinar et al., 2000), мокрецы *Ceratopogonidae* (Borkent, 1997), мошки *Simuliidae*¹ (Калугина, 1991).

Низшие мухи-гематофаги также известны с раннего мела. Рагиониды, примитивное и, вероятно, предковое семейство для всех остальных короткоусых, нередки уже в ранней юре, но только в глушковской свите Забайкалья найдены формы (Ковалев, Мостовский, 1997), для которых можно предположить гематофагию. У самки *Palaeoarthroteles mesozoicus* (рис. 2) имеется массивный хоботок, длина которого превышает высоту головной капсулы, а также удлиненные и изогнутые щупики – черты, позволяющие реконструировать именно такой тип питания. Альтернативной гипотезой может быть хищничество, но здесь отсутствуют какие-либо другие адаптации к такому образу жизни, например, модифицированные ноги с развитыми на них шипами и мощными щетинками, т.е. кровососание более вероятно (Штукенберг, личн. сообщ.). Это особенно интересно,

¹ Род *Simulimima* из ранней–средней юры Забайкалья (Калугина, Ковалев, 1985) мы, вслед за Калугиной, с некоторым сомнением относим к *Eurychopterae*, в основном, из-за огромных размеров (длина без торакальных рогов – 12 мм), совершенно не характерных для современных и ископаемых мошек. Таким образом, самая ранняя находка несомненных мошек сделана в отложениях глушковской свиты Забайкалья, для которой возможен и позднюрский возраст (напр., Ковалев, 1990).

поскольку другие черты свидетельствуют о примитивности этого рода. В частности, антенны, сохраняющие восьмичлениковый жгутик, являются исходным типом для короткоусых двукрылых.

Слепни (*Tabanidae*) также известны с самого раннего мела (*Martins-Neto, Kucera-Santos, 1994; Coram et al., 1995; Ren, 1998*). К слепням относится и экземпляр из раннего мела Забайкалья (Мостовский и др., 2003). Крупные размеры этой мухи, массивное тело со сравнительно тонкими ногами, форма головы с несколько вздутым клипеусом, удлинённый хоботок с развитыми стилетами свидетельствуют в пользу этого. Постпедицеллус увеличен в основании, очевидно, для размещения полей обонятельных хеморецепторов, а изогнутые апикальные членики пальп, видимо, покрыты направленными вперед сенсиллами, что характерно и для современных слепней-гематофагов (*Штукенберг, личн. сообщ.*).

Первые атерициды (*Athericidae*) были описаны Б. Штукенбергом из эоценового балтийского янтаря (*Stuckenberg, 1974*). Изолированные крылья из нижнемеловых отложений Забайкалья и Англии также должны быть отнесены к этому семейству (*Мостовский и др., 2000*).

Прямошовные и круглошовные двукрылые отличаются и по характеру гематофагии: среди прямошовных встречаются только свободные (периодически нападающие) кровососы, имагинальное кровососание на позвоночных характерно только для самок², а вот у круглошовных мух такого единообразия уже не наблюдается, причем кровь сосут и самки, и самцы (*Беклемишев, 1951*). Среди круглошовных мух тоже встречаются свободные, факультативные и облигатные, кровососы со свободноживущими личинками – это некоторые обыкновенные мухи *Muscidae* (в ископаемом состоянии известны только некровососущие формы³, самые древние – из эоцена США, *Cockerell, 1921*). К периодически нападающим кровососам относятся и *Glossinidae*, переносчики сонной болезни в Африке (олигоцен США, *Grimaldi, 1992*), а также, предположительно, близкое к ним ископаемое семейство *Eophlebomyiidae* (эоцен США, *Cockerell, 1924, 1925*). К подстерегающим гнездово-норовым кровососам со свободноживущими личинками относятся *Carnidae* (эоценовый балтийский и миоценовый доминикан-

ский янтарь, *Grimaldi, 1997*), а кругложивущий эктопаразитизм остальных (возможны многоотрывный, одноотрывный и безотрывные варианты) связан с переходом к куклорождению и прекращению самостоятельного личиночного питания, причем известны даже случаи имагинального эндопаразитизма (самки *Ascodipteron* из *Streblidae*, *Askew, 1971*). Эктопаразитами являются кровососки *Hippoboscidae* (олигоцен Германии, *Statz, 1940*), а также *Streblidae* и *Nycteribiidae*, не обнаруженные пока в ископаемом состоянии.

В литературе есть сведения о том, что представители еще одного семейства круглошовных двукрылых, *Phoridae*, нападали на людей (*Disney, 1994*), либо высасывали содержимое брюшка напивавшихся самок *Culicidae*. Предполагается также, что фориды могут быть кровососами земляных червей (*Г. Дисней, личн. сообщ.*), но как широко распространена гематофагия и является ли такой способ питания облигатным или факультативным, пока не выяснено. В палеонтологической летописи настоящие фориды известны с палеоцена (*Evenhuis, 1994*).

Теперь обратимся к пищевым предпочтениям рассматриваемых семейств (в основном, на основании данных Даунса (*Downes, 1958*) – табл. 1). Оказывается, что только среди высших мух встречаются семейства, представители которых питаются исключительно кровью. Среди *Orthorhapha* все кровососущие самки обязательно питаются еще и нектаром, как и некровососущие самцы, кроме того, во всех семействах прямошовных встречаются и некровососущие формы, но, например, в *Culicidae* и *Tabanidae* это редкие виды и роды внутри кровососущих групп, а вот у *Psychodidae* и *Rhagionidae* гематофаги обнаружены лишь в некоторых ветвях развития. Круг потенциальных прокормителей довольно широк и варьирует в разных семействах, но абсолютно все кровососущие семейства двукрылых отмечены на млекопитающих, реже встречаются на птицах, гораздо реже – на рептилиях и амфибиях, а *Ceratopogonidae* и *Culicidae* иногда нападают на рыб (илистых прыгунов). Самым узкоспециализированным семейством оказываются *Nycteribiidae*, они питаются только на летучих мышах. Наиболее широк спектр жертв у *Ceratopogonidae*: среди их хозяев встречаются любые позвоночные животные, а также крупные насекомые, на которых мокрецы нападают, как на позвоночных, и из живых высасывают гемолимфу, причем этот процесс может занимать несколько дней (уникальный случай среди двукрылых). Есть среди мокрецов и хищники, которые охотятся на соразмерных мелких насекомых, которых убивают перед высасыванием гемолимфы. Как обычно, в этом семействе есть и некровососущие формы, среди них некоторые вообще не питаются, некоторые – нектарофаги, а единичные представители использу-

² За исключением, по-видимому, москитов (*Шакирзянова, 1951; Silva, Grünwald, 1999*). В обоих случаях лабораторное исследование содержимого брюшка самцов показало наличие крови. Доля самцов, в брюшке которых была отмечена кровь, доходила до 3.6%. Интересно, что ротовые части у самцов, в том числе мандибулы, вполне развиты, но короче, чем у самок, и лишены некоторых зубцов и сенсилл (*Silva, Grünwald, 2000*).

³ Следует оговориться, что единственное отличие гематофагов – наличие шипов на лабеллумах – редко может быть отмечено на ископаемом материале.

Таблица 1. Пищевая специализация в кровососущих семействах двукрылых насекомых

Семейство	Хозяева кровососущих видов						Некровососущие виды
	Mammalia	Aves	Reptilia	Amphibia	Pisces	Insecta	
Psychodidae	+	+	+	+			+
Corethrellidae	+	+		+			+
Culicidae	+	+	+	+	+		+
Ceratopogonidae	+	+	+	+	+	+	+
Simuliidae	+	+					+
Rhagionidae	+						+
Athericidae	+	+		+			+
Tabanidae	+	+	+				+
Carnidae	+	+					+
Muscidae	+						+
Glossinidae	+		+				
Hippoboscidae	+	+					
Streblidae	+	+					
Nycteribiidae	+						

ют в качестве источника протеина не кровь или хотя бы гемолимфу, а пыльцевые зерна.

История мокрецов хорошо изучена, в основном, усилиями А. Боркента и Р. Шадзевого (напр., Borkent, 1995, 2000; Szadziewski, 1996). К настоящему времени Ceratopogonidae найдены в раннемеловых смолах Австрии, Ливана и Испании, в позднемеловых смолах Сибири, Европы и Северной Америки, в третичных сахалинском, балтийском, китайском и мексиканском янтарях (Evenhuis, 1994); в отличие от инклюзов в смолах находки отпечатков мокрецов на камнях очень редки (Калугина, 1991; Borkent, 1997). Ископаемых видов мокрецов описано в 2 раза больше, чем всех остальных ископаемых двукрылых-гематофагов вместе взятых: из почти 5000 известных видов мокрецов около 200 – вымершие, тогда как из 11 оставшихся семейств пока известно не больше сотни ископаемых видов.

На таком представительном ископаемом материале подтверждается гипотеза, высказанная ранее на основании изучения поведения современных мокрецов (Downes, 1978), о том, что кровососание на позвоночных является первичным типом питания для мокрецов, а хищничество на насекомых вторично (Borkent, 1995; Szadziewski, 1996). Обе самые примитивные линии, Austroconopinae и Leptocnopyinae, современные представители которых пьют кровь позвоночных, обнаружены раньше других – в раннем мелу, где другие современные подсемейства пока не найдены, причём рецентный род Leptocnops обнаружен в раннемеловом ливанском янтаре. Не противоречат отнесению к кровососам позвоночных и морфологические особенности вымерших родов этих подсе-

мейств (как и мелового рода *Protoculicoides* неясного систематического положения) в тех случаях, где эти особенности известны. Считается, что ротовые части с тонкозубренными мандибулами и обратнотонкозубренными максиллами в сочетании с простыми коготками однозначно свидетельствуют в пользу кровососания на позвоночных. Правда, время от времени всплывают некоторые противоречия, например, наличие у *Austroconops gladis* (ливанский янтарь) шипа на первом тарзомере, что у рецентных мокрецов характерно лишь для хищников, питающихся соразмерными насекомыми. А недавно было выделено подсемейство *Lebanoculicoidinae* (Borkent, 2000) с наиболее примитивным жилкованием в пределах семейства, для которого строение ротовых частей неизвестно. Однако пока нет серьезных доводов против гипотезы о гематофагии как плезиоморфном типе питания для мокрецов.

Вообще существует мнение, выдвинутое Э. Мартини (Martini, 1932) и защищаемое некоторыми современными исследователями (Downes, 1978; Nagatomi, Soroida, 1985), что гематофагия – исходный тип питания для двукрылых в целом. Один из основных аргументов – наличие у прямошовных гематофагов полного набора ротовых частей, унаследованного ими от предков – скорпионниц, тогда как в большинстве других групп двукрылых происходит заметная редукция ротовых частей. Действительно, мандибулы обычно отсутствуют у самцов и часто у самок большинства прямошовных, однако полный набор характерен все же не только для гематофагов. Сначала среди некровососущих групп мандибулы были известны только у самок *Vlephariceridae*, ведущих

хищный образ жизни⁴ (Peterson, 1916), но постепенно этот список заметно расширился за счет семейств, где неизвестны не только случаи кровососания, но даже и хищничества (Nagatomi, Soroida, 1985). К настоящему времени описаны не только рудиментарные (у некоторых Vermileonidae и Nemestrinidae) или несколько редуцированные (Pelecoryhynchidae) мандибулы у самок, но и мандибулы у обоих полов представителей семейств Dixidae и Chaoboridae, причем у хаоборид, которых никто никогда не подозревал в кровососании, они развиты ничуть не хуже, чем у гематофагов из близкого семейства Corethrellidae (Cook, 1956). Кроме того, во всех семействах прямошовных двукрылых, в которых зафиксирована гематофагия, есть некровососущие роды и виды с полным набором ротовых частей, т. е. кровососание у прямошовных невозможно без полного комплекта, но подобная укомплектованность не обязательно является признаком гематофага.

Доводы против того, что гематофагия – исходный тип питания для двукрылых, кажутся нам гораздо убедительнее (напр., Szadziwski, 1996). Так, исходный тип питания в других отрядах насекомых характерен для обоих полов, а не только для самок, как у прямошовных двукрылых (круглошовные мухи с кровососанием у обоих полов в данном случае не могут служить аргументом в силу их явной продвинутости).

К сожалению, непосредственно палеонтологические данные о начальном, триасовом (да и о раннеюрском) этапе развития двукрылых немногочисленны, отрывочны и совершенно недостаточны для выводов о плезиоморфном типе питания, поэтому ничего нового к этой дискуссии мы добавить не можем, кроме “сообщения о ненахождении кровососущих семейств” не только в триасе, но и всю юру (или почти всю, если возраст глушковской свиты позднеюрский, а не раннемеловой). Лишь в раннем мелу появляются несомненные кровососущие формы в семействах Psychodidae и Rhagionidae, хотя сами семейства существовали, по крайней мере, с ранней юры (Ansorge, 1996; Mostovski, Jarzembowski, 2000). В инфраотряде Culicomorpha, к которому относится большинство кровососущих комаров, обсуждаемые семейства отмечены только с раннего мела, хотя представители обоих надсемейств куликоморф Dixidae, Chaoboridae и Chironomidae известны с триаса или с ранней юры (Лукашевич, 1996; Krzemiński, Jarzembowski, 1999). Для объяснения

этого факта периодически высказывается предположение о том, что кровососание позже полностью исчезло у всех примитивных групп инфраотряда Culicomorpha, что кажется нам нелогичным.

Так что пока все палеонтологические факты свидетельствуют против плезиоморфности гематофагии. Правда, до сих пор неизвестны инклюзы в домеловых смолах, а на отпечатках изучать ротовые части гораздо труднее, часто практически невозможно, тем более что чаще всего захораниваются изолированные крылья. В этой связи показателен случай с Psychodidae, древнейшие представители которых описаны по изолированным крыльям с плезиоморфным жилкованием из лейаса Германии (Ansorge, 1994). Liassopsychodina, в отличие от всех описанных к тому времени Phlebotominae, сохраняла жилку CuP, поэтому Й. Анзорге считал ее предковой формой и не относил к москитам Phlebotominae (рис. 3). Но сейчас появилась работа (Azar et al., 1999) с описаниями нескольких новых родов из раннемелового ливанского янтаря, где наглядно показана невозможность правильных выводов о систематической принадлежности Psychodidae только на основании жилкования. Оказалось, что признаки, традиционно рассматриваемые вслед за В. Хеннигом (Hennig, 1972) как апоморфии разных подсемейств (редукция радиальных и кубитальных жилок, развитие глазного соединения, редукция удлинённых ротовых частей с развитыми мандибулами, изменение количества члеников максиллярных щупиков и антенн, гениталии самцов флеботомного типа), в раннем мелу встречаются практически в любых комбинациях, затрудняя отнесение к тому или иному подсемейству и в который раз подтверждая принцип архаического многообразия. Самым интересным для нас является Libanophlebotomus, который по жилкованию крыла очень близок к немецкой Liassopsychodina и может рассматриваться как переходная форма между ней и типичными москитами (например, Mesophlebotomites). По совокупности признаков на основании симплезиоморфий Libanophlebotomus отнесен авторами к Phlebotominae, несмотря на присутствие жилки CuP, которой нет у современных москитов. Тогда что мешает отнести и раннеюрскую Liassopsychodina к москитам и предположить, что это был гематофаг? Но пока основания для таких построений слишком шатки⁵. Тем более, что из ранней юры тела двукрылых практически неизвестны, так что вряд ли предположение о кровососании можно будет когда-нибудь подтвердить

⁴ Кстати, Даунс (Downes, 1978) относит Vlephariceridae к гематофагам (blood-suckers), считая хищничество на соразмерных насекомых с высасыванием гемолюмфы принципиально схожим с настоящим кровососанием типом питания, не принимая в расчет, что жертва при этом убивается. Поэтому и при обсуждении первичности гематофагии как типа питания двукрылых Даунс, в действительности, комбинировал оба эти случая.

⁵ Единственная мезозойская личинка из средней–верхней юры Забайкалья Eopericoma zherichini, с сомнением отнесенная к Psychodidae (Калугина, Ковалев, 1985), вряд ли является Phlebotominae из-за присутствия терминального склеротизованного сифона, ныне характерного лишь для Psychodinae.

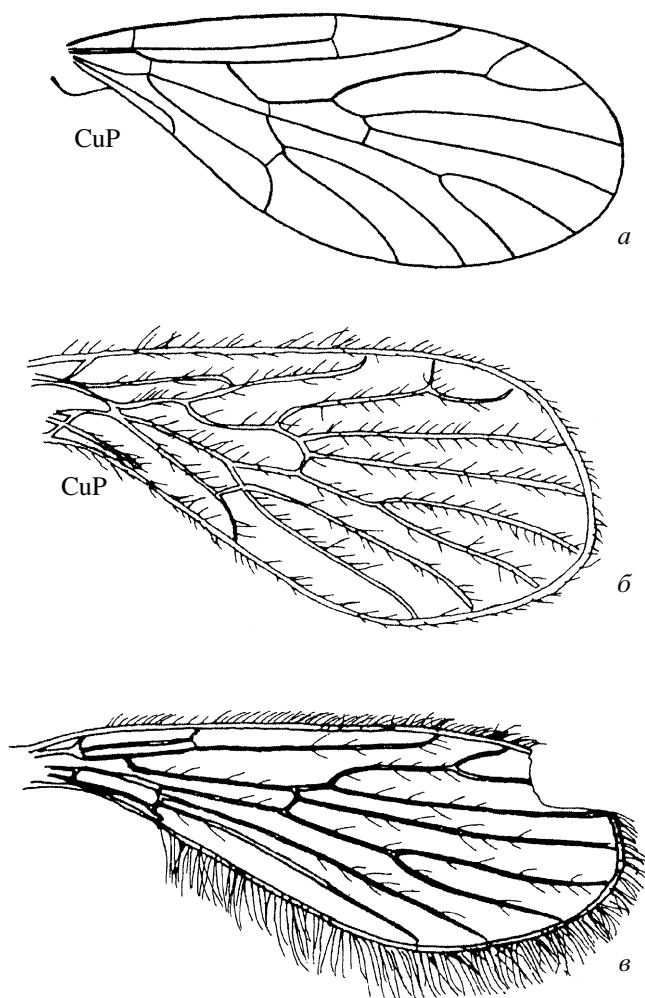


Рис. 3. Жилкование крыла Psychodidae: *a* – *Liassopsychodina pommerana* (по Ansoerge, 1994); *б* – *Libanophlebotomus lutfallahii* (по Azar et al., 1999), *в* – *Mesophlebotomites hennigi* (по Azar et al., 1999).

или опровергнуть на основании строения ротовых частей или гениталий.

До сих пор не описан ни один предполагаемый вымерший гематофаг из групп двукрылых, где сегодня кровососание не зафиксировано. Необходимо подчеркнуть, что “доказательства первичности кровососания” в некровососущих семействах Chaoboridae и Chironomidae, на которые ссылается К. Лабандейра (Labandeira, 1998), базируются на филогенетическом анализе, а не на изучении мезозойских ископаемых, т.е. являются умозрительными и пока никакими конкретными фактами не подтверждены. На сегодняшний день получается, что если в семействе нет современных кровососов, то их не было и в прошлом. Но метод актуализма в данном случае не может считаться достаточно надежным, отсутствие среди современных представителей семейства гематофагов может лишь косвенно указывать на их отсутствие

в мезозое в силу хотя бы неполноты наших знаний о биологии многих двукрылых. Только в конце 60-х годов было впервые показано кровососание у *Corethrella* (Williams, Edman, 1968), впоследствии многократно подтвержденное, и тогда же (Downes, Colless, 1967) полный комплект хорошо развитых ротовых частей колюще-сосущего типа были обнаружены в двух семействах, где кровососание до сих пор не известно. Неожиданную находку мандибул у некоторых Tanyderidae можно списать на плохую изученность этого экзотического семейства, но Chironomidae, пожалуй, относятся к самым разнопланово изученным группам двукрылых, а у них до сих пор не известно питание на соразмерных насекомых, которое можно предположить, исходя из обнаруженного строения ротовых частей *Archaeochlus* (Cranston et al., 1987). Вообще теперь считается (Nagatomi, Soroida, 1985), что для установления кровососущего образа жизни недостаточно знать строение ротовых частей, а необходимы полевые наблюдения, изучение содержимого желудка и развития яиц и/или лабораторное тестирование на подопытных животных.

Оставляя вопрос о первичном типе питания у двукрылых в стороне, можно согласиться с В.Н. Беклемишевым в том, что гематофагии у прямошовных двукрылых предшествовала энтомофагия (Беклемишев, 1951). Именно хищничество на насекомых могло создать морфологические (колюще-сосущий ротовой аппарат), поведенческие (агрессивность, активный поиск добычи) и биохимические (пищеварительные ферменты) предпосылки для перехода к гематофагии, а основной преадаптацией можно считать колюще-сосущий ротовой аппарат.

Что касается кровососания высших мух, то, согласно общепринятой точке зрения Беклемишева (Беклемишев, 1951), оно не унаследовано от предков, а возникло на другой морфологической основе уже заметно редуцированного ротового аппарата и четко связано с распространением в кайнозойе травяных биомов типа степей и саванн. Многочисленные стада крупных травоядных млекопитающих привели к возникновению комплексов насекомых, перерабатывающих экскременты, т.е. копрофагов, которые подлизывали и подскребывали различные выделения млекопитающих и постепенно перешли к самостоятельному добыванию крови.

Следовательно, даже в пределах одного отряда двукрылых становление гематофагии осуществлялось независимо в разное время (и это подтверждают палеонтологические данные), видимо, на базе разных предшествующих трофических специализаций и на разной морфологической основе. Такое отсутствие единого магистрального направления позволило сформулировать кон-

цепцию множественности морфофункциональных путей формирования трофической специализации насекомых (Чайка, 1995), согласно которой любой этап реализации кровососания в разных таксонах может обеспечиваться разными морфофункциональными механизмами.

Хотя палеонтологические данные о насекомых-гематофагах к 50-м годам только начинали накапливаться, Беклемишев (1951) предположил, что лишь появление теплокровных животных (а не просто позвоночных или даже амниот) стимулировало переход насекомых к питанию за счет позвоночных, хотя некоторые авторы и сегодня первыми хозяевами двукрылых кровососов считают рептилий (Downes, 1978). В связи с этим возникает закономерный вопрос – почему гематофаги появляются только в раннем мелу (за исключением пока лишь одного несомненно юрского случая – *Strashila*), хотя млекопитающие возникли гораздо раньше – еще в позднем триасе (Кэрролл, 1993)? Несмотря на крайнюю неполноту палеонтологической летописи теплокровных юрского–раннемелового периодов, предполагают, что именно в раннем мелу млекопитающие и птицы становятся разнообразными и обычными, начинается их расцвет, что, видимо, и приводит к появлению гематофагов. Вероятно, возникновение гематофагии не просто маркирует время появления теплокровных, как считал Беклемишев, а связано с превращением их в экологически важную группу. Кстати, возможное “опускание” кровососущих moskitov в раннюю юру не так уж и страшно для гипотезы о первичности кровососания на млекопитающих. *Phlebotominae* являются единственными среди прямошовных двукрылых норными паразитами, а млекопитающие в юре, судя по всему, были преимущественно мелкими норными животными. Еще Беклемишев писал, что встреча паразитов с хозяевами в убежище должна была произойти исторически гораздо раньше, чем на пастбище, что может подтверждать данный случай, если все вышеизложенные предположения о гематофагии у *Psychodidae* получат когда-нибудь фактическое обоснование.

Соглашаясь с пусковой ролью теплокровных в процессе становления кровососания, можно также предположить, что хотя началось все с теплокровных, уже в мелу, в этот “век динозавров”, гематофаги сумели найти подход и к принципиально иной, ороговевшей коже рептилий, обнаружив отдельные слабые места – тонкие участки вроде век. Недавно А. Боркент (1995) предложил реконструкцию, где на основании цепочки рассуждений делает вывод о том, что хозяином определенного вида мокреца мог быть только крупный динозавр. Проанализируем эту цепочку.

У многих длинноусых двукрылых (не только у кровососов) на максиллярных щупиках находятся

обонятельные булавовидные сенсиллы. На *Culicidae* показано, что эти сенсиллы являются, в том числе, и рецепторами углекислого газа, а количество сенсилл зависит от размеров хозяина, поскольку обнаружение мелких животных требует большего развития обонятельных органов (Чайка, 1997). Из поздне мелового канадского янтаря описано, по крайней мере, два вида мокрецов (*Culicoides canadensis* и *C. bullus*), морфологические особенности которых (сочетание строения ротовых частей и малого числа булавовидных сенсилл) дают основание предположить, что они питались на очень крупных позвоночных. Но из канадских отложений этого возраста не известны столь крупные млекопитающие или птицы (видимо, млекопитающие не превышали по размерам опоссума, а птицы – гагару или пеликана), так что единственными кандидатами остаются крупные динозавры, например, обнаруженный там *Coelurosaurus* (Borkent, 1995).

Видимо, положение о кровососании на рептилиях в мелу справедливо, но данная последовательность выводов, уже активно цитируемая (напр., Labandeira, 1998), не кажется нам убедительной. Во-первых, в ней на рептилий экстраполируются данные по зависимости интенсивности метаболизма от размеров у птиц и млекопитающих, а ведь это принципиально разные типы обменов. Во-вторых, возможно другое объяснение: на примере *Culicidae* показано, что наименьшее число булавовидных сенсилл свойственно самкам-подстерегателям (независимо от размеров жертвы), которые летают на небольшие расстояния, а не охотникам за крупной стадной добычей, для которых характерен активный поисковый полет (Чайка, 1997). Следовательно, дело может быть не столько в размерах жертвы, а в стратегии охоты, что невозможно проверить на ископаемом материале.

Если же считать рептилий первыми хозяевами насекомых-гематофагов, то время появления кровососов (поздняя юра – ранний мел) вряд ли может быть как-то логически объяснено, поскольку первые рептилии появились в позднем карбоне, а самые преуспевшие из всех рептилий – динозавры стали доминирующими наземными позвоночными уже в позднем триасе (Кэрролл, 1993). Правда, именно в юре и мелу динозавры стали очень крупными, а очевидно, что крупного хозяина обнаружить гораздо проще как в связи с выделением им большего количества специфических веществ и углекислого газа, так и из-за вероятной инерциальной теплокровности этих гигантов. Однако нам не кажется, что именно это спровоцировало появление гематофагии, поскольку ороговевшие покровы рептилий представляются крайне неудачным объектом для экспериментирования первых гематофагов по сравнению с мягкой кожей млекопитающих. Не подходит реп-

тильная версия и для сторонников первичности кровососущего типа питания двукрылых, поскольку время появления двукрылых – низы среднего триаса (Krzemiński et al., 1994) трудно связать с каким-нибудь важным событием в мире амниот.

Причины, обусловившие переход к гематофагии, остаются неясными. Считается, что насекомые переходят к кровососанию, если на стадии личинки они не накапливают нужного для откладки яиц количества питательных веществ (Рубцов, 1956). Однако такой механизм можно предположить лишь для низших двукрылых, поскольку у большинства остальных гематофагов кровь сосут также самцы (вши, блохи, клопы, высшие мухи) и личинки (вши и клопы), а у личинок блох диета также весьма питательна – они поедают сухую кровь и экскременты взрослых блох. Да и у многих двукрылых личинки хищничают или обитают в высокопитательных субстратах. Возможно, имела место и обратная причинно-следственная связь: переход имаго двукрылых к гематофагии открыл путь личинкам к освоению малопитательных и/или эфемерных субстратов, что привело к дальнейшей экологической радиации, позволив сократить продолжительность личиночной стадии или вовсе избавиться от необходимости питания личинки во внешней, такой изменчивой среде (у высших кукурузных мух).

Авторы благодарны Б. Штукенбергу (Музей Наталя, ЮАР) за плодотворные дискуссии и В.В. Жерихину и Д.Е. Щербакову (Палеонтологический институт РАН) за обсуждение материала статьи и помощь при поиске литературы. Работа была поддержана грантом РФФИ № 242 для молодых ученых РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных; пути его возникновения // Мед. паразитол. 1951. № 20. Вып. 2. С. 151–160.
- Дубинин В.Б.* Нахождение плейстоценовых вшей (*Aporhga*) и нематод при исследовании трупов индигирских ископаемых сусликов // Докл. АН СССР. Нов. сер. 1948. Т. 62. № 3. С. 417–420.
- Калугина Н.С.* Новые мезозойские Simuliidae и Leptoporidae и происхождение кровососания у низших двукрылых насекомых // Палеонтол. журн. 1991. № 1. С. 69–80.
- Калугина Н.С., Ковалев В.Г.* Двукрылые насекомые юры Сибири. М.: Наука, 1985. 198 с.
- Ковалев В.Г.* Двукрылые. Позднемезозойские насекомые Восточного Забайкалья. М.: Наука, 1990. С. 123–177. (Тр. ПИН АН СССР. Т. 239.)
- Ковалев В.Г., Мостовский М.Б.* Новый вид мух-рагионид (Diptera, Rhagionidae) из мезозойских отложений Восточного Забайкалья // Палеонтол. журн. 1997. № 5. С. 86–90.
- Кэрролл Р.* Палеонтология и эволюция позвоночных. Т. 2. М.: Наука, 1993. 280 с.
- Лукашевич Е.Д.* Мезозойская Dixidae (Insecta: Diptera) и систематическое положение родов *Dixamima* Rohdendorf, 1964 и *Rhaetomyia* Rohdendorf, 1962 // Палеонтол. журн. 1996. № 1. С. 48–53.
- Мостовский М.Б., Яржембовский Э. А., Корам Р.* Табаниды и атерициды (Diptera: Tabanidae, Athericidae) из нижнего мела Англии и Забайкалья // Палеонтол. журн. 2003. № 1. С. 00–00.
- Пономаренко А.Г.* Новое насекомое из мела Забайкалья – возможный паразит летающих ящеров // Палеонтол. журн. 1976. № 3. С. 102–105.
- Рубцов И.А.* Мошки (сем. Simuliidae) // Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Т. 6. Вып. 6. М.-Л.: АН СССР, 1956. 860 с.
- Чайка С.Ю.* Многообразие морфофункциональных и экологических путей формирования трофической специализации насекомых-гематофагов // Вестн. Моск. ун-та. 1995. Сер. 16. Биол. № 4. С. 32–38.
- Чайка С.Ю.* Морфофункциональная специализация насекомых-гематофагов. М.: КМК Scientific Press, 1997. 426 с.
- Шакирзянова М.С.* О питании самцов москитов // Мед. паразитол. 1951. № 20. Вып. 2. С. 171–173.
- Ansorge J.* Tanyderidae and Psychodidae (Insecta: Diptera) from the Lower Jurassic of northeastern Germany // Palaontol. Z. 1994. B. 68. H. 1/2. S. 199–210.
- Ansorge J.* Insekten aus dem oberen Lias von Grimmen (Vorpommern Norddeutschland) // N. Palaontol. Abh. 1996. B. 2. 132 S.
- Askew R.R.* Parasitic Insects. L.: Heinemann Educational Books, 1971. 316 p.
- Azar D., Nel A., Solignac M. et al.* New genera and species of psychodoid flies from the Lower Cretaceous amber of Lebanon // Palaeontol. 1999. V. 42. Pt 6. P. 1101–1136.
- Banziger H.* Preliminary observations on a skin-piercing blood-sucking moth (*Calyptra eustrigata* Hmps.) (Lep., Noctuidae) in Malaya // Bull. Entomol. Res. 1968. Vol. 58. Part 1. P. 159–163.
- Bloch M.E.* Beitrag zur Naturgeschichte des Kopals // Besch. Berl. Ges. Naturforsch. 1776. H. 2. S. 91–196.
- Borkent A.* Biting midges in the Cretaceous amber of North America (Diptera: Ceratopogonidae). Leiden: Backhuys, 1995. 237.
- Borkent A.* Upper and Lower Cretaceous biting midges (Ceratopogonidae: Diptera) from Hungarian and Austrian amber and the Koonwarra Fossil Bed of Australia // Stuttgart. Beitr. Naturk. Ser. B. 1997. № 249. S. 1–10.
- Borkent A.* Biting midges (Ceratopogonidae: Diptera) from Lower Cretaceous Lebanese amber with a discussion of the diversity and patterns found in other ambers // Studies on fossils in amber, with particular reference to the Cretaceous of New Jersey / Ed. Grimaldi D. Leiden: Backhuys, 2000. P. 355–451.
- Cockerell T.D.A.* Some Eocene insects from Colorado and Wyoming // Proc. U.S. Natl. Mus. 1921. V. 59. P. 29–39.
- Cockerell T.D.A.* Fossil insects in the United States National Museum // Proc. U.S. Natl. Mus. 1924. V. 64. P. 1–15.
- Cockerell T.D.A.* The Eocene fossil fly *Eophlebomyia* // Psyche. 1925. V. 32. P. 229–230.

- Cook E.* The Nearctic Chaoborinae (Diptera: Culicidae) // Techn. Bull. Univ. Minn. agric. Exp. Stn. 1956. V. 218. P. 1–102.
- Coram R., Jarzembowski E.A., Ross A.J.* New record of Purbeck fossil insects // Proc. Dorset Nat. Hist. Archaeol. Soc. 1995. V. 116. P. 145–150.
- Cranston P.S., Edward D.H.D., Colless D.H.* Archaeochlus Brundin: a midge out of time (Diptera: Chironomidae) // Syst. Entomol. 1987. V. 12. P. 313–334.
- Disney R.H.L.* Scuttle flies: the Phoridae. L.: Chapman & Hall, 1994. 468 p.
- Downes J.A.* The feeding habits of biting flies and their significance in classification // Ann. Rev. Entomol. 1958. V. 3. P. 249–266.
- Downes J.A.* Feeding and mating in the insectivorous Ceratopogoninae (Diptera) // Mem. Entomol. Soc. Can. 1978. V. 104. P. 1–62.
- Downes J.A., Colless D.H.* Mouthparts of the biting and blood-sucking type in Tanyderidae and Chironomidae // Nature. 1967. V. 214. P. 1355–1356.
- Evenhuis N.L.* Catalogue of the fossil flies of the World (Insecta: Diptera). Leiden: Backhuys, 1994. 600 p.
- Grimaldi D.* 6: Vicariance biogeography, geographic extinctions, and the North American Oligocene tsetse flies // Extinction and phylogeny / Ed. Novacek M.J., Wheeler Q.D. N Y: Columbia Univ., 1992. P. 178–204.
- Grimaldi D.* The bird flies, genus Carnus: species revision, generic relationships, and a fossil Meoneura in amber (Diptera: Carnidae) // Amer. Mus. Novit. 1997. № 3190. P. 1–30.
- Hennig W.* Insektenfossilien aus der unteren Kreide. IV. Psychodidae (Phlebotominae), mit einer kritischen Übersicht über das phylogenetische System der Familie und die bisher beschriebenen Fossilien (Diptera) // Stuttgart. Beitr. Naturk. 1972. № 241. S. 1–69.
- Hong Y.* The study of Early Cretaceous insects of “Kezuo”, West Liaoning // Prof. Pap. Stratigr. paleontol. 1987. № 18. P. 76–86.
- Jell P.A., Duncan P.M.* Invertebrates, mainly insects, from the freshwater, Lower Cretaceous, Koonwarra Fossil Bed (Korumburra Group), South Gippsland, Victoria // Mem. Ass. Australas. Palaeontol. 1986. № 3. P. 111–205.
- Krzemiński W., Krzeminska E., Papier F.* Grauvogelia arzvilleriana sp. n. – the oldest Diptera species (Lower/Middle Triassic of France) // Acta zool. cracov. 1994. V. 37. № 2. P. 95–99.
- Krzemiński W., Jarzembowski E.* Aenne triassica sp. n., the oldest representative of the family Chironomidae (Insecta: Diptera) // Pol. Pis. Entomol. 1999. V. 68. P. 445–449.
- Labandeira C.C.* The role of insects in Late Jurassic to Middle Cretaceous ecosystems // Lower and Middle Cretaceous Terrestrial ecosystems / Lucas S.G., Kirkland J.I., Estep J.W. // New Mexico Mus. Nat. History and Science. Bull. 1998. № 14. P. 105–124.
- Lewis R.E., Grimaldi D.* A pulicid flea in Miocene amber from the Dominican Republic (Insecta: Siphonaptera: Pulicidae) // Amer. Mus. Novit. 1997. № 3205. P. 1–9.
- Martini E.* Unsere Stechmücken als Beispiel für die Zoogeographie verbreitungstüchtiger Organismen // Jen. Z. Naturwiss. 1932. H. 67. S. 124–140.
- Martins-Neto R.G., Kucera-Santos J.C.* Um novo genero e nova especie de mutuca (Insecta, Diptera, Tabanidae) da Formação Santana (Cretaceo Inferior), Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil // Acta Geol. Leopold. 1994. V. 17. № 39/1. P. 289–297.
- Mostovski M.B., Jarzembowski E.A.* The first brachycerous flies (Diptera: Rhagionidae) from the Lower Jurassic of Gondwana // Paleontol. J. 2000. V. 34. Suppl. 3. P. 367–369.
- Myers J.G.* Facultative blood-sucking in phytophagous Hemiptera // Parasitology. 1929. V. 21. P. 472–480.
- Nagatomi A., Soroida K.* The structure of the mouthparts of the orthorrhaphous Brachycera (Diptera) with special reference to blood-sucking // Beitr. Entomol. 1985. B. 35 H. 2. S. 263–368.
- Peterson A.* The head-capsule and mouth-parts of Diptera // Illinois Biol. Monogr. 1916. V. 3. № 2. P. 1–112.
- Peus F.* Über die beiden Bernstein-Flohe (Insecta, Siphonaptera) // Paläont. Z. 1968. B. 42. H. 1/2. S. 62–72.
- Poinar G.O., Zavortink T.J., Pike T., Johnston P.A.* Paleoculicis minutus (Diptera: Culicidae) n. gen., n. sp., from Cretaceous Canadian amber, with a summary of described fossil mosquitoes // Acta Geol. Hispan. 2000. V. 35. № 1–2. P. 119–128.
- Rasnitsyn A.P.* Strashila incredibilis, a new enigmatic mecopteroid insect with possible siphonapteran affinities from the Upper Jurassic of Siberia // Psyche. 1992. V. 99. № 4. P. 323–333.
- Ren D.* Late Jurassic Brachycera from Northeastern China (Insecta: Diptera) // Acta Zootaxonomica Sinica. 1998. V. 23. № 1. P. 65–83.
- Silva O.S. da, Grünwald J.* Natural haematophagy of male Lutzomyia sandflies (Diptera: Psychodidae) // Med. Vet. Entomol. 1999. V. 13. P. 465–466.
- Silva O.S. da, Grünwald J.* Comparative study of the mouthparts of males and females of Lutzomyia migonei (Diptera: Psychodidae) by scanning electron microscopy // J. Med. Entomol. 2000. V. 37. № 5. P. 748–753.
- Snodgrass R.E.* The feeding apparatus of biting and disease-carrying flies: a wartime contribution to medical entomology // Smiths. Misc. Coll. 1943. V. 104. № 1. P. 1–51.
- Statz G.* Neue Dipteren (Brachycera et Cyclorhapha) aus dem Oberoligocon von Rott // Palaeontogr. A. 1940. H. 91. S. 120–174.
- Stuckenberg B.R.* A new genus and two new species of Athricidae (Diptera) in Baltic amber // Ann. Natal. Museum. 1974. V. 22. P. 275–288.
- Szadziewski R.* The oldest fossil Corethrellidae (Diptera) from Lower Cretaceous Lebanese amber // Acta zool. cracov. 1995. V. 38. № 2. P. 177–181.
- Szadziewski R.* Biting midges from Lower Cretaceous amber of Lebanon and Upper Cretaceous Siberian amber of Taimyr (Diptera, Ceratopogonidae) // Studia Dipterologica. 1996. V. 3. № 1. P. 23–86.
- Voigt E.* Ein Haareinschluss mit Phthirapteren-Eiern im Bernstein // Mitt. geol. Staatsinst. Hamburg. 1952. H. 21. S. 59–74.
- Williams J.A., Edman J.D.* Occurrence of blood meals in two species of Corethrella in Florida // Ann. Entomol. Soc. Amer. 1968. V. 61. P. 1336.
- Zherikhin V.V., Mostovski M.B., Vršanský P. et al.* The unique Lower Cretaceous locality Baissa and other contemporaneous fossil insect sites in North and West Transbaikalia // Proc. First Intern. Palaeoentomol. Conf. Moscow 1998. Bratislava: AMBA projects, 1999. P. 185–191.