

**Министерство образования и науки Российской Федерации**  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
"ВОРОНЕЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ"

---

*На правах рукописи*

Чурсина  
Мария Александровна

**Сравнительный анализ таксономического значения  
морфологических признаков имаго в семействе  
*Dolichopodidae* (Diptera)**

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

шифр и наименование специальности  
03.02.05 – Энтомология

**Научный руководитель:**  
доктор биологических наук, профессор  
О.П. Негроров

Воронеж  
2016

## ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ О СИСТЕМЕ, МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ СЕМЕЙСТВА DOLICHOPODIDAE (DIPTERA).....	9
1.1. Обзор систематики семейства .....	10
1.2. Исследования морфологии семейства .....	17
1.3. Экология и практическое значение семейства.....	18
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ .....	20
2.1. Материалы исследования .....	20
2.2. Изученные признаки .....	23
2.3. Статистическая обработка данных.....	27
ГЛАВА 3. МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ЭЛЕМЕНТЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ СЕМЕЙСТВА DOLICHOPODIDAE .....	29
3.1. Крылья.....	29
3.2. Гипопигий .....	43
3.3. Габитус .....	59
3.4. Антенны .....	65
3.5. Ноги .....	77
3.5.1. Морфометрические признаки ног .....	77
3.5.1. Претарсус .....	79
3.5.3. Тибиальный огран.....	86
ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ПРЕДПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ ТЕНДЕНЦИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ В СЕМЕЙСТВЕ DOLICHOPODIDAE .....	93
4.1. Голова.....	93
4.2. Антенны .....	101
4.3. Хетом торакса.....	104
4.4. Крылья.....	111
4.5. Брюшко.....	112
4.5. Гипопигий .....	116
ГЛАВА 5. РЕЗУЛЬТАТЫ МАТЕМАТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ДАННЫХ.....	123

5.1. Сопоставимость новых признаков с современными представлениями о таксономии семейства .....	123
5.2. Применение матрицы признаков для решения таксономических вопросов .....	125
ВЫВОДЫ .....	130
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ .....	132
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ .....	134
СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА .....	169
ПРИЛОЖЕНИЯ .....	171
Приложение А. Список видов, по которым проводился анализ морфологии .....	172
Приложение Б. Дендрограммы. ....	196
Приложение В. Матрицы диагностических признаков.....	202

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы исследования.** Актуальность данной темы исследования определяется недостаточной изученностью морфологии и системы семейства Dolichopodidae. Семейство Dolichopodidae является одним из крупнейших семейств отряда двукрылых – в настоящее время насчитывается более 250 родов и около 7500 видов (Grichanov, 2014), представители семейства распространены в различных биогеографических областях, имеют значительную численность, особенно в прибрежных гигрофильных биоценозах.

Поскольку виды Dolichopodidae являются многоядными хищниками и устойчивым компонентом как естественных, так и агроэкосистем, они имеют большое прикладное значение (Moreshi, 2002; Гричанов, Вольфов, 2008; Chynoweth et al., 2013; Mansfield et al., 2015). Виды семейства также являются перспективными с точки зрения биоиндикации и могут быть использованы для характеристики условий обитания (Gelbič & Olejníček, 2011).

Построение системы и изучение филогении семейства производилось рядом исследователей, в том числе на основе молекулярных данных. Однако ввиду сложности выбора общих систематических признаков надродового и родового уровней и различного взгляда авторов на то, какие морфологические признаки должны быть выделены как ведущие, система семейства остаётся недостаточно разработанной. Ряд подсемейств имеет неявные границы (Peloropeodinae, Diaphorinae), считается сборными: парафилетическими или полифилетическими (Peloropeodinae, Symrusninae), отдельные роды исследователями помещаются в разные подсемейства.

Сравнительно-морфологический анализ семейства позволит оценить таксономическое значение тех или иных признаков, используемых в систематике. Подобные исследования проводились в отношении отдельных подсемейств и родов (Маслова, Негробов, 1995; Негробов, 1979, 1981; Grichanov, 1998, 2009), однако до сих пор отсутствуют обобщающие сравнительно-морфологические

работы, в которых были бы детально изучены все признаки, которые применяются для таксономии видов семейства в настоящее время. Кроме того, большинство используемых в настоящее время признаков – качественные, поэтому морфометрические признаки могут дополнить используемые диагностические критерии.

**Цель и задачи исследования.** Целью настоящей работы было исследование морфологических и морфометрических признаков имаго семейства Dolichopodidae, выделение ведущих признаков для систематики родов и подсемейств. Для выполнения поставленной цели решались следующие задачи:

1. Обобщить оригинальные и литературные данные по морфологии представителей семейства Dolichopodidae, используемые в настоящее время для его систематики.

2. Выявить морфометрические признаки, имеющие таксономическое значение для характеристики родов и подсемейств долихоподид.

3. На основе сравнительно-морфологического анализа выявить возможные направления морфологических изменений в семействе и создать матрицу состояний таксономически значимых признаков.

4. Оценить значение морфометрических признаков для таксономии семейства и на основе полученных данных проанализировать объём и систематическое положение некоторых таксонов Dolichopodidae.

#### **Научная новизна.**

На основе подробного изучения морфологии семейства решен комплекс проблем, связанных с систематикой Dolichopodidae, среди которых:

- проведен обобщающий сравнительно-морфологический анализ видов семейства, в том числе впервые изучены морфометрические признаки долихоподид;

- предложены 20 новых морфометрических признаков крыльев, антенн, брюшка и гениталий самца для диагностики родов и подсемейств долихоподид,

выделения групп родов и видов, построения определительных таблиц семейства и изучения его филогении;

- обобщены основанные направления морфологических преобразований имаго в семействе Dolichopodidae, на основании чего построена матрица состояний признаков для большинства родов семейства;

- в результате анализа матрицы состояний 53 морфологических признаков оценено значение морфометрических признаков для выделения таксонов Dolichopodidae, показано, что признаки морфометрии могут быть использованы для выделения родов и подсемейств. Уточнено систематическое положение и объём ряда таксонов Dolichopodidae.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Проведённые исследования морфометрических признаков семейства Dolichopodidae могут служить основой для дальнейшего изучения систематики семейства, построения определительных таблиц и исследования филогенетических отношений в семействе.

Практическая ценность исследования заключается также в развитии методических основ использования морфометрических признаков для систематики Dolichopodidae, разработке подходов к использованию статистического анализа в морфологии и систематике двукрылых. Теоретические и практические выводы диссертационного исследования могут быть применены специалистами при описании морфологического разнообразия. Построенная матрица состояний признаков может быть использована при решении вопросов о таксономическом положении двукрылых семейства Dolichopodidae.

#### **Основные положения, выносимые на защиту.**

1. На основе сравнительного анализа морфологии имаго всех основных родов и подсемейств Dolichopodidae выделены таксономически значимые морфологические и морфометрические признаки, в том числе предложены 20 новых морфометрических признаков крыльев, антенн, брюшка и гениталий самца.

2. Выявлены следующие тенденции морфологических преобразованиях имаго в семействе Dolichopodidae: удлинение теменных щетинок по сравнению с затеменными, появление вырезов по обе стороны от теменного бугорка, сближение глазковых щетинок, появление расширений и опушения на аристе, появление группы волосков на анапроэпистернуме, уменьшение восьмого стернита самца, изменение формы эпандрия от округлой к вытянутой, овальной, а также редукция щетинок на сурстилях.

3. Дополнение традиционно используемых морфологических признаков морфометрическими позволяет выделить в большей степени естественные группы в семействе Dolichopodidae.

**Степень достоверности результатов.** Научные положения, рекомендации и выводы, представленные в диссертационной работе, основаны на оригинальных исследованиях и научно обоснованы. Использование методов, признанных широким кругом российских и зарубежных авторов (Любищев, 1986; Песенко, 1991; Расницын, 2002; Hammer et al., 2001; Yang, 2006), позволили обеспечить обоснованность результатов диссертационного исследования и достоверность полученных результатов. Выводы подкреплены графиками и таблицами, представленными в тексте диссертации и приложениях.

**Апробация работы.** Материалы диссертации докладывались на научных сессиях Воронежского государственного университета (г. Воронеж, 2011–2015 гг.), на XIV съезде Русского энтомологического общества (г. Санкт-Петербург, 27 августа – 1 сентября 2012 г.), на XVII Всероссийском совещании по почвенной зоологии (22–26 сентября, г. Сыктывкар, 2014 г.), на V Всероссийской конференции «Горные экосистемы и их компоненты» (15–20 сентября, г. Майкоп, 2014 г.), на Всероссийской молодёжной конференции «Биологическое разнообразие как основа существования и функционирования естественных и искусственных экосистем (8–10 июня 2015 г., г. Воронеж).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 20 работ. В журналах, рекомендованных для публикации ВАК Российской Федерации, опубликовано 4 статьи по теме диссертации, в международных журналах – 9.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность д.б.н., проф. Негрбову Олегу Павловичу за научно-методическое руководство, консультативную поддержку и помощь в определении материала. Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных биологического факультета ВГУ, Центрально-черноземного государственного заповедника имени профессора В.В. Алёхина, «Воронинского» заповедника Тамбовской области, Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Диссертация выполнена при частичной поддержке грантом РФФИ №14-04-00264.



## ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННЫЕ ДАННЫЕ О СИСТЕМЕ, МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ СЕМЕЙСТВА *DOLICHOPODIDAE* (DIPTERA)

Семейство *Dolichopodidae* – одно из наиболее крупных и широко распространённых семейств *Empidoidea*. Его представители встречаются в различных климатических зонах, ряд родов приурочен к влажным местообитаниям, другие встречаются на стволах деревьев. Большинство видов подсемейства являются хищниками. Для фауны России указано 734 вида, принадлежащих к 54 родам.

Семейство *Dolichopodidae* характеризуется рядом морфологических особенностей. Это удлинённое тело, обычно зелёное с металлическим блеском, реже – жёлтого, чёрного, бурого или серого цвета, матовое, покрытое пылью. Глаза занимают большую часть головы. Антенны трёхчлениковые, на третьем членике расположена двусегментная ариста. Ноги удлинённые с редуцированными щетинками. Ячейки крыла *dm* и *bm* объединены, жилка *r-m* расположена в базальной части крыла, либо отсутствует. Радиальный ствол разветвлён у поперечной плечевой жилки *h*, состоит из трёх жилок, анальная жилка часто редуцирована или отсутствует. Характерно также наличие поворота предгенитальных и генитальных сегментов на 90-180° по отношению к продольной оси брюшка, особенностей строения гениталий самца, которые подогнуты под брюшко или вложены в предшествующие сегменты.

Сведения о морфологии и определительные таблицы семейства для различных регионов мира приводились в работах широкого круга авторов (Aldrich, 1893, Becker, 1917-1918, 1921, Curran, 1926, Parent, 1938, Штакельберг, 1926, 1933, Негрбов и Штакельберг, 1969, Robinson, 1975, D'Assis Fonseca, 1978, Brooks, 2005, World catalog ..., 2006, Bickel, 2009, Grichanov et al., 2011d, Naglis et al., 2011).

### 1.1. Обзор систематики семейства

В семействе Dolichopodidae в зависимости от мнения различных исследователей выделяется 12-19 подсемейств, причём валидность отдельных подсемейств до сих пор обсуждается.

Первые данные по надродовой классификации семейства Dolichopodidae содержатся в работе Лойя (Lioy, 1863–1864), в которой выделены три трибы, рассматривающиеся в настоящее время как подсемейства – Medeterini, Dolichopodini, Hydrophorini.

Первая ревизия семейства долихоподид Палеарктики и ряда других зоогеографических областей была проведена Беккером (Becker, 1917, 1918, 1921). Система, предложенная Беккером, была наиболее естественной и близкой к современному пониманию. Беккер в семействе Dolichopodidae выделил 11 подсемейств: Aphrosylinae, Diaphorinae, Dolichopodinae, Hydrophorinae, Medeterinae, Neurigoninae, Plagioneurinae, Rhapsiinae, Stolidosomatinae, Sciapodinae (в более ранних работах обозначенное как Chrysosomatinae) и Campsicneminae (Таблица 1). Эта классификация была принята для большинства последующих работ по систематике.

Паран (Parent, 1938) в монографии по фауне Франции указывает девять подсемейств: Aphrosylinae, Campsicneminae, Chrysosomatinae, Diaphorinae, Dolichopodinae, Hydrophorinae, Medeterinae, Neurigoninae, Rhapsiinae, два из которых, как и в классификации Беккера, впоследствии будут переименованы: Campsicneminae будет обозначаться как Sympycninae и Chrysosomatinae как Sciapodinae.

В каталоге Dolichopodidae севера Америки (Foote et al., 1965) было выделено десять подсемейств: Aphrosylinae, Diaphorinae, Dolichopodinae, Hydrophorinae, Medeterinae, Neurigoninae, Plagioneurinae, Rhapsiinae, Sciapodinae и Sympycninae (включающие таксоны Enliniinae, Xanthochlorinae и Campsicneminae), при этом роды *Parathalassius* Mik, 1891, *Microphorella* Becker,

1909, и *Microphor* Macquart, 1827, были отнесены в состав подсемейства Empidinae.

В 1970 г. Робинсон (Robinson, 1970) для фауны Северной и Южной Америки выделяет 14 подсемейств в семействе Dolichopodidae: Diaphorinae, Dolichopodinae, Enliniinae, Hydrophorinae, Medeterinae, Neurigoninae, Peloropecodinae, Plagioneurinae, Rhamphiinae, Sciapodinae, Stolidosomatinae, Sympycninae, Systeminae, Xanthochlorinae. Подсемейство Xanthochlorinae было впервые выделено как самостоятельное. Также автор объединил Aphrosylinae с Hydrophorinae и впервые обозначил подсемейство Peloropecodinae. Робинсон отметил близкую связь между Rhamphiinae и Diaphorinae, а также Stolidosomatinae и Sympycninae. Данная система подсемейств была принята для большинства каталогов долихоподид (Evenhuis, 1989; Pollet et al., 2004; World catalog ..., 2006).

Таблица 1 – Классификации подсемейств Dolichopodidae.

	Becker (1917-1918, 1921)	Parent (1938)	Robinson (1970)
1	Aphrosylinae	Aphrosylinae	
2	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae
3	Dolichopodinae	Dolichopodinae	Dolichopodinae
4			Enliniinae
5	Hydrophorinae	Hydrophorinae	Hydrophorinae <sup>1</sup>
6	Medeterinae	Medeterinae	Medeterinae
7	Neurigoninae	Neurigoninae	Neurigoninae
8			Peloropecodinae
9	Plagioneurinae		Plagioneurinae
10	Rhamphiinae	Rhamphiinae	Rhamphiinae
11	Sciapodinae	Sciapodinae	Sciapodinae
12	Stolidosomatinae		Stolidosomatinae
13	Sympycninae	Sympycninae	Sympycninae
14			[Systeminae]
15			Xanthochlorinae

Примечание – <sup>1</sup>Hydrophorinae рассматривается как синоним Aphrosylinae.

Немецкий диптеролог Г. Ульрих (Ulrich, 1981), который провел исследования по морфологии склеритов груди, строения мускулатуры и гениталий, выделил 11 подсемейств. Ульрих предпринял попытку модификации

классификации Робинсона: он расширил подсемейство Rhapsiinae, включив в его роды Plagioneurinae, ряд родов, которые раньше относили в Diaphorinae и Sympycninae.

Продолжение таблицы 1.

	Ulrich (1981)	World catalog ..., 2006	Pollet, Brooks (2008)	Grichanov et al. (2011)
1			<b>Dolichopodidae</b> <b>sensu lato</b>	Microphoridae
2			Microphorinae <sup>1</sup> Parathalassiinae <sup>1</sup>	Parathalassiinae
			<b>Dolichopodidae</b> <b>sensu stricto</b>	
3		Achalcinae <sup>2</sup>	Achalcinae	Achalcinae
4		[Antyxinae]		
5		Babindellinae <sup>3</sup>	Babindellinae	
6	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae	Diaphorinae <sup>5</sup>
7	Dolichopodinae	Dolichopodinae	Dolichopodinae	Dolichopodinae
8	Enliniinae	Enliniinae	Enliniinae	
9	Hydrophorinae	Hydrophorinae	Hydrophorinae	Hydrophorinae
10		[Kowmunginae]		
11	Medeterinae	Medeterinae <sup>4</sup>	Medeterinae	Medeterinae <sup>6</sup>
12	Neurigoninae	Neurigoninae	Neurigoninae	Neurigoninae
13		Peloropecodinae		Peloropecodinae
14	Plagioneurinae	Plagioneurinae	Plagioneurinae	
15	Rhapsiinae	Rhapsiinae	Rhapsiinae	Rhapsiinae
16	Sciapodinae	Sciapodinae	Sciapodinae	Sciapodinae
17	Stolidosomatinae	Stolidosomatinae	Stolidosomatinae	
18	Sympycninae	Sympycninae	Sympycninae	Sympycninae
19	Systeminae			
20		Xanthochlorinae	Xanthochlorinae	Xanthochlorinae
Примечание – <sup>1</sup> Sinclair and Cumming (2006); <sup>2</sup> Grootaert and Meuffels (1997); <sup>3</sup> Bickel (1987); <sup>4</sup> Bickel (1986): <i>Systemus</i> Loew, 1857 перенесён в Medeterinae; <sup>5</sup> Grichanov (1998 a): <i>Acropsilus</i> Mik, 1878 перенесён из Peloropecodinae в Diaphorinae; <sup>6</sup> Grichanov (2009): <i>Euxiphocerus</i> Parent, 1935 включен в состав подсемейства Medeterinae.				

Негробов О.П. (1986а) предоставил классификацию, которая является модификацией классификации Робинсона, с внесёнными в неё изменениями. Так,

подсемейства *Stolidosomatinae* и *Campsicneminae* были переведены в статус триб в подсемействе *Sympusinae*. Были уточнены признаки, используемые в системе, и выделены трибы для подсемейств *Dolichopodinae* (Негробов, 1979б), *Hydrophorinae* (Негробов, 1981) и *Diaphorinae* (Маслова, 1996). Подсемейство *Aphrosylinae* было объединено с *Hydrophorinae* (Негробов, 1981).

Д. Бикель (Bickel, 2009) в обзоре семейства *Dolichopodidae* отмечает, что система подсемейств была выведена на основе данных Палеарктики и хорошо работает только для Палеарктической и Неарктической фауны. Однако, при работе с фауной тропических и южных умеренных широт данная классификация часто оказывается нарушена. Некоторые подсемейства обладают хорошо определёнными границами: *Sciaropodinae*, *Dolichopodinae*, *Medeterinae* и *Neurigoninae*. Другие подсемейства, такие как *Diaphorinae*, *Sympusinae*, *Rhaphiinae* и *Hydrophorinae*, имеют неопределённые границы. Исходя из этого определение филогенетических связей подсемейств требует гораздо более глубоко изучения.

В дальнейшем был выделен ряд новых подсемейств: Бикель описал новое подсемейство *Vabindellinae* (Bickel, 1987), Гротаерт и Меуффельс выделяют подсемейство *Achalcinae* (Grootaert, Meuffels, 1997). Янг вводит новые подсемейства *Antyxinae* и *Kowmunginae*, для родов, рассматриваемых как «имеющие неопределённое положение» (World catalog ..., 2006). В 2006 Синклар и Каминг на основе анализа морфологических данных переносят *Microphorinae* и *Parathalassiinae* из семейства *Empididae* в семейство *Dolichopodidae* «в широком смысле» (Sinclair, Cumming, 2006).

Подсемейства *Microphorinae* и *Parathalassiinae* в настоящее время являются общепризнанными. Коллесом (Colless, 1963), Хвалой (Chvala, 1987, 1991) и позже Ульрихом (Ulrich, 2003, 2004) и Каммингом с соавторами (Cumming, Sinclair, 2000) были доказаны близкие связи между *Dolichopodidae*, *Microphorinae* и *Parathalassiinae*. Последние два подсемейства были гипотетической ветвью,

которая является сестринской группой Dolichopodidae, или Microphorinae является сестринской группой клады, сформированной Parathalassiinae и Dolichopodidae.

Ульрих (Ulrich, 1981) включил долихоподид в семейство эмпидоид, но позже было предложено (Sinclair, Cumming, 2006) использовать термин Dolichopodidae «в узком смысле» для семейства в его традиционном составе и термин Dolichopodidae «в широком смысле» для клады, включающей Microphorinae и Parathalassiinae. На основании ряда морфологических признаков авторы ставят Parathalassiinae в одну монофилетическую группу с Dolichopodidae, отмечая также внутреннюю филогеническую неоднородность Dolichopodidae «в узком смысле». Таким образом, количество подсемейств в семействе Dolichopodidae увеличивается до 19.

О.П. Негробов (1986а) предположил, что Sciarodinae является сестринской группой Dolichopodidae «в узком смысле», основываясь на сочетании таких признаков, как наличие жилок  $M_2$  и  $tb$  (=bm-cu), абдоминального седьмого сегмента у самца (не скрытого в шестом), и развитого апикального эпандриального выроста. Биккель так же считает, что Sciarodinae имеет много плезиоморфных характерных черт (Bickel, 1994), которые в то же время сочетаются с апоморфными.

И.Я. Гричанов с соавторами (Grichanov et al., 2011) приводят описания 11 подсемейств Dolichopodidae Палеарктики с определительными таблицами, а также перечень родов, обитающих в данном регионе (Grichanov, Negrobov, 2011a). Границы некоторых подсемейств, таких как Diaphorinae и Symptusinae считаются неясными, и некоторые роды, например, такие как *Symptus* Loew, 1857, считаются полифилогенически сборными.

Исследование филогении двукрылых подотряда Brachycera, основанное на молекулярных данных (Time flies ..., 2003) показало, что некоторые позиции требуют особого уточнения с использованием признаков морфологии. Ещё одно исследование, сформированное на молекулярных данных филогении семейства Dolichopodidae, проводилось в 2007 году (Bernasconi et al., 2007). Из

рассмотренных родов девяти подсемейств были выделены монофилетические группы и проанализированы филогенетические отношения внутри подсемейств, а также обсуждалась родовая принадлежность некоторых видов. Отмечается филогенетическая однородность подсемейств Dolichopodinae, Sympycninae и Hydrophorinae, а также филогенетическая неоднородность подсемейства Diaphorinae.

Основываясь на анализе 42 морфологических характеристик, М. Ванг с соавторами (A phylogenetic analysis ..., 2007) анализирует морфологию 17 подсемейств Dolichopodidae (Achalcinae, Antyxinae, Babindellinae, Diaphorinae, Dolichopodinae, Enliniinae, Hydrophorinae, Kowmunginae, Medeterinae, Neurigoninae, Peloropeodinae, Plagioneurinae, Rhapsiinae, Sciapodinae, Stolidosomatinae, Sympycninae, Xanthochlorinae), а также трёх подсемейств Empididae (Empidinae, Hybotinae, Microphorinae). Делается вывод, что подсемейство Microphorinae необходимо вынести за пределы Dolichopodidae. Подсемейства Medeterinae, Kowmunginae и Babindellinae включаются в одну монофилетическую группу. Отмечается также особое положение подсемейств Dolichopodinae, Plagioneurinae, Hydrophorinae и Sciapodinae, как выделяющихся на основании уникальных комбинаций признаков, в то время как для подсемейств Diaphorinae и Rhapsiinae, Stolidosomatinae и Sympycninae признаётся значительное морфологическое сходство, и они образуют монофилетические группы попарно.

Схожие результаты исследования взаимосвязей подсемейств на основании морфологических данных были получены О.П. Негрбовым с соавторами (Negrobov et al., 2014b; Chursina et al., 2015).

Рассмотрение системы Dolichopodidae, основанное на молекулярных данных, было также произведено Г.С. Лимом с соавторами (Lim et al., 2010). Ценность работы заключается ещё и в том, что для рассмотрения были выбраны виды ориентальной фауны, что позволило детальнее изучить спорные границы подсемейств, поскольку предыдущие исследования в основном базировались на представителях палеарктической фауны. Была подтверждена монофилия

Dolichopodidae “sensu lato”. В зависимости от используемых методов анализа, выделяются монофилетические группы Medeterinae-Kowmunginae, Diaphorinae-Aphrosylinae, Medeterinae-Peloropecodinae, Neurigoninae-Peloropecodinae, Neurigoninae-Medeterinae и Hydrophorinae-Kowmunginae. Такие подсемейства, как Medeterinae, Diaphorinae и, в особенности, Peloropecodinae, признаются парафилетическими, их границы требуют более детального изучения, а трибу Aphrosylini предлагается поднять до уровня подсемейства, в противном случае Hydrophorinae становится полифилетическим подсемейством.

Система Dolichopodinae на основе данных митохондриальной ДНК, а также сравнительной характеристики молекулярных и морфологических данных была предложена М. Поллетом с соавторами (Pollet et al., 2010). Следует отметить, что проведённые исследования подтвердили сходимость систем, построенных на основании молекулярных и морфологических признаков родов Dolichopodinae. В дальнейшем возможность использования митохондриальных и ядерных маркеров, а также соответствие результатов, полученных при анализе морфологических данных, была подтверждена (Pollet et al., 2011) на примере филогении видов *Medetera* Fischer и близких родов.

Следует также указать труды, посвящённые сравнительному анализу морфологии видов, принадлежащих к одному родовому либо надродовому таксону. В том числе, Брукс предоставил подробное описание родов, входящих в подсемейство Dolichopodinae (Brooks, 2005). Используя 74 признака морфологии, автор выделяет монофилетические группы родов (группы *Allohercostomus*, *Tachytrechus*, *Dolichopus*, *Ortochile*).

Биккель произвёл ревизию ориентальных и австралийских видов Medeterinae (Bickel, 1985, 1987), а позже проанализировал морфологию и филогению австралийских видов Sciaropodinae (Bickel, 1991, 1994). Исследование подсемейства Sciaropodinae, основанное на анализе морфологических данных, позволило выделить трибы Sciaropodini, Chrysosomatini и Mesorhagini.



Поскольку для построения естественной системы при группировке таксонов более низкого ранга в составы таксонов более высокого ранга в основу должен быть положен неформальный принцип подчинения высшему таксону, то наиболее приемлемым является конгрегационный принцип, при котором происходит объединение сходных элементов по комплексу признаков, даже если крайние члены группы не характеризуются никаким общими чертами (Любищев, 1982). Исходя из сказанного выше, для характеристики таксонов высокого ранга, в том числе, подсемейств Dolichopodidae, должны быть выделены не отдельные признаки, а построена матрица признаков, с помощью которой может быть определено статистическое расстояние между родами. Рассчитанное расстояние может быть использовано для решения вопроса о границах подсемейства и включении рода в то или иное подсемейство.

## 1.2. Исследования морфологии семейства

Морфология представителей Dolichopodidae была описана различными авторами, большинство из работ которых включают описания новых видов и родов, определительные таблицы и сравнительные характеристики таксонов внутри подсемейств и родов.

За основу морфологической характеристики были взяты работы Т. Беккера (Becker, 1917a, b; 1918, Becker, 1921), О. Парана (1938), А.А. Штакельберга (Stackelberg, 1933), О.П. Негрובה и А.А. Штакелберга (Negrobov, Stackelberg, 1971–1977), Робинсона и Вокерота (Robinson, Vockeroth, 1981), Янга с соавторами (World catalog ..., 2006).

Также выделяется ряд работ, посвящённых комплексам морфологических признаков отдельных систем. Так, рядом авторов была изучена морфология яйцеграда (Wesche, 1906; Meunier, 1908; Lundbeck, 1912; Crampton, 1942; Buchmann, 1961; Цуриков, 1994). Анализ строения ротовых аппаратов был

произведён рядом авторов, в том числе, О.П. Негрובовым и Т.А. Мариной (Becher, 1882; Smith, 1890; Langhoffer, 1901; Wesche, 1904; Lundbeck, 1912; Snodgrass, 1922; Gregan, 1941; Негрובов, Марина, 1976б; Sato, 1991).

К важным диагностическим признакам можно также отнести признаки хетотаксии торакса и морфологически признаки склеритов груди (Марина, Негрובов, 1977б, 1980, Негрובов, 1979в). Как признак для диагностики подсемейств и родов, Негрובовым О.П. с соавторами описаны морфометрические и морфологические признаки антенн (Negrobov et al., 2015), признаки морфометрии и хетотаксии ног (Negrobov, 2013с; Родовые признаки ..., 2015), морфометрических признаков жилкования крыла (Жуков, Негрובов, 2008; Чурсина, Негрובов, 2012; Chursina, et al. 2012, 2014; Negrobov, Chursina, 2012).

Широко используемые для родовой и видовой идентификации признаки морфологии гипопигия самца были описаны во многих работах (Buchmann, 1961; Ulrich, 1974, 1976, 1983; Azevedo, 1980; Griffiths, 1972; Негрובов, 1972, 1983б; Cumming, Sinclair, 1990; Cumming et al., 1995; Zatwarnicki, 1996; Sinclair, Cumming, 2006). Негрובовым с соавторами также предпринята попытка анализа морфометрических признаков габитуса (Негробов и др., 2014а).

### **1.3. Экология и практическое значение семейства**

Большинство видов долихоподид предпочитают околводные местообитания либо влажные наземные местообитания и являются хищными, как в стадии имаго, так и в стадии личинки (Stackelberg, 1930; Smith et al., 1955). Имаго долихоподид питаются в основном мелкими мягкотелыми членистоногими и кольчатыми червями. Обзор данных по пищевым особенностям с указанием таксономического положения жертв видов данного семейства был впервые приведён в работе Ульриха (Ulrich, 2004).

Личинки долихоподид питаются беспозвоночными, обитающими в почве и под корой деревьев (Dyte, 1959) и являются стабильными компонентами как естественных, так и агроэкосистем и перспективны с точки зрения лесного и сельского хозяйства.

Наиболее известна роль видов рода *Medetera*, которые обитают на стволах деревьев. Их личинки живут в ходах жуков-короедов и уничтожают их на преимагинальной стадии (Буковский, 1940; Негроров, 1965, 1971; Богданова, 1974, 1975; Negrobov, Stackelberg, 1979). Имеются указания, что виды родов *Hydrophorus*, *Poecilobothrus*, а также вид *Dolichopus mannerheimi* Zett. питаются личинками кровососущих комаров Culicidae (Негроров, 1965).

Личинки вида *Ostenia robusta* питаются куколками фитофага-вредителя сельскохозяйственных и плодовых культур *Costelytra zealandica* (White) (Predation ..., 2013; Mansfield et al., 2015). Доказана роль ряда видов долихоподид в снижении численности реофильных слепней (Негроров, Оганесян, 2003).

Хотя у фитофагов существует множество естественных врагов, немногие из них доступны для биологического контроля. Искусственное выращивание долихоподид (как личинок, так и имаго) было предложено для борьбы с вредителями тепличных культур (Moreschi, 2001, 2002; Гричанов, Вольфов, 2008).

Виды семейства Dolichopodidae могут быть использованы для целей биоиндикации (Негроров, 1965; Gelbič, Olejníček 2011), поскольку каждый вид имеет узкие пределы экологической толерантности, в связи с чем являются удобными объектами для биомониторинга, как для характеристики местообитаний, так и для оценки последствий антропогенного загрязнения.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

### 2.1. Материалы исследования

Материалом для настоящего исследования послужили материалы коллекции ЗИН РАН, Зоомузея МГУ, ряда коллекций из музеев Западной Европы и кафедры экологии и систематики беспозвоночных животных ВГУ (Коллекционный фонд насекомых ЦЧР), в том числе коллекция препаратов крыльев *Dolichopodidae*, а также сборы автора, которые проводились в 2011–2015 годах на территории Центрально-черноземного государственного заповедника имени профессора В.В. Алёхина, «Воронинского» заповедника Тамбовской области, Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника, в окрестностях села Мирофановка Кантемировского района Воронежской области, на территории г. Воронежа, в окрестностях города Брянск. Были учтены также литературные данные.

Для изучения морфометрии также были использованы иллюстрации из опубликованных работ ряда авторов (Негробов с соавт., 1978а, б, 1995а; Becker, 1921; Bickel, 1987а, б, с, 1988, 1994, 1999а, б, 2004а, б, 2005, 2006, 2012, 2013; Brooks, 2005а, б, 2008; Evenhuis, 2002, 2004, 2005, 2007; Grichanov 1997а, б, 1998а, б, с, d, e, f, j, 1999, 2000, 2004b, 2008, 2009, 2010с, 2011b, c, d; Grichanov et al., 2011 d; Grootaert, Meuffels, 1987, 1989, 1997а, б, с, 1998а, б, 2011а, б; Grootaert, Puniamoorthy, 2014; Hardy, Kohn, 1964; Hollis, 1964; Lamb, 1922; Liu et al., 2013; Meuffels, Grootaert, 1987, 1988а, б, 1991b, 1997, 2002, 2007; Naglis, 2001а, б, 2002а, б, с, 2003а, б, 2010а, б, 2011; Negrobov, Grichanov, 2005; Key to the Palaearctic species ..., 2012; Olejníček, 1999, 2005; Parvu, 1989; Pollet, 2005а, б; Robinson, 1964, 1965, 2003; Takagi, 1965; Wang et al., 2004, 2005, 2006а, б, 2008, 2012, Woodley, 1996; Yang, 1998 а, б, с, 1999 а, с; Yang et al., 1998с, 1999b, 2011а, б, d, e, f, j, h, 2002 а, б, с, 2005, 2011; Zhang et al., 2003).

Был проведен анализ морфологии самцов 1199 видов из 225 родов, 17 подсемейств Dolichopodidae (см. Приложение 1), в том числе 617 видов по коллекционному материалу и 582 вида на основании литературных данных.

Состав выборок, анализируемых в работе, формировался с учётом родового и видового состава подсемейств мировой фауны. Так, количество взятых для анализа видов в каждом из подсемейств было пропорционально количеству видов в подсемействах мировой фауны: Achalcinae – 2,2%, Antyxinae – 0,3%, Babindellinae – 0,1%, Diaphorinae – 13,7%, Dolichopodinae – 18,0%, Hydrophorinae – 10,5%, Enliniinae – 0,8%, Kowmunginae – 0,3%, Medeterinae – 7,7%, Neurigoninae – 5,7%, Peloropeodinae – 5,1%, Plagioneurinae – 0,08%, Rhapsiinae – 6,3%, Sciapodinae – 15,0%, Stolidosomatinae – 0,7%, Sympycninae – 13,2%, Xanthochlorinae – 0,5%. Родовой состав подсемейств был представлен максимально полно. Был проведён анализ 90% известных в настоящее время родов Dolichopodidae.

Для характеристики родов по возможности учитывалась морфология типового вида и дополнительных видов из всех биогеографических областей распространения данного рода.

В качестве группы сравнения были рассмотрены 20 видов, принадлежащих к подсемействам Microphorinae и Parathalassinae (семейство Dolichopodidae “sensu lato”) и семейству Empididae.

Сбор насекомых осуществлялся во всех основных местах обитания двукрылых семейства Dolichopodidae: хвойные, широколиственные и смешанные леса, пойменные луга, балки и овраги, в том числе по берегам эвтрофных и олиготрофных болот, озёр и рек, степные участки. Также были исследованы антропогенно изменённые ландшафты, а именно пастбища, лесополосы, берега искусственных водоёмов, территории в санаториях и парках.

Для отлова насекомых использовались воздушные энтомологические сачки, насекомые из которых извлекались с помощью эксгаустера. Диаметр сачка для кошения составлял 30 см, для индивидуального отлова – 18 см. Для дальнейшего

умерщвления насекомых использовалась морлка, в качестве анестезирующего вещества применялся хлороформ.

Также использовались жёлтые ловушки Мерике. Для отлова насекомых таким способом в ярко-жёлтые одноразовые пластиковые тарелки диаметром 165 мм наливалась вода с небольшим количеством детергента (шампуня). Тарелки расставлялись в местах предполагаемого обитания насекомых. Через 4–7 часов вода из тарелок сливалась, насекомые переносились в контейнеры для хранения, на фильтровальную бумагу.

Монтировка материала производилась по общепринятым в энтомологии методам (Штакельберг, 1969; Энтомологические и фитопатологические коллекции ..., 1980; Голуб, 1996; Гричанов, Махоткин, 2007). Перед монтировкой крылья насекомых расправлялись. Экземпляры накалывались на энтомологические булавки № 000–00. Булавка втыкалась в среднеспинку, несколько отступая от средней линии, мелкие особи наклеивались на треугольники из картона, чтобы не были повреждены морфологические структуры.

Для всех собранных экземпляров составлялись географические и экологические этикетки. Географические этикетки включали: название населённого пункта или расстояние от него в километрах с указанием направления по отношению к сторонам света, название крупного географического объекта (озера, реки, урочища и т.д.), название крупной административной единицы. Экологические этикетки включали сведения о конкретных условиях, в которых были собраны насекомые (болото, опушка леса, лус, берег реки и т.д.). Дополнительные сведения о местах сбора, погодных и экологических условиях, разнообразии растительного сообщества указывались в полевом дневнике. После проведения диагностики собранных экземпляров также составлялась определительная этикетка.

Видовая диагностика производилась по определительным таблицам, соержащимся в работах А.А. Штакельберга (1933), О.П. Негрובה и А.А.

Штакельберга (1968), И.Я. Гричанова с соавторами (Grichanov et al., 2011d), определительные таблицы для отдельных родов: *Melanostolus* (Olejníček, Barták, 1999), *Campsicnemus* (Grichanov, 2009b), *Teuchophorus* (Grichanov et al., 2012), *Hercostomus* (Negrobov, Nechay, 2009; Negrobov et al., 2008, 2012; Key to the Palaearctic species ..., 1012), *Xanthochlorus* (Негробов, 1978б), самок *Dolichopus* (Kornev, Negrobov, 2012).

Также производилось изготовление постоянных препаратов антенн и крыльев, и временных препаратов гипопигия самца, претарсуса и тиббиального органа. Постоянные препараты были помещены на этикетированные предметные стёкла, временные препараты хранились в пробирках в глицерине.

Принятая в данной работе номенклатура изложена Дж.М. Камингом и Д.М. Вудом (Cumming, Wood, 2009) и принята в большинстве современных работ по морфологии и систематике Dolichopodidae.

Для визуального исследования экземпляров и препаратов использовались оптический микроскоп МБИ-3, стереоскопический бинокляр МБС-10. С помощью цифрового микроскоп «Профи» М100 и цифрового фотоаппарата Canon А-610, а также рисовального аппарата Ра-4 были сделаны фотоснимки и рисунки препаратов и экземпляров для дальнейшей оценки морфометрических признаков. Измерения по цифровым фотографиям и рисункам проводились в дополнении CADtracker программы Adobe Illustrator.

## 2.2. Изученные признаки

Для сравнительной характеристики таксонов семейства было изучено 127 признаков, из которых 50 признаков морфологии и 77 морфометрических признаков (22 признака морфометрии были использованы впервые).

А именно, для изучения морфологии было выделено:

1) 5 признаков строения антенн: положение аристы, опушение аристы, наличие щетинок на первом членике, наличие выростов на втором членике, форма третьего членика.

2) 13 признаков морфологии головы: расположение антенн, расположение постокулярных щетинок, форма затылка, наличие теменных и затеменных щетинок, высота лица по отношению к нижнему краю глаз, форма наличника и форма его нижнего края, наличие лицевого шва, опушение глаз, форма внутреннего края глаз, форма лица, наличие теменной вырезки.

3) 6 признаков расположения жилок и формы крыла крыла: форма  $dm-cu$ ,  $R_{4+5}$ ,  $M_{1+2}$ , наличие  $bm-cu$ , анальной жилки и анального угла (Рисунок 2 А).

4) 8 признаков строения брюшка самцов: форма брюшка, количество видимых сегментов, форма VII абдоминального сегмента, VI и VII тергитов, VIII стернита, наличие щетинок на VIII стерните, наличие выростов на стернитах.

5) 8 признаков особенностей строения гипопигия: форма церок, сурстилей и апикального эпандриального выроста, гипандрий слит с эпандрием либо отделён от него, расположение церок и форамена, наличие щетинок на сурстилях и эпандриальных выростах.

6) 10 признаков расположения хетотаксии торакса (Рисунок 1 Б): наличие акростихальных щетинок ( $ac$ ) и количество их рядов; количество пар дорсоцентральных щетинок ( $dc$ ); количество пришовный интраалярных щетинок ( $sr$ ); наличие плечевых щетинок ( $h$ ); наличие и количество заплечевых щетинок ( $ph$ ); наличие и количество нотоплевральных щетинок ( $npl$ ); наличие сутуральной (шовной) щетинки ( $su$ ); количество супраалярных (надкрыловых) щетинок ( $sa$ ); количество посталярных щетинок ( $pa$ ); количество и степень развития скутелярных щетинок ( $sc$ ).

Для изучения морфометрии было выделено:

1) 5 признаков размеров частей антенн: длины первого, второго, третьего членика усиков, аристы, а также высота третьего членика усиков у основания;



2) 9 признаков отношения размеров головы: ширина головы (по крайним латеральным точкам глаз), ширина лица на уровне усиков, высота лица, высота темени, высота наличника, расстояние между усиками, расстояние между глазковыми щетинками, расстояние между теменными щетинками, расстояние между глазковой и теменной щетинками (Рисунок 1 А);

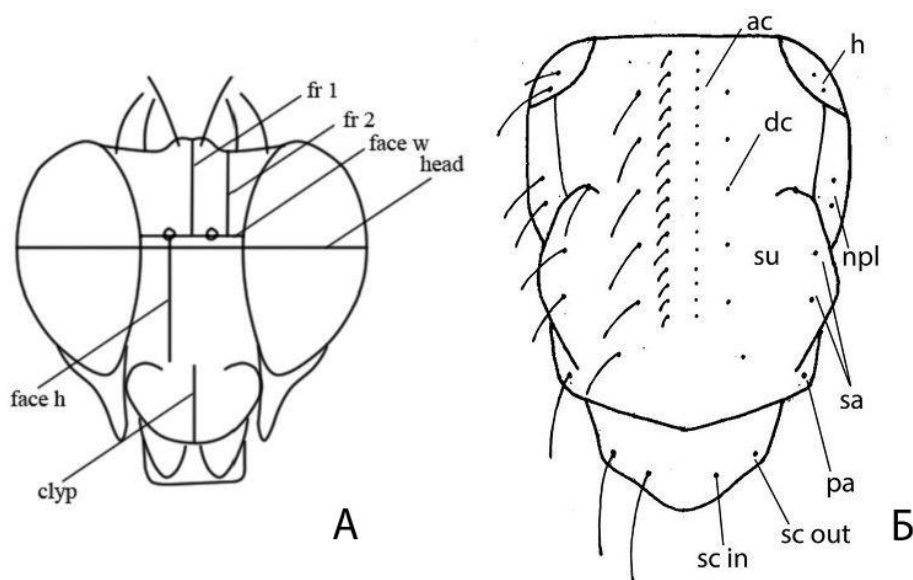


Рисунок 1 – Изученные признаки головы и хетома торакса Dolichopodidae.

А – морфометрические признаки головы (на примере *Chrysosoma leucorogon*): fr 1 – высота лба + высота темени, fr 2 – высота лба, face w – ширина лица на уровне антенн, head – ширина головы, face h – высота лица, clyp – высота наличника;

Б – расположение щетинок на среднеспинке и щитке (на примере *Hydrophorus borealis*): ac – акростихальные, dc – орсоцентральные, h – плечевые, npl – нотоплевральные, sa – супраалярные, pa – посталярные, sc out – внешние скутеллярные, sc in – внутренние скутеллярные.

5) 8 признаков строения гипопигия (Рисунок 2 Б): высота и длина эпандрия, длина сурстилей (дорсальной и вентральной долей), длина церок, длина гипандрия, длина апикального и дорсовентрального эпандриальных выростов;

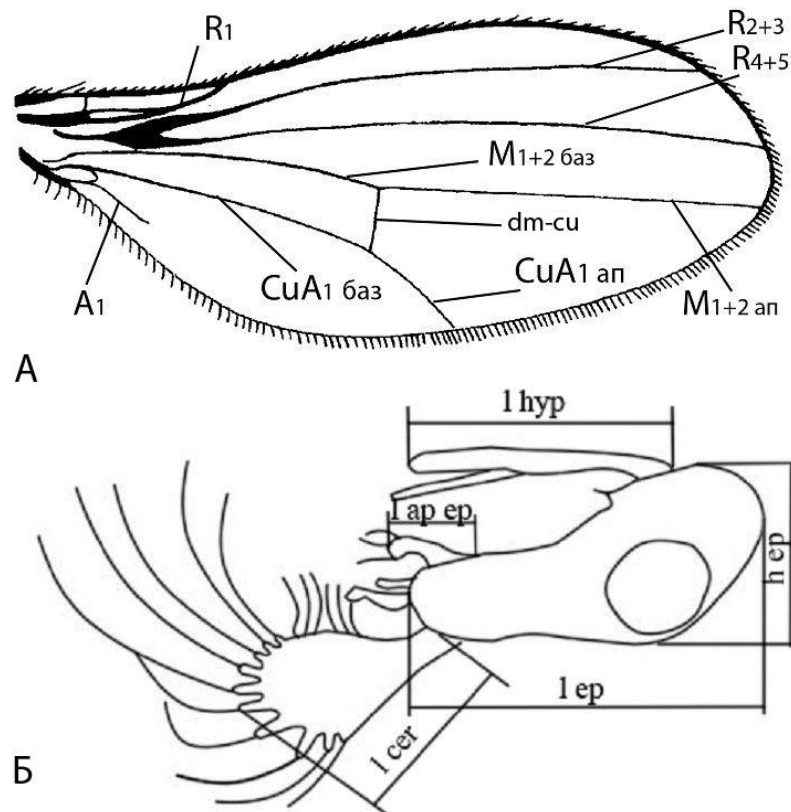


Рисунок 2 – Изученные признаки крыла и гипопигия Dolichopodidae.

**А** – морфометрические признаки крыла (на примере *Hydrophorus borealis*):  $R_1$  – длина первой радиальной жилки,  $R_{2+3}$  – длина второй радиальной жилки,  $R_{4+5}$  – длина третьей радиальной жилки,  $M_{1+2}$  баз – длина базального отрезка медиальной жилки,  $M_{1+2}$  ап – длина апикального отрезка медиальной жилки, dm-cu – длина дистально медиально-кубитальной жилки,  $CuA_1$  баз – длина базального отрезка кубитальной жилки,  $CuA_1$  ап – длина апикального отрезка кубитальной жилки,  $A_1$  – длина анальной жилки;

**Б** – морфометрические признаки гипопигия (на примере *Ethiomyia chalybea*): l hyp – длина гипандрия, l ep – длина эпандрия, h ep – высота эпандрия, l cer – длина церок, l ap ep – длина апикального эпандриального выроста.

б) 21 признак морфометрии габитуса: *Голова*: высота головы; ширина головы в профиль, длина антенн; *грудь*: высота груди от верхнего края переднего тазика до верхней точки груди, длина груди; *брюшко и гениталии*: длина брюшка

до VII абдоминального сегмента; длина VII абдоминального сегмента, высота I абдоминального сегмента, высота V-VI абдоминальных сегментов, длина гипопигия; *крыло*: длина крыла от основания до апикального края, ширина крыла в базальной части, ширина крыла в центре; *ноги*: длина передних, средних и задних бёдер, длина передних, средних и задних голеней, длина передних, средних и задних лапок, ширина заднего бедра.

### 2.3. Статистическая обработка данных

Для изучения структуры внутренних взаимосвязей между морфометрическими признаками, выявления коррелирующих факторов и выделения основных компонент изменчивости в семействе среди всех возможных относительных морфометрических признаков был использован факторный анализ. На данном этапе отбрасывались признаки, имеющие малую дисперсию.

Разложение дисперсии на компоненты (Любищев, 1986) выявило таксономические уровни, на которых наблюдалась максимальная изменчивость признаков. Изначально для каждого из подсемейств были рассчитаны такие показатели как: медиальное значение состояния признака, расстояние между верхним и нижним квантилями, а также выбросы, т.е. значения, превышающие верхний или нижний квантиль в 1,5 и более раз. Выбросы анализировались аналогично на более низких таксономических уровнях.

Для математической обработки данных было проведено кодирование признаков. Полярность признаков определялась в соответствии с имеющимися литературными данными (Маслова, Негробов, 1996; Негробов, 1979, 1981, 1986; Zhang, Yang, 2005; Sinclair, Cumming, 2006; German et al., 2011), а также с использованием традиционных критериев (Песенко, 1991; Расницын, 2002). Сравнительный анализ, проведённый с учётом морфологии доказано эволюционно более ранних групп (Wiegmann et al., 2003; Sinclair, Cumming, 2006),

позволил выявить плезиоморфные состояния признаков и построить ряды трансформации состояний признаков.

Состояния признаков для всех изученных родов были занесены в матрицу, которая была использована для анализа распределения признаков у таксонов, а также для построения дендрограмм. Для построения дендрограмм в качестве основной использовали матрицу состояний признаков видов 195 родов, о которых имелась наиболее полная информация (Рисунок 1.В.). Деревья строились методами невзвешенного среднего, Варда и ближайшего соседа, в качестве меры сходства было использовано евклидово расстояние Жаккара. Бутстреп-поддержка производилась на основе 1000 повторностей. Для построения дендрограмм с помощью дистанционных методов использовалась программа Past 3.10. Для визуализации морфометрических данных использовались графики медиального теста программы Statistica 10.

### ГЛАВА 3. МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ И ЭЛЕМЕНТЫ СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ СЕМЕЙСТВА *DOLICHOPODIDAE*

Факторный анализ выявил наличие четырёх главных факторов, обуславливающих основную часть изменчивости в семействе *Dolichopodidae*. Первому фактору соответствует направление максимальной вариации в пространстве переменных (18,3% от общей дисперсии), в его состав входят морфометрические признаки крыльев, а именно отношение длины крыла к его высоте, а также отношение базального и апикального отрезков жилок  $CuA_1$  и  $M_{1+2}$ .

Во второй фактор, составляющий 12,8% от общей дисперсии, входят показатели вариации морфометрических признаков гениталий самцов. Наиболее значимы такие признаки как относительные длины эпандрия, церок и сурстилей.

К третьему фактору изменчивости могут быть отнесены признаки морфометрии габитуса (отношение длины брюшка к высоте первого абдоминального сегмента и однонаправленного с ним признака – относительная длина груди), которые обуславливают 11,5% общей дисперсии. Четвёртый фактор изменчивости – это строение антенн, главным образом, строение третьего членика, которое также можно отнести к важным диагностическим признакам семейства (8,3% от общей дисперсии).

Другие морфометрические признаки могут быть использованы в семействе в частных случаях и для диагностики отдельных таксонов.

#### 3.1. Крылья

Представителей семейства *Dolichopodidae* имеют крылья овальной формы, примерно такой же длины, как тело (Рисунок 3). Однако имеются некоторые

родовые различие в соотношениях длины и ширины крыла. Иногда крылья рудиментарные – у одного вида *Apterachalcus* крылья и жужжальца отсутствуют, крылья у вида *Papalacta* (Эквадор) рудиментарные (Bickel, 2006).

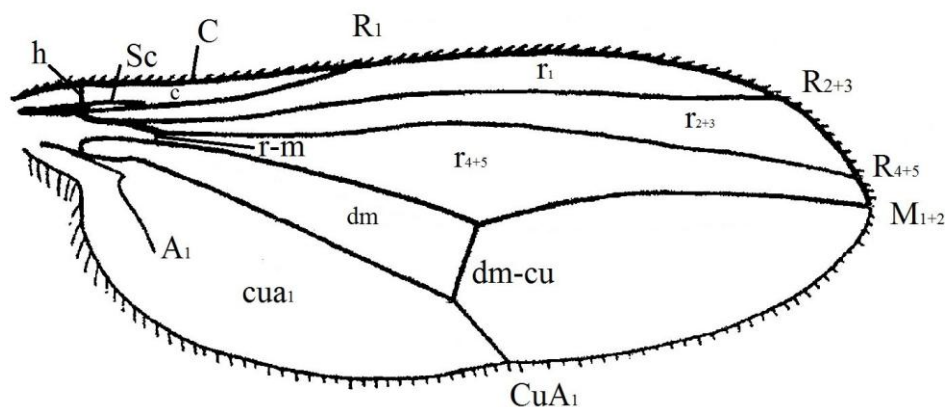


Рисунок 3 – Морфология крыла Dolichopodidae.

Жилки: C – костальная, Sc – субкостальная, R<sub>1</sub>, R<sub>2+3</sub>, R<sub>4+5</sub> – радиальные, M<sub>1+2</sub> – медиальная, CuA<sub>1</sub> – кубитально-анальная, A<sub>1</sub> – анальная.

Поперечные жилки: r-m – радиально-медиальная, dm-cu – дистальная медиально-кубитальная, h – плечевая.

Ячейки: c – костальная, r<sub>1</sub>, r<sub>2+3</sub>, r<sub>4+5</sub> – радиальные, dm – дистально-медиальная, cua<sub>1</sub> – передняя кубитальная.

Мембрана крыльев обычно прозрачная, но иногда затемнённая, с коричневым пигментом. Так могут быть затемнены радиальные ячейки (*Dolichophorus*), апикальная часть крыла *Campsicnemus*), крылья затемнены в большей своей части (*Scellus*). Данный признак является видовым, но может варьировать и внутри вида.

Костальная жилка обычно продолжается до места соединения с медиальной жилкой, редко – доходит только до R<sub>4+5</sub> (виды *Asyndetus*). Субкостальная жилка Sc заканчивается, вливаясь в радиальную жилку R<sub>1</sub> у её начала, за исключением видов *Hydrophorinae*, у которых субкостальная жилка вливается в радиальную примерно в середине последней. Утолщение костальной жилки также является

видовым признаком. Радиальные жилки ( $R_1$ ,  $R_{2+3}$ ,  $R_{4+5}$ ) возникают у уровня поперечной плечевой жилки  $h$  или очень близко к нему.

Радиальная жилка  $R_{4+5}$  не разветвлена. Медиальная жилка ( $M_{1+2}$ ) прямая до места пересечения с поперечной жилкой  $dm-cu$ , в ряде случаев изогнута в апикальной части. У видов подсемейства *Sciarodinae* медиальная жилка образует вилку в вершинной части крыла. У остальных видов вилки не наблюдается, либо она имеется в зачаточном состоянии (*Dolichopus griseipennis*). Также как видовой диагностический признак используется отношения длины основной части наружного отрезка медиальной жилки к длине вершинной части того же отрезка.

Радиальная жилка  $R_{4+5}$  и медиальная жилка  $M_{1+2}$  обычно идут параллельно друг другу, однако, могут сходиться в апикальной части (к примеру, у некоторых видов *Hercostemus*, *Hypophylus*) либо расходятся апикально (виды *Enlinia*).

Поперечная жилка  $dm-cu$  короткая, у некоторых видов располагается в апикальной части крыла, либо примерно в середине крыла, однако, может находиться ближе к базальной. Также поперечная жилка  $dm-cu$  может быть дуговидно изогнута, вогнута в середине по направлению к основной части крыла, либо прямая. Поперечная радиомедиальная  $r-m$  находится в базальной части крыла либо отсутствует. Анальная жилка  $A_1$  у ряда видов уменьшена, представлена слабой складкой или отсутствует.

### **Achalcinae**

Крылья представителей подсемейства овальные, их длина в 2,2–2,5 раз превосходит ширину. Различия на родовом уровне наблюдаются по показателю отношения длины крыла к длине отрезка  $C$  от основания крыла до места впадения  $R_1$ . Так, максимальное значение данного отношения характерно для видов *Achalcus* (от 5 до 6), от 4,2 до 5 – для видов *Australachalcus*, а минимальное имеют виды *Scepastopyga* – около 4,2.

Костальная жилка доходит до  $M_{1+2}$ , однако у рода *Scepastopyga* заканчивается после  $R_{4+5}$ , но не доходит до  $M_{1+2}$ .  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  прямые, параллельные

в апикальной части крыла, редко – у видов *Australachalcus*  $R_{4+5}$  направлена чуть вверх или к  $M_{1+2}$ . Относительные длины отрезков костальной жилки от  $R_{2+3}$  до  $R_{4+5}$  и от  $R_{4+5}$  до  $M_{1+2}$  стабильны в пределах подсемейства и не обнаруживают статистически достоверных закономерностей.

Базальный отрезок  $CuA_1$  может быть как равен по длине апикальному, так и превосходить его в несколько раз – такая видовая изменчивость особенно значительная в пределах рода *Australachalcus*.

Длина  $dm-cu$  стабильна в пределах подсемейства и обычно не превышает длину апикального отрезка  $CuA_1$ .  $dm-cu$  прямая, перпендикулярная или почти перпендикулярная продольной оси крыла. Анальный угол обычно не развит,  $A_1$  отсутствует.

#### **Antyxinae, Babindellinae**

Крылья видов овальные, длина в 2,5 и более раз превышает ширину крыла.  $R_{4+5}$  до  $M_{1+2}$  параллельны апикально. Апикальный отрезок  $CuA_1$  длинее  $dm-cu$ . Метрические показатели крыла схожи для обоих подсемейств, однако, у видов *Antyxinae* значительно больше относительная длина отрезка  $C$  от  $R_{4+5}$  до  $M_{1+2}$ .

#### **Diaphorinae**

Отношение длины крыла к его ширине у представителей подсемейства стабильно и составляет  $2,25 \pm 0,23$ .  $A_1$  обычно хорошо развита.  $M_{1+2}$  и  $R_{4+5}$  у вершины крыла параллельны.  $M_{1+2}$  может быть более или менее явно S-образно изогнута у видов *Argyra* и *Asyndetus*.  $dm-cu$  обычно прямая, расположена под углом 0-30 градусов по отношению к поперечной оси крыла, однако отсутствует у некоторых видов *Asyndetus*. Анальный угол развит у всех представителей подсемейства, за исключением рода *Phasmaphleps*.

Виды *Asyndetus* характеризуются укороченной костальной жилкой, которая доходит до места слияния с  $R_{4+5}$ , а также могут быть выделены в подсемействе по такому параметру, как относительная длина  $C$  между местами слияния с  $R_{3+4}$  и  $M_{1+2}$ . Отношение ширины крыла к данному промеру составляет для видов *Asyndetus*  $2,01 \pm 0,19$ , тогда как для других родов семейства превышает 3.



Соотношение апикального и базального отрезков  $M_{1+2}$  позволяет достоверно отделить род *Asyndetus* ( $4,06 \pm 1,72$ ) от родов *Acropsilus* ( $1,64 \pm 0,25$ ) и *Argyra* ( $1,17 \pm 0,32$ ). Среди других выделяется также вид *Phasmaphleps*, имеющий очень короткий базальный отрезок  $M_{1+2}$ .

Диагностическое разделение видов *Asyndetus* и *Phasmaphleps* с видами *Chrysotus* и *Diaphorus* может быть произведено по показателю относительной длины базального отрезка  $CuA_1$ . Так для видов *Asyndetus* и *Phasmaphleps* характерно расположение  $dm-cu$ , наиболее близкое к основанию крыла.

На основании признаков жилкования крыльев в подсемействе *Diaphorinae* можно выделить «ядро» подсемейства, которое составляют виды *Diaphorus*, *Melanostolus*, *Acropsilus*, *Argyra* и *Chrysotus*. Виды *Asyndetus* и *Phasmaphleps* выделяются по базальному расположению  $dm-cu$ .

### **Dolichopodinae**

Отношение длины крыла к его ширине у представителей подсемейства разнообразно в подсемействе, так в родах, в том числе встречаются виды с относительно короткими крыльями (некоторые виды *Hercostomus*), так и виды с удлинёнными крыльями (виды *Tachytrechus*, *Muscidideicus*).

$M_{1+2}$  и  $R_{4+5}$  у вершины крыла сближающиеся либо параллельные.  $M_{1+2}$  прямая или более или менее S-образно изогнута у видов, в ряде случаев имеется также зачаток  $M_2$ .  $dm-cu$  обычно прямая, расположена под углом 0-30 градусов по отношению к поперечной оси крыла.  $A_1$  обычно хорошо развита, степень развития анального угла варьирует в пределах родов.

Интервалы метрических признаков родов стабильны в пределах подсемейства. Статистически значимые различия не были выявлены.

### **Enliniinae**

Крылья у видов подсемейства укороченные относительно остальных *Dolichopodidae*. Длина апикального отрезка  $CuA_1$  превышает длину  $dm-cu$ , их соотношение также может быть использовано как приктерий для выделения подсемейства. Однако соотношение длин базального и апикального отрезка  $CuA_1$

относительно высокое ( $3,90 \pm 0,46$ , тогда как наиболее часто встречающиеся в семействе значения данного соотношения –  $2,00 \pm 0,23$ ).  $M_{1+2}$  и  $R_{4+5}$  у вершины крыла параллельные.

### **Hydrophorinae**

Крылья представителей подсемейства Hydrophorinae обычно удлинённые, могут быть затемнены полностью или частично.  $M_{1+2}$  и  $R_{4+5}$  у вершины крыла сближающиеся либо параллельные.  $M_{1+2}$  обычно прямая, редко слабо S-образно изогнута у видов. dm-cu также прямая, иногда изогнута у видов *Liancalus*, расположена под углом 0-40 градусов по отношению к поперечной оси крыла (60 для видов *Liancalus*).  $A_1$  короткая либо редуцирована, степень развития анального угла варьирует в пределах родов.

Виды *Scellus* значимо выделяются по наиболее короткому отрезку костальной жилки между местами слияния с  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$ . Отношение ширины крыла к данному отрезку составляет  $9,81 \pm 2,30$  (для остальных родов подсемейства  $4,89 \pm 1,20$ ).

Критериями для выделения видов *Liancalus* являются, во-первых, отношение длины базального отрезка  $M_{1+2}$  к длине апикального отрезка  $M_{1+2}$ , равное  $2,13 \pm 0,53$  (для остальных видов Hydrophorinae – не более 1,50). Во-вторых, отношение длины dm-cu к длине апикального отрезка  $CuA_1$ , равное  $4,74 \pm 0,53$  (характерное значение для подсемейства –  $1,50 \pm 1,44$ ).

Укороченная жилка  $R_1$  характерна для видов *Thinolestris* – в данном случае отношение длины крыла к длине  $R_1$  максимально для подсемейства и составляет более 5,5 (для остальных видов – 2,34 до 4,70).

### **Kowmunginae**

По морфологии крыльев виды подсемейства обладают значительным сходством с видами Medeterinae, однако  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  параллельны апикально, а также для видов Kowmunginae характерны более удлинённые крылья.  $M_{1+2}$  и dm-cu прямые, dm-cu расположена строго перпендикулярно по отношению к

продольной оси крыла. Анальная жилка обычно не развита, анальный угол развит у видов *Phacaspis*.

### **Medeterinae**

Отношение длины крыла к ширине составляет  $2,30 \pm 0,23$ . dm-си обычно прямая, расположена под углом 0–40 градусов к поперечной оси крыла, отсутствует у рода *Atlatlia*.  $M_{1+2}$  и  $R_{4+5}$  у вершины крыла параллельные или сближающиеся.  $A_1$  и анальный угол могут быть развиты либо редуцированы.

С помощью показателя относительной длины С между местами слияния с  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$  возможно выделить виды *Microchrisotus* и *Microcyrtura*, для которых характерна максимальная в подсемействе длина отрезка костальной жилки между местами слияния С с  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$  (отношение ширины крыла к данному промеру близко к единице). Виды *Atlatlia* и *Maipomyia*, напротив, выделяются по укороченному отрезку костальной жилки, значение исследуемого параметра составляет 3,92–4,06.

Значимых различий по показателям относительной длины апикальных отрезков  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$ , длины dm-си для подсемейства Medeterinae выявлено не было.

### **Neurigoninae**

Крылья у видов подсемейства Neurigoninae удлинённые, узкие. Отношение их длины к ширине составляет  $2,63 \pm 0,36$ . dm-си прямая, располагается под углом 20–40 градусов по отношению к поперечной оси крыла.  $M_{1+2}$  S-образно изогнута,  $R_{4+5}$  в апикальной части направлена вниз, таким образом  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  в большинстве случаев сближены апикально. Анальная жилка у видов *Neurigona* длинная, доходит до края крыла и образует анальную ячейку. Анальный угол чаще всего редуцирован.

Такие признаки, как относительная длина С между местами слияния с  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$ , относительная длина апикального отрезка  $CuA_1$  и относительная длина dm-си, пригодны для подразделения подсемейства на группы.

Виды *Oncopygius*, *Viridigona*, *Bickelomyia*, *Neurigona* образуют группу на основании признаков относительно длинного отрезка костальной жилки между местами слияния с  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$  и относительно короткого отрезка костальной жилки между местами слияния с  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$ , редуцированного анального угла и развитой анальной жилки.

Редуцированной анальной жилкой, развитым анальным углом, относительно длинному отрезку костальной жилки между местами слияния с  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$  и относительно короткому апикальному отрезку  $CuA_1$  характеризуются представители родов *Dactylomyia*, *Neotonnoria* и *Macroductylomyia*.

Виды *Coeloglutus* и *Paracoeloglutus* выделяются на основании таких признаков как относительно длинный отрезок  $C$  между местами слияния с  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$ , относительно короткого отрезка  $C$  между местами слияния с  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  и редуцированной  $A_1$ . Виды *Argentina* выделяются в подсемействе благодаря нетипичному сочетанию удлинённого отрезка  $C$  между местами слияния с  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$ , короткого апикального отрезка  $CuA_1$  и редуцированного анального угла.

### **Peloropecodinae**

Среди представителей подсемейства Peloropecodinae выделяются виды с относительно удлинёнными крыльями (*Discopygella*, *Griphophanes*, *Teuchophorus*), так и виды с относительно короткими крыльями (*Guzeriplia*), тогда как для видов *Chrysotimus*, *Nepalomyia*, *Peloropecodes* характерны промежуточные значения критерия.

Относительная длина  $C$  между местами слияния с  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  может быть использована для подразделения родов на две группы. В первую входят виды с отношением ширины крыла к данному отрезку менее 4. Это виды *Griphophanes*, *Nadromerella*, *Teuchophorus*. Остальные исследованные виды относятся ко второй группе, с относительно длинным отрезком  $C$  между местами слияния с  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$ . Для выделения групп родов внутри подсемейства также возможно использовать признак относительной длины апикального отрезка  $CuA_1$  жилки.

Также для представителей подсемейства характерная прямая  $dm-cu$ , расположенная под углом 0–20 градусов по отношению к поперечной оси крыла.  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  параллельны апикально, не изогнутые.

### **Plagioneurinae**

Виды *Plagioneurus* отличаются резко изогнутой  $M_{1+2}$ , из-за чего  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  сближены апикально.  $dm-cu$  расположена под углом 10–70 градусов по отношению к поперечной оси крыла. По метрическим показателям, касающимся базального и апикального отрезков  $CuA_1$  и  $M_{1+2}$  жилок и  $dm-cu$  виды *Plagioneurus* не выделяются в семействе.

### **Rhaphiinae**

Критерий относительной длины крыла позволяет выделить в подсемействе Rhaphiinae группу видов *Ngirhaphium* и *Physopiga*, у которых отношение длины крыла к его ширине более 2,6.

$dm-cu$  видов подсемейства обычно прямая, либо слегка вогнутая, расположена под углом 0–40 градусов по отношению к поперечной оси крыла.  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  параллельны апикально или сближающиеся,  $M_{1+2}$  обычно S-образно изогнута.  $R_{4+5}$  слегка изогнута книзу, либо прямая.

Виды *Ngirhaphium* также обладают явным аркообразным изгибом  $M_{1+2}$  вверх, вследствие чего отрезок костальной жилки между местами слияния с  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$  укороченный. Изгибом  $M_{1+2}$  также присутствует и у других представителей подсемейства, однако не так явно выражен. Отличительной особенностью видов *Physopiga* является укороченная  $dm-cu$  (отношение  $dm-cu$  к апикальному отрезку  $CuA_1$  около 0,2, и более 0,4 для остальных родов подсемейства). Также характерны следующие признаки: отношение длины крыла к его ширине более 2,8 (менее 2,6 для подсемейства); отношение длины базального отрезка  $CuA_1$  к апикальному отрезку той же жилки более 3,5 (менее 3 для подсемейства).

### **Sciapodinae**

Крылья представителей подсемейства обычно прозрачные, хотя иногда встречаются виды с затемнёнными крыльями или с коричневыми пятнами, в ряде случаев – полностью затемнены (*Amblypsilopus zonatus* и *A. cooki*, *Austrosciapus triangulifer*). Также затемнённые пятна на крыльях могут быть более или менее сильно проявлены даже в пределах представителей одного вида (Bickel, 1994).

Крылья Sciarodinae обычно удлинённые. Отношение длины крыла к его высоте является наиболее стабильным показателем морфометрии крыльев для подсемейства. Данный показатель может быть использован для диагностики видов *Amesorrhaga*, *Chrysosoma*, *Dytomyia*, *Mesorrhaga*, *Naufaga*, *Negrobovia*, *Sciapus*, относительная длина крыльев которых менее 2,6, в то время как у видов *Plagiozopelma*, *Heteropsilopus*, *Chrysosoma* данный показатель значимо больше 2,6.

Ещё одной характерной особенностью представителей подсемейства является неполная жилка Sc – она либо слита с  $R_1$ , либо отделена, но тогда не доходит до C.

Относительная длина костальной жилки между вершинами  $R_1$  и  $R_{2+3}$  явно варьирует как в подсемействе в целом, так и в некоторых родах (*Amblypsilopus*, *Chrysosoma*, *Condylostylus*, *Parentia*). Данный показатель можно использовать для разделения родов. Особенно значимо это проявляется для видов *Heteropsilopus* ( $0,68 \pm 0,03$ ), *Dytomyia* (0,74), *Naufaga* (0,63), *Pilbara* (0,61), где данный показатель значимо больше 0,55, т.е. длина крыла в 1,66 и менее раз превышает длину костальной жилки между вершинами  $R_1$  и  $R_{2+3}$ . Для родов *Amesorrhaga* ( $0,48 \pm 0,05$ ), *Mesorrhaga* ( $0,43 \pm 0,02$ ), характерно, что длина крыла примерно в 2 раза превышает длину костальной жилки между вершинами  $R_1$  и  $R_{2+3}$ .

Присутствие  $M_1$  является одним из самых явных отличительных признаков Sciarodinae. У видов подсемейства имеется жилка  $M_1$ , которая редуцирована у остальных Dolichorodidae. Обычно она формирует более или менее плавную дугу, но встречается резко изогнутая в вершинной части  $M_1$ . Для формализации признака была измерена величина угла, образованного  $M_1$ . Было выявлено, что

для большинства родов подсемейства типичны представители как с прямым углом, так и с тупым углом изгиба  $M_1$ . В то же время, все изученные виды *Chrysosoma*, *Krakatauia*, *Parentia* характеризуются более плавным изгибом  $M_1$ , образующий тупой угол.

Разветвление  $M_{1+2}$  встречается также у представителей подсемейства Dolichopodinae, что может свидетельствовать об симплезиоморфном происхождении признака.

Длина  $C$  между вершинами  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$  и вершинами  $R_{4+5}$  и  $M_1$  позволяет разделить некоторые роды Sciarodinae на две группы. К первой, которая характеризуется данным соотношением менее 4,0, предварительно относятся виды *Bickelia* (1,46), *Dytomyia* (3,04), *Naufaga* (2,56). Длина костальной жилки между вершинами  $R_{2+3}$  и  $R_{4+5}$ , превышающая отрезок между  $R_{4+5}$  и  $M_1$  более чем в 5 раз характерна для видов *Negrobovia* (6,39±0,86), *Sciapus* (6,54±0,57).

Форма  $dm-cu$  является стабильным признаком для групп видов и для ряда родов. Так,  $dm-cu$  прямая или только слегка изогнута у большинства видов Sciarodinae, но для ряда видов *Heteropsilopus* и *Chrysosoma* характерна сильно изогнутая  $dm-cu$ , почти S-образная, и иногда с зачатком редуцированной  $M_3$ .

Угол наклона  $dm-cu$  по отношению к продольной оси крыла значительно варьирует в пределах подсемейства. Наиболее стабилен данный признак для видов *Parentia* (40-50°), *Condylostylus* (40-50°), *Chrysosoma* (20-40°), *Krakatauia* (20-30°).

У большинства видов Sciarodinae имеется жилка  $bm-cu$  (отсутствует у видов *Mesorhaga*). Её наличие сближает виды Sciarodinae с видами Parathalassiinae и Empididae. Анальный угол развит у ряда видов Sciarodinae и является признаком видового уровня. У многих видов хорошо развито крылышко.

В целом для подсемейства Sciarodinae характерна укороченная апикальная часть  $CuA_1$ , ряд видов (*Amblypsilopus anomalicornis*, *Austrosciapus tumidus*, *Heteropsilopus intermedius*, *Krakatauia macalpinei*) имеет значительно укороченную апикальную часть  $CuA_1$ , когда отношение базальной части жилки к

апикальной равно 10 и более. Однако данный показатель имеет высокую степень вариативности и не может быть использован как диагностический на родовом уровне.

Морфометрия крыльев палеарктических видов *Sciarus* значительно отличается от морфометрии других представителей подсемейства, представленных преимущественно австралийскими видами. Таким образом, использовать морфометрию крыльев для диагностики мировой фауны *Sciarodinae* следует с осторожностью.

### **Stolidosomatinae**

Крылья представителей подсемейства значительно удлинённые (отношение длины крыла к ширине  $3,05 \pm 0,25$ ). Апикальный отрезок  $CuA_1$  обычно короче  $dm-cu$ , в ряде случаев  $CuA_1$  не доходит до края крыла.  $dm-cu$  прямая или вогнута к апикальному краю крыла.  $M_{1+2}$  более или менее явно изогнута вверх, апикально сближена с  $R_{4+5}$  базальный и апикальный отрезки примерно равны.

### **Sympycninae**

$M_{1+2}$  и  $R_{4+5}$  у вершины крыла обычно параллельные, однако сближаются у видов *Syntormon*.  $M_{1+2}$  прямая.  $dm-cu$  чаще прямая, расположена под углом 0-30 градусов по отношению к поперечной оси крыла. Наклон  $dm-cu$  в противоположную сторону выделяет в подсемействе виды *Teuchophorus*. Укороченный апикальный отрезок  $CuA_1$  жилки является критерием для выделения видов *Major* и *Sigmatineurum*.

### **Xanthochlorinae**

Для видов подсемейства характерны такие типичные для семейства в целом признаки морфологии крыльев, как: прямая  $dm-cu$ , слегка сходящиеся апикально  $R_{4+5}$  и  $M_{1+2}$ , отношение длины крыла к его ширине около 2,5, длина апикального отрезка  $CuA_1$  превышает длину  $dm-cu$ . Базальный отрезок  $CuA_1$  едва длиннее апикального.  $dm-cu$  практически перпендикулярна продольной оси крыла.



Подводя итоги сказанного выше, необходимо отметить, что в качестве признака для характеристики таксонов родового уровня может быть использована относительная длина крыла (Рисунок 4). По данному критерию также могут быть выделены роды подсемейств *Diaphorinae*, *Hydrophorinae*, *Rhaphiinae*, *Sympyrcinae*.

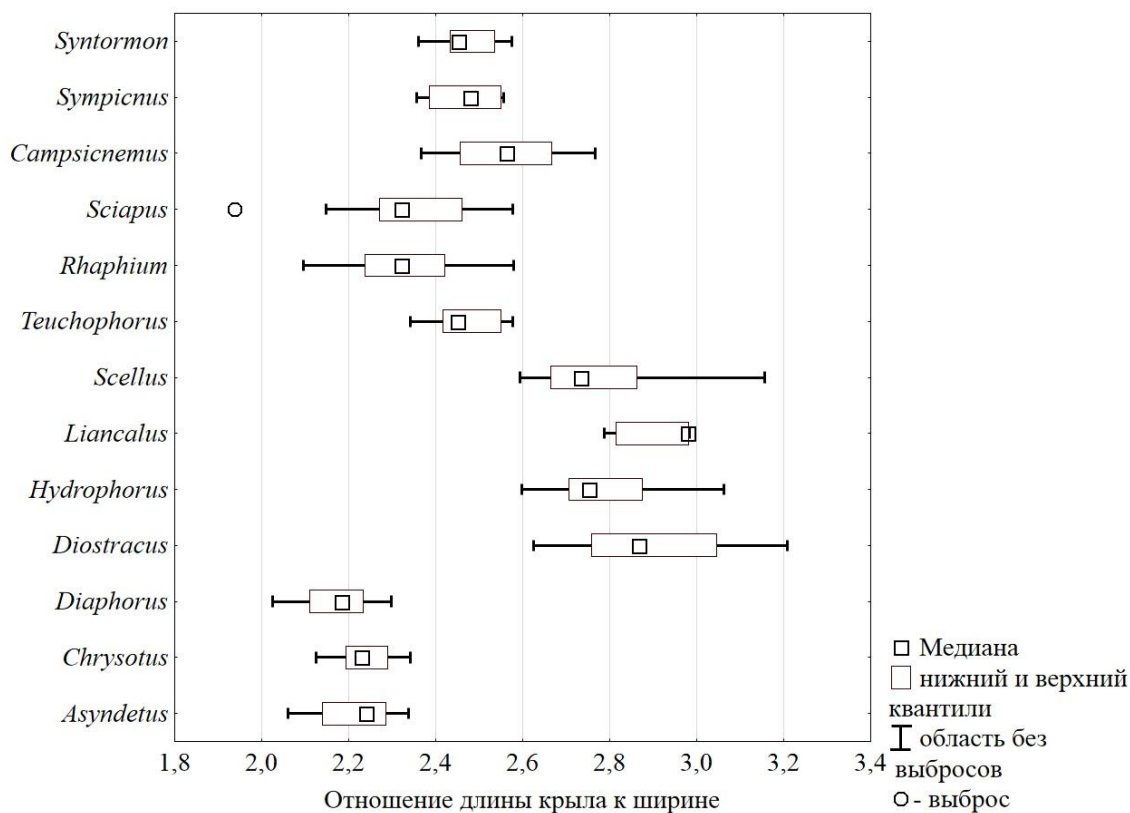


Рисунок 4 – Отношение длины крыла к его ширине в семействе *Dolichopodidae*.

Диагностическим признаком также может служить показатель отношения длины крыла к длине отрезка костальной жилки до места слияния с  $R_1$  (Рисунок 5). По данному критерию можно достоверно выделить роды подсемейств *Achalcinae*, *Diaphorinae*, *Dolichopodinae*, *Hydrophorinae*, *Neurigoninae*, *Rhaphiinae*.

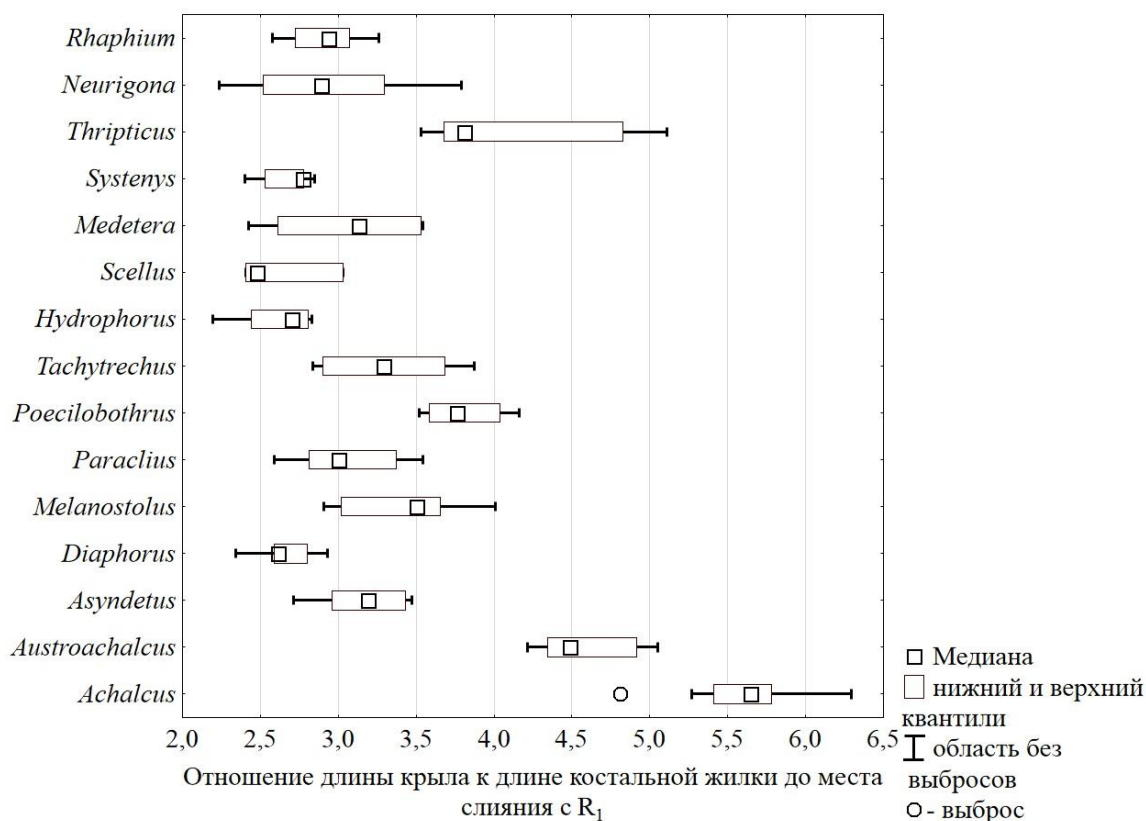


Рисунок 5 – Отношение длины крыла к длине отрезка костальной жилки до места слияния с  $R_1$  в семействе Dolichopodidae.

Такие признаки морфометрии крыла, как отношение длин  $dm-cu$  и апикального и базального отрезка  $CuA_1$  может быть использовано для изучения сравнительной морфологии родов (Рисунок 6). На основании данных критериев виды подсемейства *Hydrophaginae* могут быть выделены в семействе.

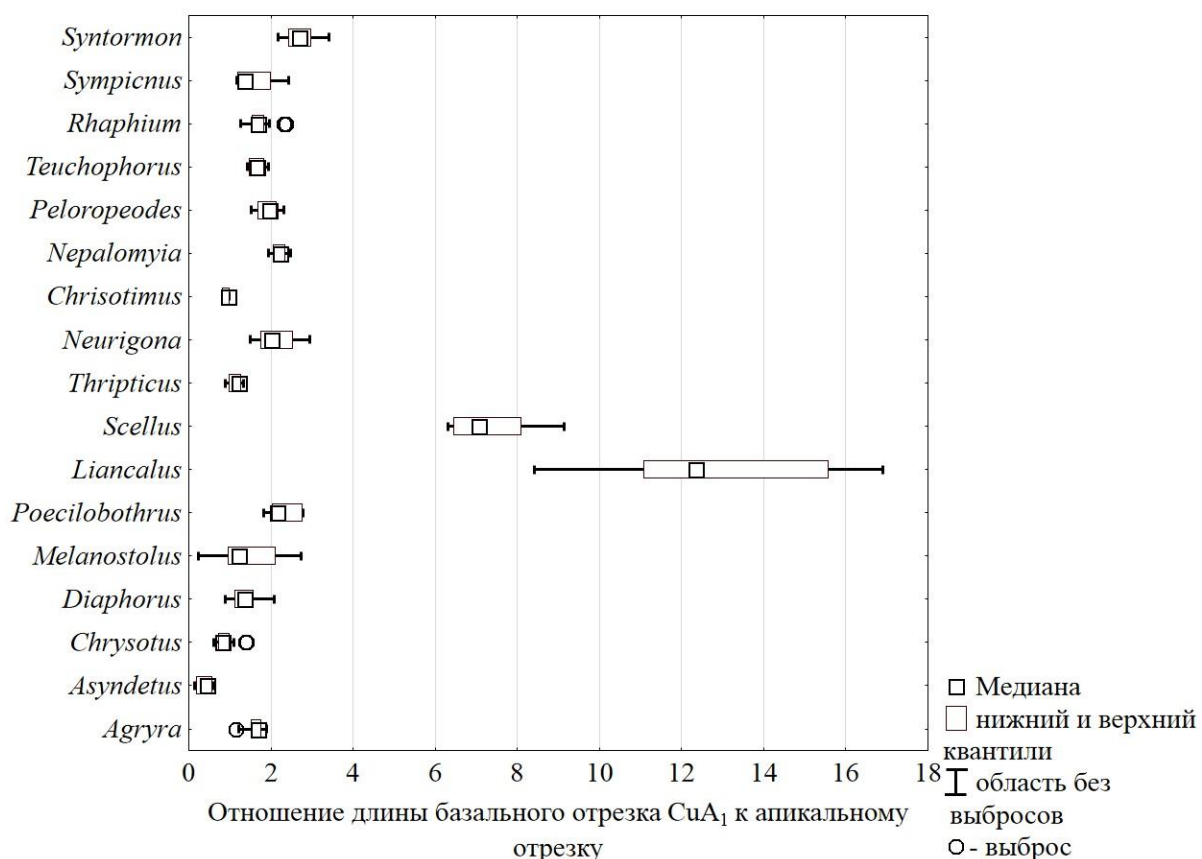


Рисунок 6 – Отношение длины базального отрезка  $CuA_1$  к апикальному отрезку в семействе Dolichopodidae.

### 3.2. Гипопигий

Последние абдоминальные сегменты Dolichopodidae разнообразны по строению. Особенности их морфологии имеют большое значение при характеристике родов, триб и подсемейств (Негробов, 1983 б). VII сегмент в ряде случаев образует “стебелёк”, на котором подвешен гипопигий. VIII сегмент представлен одним округлым или удлинённо-овальным склеритом и лежит латерально или дорсолатерально на левой стороне основания генитальной капсулы. Наиболее сложное строение имеет видоизменённый IX сегмент, состоящий из гипандрия и эпандрия с вторичными выростами (Негробов, 1972).

Гипопигий у представителей семейства обычно большой и открытый, выступает из последних сегментов брюшка, что является характерной особенностью семейства, реже - маленький и скрытый в предшествующем абдоминальном сегменте. Гипопигий у многих представителей семейства подогнут под брюшко. Большинство структур, связанных с капсулой, симметричны, и только изредка ассиметричны. Ассиметрия гипопигия заключается, в основном, в левом латеральном расположении форамена и, в ряде случаев, в форме гипандрия и ассиметрии сурстилей (Negrobov, Stackelberg, 1971). Цвет гипопигия может варьировать в пределах родов.

План строения гипопигия включает несколько основных элементов (Negrobov, Stackelberg, 1971, Cumming et al., 1993, Zatwarnicki, 1996; Sinclair, Borkent, Wood, 2007):

1) IX тергит, или эпандрий (epandrium); 2) IX стернит, или гипандрий (hypandrium); 3) вторичные выросты эпандрия, расположенные на эпандрии дистально – сурстили (surstils); 4) эдеагус (фаллюс); 5) На вентральной стороне эпандрия могут присутствовать парные эпандриальные выросты; 6) на дорсоапикальной стороне эпандрия располагаются парные придатки – остатки XI сегмента - церки (cercus); 7) Постгонит (postgonite) – структурный элемент гипопигия, который располагается в апико-дорсальной части эпандрия.

Эпандрий *Dolichopodidae* развит, открытый в дистально-вентральной части, с округлым, обычно ассиметричным боковым генитальным проходом (фораменом). Эпандрий несёт дистальные вторичные выросты – это сурстили. Сурстили могут быть короткие или удлинённые, чаще разделены на две доли, или только едва разделены апикально. Лопасты сурстилей, слабо разветвленные или же явно разделенные, могут быть сочленены с эпандрием, либо отделены от него швом.

На вентральной стороне эпандрия, между основанием гипандрия и сурстилями, имеются один или два эпандриальных выроста (апикальный и базовентральный), которые обычно имеют 1-2 апикальных щетинки. Иногда

эпандриальные выросты отсутствуют, имеются только щетинки, либо и выросты, и щетинки отсутствуют. Единственный постгонит может быть видим или невидим латерально.

Церки Dolichopodidae весьма разнообразны по размерам, форме и структуре. Цвет, форма и размер церок, наличие или отсутствие на них зубцов являются видовыми признаками. Эдеагус обычно длинный, тонкий и выступает из капсулы, редко – короткий и расширенный у вершины; его вершина выступает чуть вперёд основания церок.

### **Achalcinae**

Гипопигий Achalcinae небольшой, обычно скрытый, однако частично видимый у видов *Scepastopyga*. Эпандрий укороченный. Отношение его высоты к длине обычно около единицы. Гипандрий укороченный, его длина значительно меньше длины эпандрия. Сурстили хорошо развиты, слитые, только у видов *Scepastopyga* разделены на дорсальную и вентральную доли.

Присутствует удлинённый апикальный эпандриальный вырост с апикальной щетинкой. Его длина в 1,5-2 раза меньше длины эпандрия. Базовентральный эпандриальный вырост отсутствует. Церки часто удлинённые, полосовидные либо треугольные, обычно значительно длиннее сурстилей, но короткие овальные у видов *Scepastopyga*.

### **Antyxinae**

Гипопигий открытый. Сурстили большие, раздвоенные только апикально, с пальцевидными апикальными выростами и крепкими щетинками. Гипандрий пальцевидной формы с большими округлыми базальными выростами, слит с эпандрием. Короткие церки треугольной формы несут щетинки у основания и тонкие или округлые апикальные выросты. Постгонит неявный.

### **Babindellinae**

Гипопигий большой, открытый. Овальный эпандрий не слит с укороченным, утолщенным гипандрием. Форамен симметричный, расположен дорсально. Сурстили короткие, разделены у вершины, с крепкими апикальными

щетинками. Апикальный субэпандриальный вырост один, без щетинок. Постгонит неявный. Церки модифицированы – апикально разделены надвое, либо расширены, несут крепкие длинные щетинки.

### **Diaphorinae**

Гипопигий представителей подсемейства *Diaphorinae* небольшой, инкапсулированный, отношение длины брюшка к длине капсулы гипопигия, видимой латерально, составляет  $7,66 \pm 1,16$ . Эпандрий округлый. Отношение его высоты к длине не демонстрирует статистически значимых различий для родов подсемейства и составляет  $1,02 \pm 0,14$ .

Дисперсионный анализ морфометрических данных показал значимые межродовые различия для исследованных родов по следующим показателям: отношение длин сурстилей и церок, отношение длин сурстилей и апикального эпандриального выроста.

Относительная длина сурстилей может быть использована как диагностический признак для видов *Argyra*, *Asyndetus*, *Cryptophleps*, *Phasmaphleps* и *Trigonocera*. Так, у видов *Argyra*, *Phasmaphleps* и *Trigonocera* характерны развитые церки, и отношение длины сурстилей к длине церок около 1, тогда как у видов *Asyndetus* и *Cryptophleps* сурстили длинее церок более чем в 2 раза.

Эпандриальный вырост обычно хорошо развит, его длина равна длине дорсальной доли сурстилей либо превышает её. Относительно короткий апикальный эпандриальный вырост (отношение длины сурстилей к длине эпандриального выроста около 6,0) характерен для представителей родов *Phasmaphleps* и *Trigonocera*. Для видов *Argyra*, *Asyndetus*, *Diaphorus* данное соотношение не превышает 4,0.

### **Dolichopodinae**

Гипопигий *Dolichopodinae* большой, открытый. Медиана отношения длины брюшка к длине гипопигия для представителей подсемейства изменяется в интервале от 1,98 до 2,54. Эпандрий вытянутый. Его длина превышает ширину в  $1,64 \pm 0,92$  раз, среди родов подсемейства значимых различий по данному

показателе не выявлено. Гипандрий обычно удлинённый, эдеагус длинный и тонкий. Гипандрий отделён от эпандрия явным швом у большинства Dolichopodinae, однако выделяются виды *Allohercostomus*, *Ortochile*, *Poecilobothrus*, у которых разделение не выражено, в базальной части гипандрий и эпандрий слиты.

Апикальный эпандриальный вырост часто хорошо развит, несёт апикальные щетинки, иногда также имеется щетинка у его основания. Обычно вытянутый пальцевидный, либо расширенный прямоугольный, реже – треугольный, заострённый апикально, но у ряда видов едва намечен (*Lichtwardtia*, *Stenopygium*). Наиболее выраженный апикальный эпандриальный вырост имеется у видов *Allohercostomus* и *Sybistroma*, однако данный признак скорее является видовым.

У многих видов имеется также базовентральный эпандриальный вырост, у ряда видов (*Pseudohercostomus*, *Phalacrosona*, некоторые виды *Pelastoneurus* и *Paraclius*) он отсутствует. Базовентральный эпандриальный вырост обычно короче апикального, но у некоторых представителей подсемейства (*Ludovicius*, *Srilankamyia*, *Sybistroma*, *Tachytrechus*) может быть развит так же, как апикальный или превышать его по длине.

Сурстили Dolichopodinae всегда разделены на дорсальную и вентральную доли, обычно редуцированные, короткие, изогнутые и относительно тонкие, реже - расширенные (виды *Afroparacluis*, *Ludovicius*). Доли сурстилей примерно одинаковой длины, либо дорсальная может быть незначительно короче вентральной. Сурстили несут апикальные щетинки, либо не имеют щетинок.

У большинства Dolichopodinae длина дорсальной доли сурстилей примерно равна длине апикального эпандриального выроста или чуть превосходит её. Однако для видов *Argyrochlamys*, *Pseudohercostomus* и некоторых видов *Hercostomus* характерны относительно длинные сурстили и слабо развитый апикальный эпандриальный вырост.

Церки разнообразны по форме и размеру, чаще всего - большие, с изрезанным краем, покрыты крепкими щетинками. Форма и размер церок являются важными видовыми признаками *Dolichopodidae*.

### **Enliniinae**

Гипопигий маленький, инкапсулированный у видов *Enlinia*, но большой и видимый у видов *Harmstonia*. Гипандрий имеет вид узкой пластинки, расположенной с вентральной стороны капсулы гипопигия. Гипандрий слит с эпандрием у видов *Enlinia* и отделен швом у видов *Harmstonia*. Сурстили удлинённые, не разделены на лопасти. Апикальный субэпандриальный вырост отсутствует. Церки длинные, полосовидные или треугольные, и широкие.

### **Hydrophorinae**

Гипопигий *Hydrophorinae* небольшой, расположен на вершине брюшка, часто часть гипопигия погружена в брюшко. Длина видимой части гипопигия в 3 и более раз короче брюшка.

Эпандрий *Hydrophorinae* удлинённый, отношение его высоты к длине менее единицы. По данному показателю можно выделить виды Эпандрий видов *Scellus*, *Thinophilus*, *Nanothinophilus* (менее 0,6), виды *Diostracus*, *Liancalus*, *Machaerium* (отношение высоты эпандрия к его длине 0,7 и более).

Гипандрий узкий (виды *Hydrophorus*) либо широкий (виды *Diostracus*, *Scellus*). Длина гипандрия стабильно меньше длины эпандрия, гипандрий также может быть почти полностью редуцирован (виды *Thinophilus*).

У большинства родов *Hydrophorinae* сурстили разделены, в 1,5 и более раз короче эпандрия. Чаще всего имеется две доли, однако в ряде случаев присутствует также медиальная доля (отдельные виды *Diostracus*, *Hydrophorus*, *Liancalus*, *Machaerium*). Форма сурстелей разнообразна.

У видов *Machaerium*, *Nanothinophilus*, *Liancalus* и *Diostracus* имеется апикальный субэпандриальный вырост. Постгонит неявный. Овальные или вытянутые, полосовидные церки, сросшиеся у основания, покрыты густыми волосками.



### **Kowmunginae**

Гипопигий представителей подсемейства *Kowmunginae* большой и открытый, по длине примерно равен четверти брюшка.

Видов *Kowmungia* выделяются по вытянутому эпандрию (отношение его высоте к длине около 0,6), для рода *Phacaspis* данное отношение около 1. Гипандрий чуть длиннее половины эпандрия, слит с эпандрием только базально. Сурстили в 4–6 раз короче эпандрия, слиты, у некоторых видов – разделены апикально.

Присутствуют апикальный и базовентральный эпандриальный выросты. Апикальный вырост в среднем в 2 раза длиннее базовентрального. Сурстили и апикальный эпандриальный вырост часто несут большие модифицированные щетинки. Постгонит неявный. Церки удлинённые, полосовидные, иногда – расширенные у основания. Форамен расположен в задней трети эпандрия.

### **Medeterinae**

Гипопигий представителей подсемейства *Medetrinae* обычно большой, открытый, достигает значительных размеров у видов *Medetera* и *Thrypticus* (достигает 1/3 от длины брюшка). Однако у видов *Maipomyia* гипопигий скрытый.

Эпандрий чаще всего удлинённый, его длина в 1,5–2,5 раза превышает его высоту. Выделяются виды *Euxiphocerus*, *Paleosystenus*, *Systemoneurus*, *Systemites* и *Systemus*, у которых отношение высоты эпандрия к его длине близко к единице.

Гипандрий часто не развит или укороченный, удлинённый у видов *Thrypticus* и *Corindia*; в большинстве случаев отделён от эпандрия, однако слит с ним у видов *Paramedetera*, *Systemites*, *Systemus*, *Systemomorphus* и *Systemoneurus*.

Длинные сурстили разделены на дорсальную и вентральную доли у видов *Euxirocerus*, *Paleosystenus*, *Paramedetera*, *Systemomorphus*; разделены только у вершины – *Corindia*, *Medetera*, *Systemoneurus* и либо слиты полностью – *Systemites*, *Thrypticus*, *Neomedetera*, *Atlatlia*.

Значительно укороченные сурстили в сочетании с удлинённым эпандрием выделяют виды *Paramedetera*. Сурстили, длина которых значительно превышает

длину церок, характерны для видов *Neomedetera* и *Paleosystenus* (отношение длины сурстилей к длине церок более 1,5, для других родов подсемейства – 1 и менее).

У большинства видов подсемейства присутствует апикальный эпандриальный вырост, однако в ряде случаев он слабо развит, имеется 1–2 апикальных эпандриальных щетинки. Базовентральный эпандриальный вырост развит слабо или не развит, однако часто имеются 1–2 базовентральные щетинки. Постгонит неявный.

Церки Medeterinae обычно широкие у основания, с длинными апикальными выростами. Церки овальные удлинённые с коротким апикальным выростом характерны для видов *Medetera*, с длинным апикальным выростом – для видов *Systenus*, встречаются также удлинённые овальные с более коротким апикальным вытянутым выростом церки у видов *Thrypticus*. Сильно удлинённые узкие церки характерны для видов *Atlatlia*.

### **Neurigoninae**

Гипопигий представителей подсемейства открытый, большой. Отношение длины брюшка к его длине составляет  $4,69 \pm 0,61$ . Наиболее крупный гипопигий характерен для видов *Macroductylomyia* и *Neurigona*.

Гипандрий в подсемействе Neurigoninae представлен небольшой пластинкой, которая у основания сливается с эпандрием. Гипандрий обычно чуть короче эпандрия, либо примерно равен ему по длине. Виды *Tenuopus* значимо выделяются по укороченному гипандрию. Фаллус обычно длинный, тонкий, на вершине не расширен.

Эпандрий укороченный, у большинства представителей подсемейства отношение его высоты к его длине менее единицы, статистически значимых различий не выявлено. Сурстили у представителей подсемейства обычно широкие, разделены на две доли, могут частично закрывать церки. Обычно вентральная доля сурстилей несколько больше дорсальной.

У видов *Bickelomyia* сурстили очень широкие, длина вентральной доли превышает её ширину менее чем в два раза. Для видов *Dactylomyia* и *Macroductylomyia* характерно, что вентральная доля сурстилей широкая, треугольная, с апикальным удлинённым тонким выростом, в то время как дорсальная доля более узкая.

Сурстили видов *Neurigona* могут быть различной формы, иметь выросты, однако также широкие сравнительно видов других подсемейств. Тонкая, удлинённая вентральная доля сурстилей характерная для видов *Tenuopus*. Сурстили более узкие, вытянутые у видов *Coeloglutus* и *Systemoides*.

Церки могут иметь овальную (*Tenuopus*, *Viridigona*) или треугольную форму (*Bickelomyia*, *Oncorpygius*). Церки видов *Neurigona* овальные, иногда – с небольшим апикальным выростом. Обычно церки примерно равны по длине сурстилям (виды *Argentinia*, *Macroductylomyia*, *Systemoides*, *Tenuopus*, *Viridigona*), либо короткие, в 1,5–2,5 раза короче сурстилей (виды *Bickelomyia*, *Dactylomyia*, *Paracoeloglutus*, *Neurigona*).

Апикальный эпандриальный вырост обычно короткий, наиболее развит у видов *Coeloglutus*: отношение длины эпандрия к длине эпандриального выроста около 0,5, и менее 0,3 у остальных видов подсемейства. Базовентральный эпандриальный вырост развит у видов *Bickelomyia*, у видов *Tenuopus* имеются 1–2 базовентральные эпандриальные щетинки. Постгонит явный.

### **Peloroceodinae**

Гипопигий представителей подсемейства *Peloroceodinae* обычно открытый, однако наполовину втянут в брюшко у видов *Pseudoxanthochlorus*. Его размер варьирует в широких пределах. У видов *Alishania*, *Guzeriplia* гипопигий достигает значительный размеров, его длина превышает половину длины брюшка. В остальных случаях гипопигий в 2–5 раз короче брюшка.

Морфология гипопигия крайне разнообразна как внутри подсемейства, так и внутри родов. Как правило, эпандрий овальной или округлой формы,

треугольный у видов *Griphophanes*. Отношение высоты эпандрия к его длине у представителей подсемейства близко к единице.

Гипандрий расположен на середине вентральной стороны гипопигия. По укороченному гипандрию выделяются виды рода *Chrysotimus* и *Nepalomiya*. Модифицированный гипандрий, в ряде случаев несущий лопастевидные базальные отростки, характерен для некоторых видов рода *Nepalomiya*. Гипандрий и эпандрий могут быть разделены (виды *Acropsilus*, *Epithalassius*), или слиты (виды *Chrysotimus*, *Nepalomiya*).

Сурстили обычно хорошо развиты, разделены на дорсальную и вентральную доли. У видов *Chrysotimus* между обособленными долями сурстилей имеется выступ с щетинкой. Сурстили разделены только у вершины у видов *Pseudoxanthochlorus* и *Vetimicrotes*. Длина сурстилей также может быть разнообразна, обычно они сравнительно крупные, редуцированные сурстили встречаются у видов *Epithalassius* и *Dyscopigella*.

У ряда видов встречается апикальный эпандриальный вырост, несущий 1–2 апикальных щетинки, либо имеются только 2 щетинки на эпандрии, а вырост отсутствует. Редко встречается базовентральный эпандриальный вырост. Форамен расположен в базальной части эпандрия, часто слит с нижним краем.

### **Plagioneurinae**

Гипопигий *Plagioneurinae* маленький, втянутый в VI абдоминальный сегмент. Гипандрий широкий, раздвоенный апикально, с ассиметричными латеральными выростами. Форамен симметричный. Сурстили короткие и тонкие, разделены на две лопасти. Апикальный субэпандриальный вырост отсутствует, постгонит неявный. Церки короткие, широкие, в длинных волосках.

### **Rhaphiinae**

Гипопигий представителей подсемейства открытый, небольшой. Длина брюшка превышает длину гипопигия в 5–6 раз. Эпандрий обычно укороченный, отношение его длины к высоте менее 0,9. Однако данный признак статистически

значимо выделяет виды *Ngirhaphium* – данное отношение у видов рода около единицы и более, для некоторых видов характерен удлинённый эпандрий.

Гипандрий утолщенный, короткий, значительно короче эпандрия. Сурстили разнообразной формы, обычно не разделены на дорсальную и вентральную доли, либо разделены только апикально. В базальной части отделены от эпандрия швом.

Церки разделены на отдельные пластинки, хорошо развиты, обычно тонкие. Форма церок изменчива, обычно церки значительно удлинённые. Отношение длины эпандрия к их длине обычно менее единицы, около единицы у некоторых видов *Rhaphium*. В ряде случаев (виды *Haplopharyngomyia*, *Rhaphium*) встречаются удлинённые раздвоенные церки.

В качестве диагностического признака может быть использована длина церок относительно длины сурстелей. У видов *Nematoproctus* данный показатель превышает 5,0, тогда как для остальных родов менее 4,0.

### **Sciapodinae**

Гипопигий у представителей подсемейства открытый, различного размера – от маленького до относительно большого. Значительных размеров достигает у видов *Amblypsilopus* и *Chrysosoma*. Эпандрий обычно вытянутый, у большинства видов отношение его высоты к длине находится в пределах от 0,55 до 0,9. Выделяются виды *Mesorhaga*, эпандрий которых сильно вытянутый, узкий, отношение его высоты к его длине варьирует в интервале от 0,25 до 0,4.

Гипандрий у большинства представителей *Sciapodinae* ассиметричный, с левым латеральным отростком. Форма гипандрия является диагностическим признаком для таксонов ниже родового уровня (Bickel, 1994). Однако встречаются и виды с симметричным удлинённым гипандрием (*Mesorhaga*). Гипандрий, расширенный апикально и с U-образной вырезкой характерен для видов *Negrobovia*.

Для диагностики родов *Sciapodinae* используется также признак, основанный на форме эдеагуса – дорсальный угол – это резкий изгиб эдеагуса в

середине его дорсального края. Выраженный дорсальный угол характерен для видов из триб *Sciapodini* и *Chrysosomatini*.

Большинство видов *Sciapodinae* характеризуется удлинённым гипандрием, по длине примерно равным эпандрию, либо чуть длиннее его. Укороченный гипандрий характерен для видов *Condylostylus*: отношение длины гипандрия к длине эпандрия менее 0,6.

Сурстили обычно слиты, как минимум, базально. Чаще всего имеется широкая вентральная доля и пальцевидный дорсальный вырост, слитые у основания и разделённые апикально. У видов *Sciapodinae* дорсальная и вентральная доли могут быть полностью слиты (виды *Chrysosoma*), разделены только апикально (*Ambypsilopus guangxiensis*), разделены до середины (*Austrosciapus hollowayi*), полностью разделены (*Mesorhaga guangxiensis*), в некоторых случаях присутствует медиальная доля сурстилей (*Austrosciapus collessi*).

Форма сурстилей и наличие щетинок также является видовым признаком. Длина сурстилей обычно в 2–4 раза меньше длины эпандрия, но данный признак можно выделить как диагностический для видов *Condylostylus*, отношение длины эпандрия к длине сурстилей около 10.

Относительный показатель длины сурстилей по сравнению с длиной церок у представителей подсемейства менее 1. По данному показателю могут быть диагностированы виды *Sinosciapus* и *Sciapus*, которые характеризуются укороченными церками, потому показатель для них колеблется в пределах от 0,9 до 1,8.

Апикальный эпандриальный вырост обычно присутствует, несёт 1–2 апикальные щетинки, либо без щетинок, и тогда имеются только 1–2 крепких щетинки на апикодорсальной части эпандрия (триба *Mesorhagini*). Отношение длины апикального эпандриального выроста к длине эпандрия статистически значимо отличается у видов *Abbemiya* (более 0,4).

Базовентральный эпандриальный вырост не развит, но у многих *Sciarodinae* имеются 2 базовентральные щетинки. По расстоянию между апикальным эпандриальным и базовентральным выростами относительно длины эпандрия можно выделить виды *Parentia*, *Amblypsilopus* и *Naufaga* (более 0,2).

Церки *Sciarodinae* значительной длины, чаще всего - узкие, вытянутые, реже вытянутые треугольные; несут апикальные, базальные либо медиальные длинные выросты, в крепких щетинках. Форма церок также разнообразна.

### **Stolidosomatinae**

Гипопигий маленький и скрытый в брюшке. Гипандрий длинный и утолщённый. Сурстили разделены на дорсальную и вентральную доли. Эпандриальные выросты отсутствуют. Церки простые, постгонит неявный.

### **Sympycninae**

Гипопигий у большинства представителей подсемейства небольшой, спрятан внутри брюшка, обычно видна только вентрально-апикальная часть эпандрия, либо только церки. Однако у видов *Adachia*, *Arciellia*, *Elmoia*, *Eurinogaster* и *Uropachys* гипопигий видимый, относительно большой, доходит до заднего края IV абдоминального сегмента.

Отношение высоты эпандрия к его длине позволяет выделить род *Suschania*, для которого характерен наиболее вытянутый эпандрий (показатель около 0,5). У представителей рода *Pinacocerus*, напротив, эпандрий укороченный (отношение высоты эпандрия к его длине более 1,0). Статистически достоверно по данному признаку можно разделить виды *Nothorhaphium*, *Major*, *Sweziella*, *Uropachys* и *Phrudoneura*, *Sympycnus*.

Гипандрий *Sympycninae* часто представлен широкой либо более узкой пластинкой, в ряде случаев несёт несимметричные выросты (виды *Arciellia*, *Eurinogast*, *Uropachys*) или апикально раздвоенный (виды *Pinacocerus*). У видов *Nothorhaphium*, *Hercostomoides*, *Pinacocerus*, *Suschania* гипандрий по длине примерно равен эпандрию, либо превосходит его. Укороченный гипандрий характерен для видов *Major*, *Phrudoneura*, *Uropachys*, *Elmomia*.

Признак расположения гипандрия также варьирует в пределах подсемейства. Так, для видов *Major*, *Sweziella*, *Uropachys*, *Syntormon* характерен гипандрий, расположенный примерно в середине дорсальной грани эпандрия. Гипандрий расположен в базальной части эпандрия у видов *Nothorhaphium*, *Suschania*, *Teuchophorus*.

Церки у представителей подсемейства короткие, слиты у основания, чаще всего овальные или треугольные, но встречаются и полосовидные (виды *Major*). Сурстили могут быть представлены одной слитой лопастью (виды *Adachia*, *Elmoia*, *Lamprochromus*, *Uropachys*), разделены апикально (виды *Erebomyia*), либо полностью разделены на две доли. Дорсальная и вентральная доли могут быть примерно равной длины и одинаковой формы, однако встречаются виды, дорсальная доля которых значительно уже, чем вентральная. Данный признак является видовым.

Для видов *Symruptinae* типичны укороченные сурстили. Отношение их длины к длине церок около единицы, либо меньше. Достоверно выделяется род *Suschania* (данный показатель более 4), а также некоторые виды *Scotiomyia*, которые характеризуются длинными сурстилями и короткими церками.

Апикальный эпандриальный вырост обычно отсутствует, либо слабо развит. Более или менее выраженный апикальный эпандриальный вырост имеется у видов *Craetogonopteron*, *Lamprochromus*, *Nothorhaphium*, *Pinacocerus*, *Scotiomyia*, *Uropachys* и *Yumbera*.

У ряда видов выражен базовентральный эпандриальный вырост, несущий две крепкие апикальные щетинки. Как правило, у видов, имеющих базовентральный вырост, отсутствует апикальный, и наоборот. Однако имеются виды (это *Scotiomyia singaporensis*, *Major minor*, *Uropachys flavicrurus*), которые имеют оба выроста.

### **Xanthohlorinae**

Гипопигий видов *Xanthohlorus* скрыт в брюшных сегментах. Эпандрий вытянутый, слит с гипандрием. Гипандрий и эпандрий образуют U-образную



структуру. Сурстили длинные, модифицированные, разделены на две доли. Вентральная доля раздвояна апикально, дорсальная – длинная, изогнутая. Эпандриальные выросты отсутствуют. Постгонит неясный. Церки модифицированы.

Дисперсионный анализ морфометрических данных показал значимые различия для исследованных родов по следующим показателям: относительная длина эпандрия, сурстилей, апикального и базовентрального эпандриальных выростов.

Как диагностический признак было выделено отношение длины эпандрия к его высоте (Рисунок 7), данный критерий может быть использован для диагностики родов подсемейств Diaphorinae, Dolichopodinae, Hydrophorinae, Neurigoninae, Sympycninae.

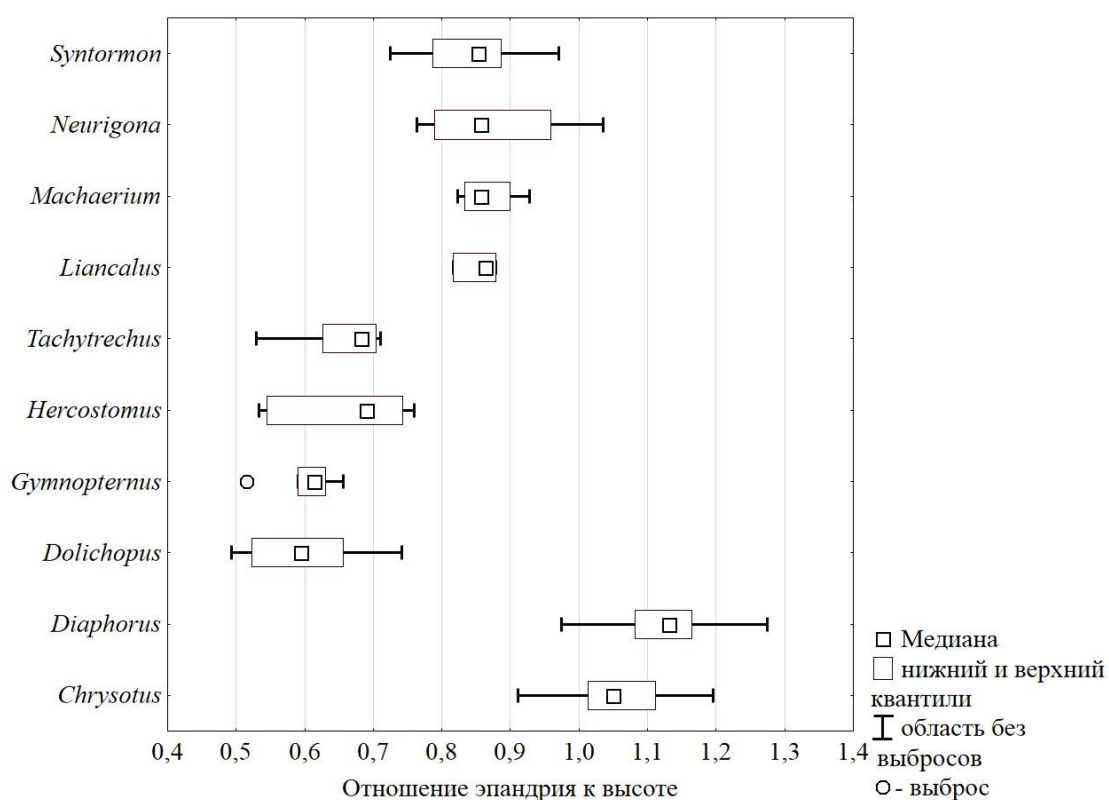


Рисунок 7 – Отношение высоты эпандрия к его длине в семействе Dolichopodidae.

Отношение длины эпандрия к длине церок может быть использовано для выделения родов подсемейства Diaphorinae: *Argyra*, *Asyndetus*, *Chrysotus* (Рисунок 8).

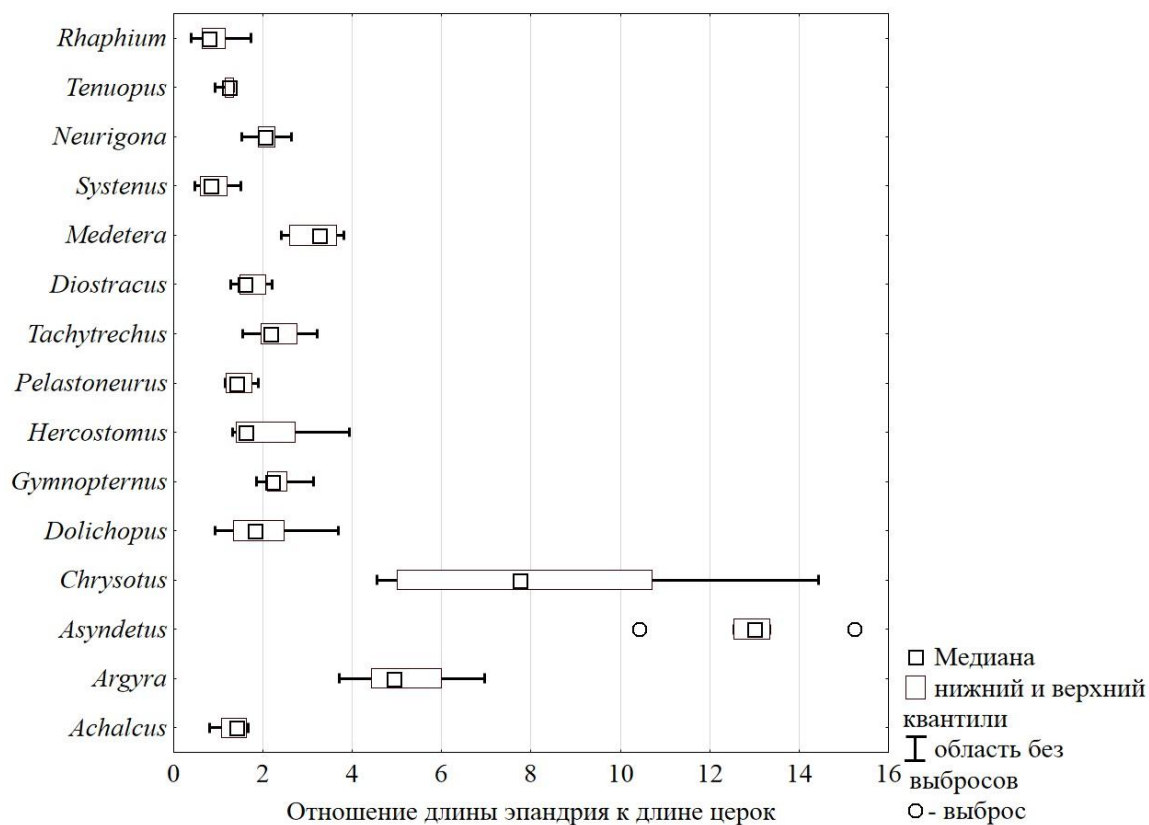


Рисунок 8 – Отношение длины эпандрия к длине церок в семействе Dolichopodidae.

Необходимо отметить, что признаки морфологии гениталий самца предоставляют наиболее количество критериев для характеристики подсемейств и родов. На данном уровне можно использовать относительные размеры гипопигия, форму эпандрия, морфологию сурстилей, длину гипандрия, наличие эпандриальных выростов. Характеристики церок являются признаками для диагностики родов и видов, так могут быть использованы их относительная длина и форма.

### 3.3. Габитус

Для семейства в целом характерны следующие морфометрические закономерности. Длина антенн часто примерно равна высоте головы, однако встречаются виды как с укороченными антеннами – до 2 раз короче головы (виды *Hydrophorinae*), так и виды с явно удлинёнными антеннами, длина которых в несколько раз превосходит высоту головы и достигает длины тела (виды *Sciaropodinae*, некоторые виды *Dolichopodinae*). Голова в профиль удлинённая вертикально, высота в 1,2–2 раза превышает ширину.

Длина груди незначительно превышает её высоту. Брюшко обычно длиннее груди. Форма брюшка может быть оценена по отношению высоты первого и пятого-шестого абдоминальных сегментов. В семействе встречаются виды с цилиндрическим брюшком, высота сегментов которого примерно равна (виды *Antyxanae*, *Rhaphiinae*, *Sympycninae*), так и виды с коническим брюшком (*Kowmunginae*, *Medeterinae*).

Крылья *Dolichopodidae* в 2,5–3,5 раза длиннее груди. Выделяются виды с более удлинёнными крыльями (*Hydrophorinae*, *Peloropecodinae*), и с относительно укороченными (виды *Medeterinae*, *Diaphorinae*, *Dolichopodinae*). Форма крыла зависит от степени развития анальной лопасти. Чаще всего ширина крыла у середины больше, чем ширина у основания (исключением являются виды *Diaphorus*).

Длины передних средних и задних ног соотносятся между собой следующим образом: передние ноги < средние ноги < задние ноги. Однако задние ноги обычно незначительно превосходят средние ноги по длине. Соотношения передних, средних и задних бёдер, голеней и лапок в большинстве эквиваленты соотношению длин ног.

Признаки морфометрии габитуса могут быть использованы как диагностические в следующих случаях.

### **Diaphorinae**

Виды *Argyra* выделяются в подсемействе по форме головы – полусферическая в профиль, с плоским затылком, а также по удлинённому более тонкому брюшку. Статистически достоверное различие с другими родами подсемейства можно провести по показателю отношения длины брюшка к высоте первого абдоминального сегмента. Значение для рода находится в пределах  $3,82 \pm 0,78$ , тогда как для других родов – менее 3, менее 2 для видов *Melanostolus*. В этом случае также может быть использован показатель отношения длины брюшка к длине груди (более 1,8 для видов *Argyra*, менее 1,8 – для остальных видов Diaphorinae).

Отношение высоты головы к её ширине максимально в подсемействе – более 1,86. По форме груди выделяются виды *Cryptophlebs* – соотношение длины к высоте близко к единице. Специфическую форму крыла имеют виды *Diaphorus*, его можно оценить по соотношению ширины крыла у основания с шириной у середины. Данный показатель для видов рода более 1, и менее 1 для остальных исследованных видов подсемейства.

### **Dolichopodinae**

Морфометрия конечностей может быть использована для определения рода *Muscididiecus* – отношение длины передней голени к длине передней лапки – более 1,3 (менее 1 для остальных исследованных видов подсемейства). Для большинства видов Dolichopodidae характерно соотношение длины антенн к высоте головы, попадающее в интервал от 1 до 1,5, однако у видов *Sybistroma* встречаются антенны значительной длины, в несколько раз превышающей высоту головы.

### **Hydrophorinae**

Удлинённые антенны (отношение длины антенн к высоте головы более 1,1) характерны для видов *Aphrosylus* и *Thinolestris*. Виды *Scellus* выделяются по удлинённой груди – показатель отношения длины груди к её высоте более 1,8 (менее 1,6 для других видов подсемейства). Может быть использован также

показатель отношения длин брюшка и груди (менее 0,8 для *Scellus*, более 1 для других видов подсемейства). Отношение длины крыльев к длине груди максимально для видов *Eucoryphus* – более 4.

### **Medeterinae**

Антенны значительной длины характерны для рода *Microcyrtura* (отношение длины антенн к высоте головы более 1,8; менее 1,4 для других видов подсемейства). Отношение высоты головы к её ширине обычно не превышает 2, но виды *Systemus* выделяются по данному соотношению, превышающему 2,5.

Укороченной грудью выделяется род *Papallacta* (отношение длин груди к её высоте менее 1,0). В данном случае также может быть использован показатель отношения длин брюшка и груди (более 2,4 для рода *Papallacta*, менее 1,8 для других видов).

Удлиненное тонкое брюшко является диагностическим признаком для рода *Atlatlia*, а именно отношение длины брюшка к высоте I абдоминального сегмента, которое превышает 4,5 (около 3,5 для видов *Systemus* и менее 2,5 для остальных изученных видов подсемейства). Критерий длины брюшка относительно длины груди не может быть использован в данном случае, поскольку наблюдаемые различия незначительны.

Для видов **Neurigoninae** не выявлено никаких достоверных морфометрических закономерностей на родовом уровне из-за большой выравненности морфометрических показателей. Структура морфометрических данных для видов **Sympycninae**, напротив, характеризуется значительным разбросом показателей. Морфометрические показатели могут быть использованы только для диагностики видов.

### **Peloroepodinae**

Среди изученных видов подсемейства показатель отношения длины брюшка к высоте I абдоминального сегмента позволил выделить две группы: отношение менее 1,4 для видов *Alishanimia* и *Guzeriplia*, более 1,6 – виды *Discopygella*, *Fedtshenkomyia*, *Griphophanes*, *Micromorphus*. Для родов *Alishanimia* и *Guzeriplia*

характерно укороченное брюшко, отношение длины которого к длине груди менее 1.

Длина антенн незначительно превышает длину головы у видов *Rhaphium* и *Ngirhaphium* (**Rhaphiinae**). Для ряда видов подсемейства **Sciapodinae** характерны удлинённые антенны, в несколько раз превышающие высоту головы (*Chrysosoma*, *Heteropsilopus*, *Krakatauia*, *Parentia*). Удлинённая передняя лапка, длина которой в 2 и более раз превышает длину голени, выделяет в подсемействе виды *Sciapus*, лапка равна по длине голени у видов *Krakatauia*.

Признаки морфометрии габитуса могут быть широко использованы для систематики Dolichopodidae как для диагностики родов, так и подсемейств. В частности, для изучения сравнительной морфологии подсемейств могут быть использованы показатели относительной длины брюшка, груди и крыла.

Виды подсемейства Sciapodinae характеризуются удлинённым брюшком, более тонким, чем у остальных представителей Dolichopodidae. Однако статистически достоверное выделение подсемейства по показателю отношения длины брюшка к длине груди невозможно, поскольку доверительный интервал Sciapodinae перекрывается с интервалами подсемейств Achalcinae, Rhaphiinae и Neurigoninae. Исходя из этого, следует выбрать другой метрический критерий оценки.

Наиболее показательные результаты наблюдаются при анализе длины брюшка относительно высоты первого абдоминального сегмента. Интервал данного показателя для видов Sciapodinae – 4,62–5,89, это максимальное значение для семейства. Таким образом, отношение длины брюшка к высоте первого абдоминального сегмента может быть использовано в определительной таблице подсемейств для выделения видов Sciapodinae в сочетании с морфологическими признаками крыла.

В целом, показатель отношения длины брюшка к высоте I абдоминального сегмента был выявлен как наиболее репрезентативный (Рисунок 9).

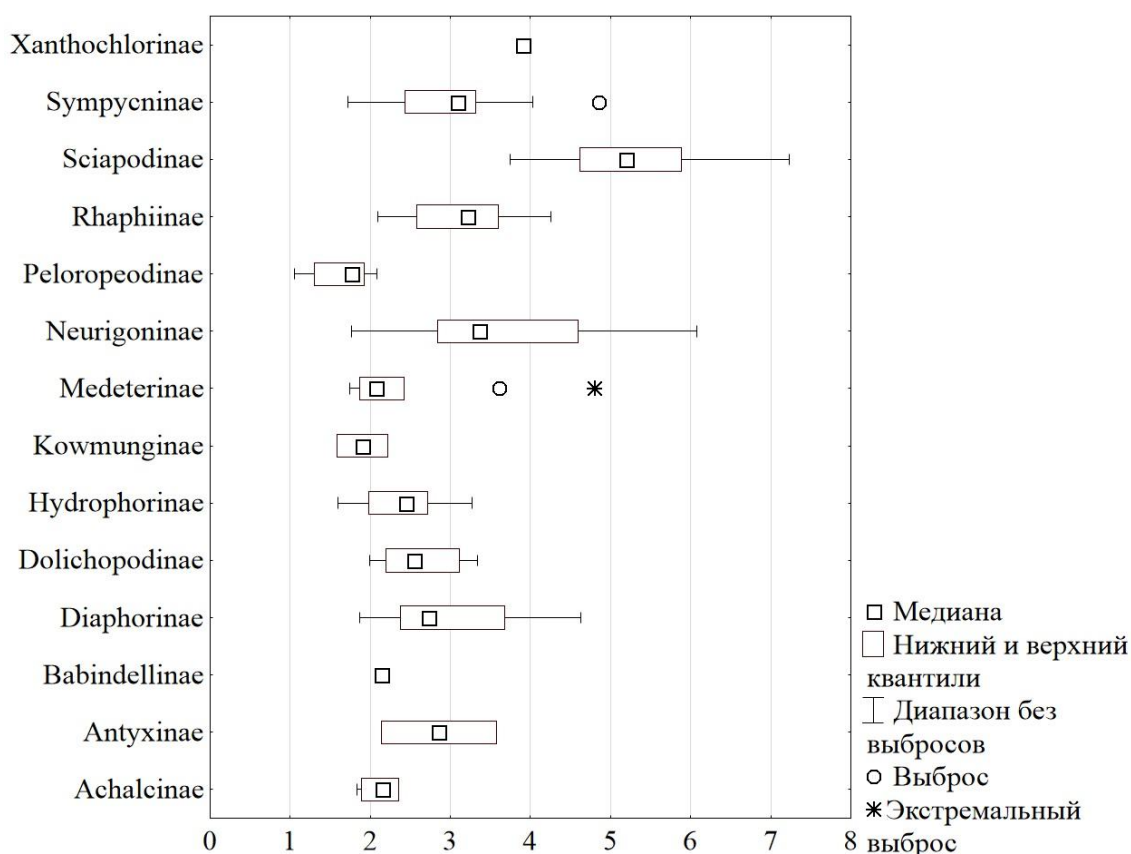


Рисунок 9 – Отношение длины брюшка к высоте первого абдоминального сегмента в семействе Dolichopodidae.

Для выделения подсемейства Neurigoninae может быть использован комплекс критериев, а именно относительная длина груди (длина груди в 1,4 раза превосходит высоту груди) и морфометрические признаки ног: отношение длин переднего бедра к передней голени – менее 0,9, отношение длины задних бёдер к их ширине более 8, отношение длины передней голени к длине передней лапки менее 0,7.

Показатель относительной длины крыла (Рисунок 10) может быть использован для разделения видов подсемейств Kowmunginae, Medeterinae с видами Peloropecodinae, Hydrophorinae, Achalcinae.

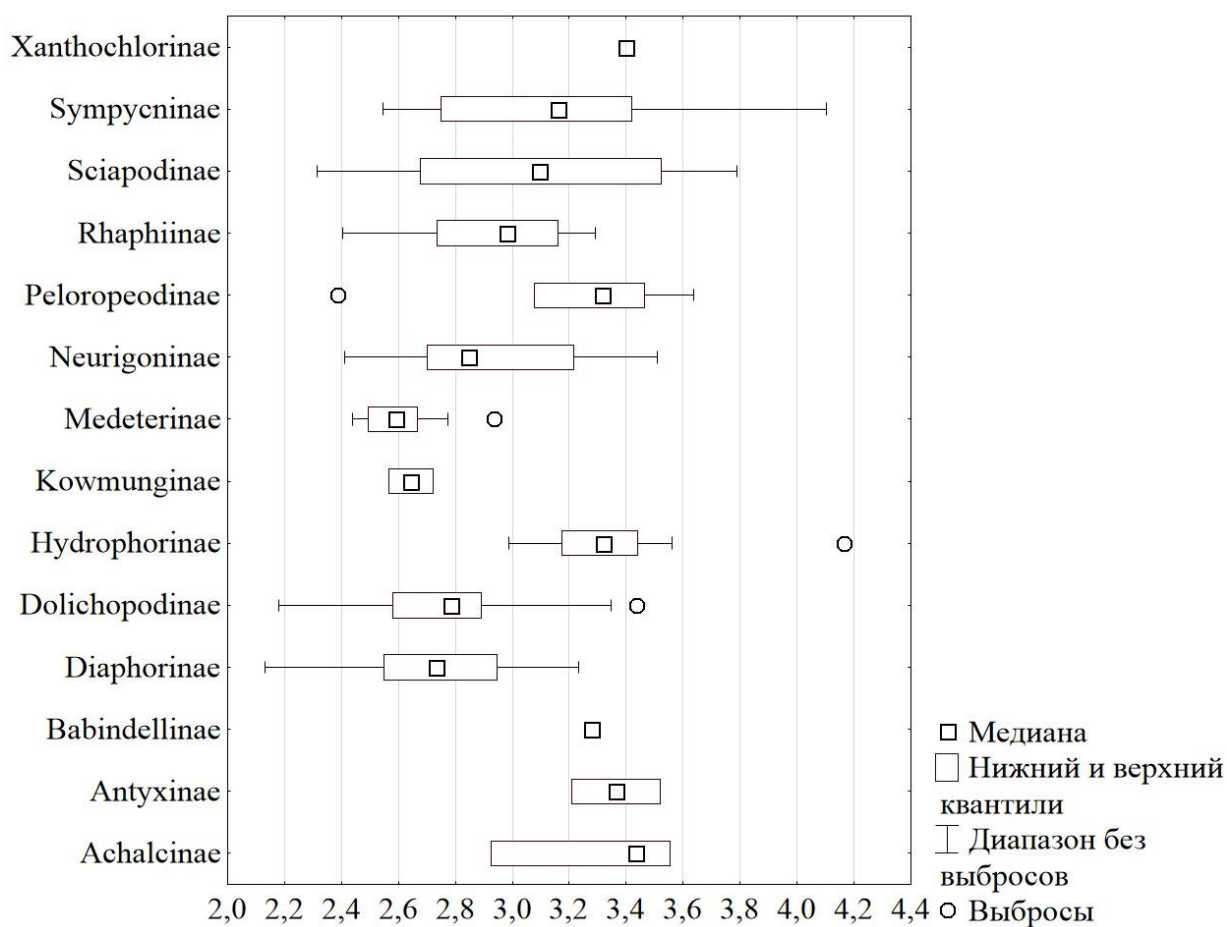


Рисунок 10 – Отношение длины крыла к длине груди в семействе Dolichopodidae.

Виды подсемейств Achalcinae, Kowmunginae, Medeterinae достоверно расходятся с видами Hydrophorinae, Dolichopodinae, Antyxinae, Neurigoninae по показателю относительной длины груди (Рисунок 11).



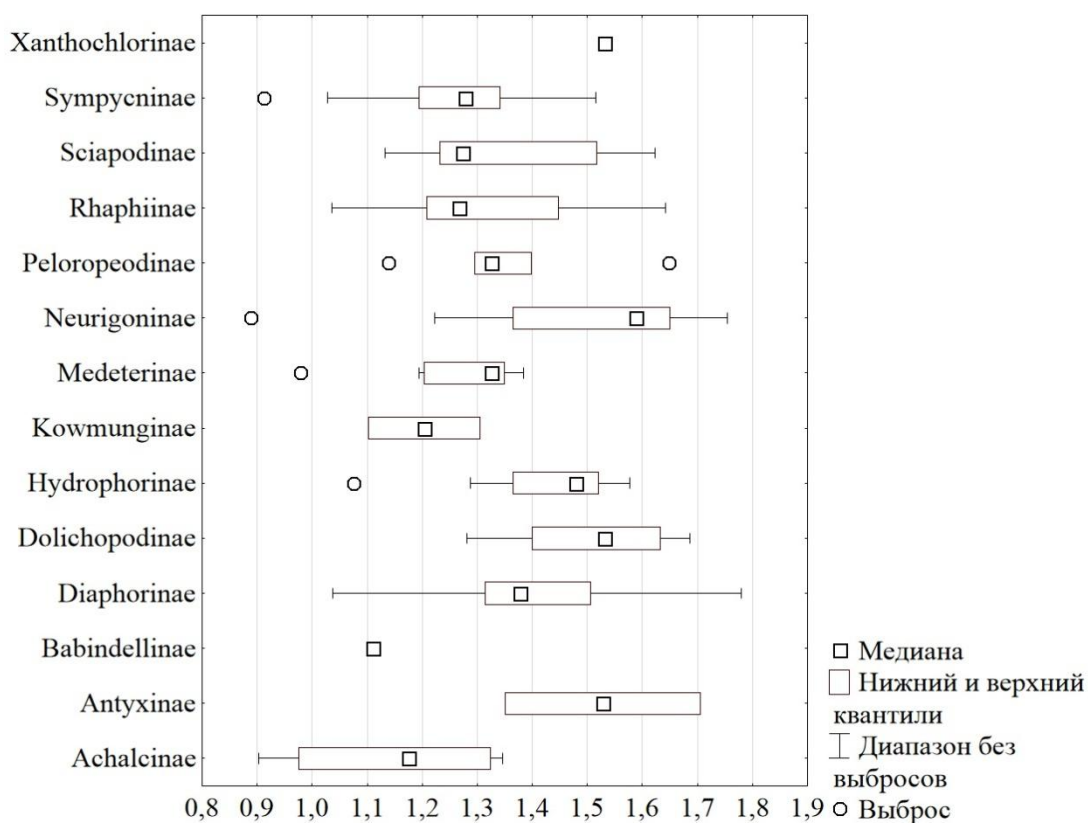


Рисунок 11 – Отношение длины груди к её высоте в семействе Dolichopodidae.

Большинство относительных морфометрических показателей для подсемейств Kowmunginae и Medeterinae совпадают, либо интервал значений для видов Kowmunginae входит в доверительный интервал для подсемейства Medeterinae. Поэтому данные подсемейства не различимы достоверно по морфометрическим признакам.

### 3.4. Антенны

Антенны видов Dolichopodidae трёхчленниковые. Важными для выделения родов являются различия члеников по форме и по размеру, наличие или отсутствие на них волосков и выростов, а также расположение аристы. Цвет

антенн может быть использован как для диагностики видов (для представителей родов *Dolichopus*, *Hercostomus*), так и родов.

Первый членик усиков (scape) у различных родов – в волосках (у видов *Argyra*, *Anepsiomyia*, а также у видов подсемейства Dolichopodinae первый членик усиков несёт дорсальные щетинки, виды *Melanderia* – первый членик усиков с вентральными щетинками) или голый, иногда удлинённый и утолщённый (у некоторых видов *Rhaphium*). Его длина может варьировать, но чаще первый членик усиков довольно короткий, в несколько раз меньше третьего членика.

Второй членик усиков (pedicel) обычно чуть шире, чем первый членик, закруглённый на конце, несёт розетку хорошо заметных щетинок, может иметь пальцевидный вырост, который с медиальной стороны налегает на соответствующую выемку третьего членика (виды *Syntormon*).

Третий членик (postpedicel, first flagellomere) может быть треугольной (виды *Neurigona*), либо листообразной формы (виды *Diaphorus*), округлый (самцы *Chrysotus*), почковидный (самцы *Trigonocera*) или конический (виды *Argyra*, *Falbouria*), с щетинками (виды *Conchopus*), или без них (виды *Aphrosylus*). Длина третьего членика является диагностическим признаком в пределах подсемейств и родов: его длина в несколько раз превышает его ширину (виды *Rhaphium*, *Systemus*), либо третий членик короткий – длина не превышает или едва превышает его ширину (виды *Chrysotus*, *Medetera*).

Третий членик обычно длиннее, чем второй, может быть сжат латерально (виды *Nematoproctus*). Виды *Machaerium* имеют вырезку снизу в основной части третьего членика усиков. В семействе распространены различные модификации морфологии третьего членика: к примеру, самцы видов *Eucoryphus* имеют два длинных отростка на нём, самки – хорошо заметную вырезку, у видов *Hydrophorus* – апиковентральную надсечку.

В форме третьего членика усиков часто проявляются признаки полового диморфизма. Так, длина третьего членика самцов *Argyra*, *Syntormon*, *Rhaphium*, *Systemus* гораздо больше его высоты; третий членик усиков самок этого же рода

значительно короче, его высота часто превосходит его длину либо едва меньше её. Отношение длины третьего членика к его ширине у основания является часто используемым диагностическим признаком внутри рода *Dolichopus*.

Третий членик большинства Dolichopodidae несёт двучленниковую аристу, одночленниковая ариста встречается у видов *Ludovicus*. Ариста обычно длинная и тонкая, особенно удлинена у видов Sciapodinae, таких как *Chrysosoma* и *Plagiozopelma*. Ариста может быть расположена апикально на третьем членике усиков, к примеру, у большинства видов *Rhaphium*, *Syntormon*, или дорсально – у родов *Neurigona*, *Dolichopus*, существует также множество промежуточных вариантов между строго апикальной аристой и аристой, расположенной у основания третьего членика.

Однако её расположение может являться как родовым, так и видовым признаком, поскольку у различных видов *Argyra*, *Diaphorus*, *Hydrophorus*, *Thinophilus*, *Chrysotimus* и др. ариста может занимать как апикальное, так и субдорсальное положение. Ариста может быть покрыта длинными (виды *Poecilobothrus*) или короткими волосками (некоторые виды *Dolichopus*, *Hercostomus*), или в большей своей части голая (виды *Tachytrechus*). Вершина аристы иногда пластинчато расширена, например, у самцов видов *Sybistroma* может иметься одно, два или три расширения.

### **Achalcinae**

У видов подсемейства Achalcinae встречается третий членик усиков как удлинённой формы (виды *Achalculus*, *Austroachalculus*, *Xanthina*), с закруглённой или с заострённой вершиной, так и укороченный (*Apterachalculus*, *Scepastopyga*), однако показатель отношения его длины к высоте у основания не даёт статистически достоверных различий по родам.

Ариста обычно апикальная, у отдельных видов встречается дорсальная ариста, расположенная на апикальной четверти третьего членика. Опушение различной длины, либо отсутствует.

### **Antyxinae и Babindellinae**

Виды Antyxinae и Babindellinae сходны по морфологии антенн: короткий треугольный третий членик несёт густо опушённую апикальную аристу, первый членик голый. Рассмотренный представитель подсемейства *Babindellinae* имеет значительно развитый второй членик усиков.

### **Diaphorinae**

Для большинства представителей подсемейства характерен короткий третий членик усиков с закруглённой вершиной. Также описаны виды *Chrysotus* (*C. herbus*, *C. flavipedus*) с раздвоенным третьим члеником усиков, в углублении которого располагается ариста.

Для видов *Argyra* статистически значимые отклонения наблюдаются по показателю отношения длины третьего членика к его высоте ( $2,05 \pm 0,38$ ). Удлиненный третий членик характерен также для видов *Trigonocera* ( $1,95 \pm 0,40$ ). Положение аристы в подсемействе значительно варьирует. Так, она может быть строго апикальной (виды *Trigonocera*, некоторые виды *Chrysotus*), либо среднедорсальной или базодорсальной (виды *Asyndetus*, *Diaphorus*, *Argyra*). Виды *Argyra* и *Symbolia* выделяются по наличию дорсальных волосков на первом членике усиков.

### **Dolichopodinae**

Характерным признаком представителей подсемейства Dolichopodinae являются дорсальные волоски на первом членике усиков (исключение представляют собой виды *Anasyntormon*). Практически все виды имеют дорсально расположенную аристу (ариста расположена апикально встречается у отдельных видов *Anasyntormon*, *Argyrochlamys*, *Ludovicius* и *Steleopyga*). Некоторые виды из родов *Hercostomus*, *Dolichopus*, *Ludovicius*, *Paraclius*, *Tachytrechus* и *Sybistroma* выделяются по наличию апикального расширения на аристе.

Подсемейство в целом характеризуется наибольшей выравненностью исследуемых параметров. Значительные колебания метрических показателей отсутствуют.

Типичным для большинства Dolichopodinae является более или менее удлинённый треугольный, конический либо почковидный третий членик усиков, иногда заострённый апикально. Однако выделяются виды, с более коротким третьим члеником, его длина примерно равна его ширине у представителей родов *Ahercostomus*, *Ahypophyllus*, *Allohercostomus* и *Hygroceleuthus*.

Небольшие или же хорошо развитые отростки на третьем членике усиков имеются у *Cheiromyia*, ряда видов *Gymnopternus*, *Metaparaclius* и *Ortochile*. Опушение аристы также варьирует в широких пределах. Ариста имеет длинное опушение у видов *Afropelastoneurus*, *Ahypophyllus*, *Apelastoneurus*, *Lichtwardtia*, *Neohercostomus*, *Pelastoneurus*, *Poecilobothrus*, *Pterostylus*, *Pseudopelastoneurus*, *Stenopygium* и у некоторых видов *Pelastoneurus*. В остальных случаях опушение аристы не превышает ширину самой аристы в базальной части, либо вовсе отсутствует.

### **Enlinina**

Подсемейство Enlinina включает в себя два рода, весьма сходных по строению третьего членика антенн – он сжат в горизонтальном направлении, покрыт густыми волосками и несёт апикальную аристу. Некоторые виды *Harmstonia* характеризуются наличием дорсальных и вентральных волосков на первом членике усиков.

### **Hydrophorinae**

Строение антенн в подсемействе Hydrophorinae разнообразно. Первый членик усиков чаще всего нормально развит, голый, однако значительно удлинён у видов *Scellus* и *Sigmatineurum* (отношение длины третьего членика усиков к длине первого менее 1,0); или несёт дорсальные (некоторые виды *Diostracus* и *Hypocharassus*) или вентральные (виды *Melanderia*) щетинки; у видов *Lagodechia* имеет дорсальный выступ. Второй членик усиков может иметь короткий апикальный отросток (*Paralleloneurum*, *Thinophilus*).

Третий членик усиков удлинённый, грушевидной или луковидной форм, с апикальной аристой. Его длина значительно превышает его высоту у основания у

видов *Machaerium*, *Hypocharassus*, *Thambemyia* – показатель отношения длины третьего членика к его высоте у основания более 2,0. Либо третий членик овальной формы, со срединно-дорсальной или предвершинной аристой (виды *Aphrosylopsi*, *Diostracus*, *Helichochaetus*, *Hydrophorus*, *Liancalus*).

Третий членик усиков у самцов видов *Hypocharassus*, *Eucoryphus* несёт длинные отростки, у самок может быть хорошо выраженная вырезка. Вентральная вырезка на нижней основной части третьего членика является диагностическим признаком видов *Machaerium*.

Как диагностический признак может быть использовано отношение длины аристы к длине третьего членика усиков. Данный показатель менее 2,0 позволяет выделить виды *Machaerium*, *Thambemyia* и *Hypocharassus*.

Ариста с апикальным расширением имеется у отдельных видов *Diostracus*, в данном случае так же проявляется половой диморфизм – у самок апикальное расширение аристы отсутствует.

### **Kowmunginae**

Виды *Kowmunginae* характеризуются густым опушением аристы, расположенной апикально, третьим члеником, сжатым в горизонтальном направлении и голым первым члеником.

### **Medeterinae**

Основываясь на морфологии третьего членика усиков, подсемейство *Medeterinae* целесообразно разбить на две части, чтобы исключить излишнюю вариацию данных. Первая группа характеризуется близким к единице отношением длины третьего членика к его высоте. В неё входят рода *Atlatlia*, *Corindia*, *Craterophorus*, *Cyrturella*, *Dolichophorus*, *Grootaertia*, *Maipomyia*, *Medetera*, *Medeterites*, *Microcyrtura*, *Microchrysotus*, *Neomedetera*, *Nikitella*, *Papallacta*, *Paramedetera*, *Saccopheronta*, *Thrypticus*. Вид *Atlatlia* имеет данное соотношение, близкое к 0,5, что статистически достоверно выделяет его в подсемействе. Противоположное состояние признака характеризует виды

*Paramedetera* и *Grootaertia* (соответственно 1,62 и 1,41). Распределение данных по остальным видам достаточно однородно.

Для группы, как и для подсемейства в целом, характерна апикальная ариста (серединно-дорсальная встречается лишь у некоторых видов *Craterophorus*), отсутствие волосков на первом членике усиков и – в большинстве случаев – слабое опушение аристы либо полное отсутствие опушения.

Отношение длины третьего членика к его высоте, равное 2,0 и более, является специфическим признаком, статистически значимо выделяющим в подсемействе вторую группу, в которую входят виды *Euxiphocerus*, *Palaeosystenus*, *Systemites*, *Systemomorphus*, *Systemoneurus*, *Systemus*. В данном случае ярко выраженный половой диморфизм проявляется в морфологии третьего членика: у самок его длина так же превышает его высоту у основания, но менее значимо, чем у самца.

### **Neurigoninae**

Антенны *Neurigoninae* небольшого размера. Первый членик всегда без дорсальных щетинок, нормально развит, второй членик на вершине иногда с небольшим отростком (виды *Tenuopus*). Третий членик обычно небольшой, треугольный с более или менее заострённой вершиной, сжат с боков, но иногда значительно удлинён и закруглён на вершине - у видов *Bickelomyia* (отношение его длины к высоте у основания –  $2,23 \pm 0,20$ ) и *Systemoides* ( $2,81 \pm 1,20$ ).

Для подсемейства в целом характерна удлинённая ариста, обычно голая, редко – в слабом опушении (виды *Bickelomyia*, *Tenuopus*, некоторые виды *Neurigona* и *Viridigona*). Положение аристы в пределах подсемейства разнообразно. Большинство видов *Neurigoninae* имеют дорсальную аристу, которая располагается в центре дорсальной стороны третьего членика усиков, либо сдвинута ближе к его вершине. В пределах рода её положение может варьироваться от среднедорсального до субапикального (виды *Argentina*, *Viridigona*). Субапикальной аристой характеризуются виды *Neotonnoiria* и *Paracoeloglutus*.

### **Peloroepodinae**

Первый членик усиков *Peloroepodinae* обычно короткий, голый, за исключением видов *Griphophanes* и *Chrysotimus*, диагностическим отличием которых также является длина третьего членика, превышающая длину первого менее чем в полтора раза. Второй членик усиков чаще простой, лишь у видов *Vetimicrotes* с выступом, налегающим на третий членик.

Третий членик усиков в волосках, чаще треугольный, с более или менее заострённой вершиной, либо овальный, закруглённый апикально (у видов *Discopygiella*, *Pseudoxanthochlorus*, некоторые виды *Chrysotimus* и *Micromorphus*). У рода *Vetimicrotes* третий членик усиков у основания с небольшой базальной вырезкой, значительно удлинён (показатель отношения его длины к высоте у основания –  $2,29 \pm 0,29$ ), в то время как у остальных видов подсемейства данное соотношение близко к единице либо чуть более.

Ариста у большинства видов *Peloroepodinae* апикальная. У видов *Chrysotimus* расположение аристы варьирует от базодорсальной до апикальной в пределах рода, у видов *Discopygiella* и *Micromorphus* – от срединнодорсальной до субапикальной. Дорсальная ариста характерна для видов *Alishanimyia*, *Griphophanes*, *Peloroepodes*. Ариста обычно простая, у многих видов оперена. Она значительно укорочена у видов *Vetimicrotes*, особенно показательно отношение её длины к длине третьего членика ( $0,49 \pm 0,04$ ).

### **Rhaphiinae**

Для подсемейства *Rhaphiinae* типичным является значительно удлинённый третий членик усиков, как правило, треугольной формы. Короткий третий членик характерен для видов *Haplopharyngomyia*, *Mischopyga* и *Urodolichus*. Первый членик усиков сверху без дорсальных щетинок. Второй членик простой, без отростков.

Ариста значительно длиннее головы характерна для видов *Ngirhaphium*, а также некоторых видов *Rhaphium*. Её строго апикальное положение характерно для представителей родов *Rhaphium*, *Physopyga* и *Ngirhaphium*, остальные виды



Rhaphiinae имеют дорсальную аристу, причём встречается как базодорсальное её расположение, так и приближение к апикальному краю третьего членика.

Значительно распространён половой диморфизм, который выражается в укороченном третьем членике у самки, либо более короткой антенне.

### **Sciapodinae**

Для подсемейства Sciapodinae характерны значительные колебания метрических признаков даже в пределах родов, а также часто встречающийся в морфологии антенн половой диморфизм.

Первый членик усиков не несёт щетинок, иногда модифицирован – вздутый, чашевидной формы (*Amesorhaga*, *Austrosciapus*, *Dytomyia*, *Plagiozopelma*, некоторые виды *Chrysosoma*). Вторым члеником несёт длинные щетинки, расположенные розеткой. В их длине у некоторых видов проявляется половой диморфизм, к примеру, у самок *Abbemyia* и *Dytomyia* щетинки на втором членике усиков заметно короче, чем у самцов.

Третий членик обычно небольшого размера, его длина редко превышает его высоту у основания более чем в полтора раза. Исключением являются виды *Gigantosciapus*, для которых характерен значительно удлинённый третий членик усиков (отношение длины к высоте у основания – в 3 и более раз, до 12). Превышением примерно в 2 раза характеризуются так же виды *Chrysosoma*. У самок ряда видов третий членик усиков значительно короче, чем у самцов, закруглённый на вершине.

Ариста, длина которой часто превышает длину тела, встречается у родов *Chrysosoma*, *Lapita* и *Plagiozopelma*. Ариста может быть, как дорсальной, так и апикальной. Апикальную аристу имеют представители родов *Abbemyia*, *Chrysosoma*, *Lapita*, *Plagiozopelma*, а также ряд видов *Dytomyia*, *Heteropsilopus* и *Krakatauia*. У родов *Amblypsilopus*, *Condylostylus*, *Mesorhaga*, *Parentia*, *Sciapus* данный признак варьирует от вида к виду.

Следует отметить, что в данном случае положение аристы может также являться признаком полового диморфизма. К примеру, некоторые самцы видов

*Chrysosoma* имеют апикально расположенную аристу, в то время как самки данных видов – срединнодорсальную. Так же встречается и обратная ситуация: самцы *Mesorhaga lamondensis* Bickel, 1994 имеют срединнодорсальную аристу, в то время как самки – строго апикальную.

Широко распространены в подсемействе модификации аристы: для самцов *Chrysosoma*, *Krakatauia*, *Parentia*, *Plagiozopelma* типично наличие на аристе апикального расширения.

### **Stolidosomatinae**

Подсемейство *Stolidosomatinae* характеризуется такими чертами, как значительно удлинённый, голый первый членик усиков, укороченный третий членик (его длина примерно равна его высоте у основания), голая либо слабо опушённая ариста. Однако присутствуют также черты, придающие сходство с представителями подсемейства *Dolichopodinae*, такие как базодорсальная или срединдорсальная ариста, треугольная форма третьего членика.

### **Sympycninae**

Подсемейство *Sympycninae* отличается неоднородностью, как в плане морфологии антенн, так и в отношении других систематических признаков. Так, первый членик усиков обычно короткий голый, но несёт дорсальные волоски у видов *Anepsiomyia*. Второй членик усиков видов *Syntormon*, *Ceratopos* и *Scotiomyia* с пальцевидным выступом, заходящим на третий членик.

Разнообразна морфология третьего членика. Сильно удлинённый, тонкий третий членик характерен для ряда видов *Chaetogonopteron* (отношение длины к высоте у основания –  $3,84 \pm 1,31$ ) и *Nothorhaphium* ( $7,52 \pm 1,57$ ), удлинённый треугольный – для видов *Anepsiomyia* ( $4,46 \pm 2,18$ ), *Syntormon* ( $3,64 \pm 0,68$ ) и *Humongochela* ( $2,52 \pm 0,84$ ), удлинённый овальный – для видов *Hercostomoides*.

Представители рода *Huptiocheta* имеют увеличенный треугольный третий членик, заострённый апикально. Его высота у основания так же относительно велика, так что целесообразно рассматривать длину третьего членика по отношению к длине первого ( $12,35 \pm 4,10$ ). Другие представители подсемейства

имеют укороченный третий членик, треугольный, более или менее заострённый апикально, или овальной формы.

Подсемейств *Sympycninae* характеризуется дорсальной аристой: базодорсальной у видов *Anepsiomyia*, *Campsicnemus*, *Erebomyia*, *Humongochela*, *Hyptiocheta*, *Major*, *Telmaturgus*, ряда видов *Sympycnus*; ариста расположена около центра дорсальной стороны третьего членика у видов *Adachia*, *Chaetogonopteron*, *Colobocerus*, *Elmoia*, *Filatopus*, *Hercostomoides*, *Ischiochaetus*, *Lamprochromus*, *Micropygus*, *Phrudoneura*, *Pinacocerus*, *Scelloides*, *Tetrachaetus*, *Teuchophorus*, *Uropachus*. Однако встречаются и виды с апикальной аристой: *Nothorhaphium*, *Scotiomyia*, *Syntormon*. Среди видов *Yumbera* расположение аристы варьирует от базодорсальной до субапикальной в пределах рода.

Одно или несколько расширений на аристе имеется у видов *Nothorhaphium*, *Pinacocerus* и *Yumbera*. В данном случае половой диморфизм выражается в отсутствии апикального расширения на аристе самки, однако встречаются так же случаи редукции третьего членика (он значительно короче у самки, чем у самца), уменьшение выступа на третьем членике (самки *Scotiomyia*).

### **Xanthochlorinae**

Расположение аристы у видов *Xanthochlorus* варьирует от базодорсальной до апикальной в пределах рода. Третий членик усиков явно укороченный, с закруглённой или заострённой вершиной, иногда – с вентральным выступом. Первый членик усиков голый, полового диморфизма не наблюдается.

Подводя итог, необходимо отметить, что большинство признаков морфологии антенн может быть использовано для диагностики родов и видов, а также изучения полового диморфизма: расположение аристы, наличие на ней опушения или расширений, форма третьего членика, наличие выростов на второй членике, форма первого членика.

Использование морфометрических характеристик антенн Dolichopodidae позволило выявить степень различия между таксонами по данным критериям и выделить среди них более важные для диагностики.

Наиболее репрезентативные результаты среди морфометрических показателей продемонстрировало соотношение «длина третьего членика / высота третьего членика антенн» (Рисунок 12).

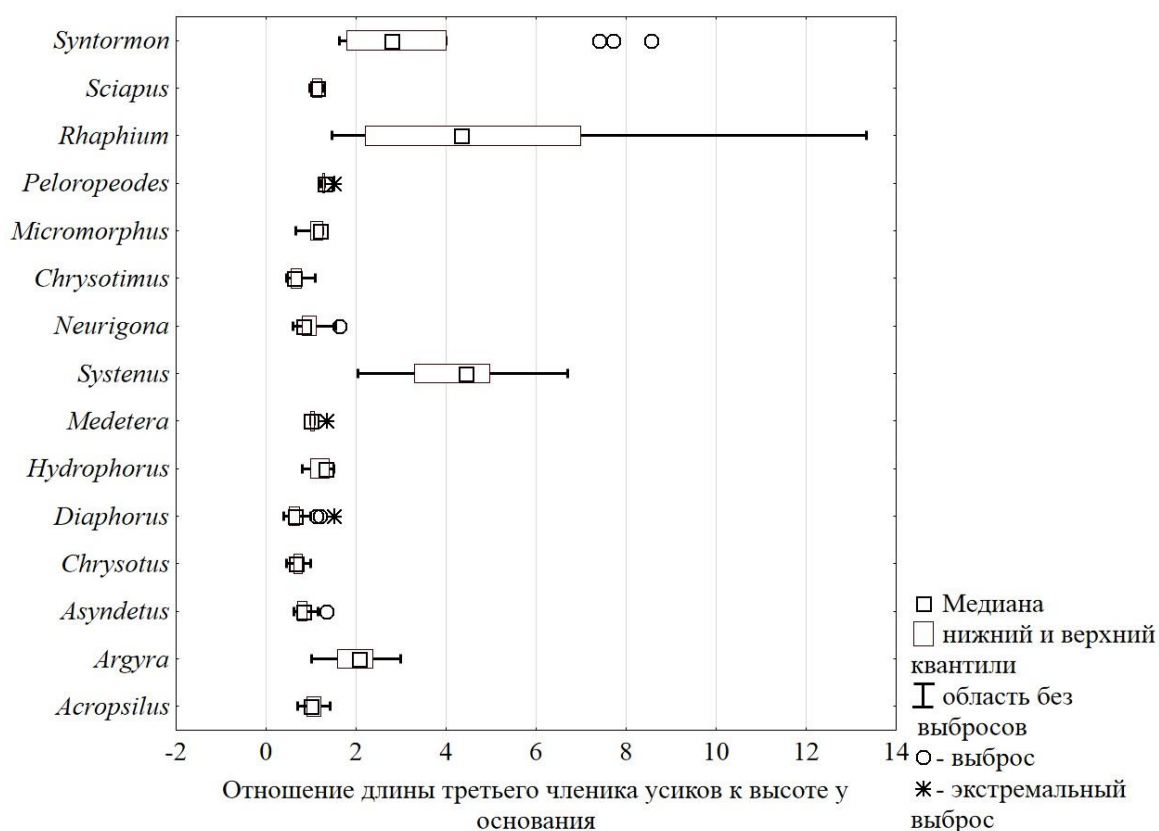


Рисунок 12 – Отношение длины третьего членика антенн к его высоте у основания в семействе Dolichopodinae.

В подсемействе Medeterinae представлено явное распределения подсемейства на две группы по критерию относительной длины третьего членика: трибы Systemini и Medeterini. Статистически достоверные различия по данному критерию могут быть использованы для таксономического выделения родов *Systemus*, *Rhaphium* и *Syntormon*. Поскольку данные роды входят в различные

подсемейства (*Medeterinae*, *Rhaphiinae*, *Sympycninae*), другие роды в которых характеризуются укороченным третьим члеником, следует сделать вывод о параллельном эволюционно-морфологическом развитии данного признака.

Перекрывающиеся доверительных интервалов всех подсемейств не позволяет выделить критерии «длина аристы / длина третьего членика усиков», «длина третьего членика / длина второго членика усиков» и «длина третьего членика / длина первого членика усиков» как диагностические.

### 3.5. Ноги

#### 3.5.1. Морфометрические признаки ног

Для всего семейства в большинстве случаев характерны стандартные соотношения бедра, голени и члеников в лапке:  $femora \approx tibia > tar1 > tar2 > tar3 > tar4 > tar5$ . Переднее бедро в большинстве случаев одинаковой длины с передней голенью. Задние бёдра обычно шире передних и средних.

Соотношения передних, средних и задних бёдер ( $fF$ ,  $mF$ ,  $hF$ ), передних, средних и задних голеней ( $fT$ ,  $mT$ ,  $hT$ ) и члеников лапок с первого по пятый ( $tar1$ ,  $tar2$ ,  $tar3$ ,  $tar4$ ,  $tar5$ ) во многих случаях стабильны для семейства, однако у представителей отдельных родов некоторые из этих соотношений отличны от стандартных (Таблица 2).

Так, для подсемейств *Hydrophorinae* и *Rhaphiinae* характерны увеличенные средние и задние бёдра. В частности удлинённые средние и задние бёдра выделяют рода *Hydrophorus* и *Scellus*. Показателем, пригодным для диагностики, может служить как отношение длин передних и средних бёдер, так средних бёдер и средних голеней. В обоих случаях наблюдаются статистически достоверные различия.

Таблица 2 – Признаки морфометрии конечностей Dolichopodidae.

Таксон	Значение показателя для рода	Значение показателя для подсемейства	Значение показателя для семейства
	<b>fF/mF</b>		
<i>Hydrophorus</i>	0,52±0,12	0,83±0,08	0,87±0,55
<i>Scellus</i>	0,62±0,06		
<i>Rhaphium</i>	0,65±0,07	0,81±0,06	
<i>Phacaspis</i>	1,41	1,13±0,17	
	<b>mF/mT</b>		
<i>Griphophanes</i>	1,43	1,96±0,16	0,88±0,28
	<b>fT/tar1</b>		
<i>Antyx</i>	0,61±0,07	0,61±0,07	0,84
Neurigoninae		0,61±0,05	
	<b>Передние ноги: tar1/tar4</b>		
<i>Chrysosoma</i>	8,58±0,30		4,11±0,52
	<b>Передние ноги: tar2/tar4</b>		
<i>Neugirina</i>	2,91±0,34		1,91±0,16
	<b>Средние ноги: mT/tar1</b>		
<i>Campsicnemus</i>	2,73±0,32		1,85±0,15
	<b>Задние ноги: tar1/tar4</b>		
<i>Chrysosoma</i>	7,62±0,60		2,73±0,52
	<b>Задние ноги: hT/tar3</b>		
<i>Dolichopus</i>	2,76±0,26		5,66±0,50
	<b>Задние ноги: tar2/tar4</b>		
<i>Medetera</i>	3,80±0,38		2,43±0,21
	<b>Задние ноги: tar3/tar4</b>		
<i>Diostracus</i>	0,99±0,26		0,63±0,10
	<b>Задние ноги: tar2/tar3</b>		
<i>Syntormon</i>	1,11±0,22		1,60±0,07

Удлиненные передние лапки характерны для представителей подсемейств *Antyxinae* и *Neurigoninae*, некоторых *Sciapodinae*. Признак предлагается оценивать по отношению к длине передней голени.

Выявлено, что родовыми гиатусами рода *Campsicnemus* является характерное значение отношение голени и первого членика лапок средних ног ( $2,73 \pm 0,32$ ). Для рода *Chrysosoma* показаны следующие гиатусы: отношение первого членика лапки к четвертому членику лапки на передних ногах ( $8,58 \pm 0,30$ ) и то же самое отношение для задних ног ( $7,62 \pm 0,60$ ). Для рода *Diostracus* характерно отношение, равное  $0,99 \pm 0,26$ , третьего членика лапки к четвертому членику лапки на задних ногах.

Для рода *Dolichopus* характерно отношение голени к четвертому членику лапки на задних ногах, равное  $2,76 \pm 0,26$ . Для рода *Medetera*: отношение третьего членика лапки к четвертому членику лапки на средних ногах ( $1,98 \pm 0,21$ ), а также отношение второго членика лапки к четвертому членику лапки на задних ногах ( $3,80 \pm 0,38$ ). Для рода *Neugorina*: отношение второго членика лапки к четвертому членику лапки на передних ногах ( $2,91 \pm 0,34$ ).

Для рода *Syntormon* характерно отношение голени ко второму членику лапки средних ног, равное  $5,86 \pm 0,46$ , и отношение второго членика лапки к третьему задних ног, равное  $1,11 \pm 0,22$ .

### 3.5.1. Претарсус

Морфологические характеристики претарсуса у двукрылых играют важную роль в построении системы, а также используются для диагностики ряда таксонов. Претарсус *Dolichopodidae* представлен парой хитинизированных коготков, под которыми, латерально на склерите, называемом базипульвиллой, расположены пульвилы (Cumming, Wood, 2009).

Непарный щетинковидный эмподий располагается между пульвиллами, чуть сбоку. Обе пульвиллы и эмподий являются по происхождению выпячиванием претарсальной мембраны и выступают в качестве адгезионных органов. Они несут полые волоски, через которые происходит тактильное восприятие субстанции (Cumming, Wood, 2009).

### 1. Коготки.

Форма и степень развития коготков у представителей Dolichopodidae разнообразны и могут варьировать как в пределах подсемейств, так и в пределах родов. Диагностические признаки, основанные на морфологии коготков, имеют, по всей видимости, видовую значимость. Для характеристики таксонов предлагается оценивать следующие признаки:

1) Наличие коготков: коготки имеются / коготки отсутствуют.

Так отсутствие коготков у некоторых видов *Asyndetus* (*A. perpuvillatus*, *A. latifrons*, *A. carcinophilus*) используются для видовой диагностики (Негробов, 1969; Grichanov, 2013a). У ряда видов *Diaphorus* (Diaphorinae) и *Physopyga* (Raphiinae) на передних ногах также не обнаружено развитых коготков, однако на их месте часто присутствуют две крепкие щетинки. Для многих представителей подсемейства Diaphorinae характерна редукция коготков, либо их отсутствие (Рисунок 13).

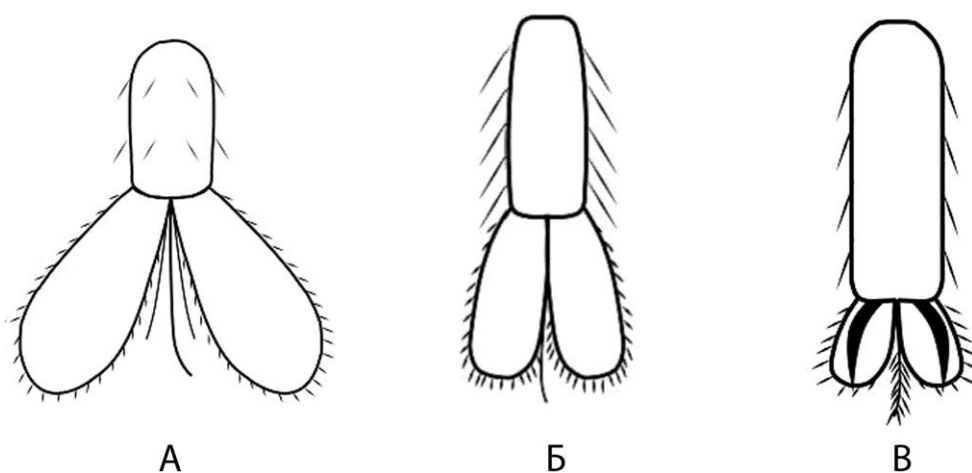


Рисунок 13 – Претарсус видов Diaphorinae:

A – *Asyndetus latifrons*; Б – *Diaphorus parenti*; В – *Chrysotus laesus*.



В большинстве же случаев коготки Dolichopodidae нормально развиты, эквивалентны друг другу, одинаковы на всех ногах. В исключительных случаях наблюдается неравномерное развитие коготков.

2) Равномерность развития коготков: оба коготка развиты одинаково / один из коготков крупнее, либо модифицирован.

Так, описан вид *Palaeosystenus succinorum* внешний коготок крупный, внутренний – уменьшенный (Grichanov et al, 2014). Более выраженные модификации наблюдаются у некоторых видов Neurigoninae: у *Macroductylomyia magnicauda* задний коготок расширен и образует утолщённый столбик, задний коготок расширен у видов *Dactylomyia*, у *Paracoeloglutus chilensis* и других описанных видов трибы Coeloglutini задний коготок удлинённый и изогнутый, в то время как передний развит нормально (Naglis, 2001, 2002). В данном случае следует говорить о признаках видового уровня.

3) Отношение длины коготков к длине пятого членика лапки: коготки увеличены – длина пятого членика лапки – от 0,9 до 1,4 длины коготка / коготки развиты нормально – длина пятого членика лапки составляет от 1,5 до 1,9 длины коготка / коготки уменьшены – отношение длины пятого членика лапки к длине коготка – более 2,0.

Увеличенные коготки, длина которых достигает половины длины пятого членика лапки или превышает её, характерны для видов Hydrophorinae: *Acumatopus*, *Orthoceratium*, *Peodes*, *Hypocharassus*, *Scellus* (Рисунок 14). Увеличенные коготки, согласно описаниям Д. Биккеля (Bickel, 1994), также имеют самцы группы видов *Krakatauia trustorum*.

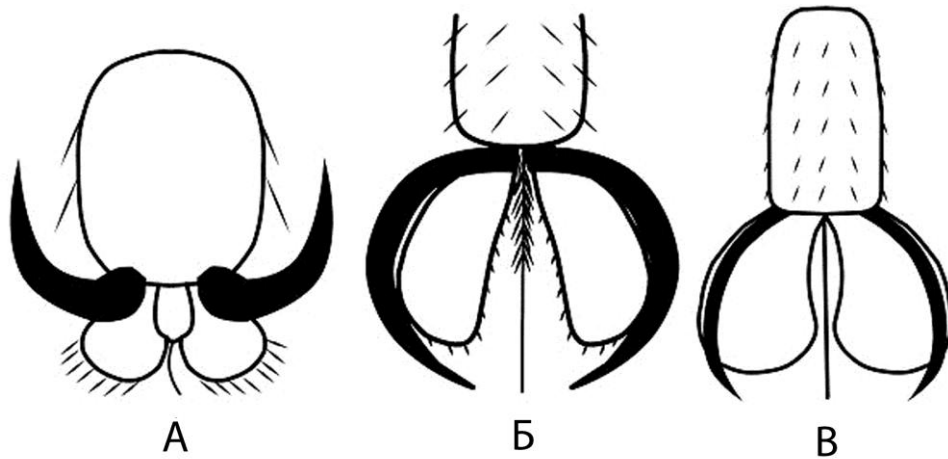


Рисунок 14 – Претарсус видов Hydrophorinae:

А – *Acymatopus minor*; Б – *Hypocharassus pruinosus*; В – *Orthoceratium lacustre*.

Ещё один вариант модификации – уменьшение коготков, когда их длина явно меньше половины длины пятого членика лапки, либо коготки тонкие, едва толще крепких щетинок на ногах. Подобными коготками характеризуются некоторые виды Medeterinae, Neurigoninae, Sympycninae.

Данное соотношение признаков позволяет выделить сходство между видами подсемейств Dolichopodinae, Sciapodinae и Enliniinae, а также видами подсемейств Medeterinae и Neurigoninae, Diaphorinae и Hydrophorinae попарно.

## 2. Эмподий.

Эмподий у большинства Dolichopodidae тонкий, щетинковидный, голый, по длине примерно равен коготкам, реже – чуть короче их, либо чуть длиннее. Для рода *Dolichopus* – типового в семействе – характерен щетинковидный эмподий, длина которого эквивалентна длине коготков. Отдельно выделяются виды с модифицированным эмподием.

4) Модификация эмподия: эмподий простой, щетинковидный / эмподий модифицирован – утолщённый у основания.

5) Опушение эмподия: эмподий голый / эмподий явно опушённый.

*Hypocharassus pruinosus* характеризуется удлинённым эмподием, густо опушённым у основания (Рисунок 14 Б), у *Asumatopus minor* эмподий у основания заметно утолщён (Рисунок 14 А). У видов *Hydrophorus praecox*, *Argyra diaphana*, *Campsicnemus lumbatus* эмподий по всей длине покрыт укороченными либо более длинными волосками (Рисунок 15).

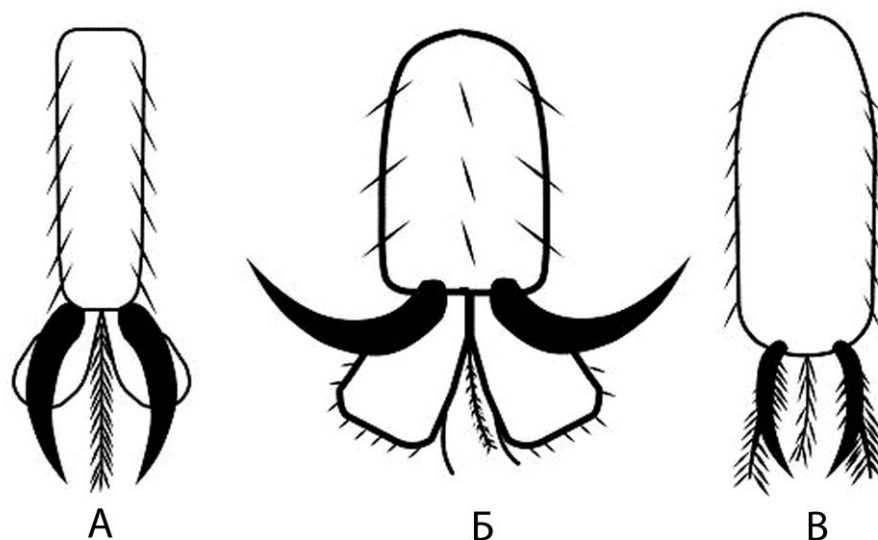


Рисунок 15 – Претарсус видов Dolichopodidae:

А – *Hydrophorus praecox*; Б – *Argyra diaphana*; В – *Campsicnemus lumbatus*.

Судя по полученным данным, морфология, в том числе длина эмподия достаточно устойчива в пределах семейства, однако его модификации являются скорее видовыми характеристиками.

### 3. Пульвиллы.

Пульвиллы Dolichopodidae обычно более или менее округлые или овальные (Рисунок 15 А), иногда – трапецевидные (Рисунок 15 Б), реже пульвиллы тонкие, полосковидные (виды *Thinophilus flavipalpis* (Рисунок 16 В), *Enlinia robinsoni*). Обычно опушены короткими либо длинными волосками.

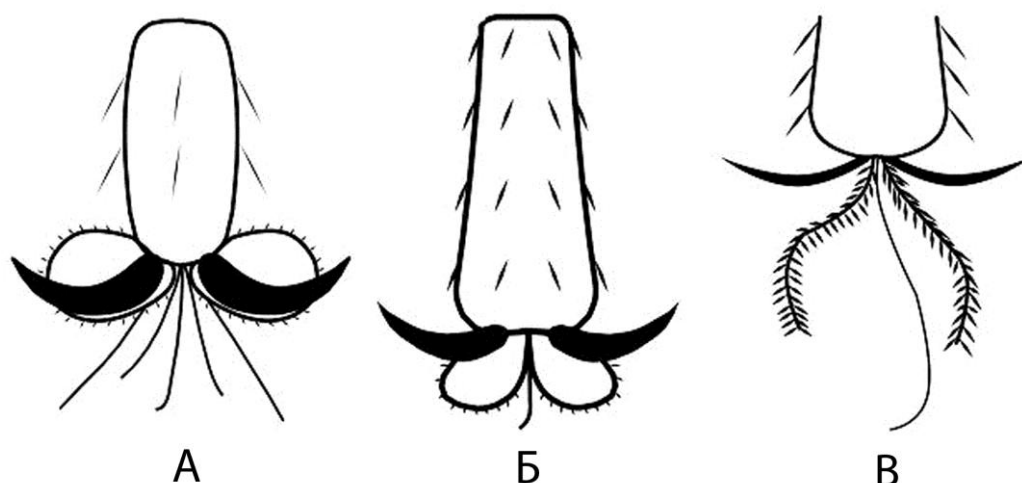


Рисунок 16 – Претарсус видов Dolichopodidae:

А – *Syntormon filiger*; Б – *Medetera diadema*; В – *Thinophilus flavipalpis*.

б) Наличие пульвилл: пульвилы имеются / пульвиллы отсутствуют.

У отдельных видов в нескольких подсемействах наблюдается отсутствие пульвилл: *Cryptophleps rapuana* (Diaphorinae), *Eucoryphus brunneri*, *Nanothinophilus armatus* (Hydrophorinae), *Sympycnus abbreviatus* (Sympycninae).

Однако имеются парные крепкие щетинки. Предположение о том, что пульвиллы могут быть редуцированы до щетинковидных неопушённых, спорно, поскольку у многих видов наличие парных крепких щетинок на претарсусе сопровождается наличием нормально развитых пульвилл (виды *Nematoproctus praesectus*, *Rhaphium longicorne*).

Размер пульвилл может быть оценён в сравнении с длиной коготков, либо эмподия. Из-за спорного происхождения коготков сравнение величины пульвилл целесообразно производить с длиной эмподия, поскольку эмподий и пульвилы имеют сходный генезис. Однако на практике выясняется, что оценка длины эмподия не всегда является возможной: из-за его незначительной толщины он может быть слабо различим. В то время как оценка размера коготков является более объективной.

7) Размер пульвилл: длина пульвилл в два и более раз меньше длины коготков / длина пульвилл примерно равна длине коготков, или чуть меньше её, отношение длины пульвилл к длине коготков от 0,6 до 0,9 / длина пульвилл превосходит длину коготков – отношение длины пульвилл к длине коготков от 1,0 до 1,4.

Исключением являются виды *Diaphorinae*, не имеющие коготков, тогда оценка может быть осуществима только по длине эмподия. Здесь выделяются виды *Asyndetus* и *Diaphorus*, длина пульвилл которых превышает длину эмподия. Размер пульвилл видов *Asyndetus* также был использован для видовой диагностики ранее (Van Duzee, 1916).

Длина пульвилл большинства *Dolichopodidae* меньше длины коготков, однако представители подсемейства *Hydrophorinae* чаще обладают крупными крепкими коготками, и пульвилы меньше их по длине.

Также представительные результаты были получены по отношению диаметра пятого членика лапки у основания к длине пульвилл. Данный показатель позволяет разделить исследованные виды на две группы. К первой в таком случае будут отнесены представители подсемейств *Diaphorinae*, *Dolichopodinae*, *Enliniinae*. Характерная для них длина пульвилл превышает диаметр пятого членика лапки. Виды *Neurigoninae*, *Medeterinae*, входящие во вторую группу, имеют пульвиллы, длина которых превышает диаметр пятого членика. Для подсемейств *Sympycninae*, *Sciapodinae*, *Rhaphiinae* данный показатель в масштабе изученных экземпляров близок к единице и статистически может изменяться при увеличении количества данных.

Анализ полученных данных позволил выявить наиболее значимые для исследованных видов признаки. Так, морфология претарсуса может быть использована для построения системы подсемейства *Diaphorinae*. Отсутствие коготков позволяют отнести виды *Asyndetus*, *Diaphorus* в отдельную группу, в данную группу также включен род *Chrysotus* по относительной длине пятого членика лапки. Однако достоверных различий в морфометрических показателях

пульвилл в сравнении видов *Diaphorinae* с другими представителями семейства выявлено не было.

Увеличенные коготки характеризуют все рассмотренные виды *Hydrophorinae*. Для данного подсемейства показатель отношения длины пятого членика лапки к длине коготков статистически значимо выделяется в семействе. Так, медиальное значение показателя для видов *Hydrophorinae* составляет 1,20, его доверительный интервал для уровня значимости 0,05 – [1,06; 1,46], тогда как для остальных исследованных видов, соответственно, 2,2074 и [1,57; 2,58]. Таким образом, для более детального изучения положения подсемейства *Hydrophorinae* в семействе могут быть использованы признаки морфологии претарсальных структур.

Морфометрические характеристики претарсуса видов *Dolichopodinae* различны, и наиболее явно это выражено в соотношении длин коготка и пятого членика лапки. Признаки, основанные на морфологии претарсуса, могут быть использованы для диагностики родов и видов в подсемействах *Dolichopodinae*.

Сходная морфометрия претарсуса видов *Medetera*, *Neurigona*, *Sciapus* и *Dolichopus* проявляется в типичном для семейства соотношении коготков и пульвилл, а также длины коготков по отношению к длине пятого членика лапки. Модификации морфологии эмподия (опушение базальное, либо по всей длине) и пульвилл (узкие, полосовидные) наблюдаются в различных систематических группах семейства и не коррелируют с другими признаками морфологии и морфометрии.

### 3.5.3. Тибиальный орган

Характеристики тибиального органа (цилиоратума) рода *Dolichopus* Latreille, 1796 до сих пор не использовались в систематике рода. Цилиоратумом (*cilioratium*) (Steyskal, 1973) называется широкая или узкая щель с рядом щетинок

на вентральной поверхности задней голени самцов рода *Dolichopus*, она располагается обычно ниже середины голени, в её дистальной части. Смирнов (1948) называет эту щель тибиальным органом.

Щетинки тибиального органа намного меньше, чем остальные щетинки голени (Рисунок 17). Форма щетинок отличается у разных видов. Они могут быть уплощенные, ланцетовидные, суженные апикально, или тонкие, удлинённые.

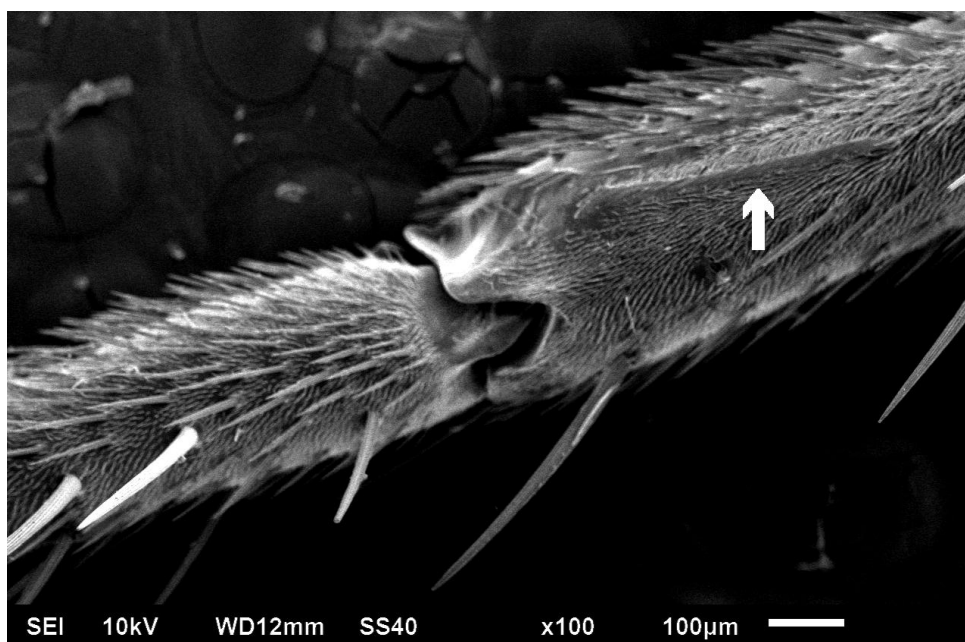


Рисунок 17 – Задняя голень *Dolichopus nataliae*.

Тибиальный орган ряда видов расположен параллельно продольной оси голени, у других видов – под большим или меньшим углом к ней. По форме он может напоминать широкий желобок или может быть представлен гребнем щетинок (Bourandas, 1991). Также различия наблюдаются в длине тибиального органа и его цвете. Он может быть светлым и выделяться на фоне тёмной части голени, либо аналогичного с ней цвета.

В результате статистической обработки полученных данных в составе рода *Dolichopus* были выделены группы видов.

**Группа 1** (Рисунок 18) включает в себя виды *Dolichopus*, тибиальный орган которых значительной длины (1/4 длины голени и более), обычно параллелен продольной оси голени, без длинных щетинок, однако с явными щетинками у

видов *D. robustus*. Щель тибияльного органа может быть как относительно широкой (виды *D. brevipennis*, *D. calceatus*), так и очень тонкой (*D. zerni*, *D. jaxarticus*, *D. bigeniculatus*). У всех рассмотренных видов голень затемнена апикально, тибияльный орган светлый.

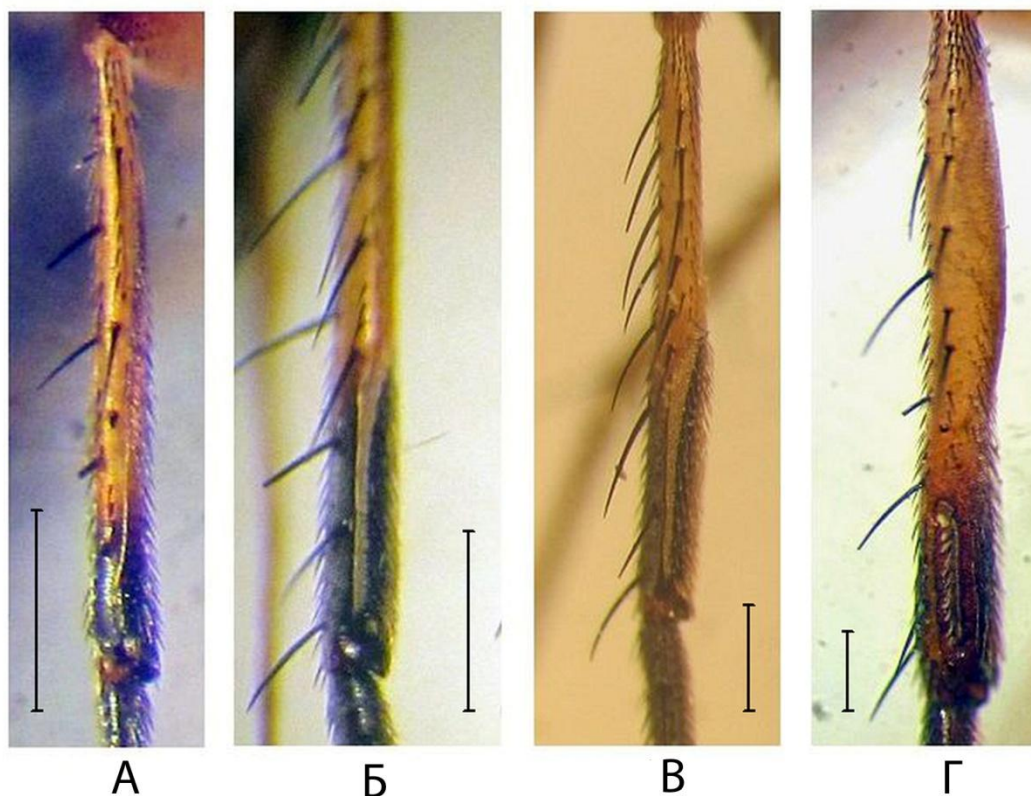


Рисунок 18 – Тибияльный орган самцов *Dolichopus* первой группы.

А – *D. zernyi*; Б – *D. brevipennis*; В – *D. calceatus*; Г – *D. robustus*.

Масштабная линейка: 0,5 мм.

Наиболее распространенная форма тибияльного органа характерна для видов **группы 2** (Рисунок 19): тибияльный орган короче четверти голени, однако его длина превосходит диаметр голени или примерно равна ему. Тибияльный орган обычно располагается под углом 15–20° по отношению к продольной оси голени, имеет светлые короткие щетинки. Данная группа включает виды *D. altayensis*, *D. angustipennis*, *D. claviger*, *D. galeatus*, *D. lepidus*, *D. longitarsis*, *D. maculates*, *D. maculipennis*, *D. nitidus*, *D. trivialis*, *D. unguates*.



Задняя голень рассмотренных видов затемнена апикально, и тиббиальный орган полностью располагается на затемнённой части. Однако выделяется ряд видов (*D. lepidus*, *D. altayensis*, *D. maculates*) с полностью чёрными задними голеньями.

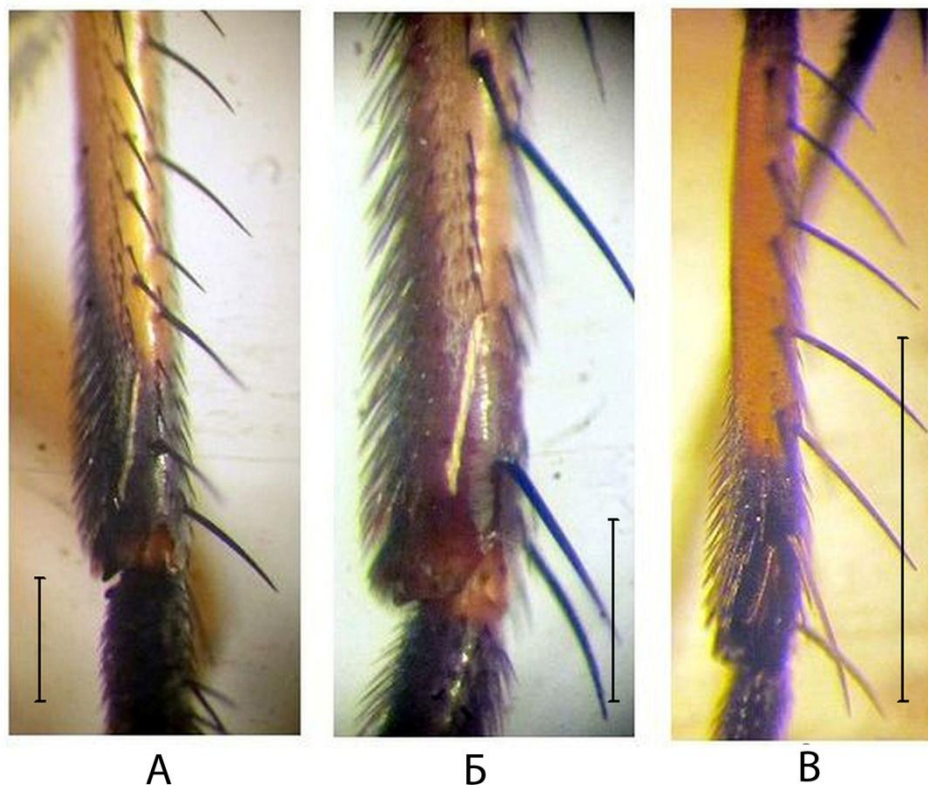


Рисунок 19 – Тиббиальный орган самцов *Dolichopus* второй группы.

А – *D. galeatus*; Б – *D. unguates*; В – *D. longitarsis*. Масштабная линейка: 0,5 мм.

Тиббиальный орган у видов **группы 3** (Рисунок 20) короткий, его длина меньше диаметра голени, и значительно меньше её длины, обычно – с удлинёнными светлыми щетинками, располагается под углом 25–35° по отношению к продольной оси голени.

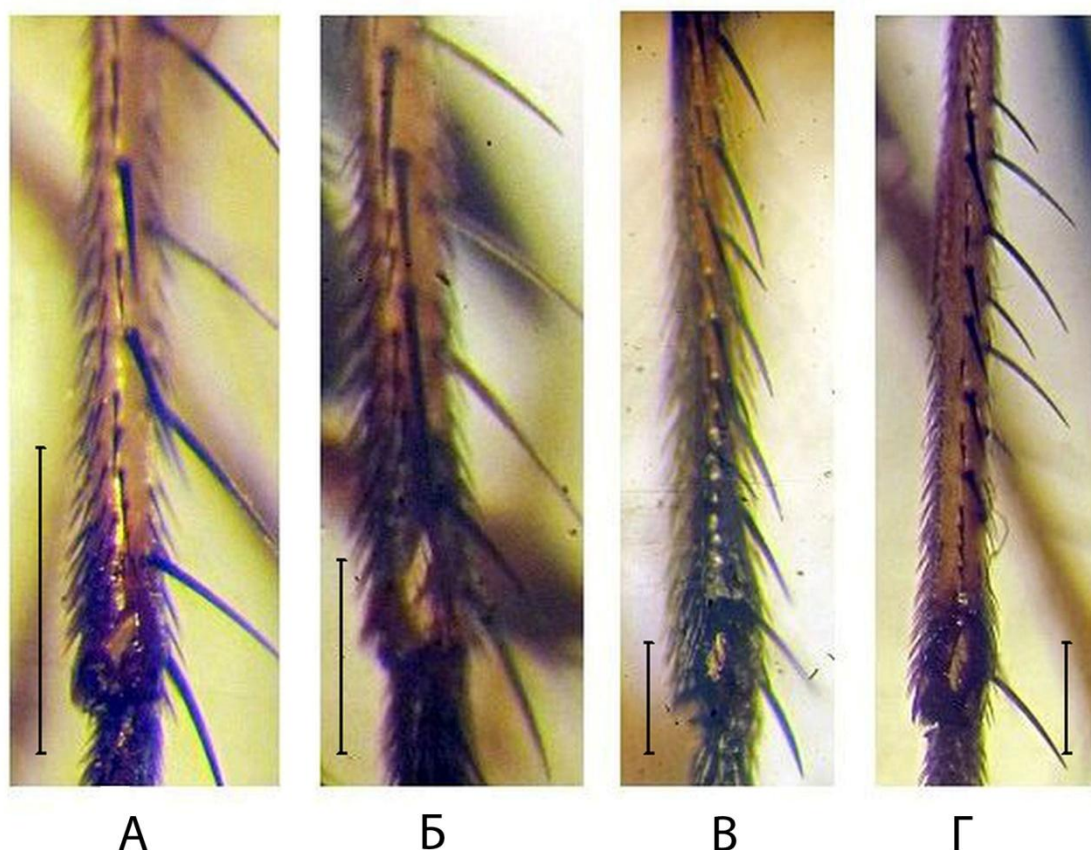


Рисунок 20 – Тибиаальный орган самцов *Dolichopus* третьей группы.

А – *D. acuticornis*; Б – *D. campestris*; В – *D. remipes*; Г – *D. rupestris*.

Масштабная линейка: 0,5 мм.

**Группа 4** (Рисунок 21). Отдельно следует рассматривать подгруппу, включающую виды *D. longicornis*, *D. nigricornis*, *D. linearis*, *D. litorellus*, *D. ussuriensis*. Данная группа характеризуется укороченным тибиаальным органом с удлинёнными щетинками. Длина щетинок тибиаального органа обычно составляет от 0,25 до 1,50 его длины. Щетинки тибиаального органа во всех случаях светлые, в то время как голень затемнена апикально.



Рисунок 21 – Тибиаальный орган самцов *Dolichopus* четвёртой группы.

А – *D. ussuriensis*; Б – *D. longicornis*. Масштабная линейка: 0,5 мм.

Тибиаальный орган средней длины, расположенный в глубоком желобке, находящейся под небольшим углом к продольной оси голени, характерен для видов различных групп: *D. cilifemoratus*, *D. plumitarsis*, *D. robustus*, *D. jakutus*, *D. cilifemoratus* (Рисунок 22). Данный признак не использовался в качестве группообразующего, поскольку остальные морфологические характеристики тибиаального органа перечисленных видов были различны.



Рисунок 22 – Тибальный орган самцов *Dolichopus* в виде желобка.

А – *D. cilifemoratus*; Б - *D. plumitarsis*; В – *D. robustus*. Масштабная линейка: 0,5 мм.

Исходя из рассмотренных данных, следует отметить, что морфология тибального органа может быть использована для изучения системы рода *Dolichopus* наряду с признаками морфологии антенн, лица и хетотаксии ног.

## ГЛАВА 4. АНАЛИЗ ПРЕДПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ ТЕНДЕНЦИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ В СЕМЕЙСТВЕ DOLICHOPODIDAE

Для составления матрицы, с помощью которой впоследствии производилось выделение групп таксонов со сходной морфологией, была определена полярность признаков. Признаки, традиционно используемые в систематике и таксономии семейства Dolichopodidae, были проанализированы с учётом уже имеющихся литературных данных об их плезиоморфном и апоморфном состоянии. Для выявления тенденций преобразования остальных признаков было проведено морфологическое сравнение с видами внешних групп. Для морфометрических признаков были выделены дискретные области в морфологическом пространстве и определены пороговые уровни, которые позволили разбить количественные признаки на качественные состояния.

### 4.1. Голова

Голова представителей семейства Dolichopodidae, как и большинства двукрылых, имеет полушаровидную форму, обычно шире, чем грудь. Затылок может быть вогнутый, и тогда голова прилегает к груди (виды *Argyra*, *Coeloglutus*, *Medetera*), плоский, или же выпуклый, в этом случае голова в значительной степени отделена от груди (виды *Dolichopus*, *Hercostomus*). В центре посткаринома (postcarinum) расположен собственно затылок (occiput), внизу располагается защёчная часть (postgena).

Отношение ширины головы к её высоте может варьировать. Высота головы превышает её ширину или эквивалента ей у большинства представителей семейства, однако для многих Sciarodinae характерна широкая и относительно невысокая голова.

Боковые отделы головы занимают фасеточные овальные глаза, которые достигают весьма значительного развития. Глаза обычно опушённые, причём щетинки могут быть жёлтые (виды *Guzeriplia*) или чёрные (виды *Micromorphus*), реже глаза голые (виды подсемейства *Medeterinae*). Глаза обычно разделены, но могут соприкасаться на лбу или под антеннами (виды *Diaphorus*, *Euxiphocerus*, *Micromorphus*).

Лоб обычно широкий, сужающийся книзу, чаще металлически-зелёный, блестящий, иногда покрыт пылью. Темя плоское либо слегка выпуклое, иногда с явными выемками по обе стороны от теменного бугорка (данный признак часто встречается у видов подсемейства *Sciarodinae*).

Лицо обычно уже, чем лоб, особенно книзу. В зависимости от формы глаз, лицо также может быть различной формы: одинаковой ширины, если внутренние края глаз параллельные (виды *Telmaturgus*), или, если внутренние края глаз сходятся книзу или кверху, то лицо сужается (виды *Melanostolus*) или расширяется книзу (виды *Campsicnemus*). По данному признаку у некоторых таксонов проявляется половой диморфизм: лицо самок обычно шире, чем у самцов.

Ещё одним важным для диагностики признаком является ширина лица, которую обычно оценивают сравнительно теменного бугорка либо третьего членика усиков. Лицо шире теменного бугорка (виды *Scellus*), примерно подобной ширины (виды *Peodes*), либо очень узкое (виды *Chrysotus*). Также необходимо отметить высоту эпистомы: она может доходить до нижнего края глаз (виды *Hydroceleuthus*), даже заходить за него (виды *Platyopsis*), либо не доходить до него (виды *Dolichopus*).

Наличник обычно голый, иногда с крепкими щетинками около края (виды *Setihercostomus*). Его нижний край может быть прямым (виды *Platyopsis*), или закруглённый (виды *Ahyrophyllus*), а также слитым с краем глаз, либо явно отделённым от него. Сам наличник может быть плоским (виды *Gymnopternus*) или выпуклым (виды *Ethiomyia*). Встречаются виды, у самок которых наличник

сильно выпуклый в нижней половине (виды *Syntormon*), либо плоский, подобно наличнику самца (виды *Machaerium*).

Лицо и наличник разделены явным горизонтальным швом у многих видов Hydrophorinae. У большего ряда таксонов шов может быть едва намеченным только у края глаз, либо совершенно отсутствовать. Щёки обычно не выражены, но в ряде случаев являются диагностическим признаком видового уровня: узкие, полосовидные (вид *Hydrophorus litoreus*), или же хорошо развитые, треугольные или трапецевидные (*Hydrophorus praecox*).

Антенны у многих представителей семейства расположены в вершинной трети головы, за исключением некоторых родов, у которых они находятся примерно посередине головной капсулы (виды *Diaphorus*). Антенные ямки могут быть широко расставлены – расстояние между ними больше, чем теменной бугорок (виды *Aphalacrosona*), либо расстояние между ними короче, чем ширина теменного бугорка (виды *Poecilobothrus*).

Хетом головы Dolichopodidae обычно включает в себя глазковые (ocellar), заглазковые (postocellar), теменные (vertical) и затеменные (postvertical) щетинки. Чаще всего имеются заглазковые щетинки (расположенные в один ряд или беспорядочно), крепкие глазковые щетинки, крепкие теменные и более короткие, иногда волоскоподобные затеменные. У отдельных таксонов те или иные щетинки могут быть редуцированными, либо отсутствовать.

По заднему краю глаз в нижней половине головы имеется серия постокулярных щетинок, которые могут быть расположены в один ряд (виды Dolichopodinae), или же внесерийно (виды рода *Rhaphium*). Цвет заглазничных ресничек может являться как родовым, так и видовым признаком. Так, светлые реснички по нижнему краю глаз характерны, к примеру, для видов *Dolichopus remipes* Wahlberg, 1839, *D. angustipennis* Kertész, 1901, тёмные заглазничные реснички характерны для таких видов, как *D. maculipennis*, *D. unguatus*.

Затеменные щетинки, если имеются, находятся на одной линии с постокулярными. Теменные щетинки расположены на лбу, обычно на уровне

глазковых щетинок, но иногда выше их уровня (виды *Hydrophorinae*). Теменные щетинки обычно крепкие, хотя в некоторых случаях могут быть укорочены, либо совершенно отсутствуют. Разница в размерах теменных и затеменных щетинок используется как диагностический признак в подсемействах *Diaphorinae* и *Sciarodinae*.

Сравнительно-морфологический анализ с видами семейства *Empididae* позволил выявить плезиоморфные состояния признаков. Так, двукрылые семейства *Empididae* характеризуются более узкой головой, плоским или вогнутым затылком, заглазничными щетинками, расположенными в нижней части головы беспорядочно. Затеменные щетинки у видов *Empididae* не выделяются, теменные – выделяются редко. Эпистома имеет вогнутый нижний край и обычно не доходит до нижнего края глаз. На узком лбу располагается выступающий бугорок темени, несущий глазковые щетинки. Антенны обычно расположены в середине головы.

Наиболее близкое к видам *Empididae* строение глаз и лица имеют виды *Diaphorus*, однако их постокулярные щетинки расположены в один ряд, а затылок имеет более выпуклую форму. Среди представителей подсемейства *Diaphorinae* другим набором плезиоморфных черт обладают виды *Argyra*, а именно постокулярными щетинками, расположенными беспорядочно в нижней части головы, вогнутым затылком и слабо развитыми теменными щетинками.

Большинство признаков морфологии головы сближают виды *Kowmungia* и *Medetera*, однако для видов *Medetera* характерны голые, либо частично опушённые глаза, тогда как виды *Kowmungia* имеют полностью опушённые глаза, а также более узкое лицо. На основании таких признаков, как вогнутый затылок, более узкая голова и наличие трансверсального шва, в данную группу также могут быть включены виды подсемейства *Plagioneurinae*.

Отдельно стоящие виды *Hydrophorus* и *Rhaphium* выделяются на основании ряда признаков: широкой головы, беспорядочно расположенных постокулярных щетинок, явно выраженного лицевого шва. Также виды *Hydrophorus*



характеризуются нетипичным для Dolichopodidae признаком: более развитыми затеменными щетинками.

Узкой головой, вогнутым затылком и неразвитыми затеменными щетинками характеризуются виды *Peloroepodes*, что сближает их с видами *Babindella*, однако в первом случае волоски между фасетками глаз отсутствуют, и глаза самца явно разделены, тогда как подсемейство Babindellinae характеризуется глазами, которые явно сближены под антеннами и покрыты микроскопическими волосками.

Виды *Xanthochlorus* и *Neurigona* выделяют некоторые общие черты морфологии лица, а именно: плоский затылок, небольшие вырезки по обе стороны теменного бугорка, наличие неразвитого (заметного только у края глаз) лицевого шва. Глаза самцов *Xanthochlorus* и *Neurigona* почти сходятся под антеннами. Более прогрессивные черты строения головы имеют другие виды вида Neurigoninae: более широкая голова, выпуклый затылок и опушённые глаза.

Представители подсемейств Dolichopodinae и Sciaropodinae характеризуются разными наборами признаков, однако изменчивость признаков головы в данном случае ниже, чем в других подсемействах. Так у видов Dolichopodinae затылок выпуклый, укороченный наличник слит с эпистомой и небольшая вырезка на темени, а постокулярные щетинки расположены всегда в один ряд. Представители Sciaropodinae не всегда характеризуются расположенными в один ряд постокулярными щетинками и короткой эпистомой, однако они диагностируются по глубокой вырезке на темени, широкой голове и широкому лицу.

Могут быть выделены следующие тенденции морфологических преобразований головы.

**1. Постокулярные щетинки по нижнему краю глаз:** расположены беспорядочно (0); расположены в один правильный ряд (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

**2. Затеменные щетинки:** затеменные щетинки длиннее теменных (0); теменные и затеменные щетинки развиты одинаково (1); теменные щетинки самца длиннее, чем затеменные (2). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1→2.

**3. Форма затылка:** затылок вогнутый (0); затылок плоский (1); затылок выпуклый (2). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1→2.

**4. Расположение антенн:** примерно в середине головы (0); в верхней трети головы (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

**5. Форма темени:** теменной бугорок приподнят над верхним краем глаз (0); темя плоское (1); темя с более или менее явными вырезками по обе стороны от теменного бугорка (2). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1→2.

Виды подсемейства Diaphorinae (такие как *Argyra*, *Chrysotus*, *Diaphorus*, *Symbolia* и др.) имеют крупный выпуклый теменной бугорок, расположенный на узком лбу (Рисунок 23 А), что сближает их с видами Empididae. Более или менее выступающий теменной бугорок имеют также виды *Micropygus* и *Hercostomoides* (Symptetrinae), *Eucoryphus* и *Schoenophilus* (Hydrophorinae), *Nematoproctus* и *Haplopharyngomyia* (Raphiinae) (Рисунок 23 Б).

Прослеживается тенденция к выравниванию теменного бугорка. Так, самцы видов *Paralleloneurum* (Hydrophorinae), *Microcyrtura* (Medeterinae) характеризуются более ровным подъёмом к верхней точке темени, на которой располагаются глазковые щетинки (Рисунок 23 В).

Роды Dolichopodidae, такие как *Ahercostomus*, *Srilancamiya* (Dolichopodinae) характеризуются плоским теменем, без выступающего теменного бугорка, когда глазковые щетинки находятся примерно на одном уровне с верхним краем глаз.

Ещё одной вариацией морфологии в семействе является наличие вырезок по обе стороны от темени. Данный признак представлен в подсемействах Dolichopodinae (виды *Ahypophyllus*, *Parahercostomus*, *Tachytrehus*), Raphiinae (*Diostracus*) (Рисунок 23 Г) и особенно Sciaropodinae, где встречаются как виды с относительно неглубокой вырезкой (виды *Pilbara*, *Plagiozopelma*), так и виды с глубокой вырезкой (виды *Austrosciapus*, *Chrysosoma*) (Рисунок 23 Д). Среди

представителей типового рода – *Sciapus* – также есть виды с более или менее выраженной вырезкой темени.

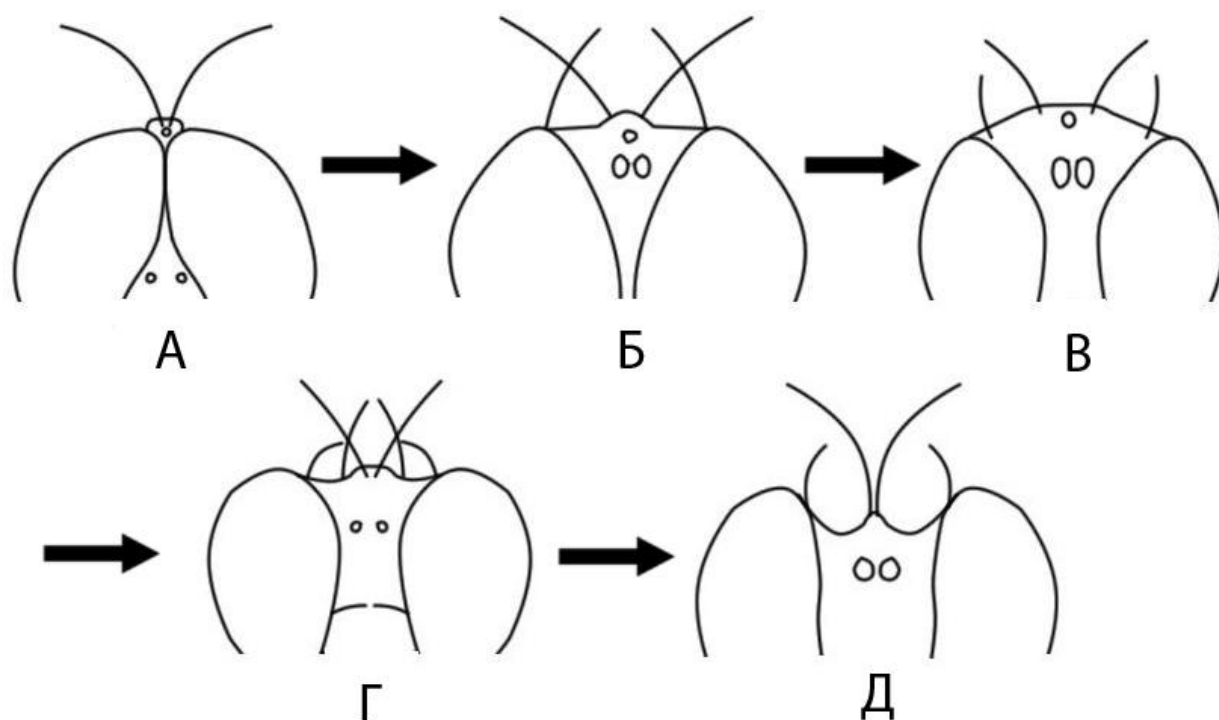


Рисунок 23 – Предположительное направление морфологических изменений темени в семействе Dolichopodidae: А – *Diaphorus oculatus*, Б – *Haplopharyngomyia mutilus*, В – *Paralleloneurum cilifemoratum*, Г – *Diostracus leucostomus*, Д – *Plagiozopelma terminiferum*.

**6. Форма головы:** узкая, высота головы превышает ширину (0); округлая, ширина головы примерно равна высоте (1); широкая, ширина головы в 1,4 и более раз превышает высоту (2). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1→2.

Большинство долихоподид имеют округлую голову, широкая голова характерна для видов подсемейства *Sciapodinae*.

**7. Глазковые щетинки:** широко расставлены (0); сближенные (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

При исследовании морфометрических признаков головы видов *Sciarodinae* обращает на себя внимание взаимосвязь расстояния между глазковыми щетинками и глубокой вырезкой темени. А именно, виды, имеющие более глубокую вырезку темени, обычно характеризуются явно сближенными глазковыми щетинками.

**8. Опушение глаз:** голые (0); хотя бы частично в микроскопических волосках (1); полностью в микроскопических волосках (2). Плезеоморфное состояние – 0. Полярность 0→1→2.

**9. Расположение глаз самца:** глаза почти сходящиеся под усиками или над ними (0); глаза разделены, но лицо уже теменного бугорка (1); глаза явно разделены, лицо шире теменного бугорка (2). Плезеоморфное состояние – 0. Полярность 0→1→2.

**10. Форма лица:** сужается книзу (0); стороны лица параллельны друг другу или лицо расширяется книзу (1). Плезеоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

**11. Высота лица:** лицо не доходит до нижнего края глаз (0); лицо доходит до нижнего края глаз или выходит за него (1). Плезеоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

**12. Лицевой шов:** явно выражен (0); лишь слегка намечен у края глаз (1); шов отсутствует (2). Плезеоморфное состояние – 0. Полярность 0→1→2.

Разделение эпистомы и наличника более или менее явным лицевым швом характерно для видов *Hydrophorinae* и *Sciarodinae* (наличие шва является признаком для диагностики родов), *Rhaphiinae* и *Medeterinae* (где наличие шва может быть использовано для диагностики видов). У представителей подсемейств *Diaphorinae* и *Dolciphorodinae* выраженный в той или иной степени шов почти всегда отсутствует.

## 4.2. Антенны

Следует предположить, что морфологическое преобразование антенн происходило параллельно у ряда таксонов семейства Dolichopodidae. Преобразование антенн Dolichopodidae вероятно шло от удлинённо-овального третьего членика с апикальной аристой (Рисунок 24 А) по трём направлениям:

1) Укорачивание третьего членика (*Chrysotus*, *Medetera*) (Рисунок 24 Б) с дальнейшим перемещением аристы на его дорсальную сторону (*Diaphorus*, *Asyndetus*) (Рисунок 9 В).

2) Удлинение третьего членика (*Rhaphium*) (Рисунок 24 Г).

3) Перемещение аристы с апикальной части третьего членика на базальную (*Hypocharassus*) (Рисунок 24 Д) Укорачивание третьего членика и изменение его формы с овальной на треугольную, одновременно с этим превращение апикальной аристы в дорсальную - *Campsicnemus* (Рисунок 24 Е), *Neurigona* (Рисунок 9 Ж), *Dolichopus* (Рисунок 24 И).

Затем ариста некоторых видов обрела модификации: апикальное расширение либо опушение (Рисунок 24 К, Л).

Следует выделить отдельные ветви Dolichopodinae, Sciaropodinae, Hydrophorinae и Neurigoninae. Признаки, встречающиеся в различных подсемействах (удлинённый или раздвоенный третий членик усиков, появление опушения или расширений на аристе, а так же – в некоторых случаях – редукция второго членика, образование выростов на третьем членике, удлинение первого членика) следует признать вторичной модификацией, произошедшей уже после расхождения эволюционных ветвей данных подсемейств.

Ветви Medeterinae, Rhaphiinae и Diaphorinae, по всей видимости, имеют более раннее происхождение, о чём говорит характерное для них апикальное положение аристы и удлинённо-овальный третий членик (или округлый, как в случае Medeterinae, что также может являться дальнейшей модификацией).

Рассматривая проанализированные данные, необходимо также указать на уникальные признаки, которые встречаются в ряде подсемейств.

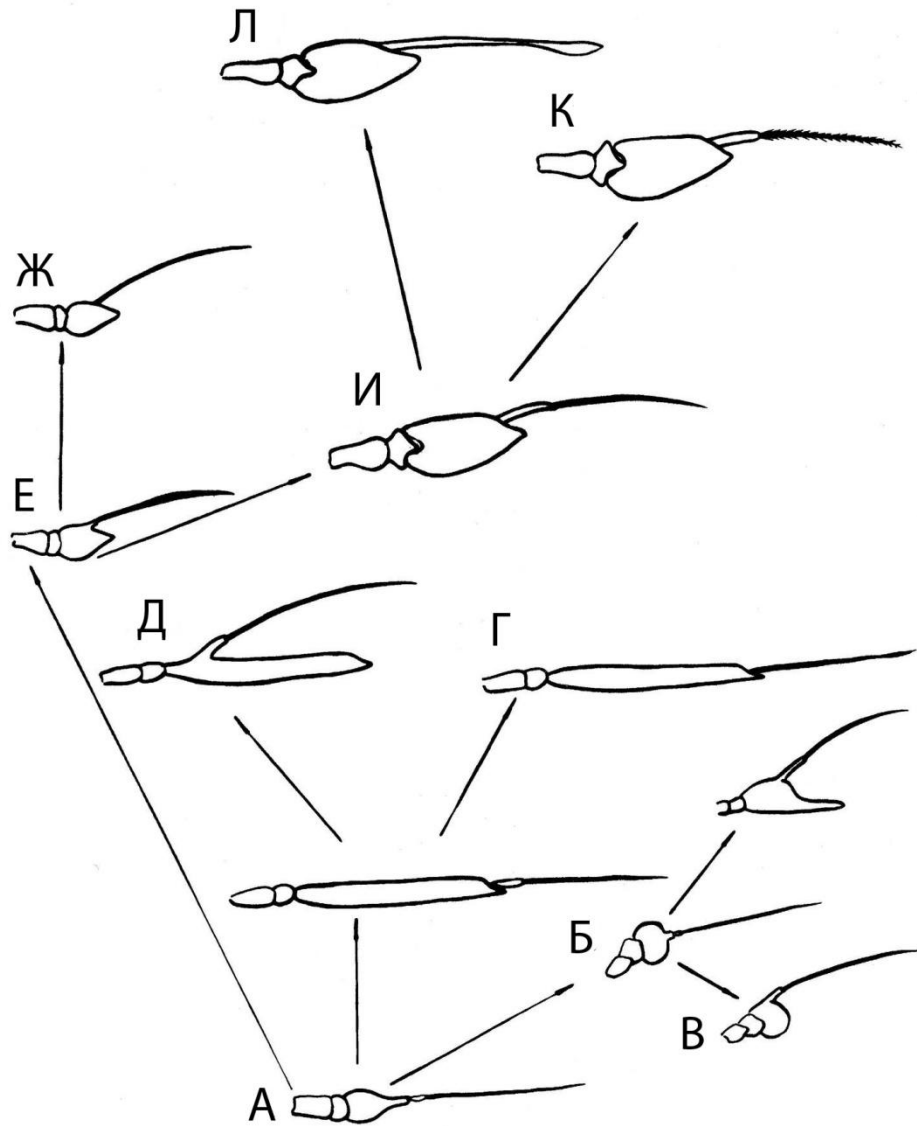


Рисунок 24 – Предположительные направления морфологических изменений антенн в семействе Dolichopodidae. А – *Achalcus*; Б – *Chrysotus*, *Medetera*; В – *Diaphorus*, *Asyndetus*; Г – *Rhaphium*, *Syntormon*; Д – *Hypocharassus*; Е – *Campsicnemus*; Ж – *Neurigona*; И – *Dolichopus*; К – *Poecilobothrus*; Л – *Sybistroma*.

Так апикальное расширение аристы наблюдается у ряда видов в подсемействах Dolichopodinae (виды *Hercostomus*, *Ludovicicus*, *Paraclius*,

*Sybiostroma*), Sciapodinae (виды *Chrysosoma*, *Krakatauia*, *Heteropsilopus*), подсемействе Symrucninae (*Nothorhaphium*, *Pinacocerus* и *Yumbera*), реже – в подсемействах Hydrophorinae (некоторые виды *Diostracus*) и Medeterinae (виды *Systemus*, *Papallacta*). Ряд видов в подсемействах Dolichopodinae (род *Poecilobothrus*), Symrucninae (*Scotiomyia*), Antyxinae, Babindellinae, Kowmunginae характеризуются опушённой аристой.

Выступ второго членика, вдающийся в третий, характерен для трибы Thinophilini в составе подсемейства Medeterinae, видов *Tenuopus* из Neurigoninae, видов *Vetimicrotes* из Peloropeodinae, видов *Australachalcus* из Achalcinae, и наконец, таких видов Symrucninae как *Syntormon*, *Ceratopos* и *Scotiomyia*.

Ещё одним подобным признаком является оригинальная форма третьего членика усиков: он раздвоен апикально, разделён на две небольшие лопасти, в углубление между которыми причленяется ариста. Такая модификация встречается у видов Dipahorinae (*Chrysotus*), Symrucninae (виды *Scotiomyia*), Hydrophorinae (виды *Hypocharassus*), Peloropeodinae (виды *Nepalomyia*) и Medeterinae (виды *Craterophorus*).

Из перечисленных случаев следует предположить, что морфологические преобразования антенн, происходившие параллельно у различных групп семейства, вели к появлению расширений на аристе или опушения, дальнейшей модификации члеников антенн.

Могут быть выделены следующие тенденции морфологических преобразований антенн.

**1. Волоски на первом членике антенн:** отсутствуют (0); имеются дорсальные или вентральные волоски (1). Плезiomорфное состояние – 0. Полярность 0→1.

Дорсальные волоски на первом членике антенн являются характерным признаком видов подсемейства Dolichopodinae, у видов *Melanderia* первый членик несёт вентральные волоски.

**2. Относительная длина первого членика антенн:** нормально развит (0); удлинённый (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

Для большинства долихоподид характерен укороченный первый членик, однако, он удлинённый и утолщённый у видов *Rhaphium*.

**3. Наличие выростов на втором членика антенн:** отсутствуют (0); имеется отросток, заходящий на третий членик усиков (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

Пальцевидный вырост, который с медиальной стороны налегает на соответствующую выемку третьего членика у видов рода *Syntormon*.

**4. Форма третьего членика антенн:** удлинённо-овальный (0); округлый, его длина третьего членика незначительно превышает его высоту, примерно равна высоте у основания, либо меньше (1); сильно удлинённый, его длина больше его высоты у основания более чем в 1,5 раза (2); третий членик треугольный, его длина превышает высоту у основания либо равна ей (3). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1→2 и 0→3.

**5. Положение аристы:** апикальное (0); дорсальное (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

**6. Расширения на аристе:** ариста простая (0); ариста с одним или несколькими расширениями (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

**7. Опушение аристы:** ариста голая (0); ариста в густом опушении (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

#### 4.3. Хетом торакса

Ряд признаков хетотаксии груди является общим для всех представителей подсемейства. Так, обычно присутствуют: одна плечевая (humeral, h) и одна шовная (sutural, su) щетинки, две пришовные супрааларные (presutular supraalar, sa) и две нотоплевральные (notopleural, npl) щетинки. Наличие пришовных



интраалярных (*presutular intraalar, sr*) щетинок иногда коррелирует с присутствием акростихальных щетинок. Обычно присутствуют также: одна-две заплечевые (*post humeral, ph*), одна предшовная интраалярная (*presutular intraalar*), две зашовные супраалярные (*postsutular supralar, sa*) и одна посталярная (*postalar, pa*) щетинки. Лишь у представителей отдельных видов отмечается редукция предшовных или шовных щетинок.

У двукрылых семейства имеется от трёх до семи пар дорсоцентральных щетинок (*dorsocentrals, dc*), чаще всего: две пришовные и четыре зашовные, но иногда одна, две или три передних пары отсутствуют, а пятая пара перемещена к середине и также иногда отсутствует.

Акростихальные (*acrostichals, ac*) щетинки обычно значительно меньше дорсоцентральных, в некоторых случаях едва заметны, короче промежутка между ними, расположены в два или один ряд, или отсутствуют. У многих видов *Sciaropodinae* акростихальные щетинки хорошо развиты, равны по длине дорсоцентральной. Иногда наличие или отсутствие акростихальных щетинок варьируется даже в пределах рода. Акростихальные щетинки чаще всего расположены в два правильных ряда. В ряде случаев располагаются в один ряд, либо нерегулярно, либо отсутствуют.

Важными диагностическими признаками являются также: количество щетинок на щитке и наличие щетинок либо волосков на катапроэпистерне и анапроэпистерне, на вентральной части эпистернита заднегруди и на катэпимероне (Рисунок 25). Обычно у представителей семейства *Dolichopodidae* на щитке имеется хорошо развитая пара медиальных (внутренних) щетинок и пара более мелких волоскоподобных латеральных (внешних) щетинок. Однако две крайние щетинки могут отсутствовать. Проэпистернум может нести волоски или щетинки сверху основания передних тазиков, иногда наблюдается одна или более щетинок в его верхней половине.

Наиболее часто в целях таксономии используются признаки хетома торакса *Dolichopodidae*, такие как: количество дорсоцентральных щетинок и

относительные размеры передних, расположение акростихальных щетинок и расстояние между рядами, образованными акростихальными щетинками, количество краевых щетинок на щитке и наличие волосков и щетинок на верхней и нижней частях проплевры.

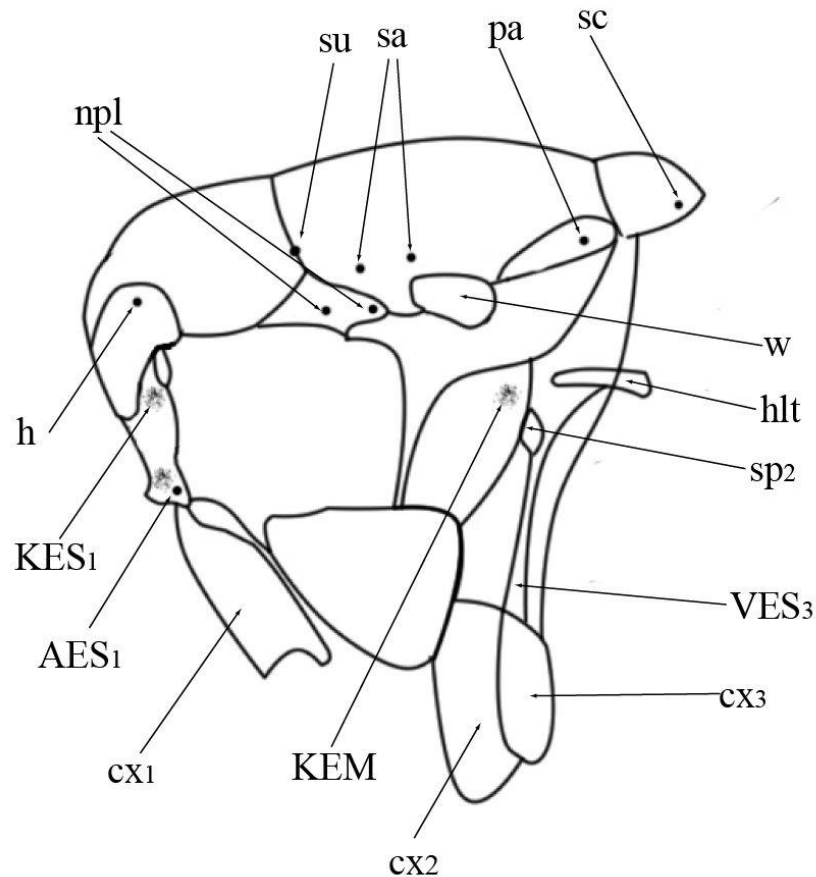


Рисунок 25 – Грудной отдел *Dolichopodidae* (латерально):  $CX_1$  – передние тазики;  $KES_1$  – катапроэпистернум (нижняя часть проплевры);  $AES_1$  – анапроэпистернум (верхняя часть проплевры);  $h$  – плечевая щетинка;  $npl$  – нотоплевральные щетинки;  $su$  – шовная щетинка;  $sa$  – супраалярные щетинки;  $pa$  – посталярная щетинка;  $sc$  – скутеллярная щетинка;  $w$  – основание крыла;  $hlt$  – жужжальце;  $sp_2$  – заднее дыхальце;  $VES_3$  – вентральный метаэпистерн;  $CX_3$  – задний тазик;  $CX_2$  – средний тазик;  $KEM$  – катэпимерон.

Большинство Dolichopodidae диагностируется по двум правильным рядам ас, при этом чаще всего встречается сочетание двух рядов ас, шести пар дс и присутствующими на щитке двумя крупными медиальными и двумя короткими латеральными щетинками. Чуть менее частое среди рассматриваемых видов, но тем не менее значимое сочетание двух рядов ас и четырёх-пяти пар дс (Рисунок 26).

Отмечается, что наличие 3–4 пар дс, выявленное для некоторых представителей подсемейств Diaphorinae, Medeterinae, Sympycninae и Kowmunginae, часто коррелирует с отсутствием ас, однако в данном случае не выявлено никакой взаимосвязи со степенью развития щетинок на щитке (Рисунок 27).

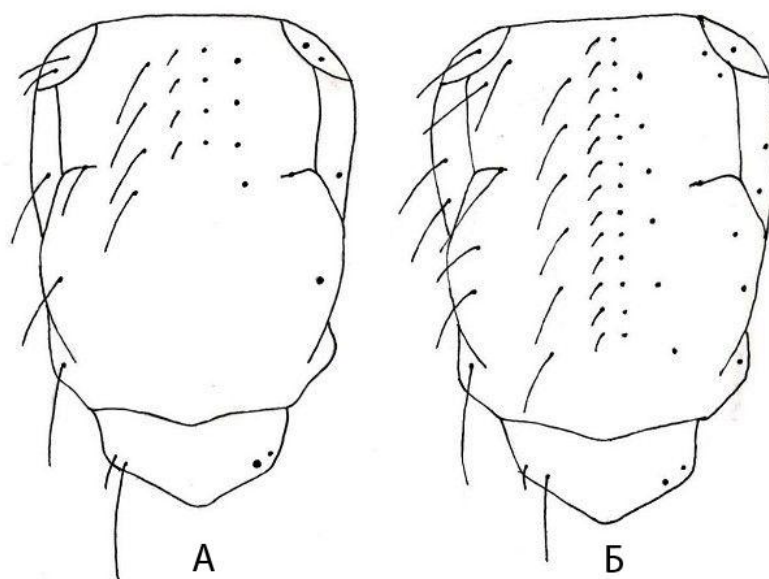


Рисунок 26 – Схема расположения щетинок на среднеспинке и щитке торакса видов Dolichopodidae: А. *Asyndetus latifrons*; В. *Dolichopus discifer*.

Выделяются виды Hydrophorinae, такие как *Anahydrophorus* и *Hypocharassus*, имеющие два нерегулярных ряда ас и 12 или 17 пар дс соответственно. Здесь же часто встречаются развитые латеральные щетинки

щитка. Подобное сочетание признаков характерно также для ряда видов Empididae.

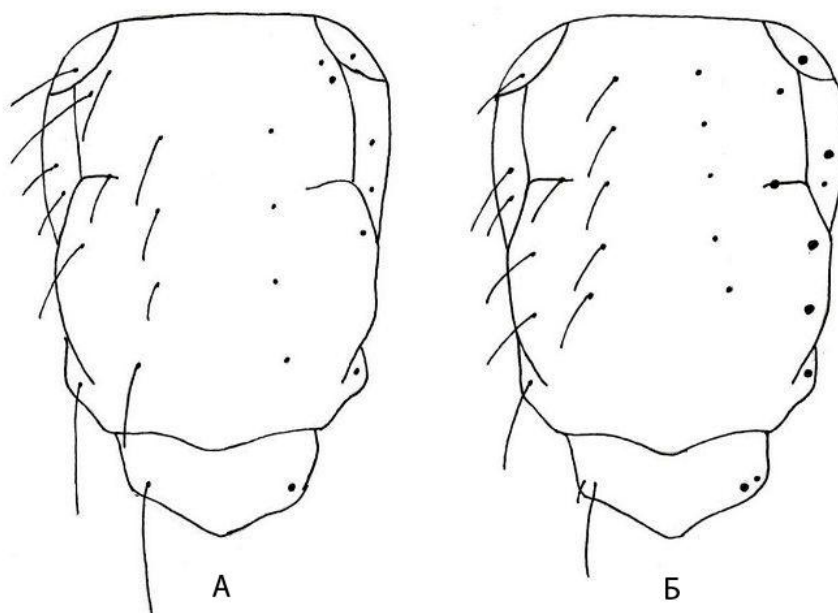


Рисунок 27 – Схема расположения щетинок на среднеспинке и щитке торакса видов Dolichopodidae: А. *Campsicnemus lumbatus*; Б. *Xanthochlorus lucidulus*.

На щитке Dolichopodidae чаще всего имеется две крепкие медиальные щетинки и две короткие, по длине менее  $1/3$  длины медиальных щетинок. Сочетание признаков скутеллярных щетинок и количество пар  $dc$  стандартно для семейства: пять-шесть пар  $dc$  и две короткие, по длине менее  $1/3$  длины медиальных щетинок на щитке.

Развитые латеральные щетинки на щитке могут сочетаться с любым количеством пар  $dc$  и любым расположением  $ac$ . В то время как наличие на щитке шести пар неравнозначно развитых щетинок встречается достаточно редко, исключительно в подсемействе Hydrophorinae. Данный признак является скорее переходным вариантом между тремя парами развитых щетинок и двумя парами, из которых только одна пара явно развита.

Сравнительный анализ морфологии Dolichopodidae с другими таксонами позволил выявить тенденции морфологических преобразований в хетоме торакса.

**1. Скутеллярные щетинки:** три пары крепких латеральных (0); пара крепких медиальных, пара крепких латеральных и пара коротких латеральных (1); пара крепких медиальных и две пары коротких латеральных (2); пара крепких медиальных и пара крепких латеральных (3); пара крепких медиальных и пара коротких латеральных (4); пара крепких латеральных (5). Плезеоморфное состояние – 0. Полярность  $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$  и  $0 \rightarrow 3 \rightarrow 5$  (Рисунок 28).

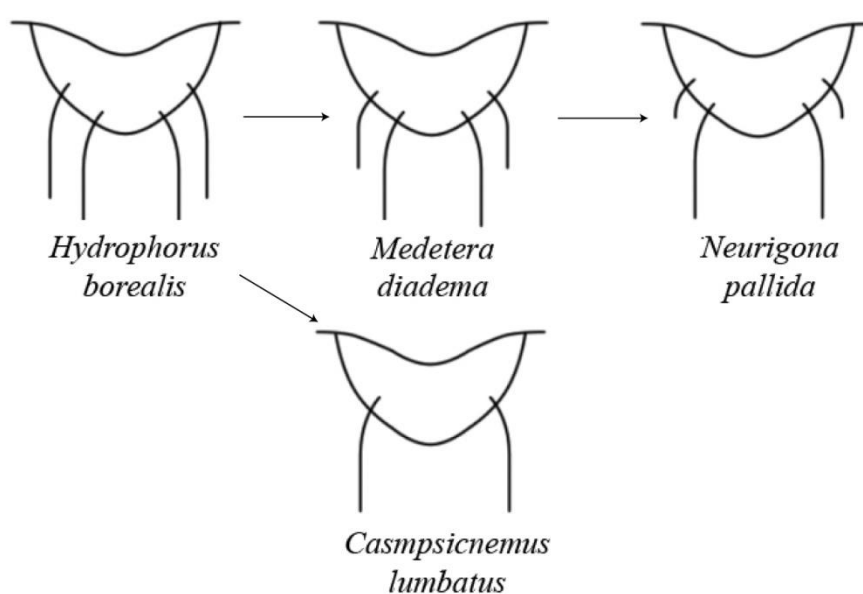


Рисунок 28 – Предположительные направления морфологических изменений хетотаксии щитка в семействе Dolichopodidae.

**2. Акростихальные щетинки расположены в:** два нерегулярных ряда (0); в два ряда в задней части среднеспинки и в один ряд в задней части среднеспинки (1); один нерегулярный ряд (2); в один регулярный ряд (3); в два регулярных ряда (4); отсутствуют (5). Плезеоморфное состояние – 0. Полярность  $0 \rightarrow 4 \rightarrow 5$ ,  $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$ .

Наличие видов, акростихальные щетинки которых расположены в два нерегулярных ряда в передней части среднеспинки, а в задней части – в один ряд (*Teuchophorus monochaetus*, *Empis limata* Collin, 1927), может указывать на то, что

одной из ветвей преобразований в хетоме торакса являлось образование единого ряда ас. Нерегулярные ас, расположенные в один ряд (как у ряда видов *Xanthochlorus*) могут быть признаны переходной формой между двумя нерегулярными рядами и одним регулярным.

Следует также отметить, что некоторые подсемейства (*Medeterinae*, *Achalcinae*) характеризуются наличием двух правильных рядов ас, либо их отсутствием. Сам род *Medetera*, среди представителей которого присутствуют как виды с двумя выраженными рядами ас (*M. apicalis*, *M. pallipes*), так и виды с редуцированными ас (*M. flavipes*, *M. micacea*). Это позволяет предположить, что параллельной ветвью эволюции являлся переход от двух рядов ас к отсутствию ас.

**3. Дорсоцентральные щетинки:** мелкие, 8 и более пар пар (0); крупные, выражены как перед швом (1–2 пары), так и за ним (3–4 пары) (1); крупные, некоторые пары дорсоцентральных щетинок редуцированы (2); крупные, 1 пара перед швом, 2–3 пары за швом (3). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1→2→3.

Большое количество мелких дс представлено у ряда видов *Hydrophorinae*, редукция дс в передней части среднеспинки – у некоторых видов *Sciarodinae*. Подобная редукция передних дс является, по всей видимости, переходной формой между видами с полным развитием 6 пар дс (*Dolichopodinae*) и формой выражения признака, при которой развиты лишь 3–4 дс (*Emperoptera*, некоторые виды *Argyra* и *Asyndetus*).

**4. Наличие волосков на вентральной части эпистернита заднегруди, над задним тазиком:** волоски отсутствуют (0); имеется группа волосков (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

Наличие волосков на вентральной части эпистернита заднегруди, над задним тазиком характерно для видов подсемейства *Dolichopodinae* характерно и может быть использовано для диагностики.

**5. Наличие группы волосков на анапроэпистернуме:** анапроэпистернум голый (0); имеется группа волосков (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность 0→1.

#### 4.4. Крылья

Главные тенденции эволюционного преобразования крыльев, характерного для двукрылых – это олигомеризация жилкования, костализация переднего края крыла и усовершенствование его формы – выражена также у видов *Dolichopodidae*. Так, у видов *Dolichopodidae* по отношению к более древним группам наблюдается слияние  $R_4$  и  $R_5$ , укорачивание  $R_1$ , редукция медиальной ветви жилок. Более примитивные таксоны – *Empididae*, *Microphorinae*, *Parathalassinae* характеризуются наличием отдельных  $M_1$  и  $M_2$ . Апоморфным признаком является уменьшенное количество жилок крыла, так виды семейства *Dolichopodidae* имеют одну медиальную жилку –  $M_{1+2}$ , которая образовалась в результате слияния. Однако встречаются виды *Sciaropodinae* и *Dolichopodidae*, у которых присутствует рудимент  $M_2$ .

Для видов *Neurigoninae*, *Plagioneurinae*, *Sympycninae* типична изогнутая  $M_{1+2}$ , что по всей видимости является следующим этапом эволюции крыла ( $M_2$  исчезает, а изгиб  $M_1$  остаётся). В дальнейшем  $M_{1+2}$  выравнивается – данная модификация признаков представлена у большинства видов *Dolichopodidae* (*Medetera*, *Rhaphiinae*, *Hydrophorinae*).

Сравнительный анализ морфологии *Dolichopodidae* с другими таксонами позволил выявить тенденции морфологических преобразований в морфологии крыльев.

**1. Форма крыла:** крылья овальные, отношение длины крыла к его ширине около 2,5 (0); крылья узкие, удлинённые, отношение длины крыла к его ширине

более 2,7 (1); крылья расширенные в базальной части, укороченные (2). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность  $1 \leftarrow 0 \rightarrow 2$ .

**2. Анальная жилка:** развита (0); анальная жилка редуцирована или отсутствует (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность  $0 \rightarrow 1$ .

**3. Анальный угол:** острый (0); анальный угол тупой (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность  $0 \rightarrow 1$ .

**4. Отношение длины крыла к длине отрезка костальной жилки до места слияния с  $R_1$ :** менее 4 (0); более 4,5 (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность  $0 \rightarrow 1$ .

**5. Форма  $M_{1+2}$ :** разделена апикально на  $M_1$  и  $M_2$  (0); разделена апикально на  $M_1$  и  $M_2$ , но  $M_2$  редуцирована (1);  $M_1$  находится в зачаточном состоянии (2);  $M_{1+2}$  S-образно изогнута апикально (3); прямая (4). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность  $0 \rightarrow 1 \rightarrow 3$  и  $0 \rightarrow 2 \rightarrow 4$ .

**6. Соотношение длин  $dm-cu$  и апикального отрезка  $CuA_1$ :**  $dm-cu$  короче апикального отрезка  $CuA_1$  (0);  $dm-cu$  равна по длине апикальному отрезку  $CuA_1$  (1);  $dm-cu$  превосходит по длине апикальный отрезок  $CuA_1$  (2). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность  $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$ .

**7. Соотношение базального и апикального отрезков  $CuA_1$ :** более 5 (0); менее 5 (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность  $0 \rightarrow 1$ .

**8. Угол наклона  $dm-cu$  по отношению к продольной оси крыла:**  $40^\circ$  и более (0);  $30^\circ$  и менее (1). Плезиоморфное состояние – 0. Полярность  $0 \rightarrow 1$ .

#### 4.5. Брюшко

Брюшко самца *Dolichopodidae* состоит из семи сегментов. Видоизменены четвертый, пятый, шестой, седьмой и восьмой абдоминальные сегменты *Dolichopodidae*. Они различаются по размерам, форме, наличию либо отсутствию волосков и щетинок, отростков и слиянием отдельных сегментов между собой.



Шестой и седьмой абдоминальные сегменты либо большие, и тогда - с большим открытым гипопигием, либо частично или полностью скрыты внутри пятого сегмента, с маленьким или инкапсулированным гипопигием. Шестой сегмент латерально треугольный (виды *Dolichopodidae*, *Medeterinae*, *Neurigoninae* и др.), либо квадратный (виды *Hydrophorinae*, *Sciapodinae*, *Sympycninae*, *Xanthochlorinae*, некоторые виды *Rhaphininae*).

Седьмой абдоминальный сегмент расположен вне брюшка и покрыт волосками у таких примитивных подсемейств, как *Sciapodinae* и *Xanthochlorinae*; он уменьшен в размерах и скрыт внутри брюшка и латерально не видим у видов *Hydrophorinae*, *Rhaphininae*, *Stolidosomatinae*, *Sympycninae*. Либо седьмой сегмент может быть виден частично (виды *Babindellinae*) или полностью открытым, иметь вид «стебелька», на котором подвешен гипопигий, нести волоски и щетинки (виды *Medeterinae*, *Dolichopodinae*, *Neurigoninae*). У *Plagioneurinae* седьмой и восьмой сегменты уменьшенные и мембранные. Удлиненный второй сегмент имеют виды *Neurigorinae*.

Стерниты со второго по пятый обычно хорошо развиты, иногда уменьшены. Третий и четвертый стерниты у *Enlinia* иногда с выступами. Четвертый абдоминальный стернит чаще всего не изменён, но у некоторых родов, которые также имеют глубокий генитальный карман, четвертый стернит имеет дистальную вырезку (Негробов, 1983б).

Пятый стернит часто расширенный, уплотнённый, более широкий с задней стороны или несёт выступ, который у *Scellus* очень длинный и светлый, специфичный для каждого вида, различны по форме и хетотаксии. Шестой и седьмой стерниты редко хорошо развиты и покрыты волосками, обычно волосков мало или стерниты голые, или даже отсутствуют. Шестой стернит видов *Antyxinae* несёт две пары вентральных выступов. Восьмой стернит хорошо развит и лежит латерально или дорсолатерально на левой стороне основания генитальной капсулы, с нежными или крепкими (виды *Diaphorinae*), иногда – длинными щетинками.

Четвёртый, пятый и шестой тергиты брюшка самцов, как правило, не изменены и отличаются только размерами и хетотаксией. Шестой тергит может быть открытым либо втянут в пятый тергит. Шестой и седьмой тергиты покрыты волосками (виды *Plagioneurinae*, *Sciapodinae*) или голые (виды *Dolichopodinae*, *Peloropecodinae*).

Следует отметить значительное сходство в строении абдоминальных сегментов *Dolichopodinae*, *Medeterinae* и *Sciapodinae*. И в том, и в другом случае развиты семь абдоминальных сегментов, причём седьмой формирует «ножку» гипопигия. При латеральном осмотре хорошо видны пятый и шестой тергиты. Восьмой стернит треугольной формы и не несёт крепких длинных щетинок. Данное сочетание признаков следует считать апоморфным.

Для видов *Sciapodinae* характерен видимый VII абдоминальный сегмент может быть представлен равнозначно развитыми тергитом и стернитом, либо стернит редуцирован, однако в большинстве случаев VII абдоминальный сегмент образует более или менее удлинённую ножку гипопигия. Виды *Sciapodinae* выделяются в подсемействе также по относительной длине брюшка.

Виды *Medeterinae* выделяются укороченным брюшком, но в целом выделяются в семействе по ряду апоморфных признаков, таких как отсутствие длинных щетинок на VIII стерните, квадратный VI тергит и развитый VII абдоминальный сегмент, образующий ножку гипопигия. Однако VI и VII сегменты часто уменьшены.

Значительно укороченным брюшком и пятью-шестью видимыми сегментами, скрытый седьмой абдоминальный сегмент часто характеризуются виды подсемейства *Hydrophorinae*. I-IV стерниты самцов *Diostracus*, *Sphyrotarsus*, *Peodes* часто несут выросты, пучки щетинок, шипы, либо длинные волоски.

Такие признаки, как улощение брюшка в латеральном или дорсовентральном направлениях, наличие вдавлений на склеритах, видоизменение формы VIII стернита являются кондициональными, поскольку проявляются у некоторых представителей разных подсемейств. Данные признаки

могут использоваться для видовой диагностики, но не применимы при диагностике родов и подсемейств.

Брюшко двукрылых семейства Empididae обычно удлинённое и цилиндрическое, но иногда довольно короткое. Состоит из восьми абдоминальных сегментов, покрытых длинными латеральными щетинками. При этом восьмой сегмент может быть узким, частично скрытым в седьмом сегменте, однако выражены восьмой тергит и восьмой стернит. Седьмой тергит также в ряде случаев частично скрыт в предшествующих сегментах. Пятый и шестой тергиты квадратные или трапецевидные.

Сравнительный анализ морфологии Dolichopodidae с другими таксонами позволил выявить тенденции морфологических преобразований в морфологии крыльев.

**1. Длина брюшка:** брюшко по длине примерно равно груди или лишь слегка превосходит (0); брюшко значительно длиннее груди – длиннее в 1,5 и более раз (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

**2. Модификации I–IV стернитов:** имеются выросты, пучки щетинок, шипы, либо длинные волоски (0); I–IV стерниты простые (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

**3. Седьмой абдоминальный сегмент самца:** частично скрыт в предшествующих сегментах (0); открытый, короткий (1); хорошо развит, открыт, образует «стебелёк», на котором подвешен гипопигий (2). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1→2.

**4. Тергиты брюшка:** брюшко самца с 5–6 хорошо заметными тергитами (0); брюшко самца с 7 хорошо заметными тергитами (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

**5. Шестой абдоминальный сегмент самца:** треугольный латерально, частично скрыт в V–VI сегментах (0); квадратный латерально, хорошо развит (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

**6. Восьмой стернит самца:** хорошо развит, полукруглый, несёт крепкие щетинки (0); небольшой, иногда голый (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

Такие признаки, как улощение брюшка в латеральном или дорсовентральном направлениях, наличие вдавлений на склеритах, видоизменение формы VIII стернита являются кондициональными, поскольку проявляются у некоторых представителей разных подсемейств, как, к примеру, апикальное расширение на аристе антенн. Данные признаки могут использоваться для видовой диагностики, но не применимы при диагностике родов и подсемейств.

#### 4.5. Гипопигий

В отличие от более примитивных групп короткоусых двукрылых, гипопигий Dolichopodidae повернут вправо по отношению к абдоминальным сегментам (Ulrich 1974; McAlpine 1981; Cumming, Sinclair 1990; Cumming et al. 1995). Поворот гипопигия Dolichopodidae составляет 360° по отношению к продольной оси брюшка. В процессе эволюции гипопигий претерпевает оборот на 180° по часовой стрелке между VII и последующими сегментами, в результате чего дорсальная сторона гипопигия становится вентральной (Рисунок 29 А–Б). Так же происходит вторичное вращение на 180° в том же направлении между VIII сегментом и гипопигием, оно возвращает вентральную и дорсальную сторону на прежние позиции (Рисунок 29 В). Дальнейшее вращение в дорсолатеральном направлении происходит по дуге 90°–180° (Рисунок 29 Г). Результатом поворота является то, что гипопигий лежит вдоль правой стороны брюшка, а эдеагус и церки направлены вперёд (Buchmann, 1961; Ulrich, 1976, 1983; Azevedo, 1980).

Семейство Empididae, которое считается более примитивным по отношению к Dolichopodidae, характеризуется отсутствием вращения гипопигия вокруг продольной оси в своей базальной плоскости (Griffits, 1972).

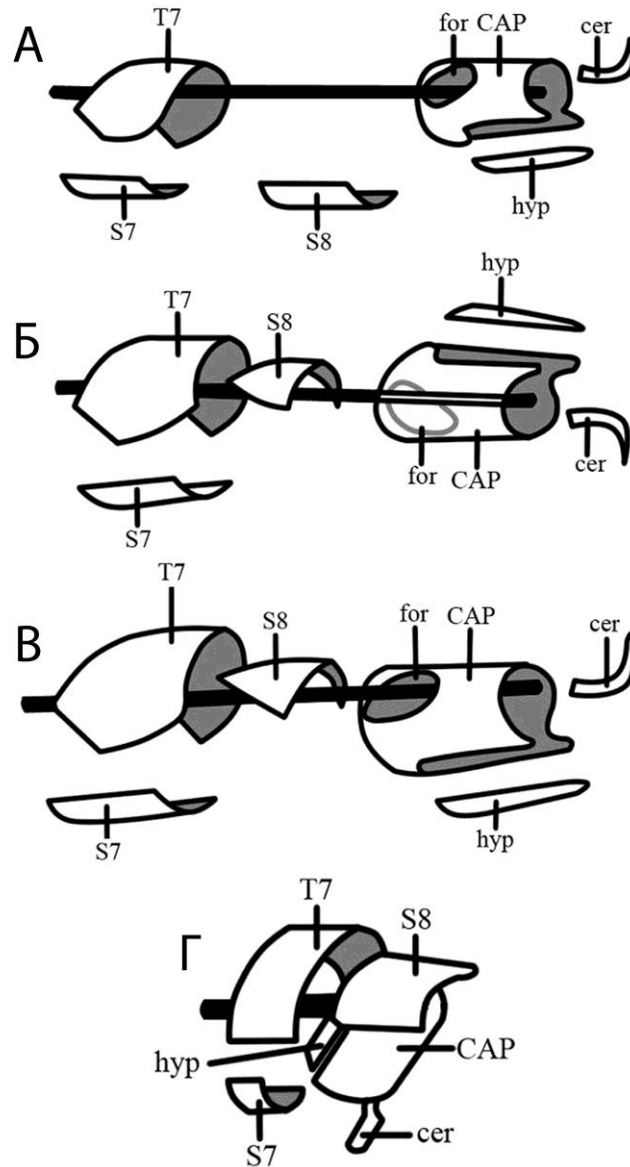


Рисунок 29 – Предположительные направления морфологических изменений предгенитальных и генитальных сегментов в семействе Dolichopodidae (по: Azevedo, 1980): T7 – седьмой тергит; S7 – седьмой стернит; S8 – восьмой стернит; hyp – гипандрий; for – форамен; CAP – генитальная капсула; cer – церки.

А–Б – оборот на  $180^\circ$  между VII и последующими сегментами, В – вторичное вращение на  $180^\circ$  между VIII сегментом и гипопигием, Г – вращение в дорсолатеральном направлении по дуге  $90^\circ$ – $180^\circ$ .

Включённые в состав *Dolichopodidae sensu lato*, подсемейства *Microphoridae* и *Parathalassiinae* выделяются некоторыми отличительными чертами в строении гипопигия, в том числе формой гипандрия и эпандрия. У видов *Microphoridae* VIII стернит брюшка остаётся на одной линии с VII стернитом, в то время как у *Dolichopodidae* VIII стернит сдвинут на левую латеральную сторону (Sinclair, Cumming, 2006).

Гипопигий у представителей семейства *Dolichopodidae* обычно большой и открытый, выступает из последних сегментов брюшка, что является характерной особенностью семейства, реже – маленький и скрытый в предшествующем абдоминальном сегменте. Гипопигий у многих представителей семейства подогнут под брюшко. Большинство структур, связанных с капсулой, симметричны, и только изредка ассиметричны. Ассиметрия гипопигия заключается, в основном, в левом латеральном расположении форамена и, в ряде случаев, в форме гипандрия и ассиметрии сурстилей (Negrobov, Stackelberg, 1971). Цвет гипопигия может варьировать в пределах родов.

План строения гипопигия включает несколько основных элементов (Negrobov, Stackelberg, 1971; Cumming et al., 1993; Zatwarnicki, 1996; Sinclair, Borkent, Wood, 2007):

1) IX тергит, или эпандрий (*epandrium*); 2) IX стернит, или гипандрий (*hyandrium*); 3) вторичные выросты эпандрия, расположенные на эпандрии дистально – сурстили (*surstils*); 4) эдеагус (фаллюс); 5) На вентральной стороне эпандрия могут присутствовать парные эпандриальные выросты; 6) на дорсоапикальной стороне эпандрия располагаются парные придатки – остатки XI сегмента – церки (*cercus*); 7) Постгонит (*postgonite*) – структурный элемент гипопигия, который располагается в апико-дорсальной части эпандрия.

Однако номенклатура структур гипопигия обозначается в работах ряда авторов не одинаково. Так, вторичные выросты эпандрия именовались: *middle lobes* (Lundbeck, 1912; Becker, 1917), *l'appendice interne* (Parent, 1938), *lamellae*

(Collin, 1941; Thuneberg, 1955; Frey, 1957; Buchmann, 1961), surstylus (Brooks, 2005; Robinson, Vockeroth, 1981), gonopoden (Negrobov, Stackelberg, 1971–1977).

Вентральные выросты эпандрия: ventral lobes (Lundbeck, 1912; Becker, 1917), lobe ventral (Parent, 1938), lobi (Buchmann, 1961), epandrial lobes (Brooks, 2005), gonopods (Robinson, Vockeroth, 1981, Negrobov, Stackelberg, 1971–1977). Гипандрий: etui du penis (Parent, 1938), penis sheath (Lundbeck, 1912; Collin, 1941; Thuneberg, 1955; Buchmann, 1961), hypandrium (Frey, 1957; Negrobov, 1966). Совокупительный орган: penis (Lundbeck, 1912; Becker, 1917), aedeagus (Buchmann, 1961, Brooks, 2005; Robinson, Vockeroth, 1981), phallus (Negrobov, Stackelberg, 1971–1977). Остатки XI сегмента: lamellae (Lundbeck, 1912; Becker, 1917), lamelle externe (Parent, 1938), cercus (Brooks, 2005; Robinson, Vockeroth, 1981; Negrobov, Stackelberg, 1971–1977).

Эпандрий Dolichopodidae развит, открытый в дистально-вентральной части, с округлым, обычно асимметричным боковым генитальным проходом (фораменом). Эпандрий несёт дистальные вторичные выросты – это сурстили. Сурстили могут быть короткие или удлинённые, чаще разделены на две доли, или только едва разделены апикально. Лопасты сурстелей, слабо разветвленные или же явно разделенные, могут быть сочленены с эпандрием, либо отделены от него швом.

На вентральной стороне эпандрия, между основанием гипандрия и сурстилями, имеются один или два эпандриальных выроста (апикальный и базовентральный), которые обычно имеют 1–2 апикальных щетинки. Иногда эпандриальные выросты отсутствуют, имеются только щетинки, либо и выросты, и щетинки отсутствуют. Единственный постгонит может быть видим или невидим латерально.

Гипандрий в большинстве случаев длинный и узкий, но встречаются виды с коротким гипандрием. Он частично или полностью слит с эпандрием, либо отделён от него швом, а также бывает раздвоенным у некоторых Plagioneurinae и Sciarodinae, у видов Enliniinae и Rharphiinae гипандрий уменьшен.

Церки Dolichopodidae весьма разнообразны по размерам, форме и структуре. Виды Antyxinae имеют церки, толстые у основания и с узким выступом на вершине. Церки видов Medeterinae и Neurigoninae тонкие у основания, также несут длинные апикальные выросты. Церки у представителей подсемейства Plagioneurinae короткие, с длинными волосками. В подсемействе Sciarodinae встречаются очень длинные, раздвоенные, модифицированные церки. Цвет, форма и размер церок, наличие или отсутствие на них зубцов являются видовыми признаками. Эдеагус обычно длинный, тонкий и выступает из капсулы, редко – короткий и расширенный у вершины; его вершина выступает чуть вперёд основания церок.

Сравнительный анализ морфологии Dolichopodidae с другими таксонами позволил выявить тенденции морфологических преобразований в морфологии крыльев.

**1. Расположение гипопигия:** гипопигий частично или полностью скрыт в брюшных сегментах (0); гипопигий открытый (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

**2. Размер гипопигия:** гипопигий небольшой, его длина значительно меньше длины брюшка (0); гипопигий большой, длина брюшка превышает длину гипопигия менее чем в три раза (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

**3. Соотношение длины и высоты эпандрия:** высота эпандрия равна его длине или больше (0); эпандрий сильно вытянутый, отношение его высоты к его длине больше единицы (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

**4. Гипандрий:** слит с эпандрием (0); эпандрий и гипандрий разделены швом (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

**5. Длина гипандрия:** гипандрий укороченный (0); гипандрий удлинённый, его длина больше половины длины эпандрия (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.



**6. Строение гипандрия:** гипандрий симметричный (0); гипандрий асимметричный, с выростами (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация  $0 \rightarrow 1$ .

**7. Строение сурстилей:** сурстили слиты (0); сурстили разделены на дорсальную и вентральную доли до середины длины (1); сурстили разделены на симметричные дорсальную и вентральную доли (2); сурстили разделены на дорсальную и вентральную доли, однако дорсальная доля значительно длиннее вентральной, утолщённая, расширена на вершине, тогда как вентральная тонкая, не расширенная (3); сурстили разделены на три доли, кроме дорсальной и вентральной, имеется также медиальная (4). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация  $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \rightarrow 3$  и  $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2 \rightarrow 4$ .

**8. Хетотаксия сурстилей:** сурстили несут много крепких щетинок (0); сурстили без крепких щетинок, имеется только одна–две апикальных, редко – дополнительные, короткие, тонкие (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация  $0 \rightarrow 1$ .

**9. Размер сурстилей:** сурстили укороченные (0); сурстили развиты, менее чем в 3 раза короче эпандрия (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация  $0 \rightarrow 1$ .

**10. Апикальный эпандриальный вырост:** отсутствует (0); апикальный эпандриальный вырост имеется (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация  $0 \rightarrow 1$ .

**11. Эпандриальные щетинки:** отсутствуют (0); эпандриальные щетинки располагаются у основания апикального эпандриального выроста (1). Эпандриальные щетинки располагаются у вентрального края (2). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация  $0 \rightarrow 1 \rightarrow 2$ .

**12. Базовентральный эпандриальный вырост:** отсутствует (0). Базовентральный эпандриальный вырост имеется (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация  $0 \rightarrow 1$ .

**13. Расположение форамена:** форамен симметричный (0); форамен асимметричный, расположен у базального края эпандрия (1); форамен асимметричный, расположен примерно в центре эпандрия (2). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1→2.

**14. Размер церок:** церки короче эпандрия (0); церки удлинённые, их длина превышает длину эпандрия (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

**15. Форма церок:** церки простые (0); церки разделены на две лопасти либо несут длинные отростки (1). Плезиоморфное состояние – 0. Поляризация 0→1.

## ГЛАВА 5. РЕЗУЛЬТАТЫ МАТЕМАТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА ДАННЫХ

### 5.1. Сопоставимость новых признаков с современными представлениями о таксономии семейства

Для того чтобы обосновать возможность применения новых морфометрических признаков наряду с традиционными морфологическими, был проведён анализ морфологического сходства таксонов с использованием различных дистанционных методов и по разным комплексам признаков. Результаты анализа сопоставлялись с современным представлением о таксономии семейства *Dolichopodidae*.

Топология дендрограмм, построенных методом присоединения ближайших соседей наиболее соответствовала современным представлениям о системе таксономии, поэтому дальнейший анализ проводился на основе данного метода.

Полученные данные не противоречат результатам других авторов, и подчёркивают те же характерные черты системы семейства, поэтому предложенные морфометрические признаки могут быть использованы наряду с традиционными.

Кластеры на дендрограммах морфологического сходства родов *Dolichopodidae*, выделенные на основе 39 традиционных и 14 новых морфометрических признаков, имеют более высокую бутстреп-поддержку, чем кластеры, выделенные на основе только традиционных признаков.

На дендрограммах, построенных по набору традиционных морфологических признаков в ряде случаев образуются смешанные таксоны с низкой бутстреп-поддержкой (роды подсемейств *Diaphorinae*, *Medeterinae* и *Neurigoninae*), показаны неестественные связи между подсемействами (*Dolichopodinae* и *Achalcinae*, *Sympyconinae* и *Rhaphiinae*) (Рисунок Б.1). На дендрограммах, построенных по полному набору признаков с включением новых

морфометрических, все подсемейства Dolichopodidae образуют отдельные кластеры (Рисунок Б.2).

Для оценки таксономического значения различных групп признаков были построены дендрограммы на основе различных комбинаций признаков, т.е. из матрицы последовательно исключались признаки отдельных органов. Анализ показал, что наиболее значимыми для выделения подсемейств в кластеры являются признаки морфологии и морфометрии предгенитальных сегментов и гениталий самца, наименее значимыми – признаки морфологии головы.

На основе анализа можно сделать следующие таксономические выводы. Подсемейства Dolichopodinae и Sciaropodinae в большинстве случаев выделяются в семействе на основании уникального сочетания апоморфных признаков. Роды данных подсемейств образуют отдельные кластеры, как при анализе традиционных признаков морфологии, так и на основе полного комплекса предложенных признаков.

Включение в анализ морфометрических признаков позволило достаточно устойчиво выделить трибы Medeterini и Systemini в подсемействе Medeterinae. На дендрограммах, построенных по всему набору признаков, виды Kowmunginae образуют отдельный кластер с низкой бутстреп-поддержкой, однако без учёта признаков морфометрии род *Kowmungia* включается в подсемейство Medeterinae, а род *Phacaspis* занимает неопределённое положение. При любой комбинации анализируемых признаков роды подсемейства Symruccinae имеют слабые внутригрупповые связи и попадают в разные кластеры со слабой бутстреп-поддержкой.

Сравнивая результаты данного анализа с таковыми других исследователей, а также с данными, полученными в молекулярных исследованиях, следует отметить некоторые характерные черты. Так, в работе Ванга с соавторами (A phylogenetic analysis ..., 2007) также отмечается близость морфологии подсемейств Kowmunginae и Medeterinae и обосновывается выделение

подсемейств Sciarodinae и Dolichopodinae на основании наличия комплекса синапоморфных признаков.

В зависимости от применяемого метода анализа данных, Лим с соавторами (Lim et al., 2010) приходит к выводу о сходстве таксонов Dolichopodinae и Sciarodinae, либо они оба расположены на достаточном статистическом расстоянии от других подсемейств.

Подсемейство Sciarodinae характеризуются рядом признаков, которые выделяют его как в группе, так и в семействе: это специфическое жилкование крыльев и морфометрия габитуса. Морфологически виды Sciarodinae наиболее близки к видам Dolichopodinae, это сходство основано на признаках морфологии гениталий и брюшка, морфометрии крыльев и морфологии антенн. Однако в хетоме торакса и морфологии головы представители Dolichopodinae и Sciarodinae характеризуются разными комбинациями признаков.

Подсемейства Rharphiinae и Hydrophorinae обладают различными наборами плезиоморфных черт. Их расположение на дендрограммах семейства претерпевает значительные изменения в зависимости от используемого метода анализа и комплекса признаков (подсемейство Hydrophorinae то располагается на значительном статистическом расстоянии от остальных подсемейств, то включается в кластер с Dolichopodinae и Sciarodinae), поэтому их систематическое положение требует дальнейшего изучения.

## **5.2. Применение матрицы признаков для решения таксономических вопросов**

Возможность использования матрицы была показана на примере родов *Acropsilus* Mik, 1878 и *Euxiphocerus* Parent, 1935.

Род *Acropsilus* Mik, 1878 долгое время причислялся к подсемейству Peloropeodinae (Bickel, Dyte, 1989; Negrobov, 1991; World catalog ..., 2006).

Однако, на основании ряда признаков в морфологии антенн, гениталий и жилковании крыльев, И.Я. Гричанов относит род *Acropsilus* к трибе *Argyrini*, подсемейство *Diaphorinae* (Grichanov, 1998). Поэтому систематическое положение данного рода до сих пор остаётся спорным.

В частности, для видов *Acropsilus* характерны такие типичные для подсемейства *Diaphorinae* признаки как: опушённая ариста, расположенная апикально, длина третьего членика усиков примерно равная его высоте у основания, относительно широкая голова, лицо не доходит до нижнего края глаз. Однако VIII стернит видов *Acropsilus* не несёт длинные щетинки, которые характерны для видов *Diaphorinae*.

С представителями подсемейства *Peloroceodinae* виды *Acropsilus* сближаются по следующим признакам: акростихальные щетинки отсутствуют, гипопигий свободный, VII абдоминальный сегмент развит, церки удлинённые, как правило, только в 1,5-2 раза короче эпандрия.

Наиболее взвешенные результаты при анализе матрицы типовых родов подсемейств были получены при использовании метода присоединения ближайшего соседа (NJ). Поэтому данный метод был использован для анализа матрицы признаков подсемейств *Diaphorinae* и *Peloroceodinae*.

Была рассмотрена морфология 7 родов подсемейства *Diaphorinae* и 12 родов из подсемейства *Peloroceodinae*. Матрица для анализа содержала 33 признака (Таблица 1.В), которые являются таксономически значимыми для данных подсемейств. На основании анализа род *Acropsilus* был помещён в группу родов подсемейства *Diaphorinae* (Рисунок 30).

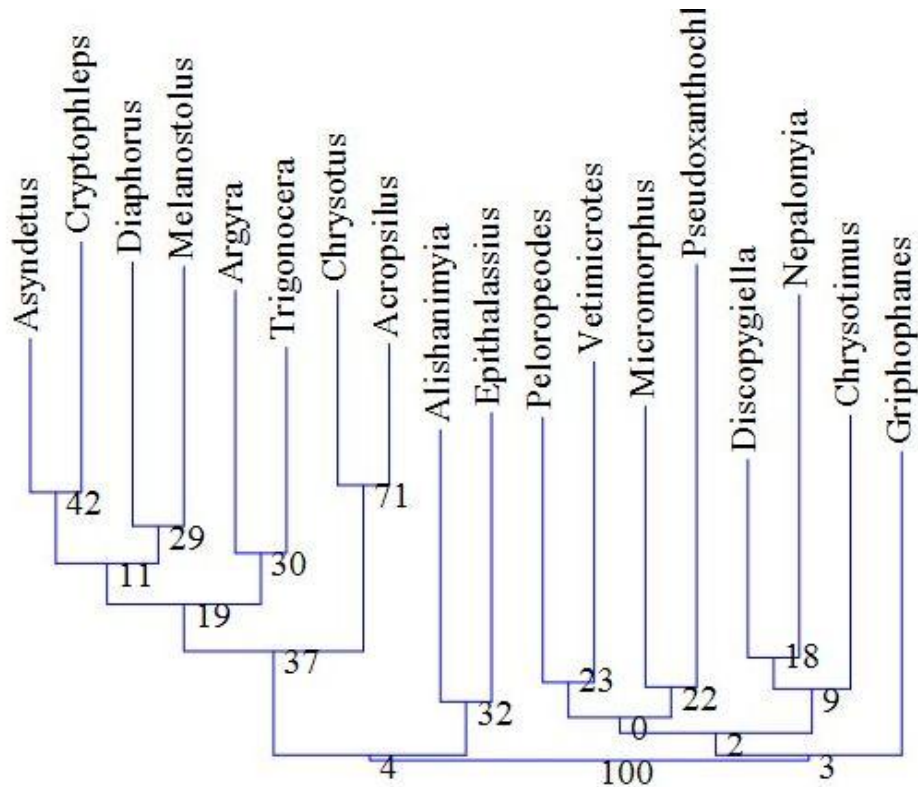


Рисунок 30 – Дендрограмма морфологического сходства родов подсемейств Diaphorinae и Peloropeodinae, построенная методом присоединения ближайшего соседа. У узлов показаны значения индексов бутстрепа.

Морфологически наиболее близок к нему род *Chrysotus*, сходство с которым также имеется по модификации третьего членика усиков – а именно его густому опушению и наличию небольшой апикальной вырезки. Выделение видов *Acropsilus* в подсемействе может быть произведено на основе открытого гипопигия и морфологии абдоминальных сегментов.

Род *Euxiphocerus* Parent, 1935 был впервые описан в составе подсемейства Rhapsiinae, трибы Systemini (Parent, 1935). Исходя из признаков морфологии третьего членика усиков, триба Systemini долго время находилась в составе данного подсемейства, и была выделена в отдельное подсемейство Робинсоном (Robinson, 1970).

Рассматривая морфологию гениталий и предгенитальных сегментов Systemini Бикель (Bickel, 1986) приходит к выводу, что данные виды

морфологически более близки к видам подсемейства *Medeterinae*, чем к видам *Rhaphiinae*, но исключает из трибы род *Euxiphocerus*.

В мировом каталоге Янга (World catalog ..., 2006) род был возвращён в состав *Rhaphiinae*. Рассматривая морфологию двух новых видов *Euxiphocerus*, И.Я. Гричанов (Grichanov, 2009) включил род в подсемейство *Medeterinae* на основании признаков жилкования крыла, хетотаксии торакса и морфологии третьего членика усиков и седьмого абдоминального сегмента.

Морфология усиков, а именно удлинённые первый и третий членики, и апикальное расположение аристы, характерные для *Euxiphocerus*, типичны как для видов трибы *Systemini*, так и для видов *Rhaphium* и *Ngirhaphium*. Сурстили, разделённые на две доли, и постокулярные щетинки, расположенные в нижней части головы в один ряд, сближают виды *Euxiphocerus* с видами *Medeterinae*.

Сходство с представителями подсемейства *Rhaphiinae*, кроме формы третьего членика усиков, заключается также морфологии затылка, отсутствии апикального эпандриального выроста и особенностях хетотаксии торакса. Так, у видов *Euxiphocerus* имеется шесть крепких дорсоцентральных щетинок, акростихальные щетинки расположены в два правильных ряда, тогда как в подсемействе *Medeterinae* могут присутствовать 4–5 пар дорсоцентральных щетинок, либо 6 пар, две из которых уменьшены, а акростихальные щетинки могут быть очень короткими, либо отсутствуют.

Вариации в развитии VII абдоминального сегмента и изгибе апикальной части  $R_{4+5}$  встречаются в обоих подсемействах. Также среди представителей *Rhaphiinae* и *Medeterinae* встречаются виды с явно сближенными глазами.

Анализ 34 признаков (Таблица 2.В), имеющих таксономическое значение для подсемейств *Medeterinae* и *Rhaphiinae*, показал, что при современном составе подсемейств род *Euxiphocerus* морфологически более близок к представителям *Medeterinae*, трибы *Systemini* (Рисунок 31). В трибе он может быть выделен по сближенным глазам и гипандрию, не слитому с эпандрием.



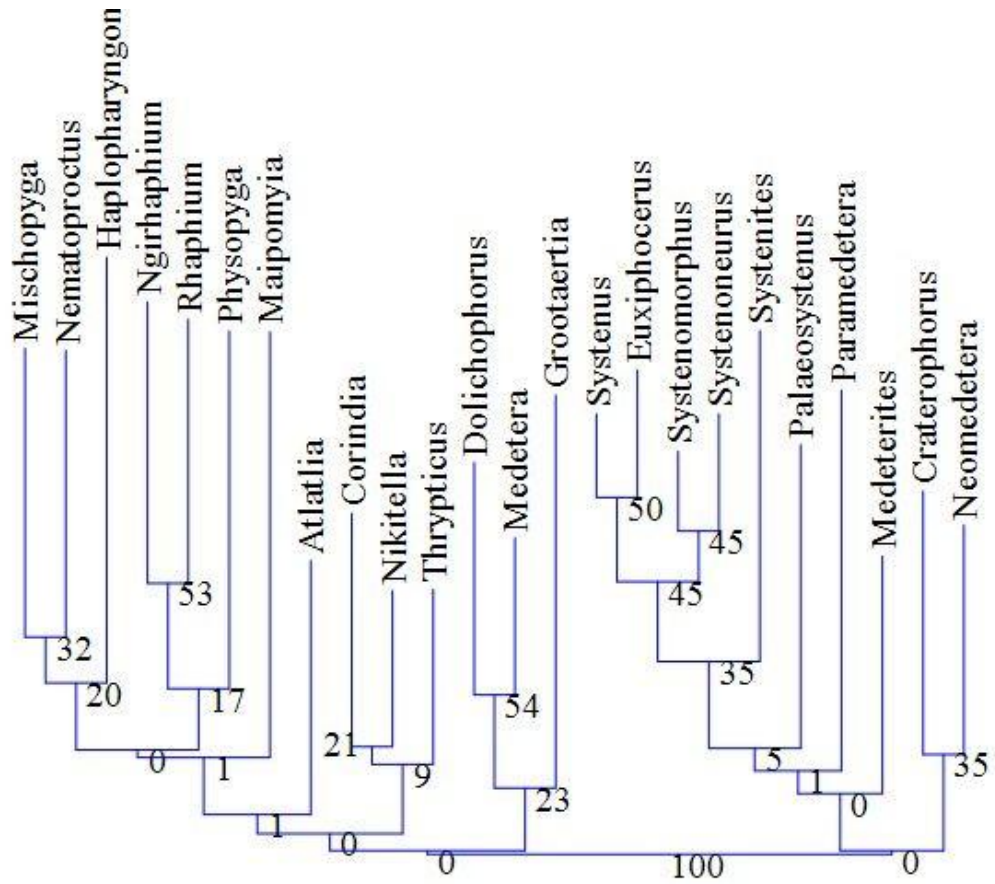


Рисунок 31 – Дендрограмма морфологического сходства родов подсемейств Medeterinae и Rharphiinae, построенная методом присоединения ближайшего соседа. У узлов показаны значения индексов бутстрепа.

## ВЫВОДЫ

1. На основе изучения 1199 видов из 225 родов, 17 подсемейств Dolichopodidae были предложены 20 новых морфометрических признаков и оценено таксономическое значение 50 признаков, используемых традиционно.

2. Выявлено, что для таксономии родов и подсемейств долихоподид могут быть использованы такие признаки, как: отношение длины крыла к ширине; отношение длины крыла к длине отрезка костальной жилки до места слияния с  $R_1$ ; отношение высоты эпандрия к его длине; отношение длины эпандрия к длине церок; отношение длины брюшка к высоте первого абдоминального сегмента.

3. Показано, что признаки морфометрии ног могут быть использованы для диагностики подсемейства Neurigoninae, родов *Hydrophorus*, *Scellus*, *Medetera*, *Syntormon*. Диагностическим признаком для подсемейства Hydrophorinae является отношение длины пятого членика лапки к длине коготков. Для диагностики самцов рода *Dolichopus* выявлены признаки морфометрии тиббиального органа: отношение длины тиббиального органа к длине и диаметру голени и отношение длины щетинок тиббиального органа к его длине.

4. Проведён сегогенетический анализ 53 морфологических признаков, в том числе 14 морфометрических, имеющих таксономическое значение на уровне родов и подсемейств долихоподид, для морфометрических признаков выделены пороговые значения. Построены трансформационные ряды и определены наиболее вероятные направления морфологических преобразований в семействе. На основе результатов анализа создана матрица состояний таксономически значимых признаков.

5. Выявлены следующие тенденции морфологических преобразований головы имаго: появление развитых затемненных щетинок, исчезновение шва между наличником и эпистомой, укорачивание эпистомы и появление углублений темени по обе стороны от теменного бугорка.

6. Выявлены три основных направления эволюционных преобразований антенн: укорачивание третьего членика и перемещение аристы на его дорсальную сторону; его удлинение; формирование удлинённо-треугольного третьего членика с дорсальной аристой. Появление расширений и опушения на аристе отнесены к апоморфным состояниям признака.

7. В морфологии гениталий самца к апоморфным признакам отнесены: полностью открытый гипопигий и сочетающиеся с ним такие признаки, как сурстили, разделённые на дорсальную и вентральную доли, удлинённый эпандрий, наличие эпандриальных выростов.

8. Анализ матрицы состояний 53 признаков родов *Dolichopodidae* показал, что морфометрические признаки имеют таксономическое значение на уровне родов и подсемейств и позволяют выделить в большей степени естественные группы в семействе *Dolichopodidae*.

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

- $A_1$  – анальная жилка;  
 ac – акростихальные щетинки;  
 ap ep – апикальный эпандриальный вырост;  
 $AES_1$  – анапроэпистернум (верхняя часть проплекры);  
 C – костальная жилка;  
 CAP – генитальная капсула;  
 cer – церки;  
 clup – наличник;  
 $CuA_1$  – кубитально-анальная жилка,  $CuA_1$  баз – базальный отрезок кубитально-анальной жилки,  $CuA_1$  ап - апикальный отрезок кубитально-анальной жилки;  
 $cx_1, cx_2, cx_3$  – передние, средние и задние тазики;  
 dc – дорсоцентральные щетинки;  
 dm-cu – дистальная медиально-кубитальная жилка;  
 ep – эпандрий;  
 fF – переднее бедро, fT – передняя голень;  
 for – форамен;  
 h – плечевая щетинка;  
 hF – заднее бедро hT – задняя голень;  
 hlt – жужжальце;  
 hyp – гипандрий;  
 КЕМ – катэпимерон;  
 $KES_1$  – катапроэпистернум (нижняя часть проплекры);  
 $M_{1+2}$  – медиальная жилка,  $M_{1+2}$  баз – базальный отрезок медиальной жилки,  $M_{1+2}$  ап - апикальный отрезок медиальной жилки;  
 mF – среднее бедро, mT – средняя голень;  
 npl – нотоплевральные щетинки;

- pa – посталярные щетинки;  
 ph – заплечевые щетинки;  
 $R_1, R_{2+3}, R_{4+5}$  – радиальные жилки;  
 $S_7, S_8$  – седьмой и восьмой абдоминальные стерниты;  
 sa – супраалярные щетинки;  
 sc – скутеллярные щетинки, sc in – внутренние скутеллярные щетинки, sc out – внешние скутеллярные щетинки;  
 Sc – субкостальная жилка,  
 sp<sub>2</sub> – заднее дыхальце;  
 sr – пришовные интраалярные щетинки;  
 su – шовная щетинка;  
 T7 – седьмой абдоминальный тергит;  
 tar1, tar2, tar3, tar4, tar5 – 1-й – 5-й членики лапок;  
 $VES_3$  – вентральный метаэпистерн;  
 w – основание крыла.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Богданова, Д.А. Значение двукрылых в регуляции численности насекомых-ксилофагов [в условиях Зап. и Сред. Сибири] / Д.А. Богданова // Вопросы энтомологии Сибири. – Новосибирск, 1974. – С. 78–79.

Богданова, Д.А. О двукрылых – энтомофагах стволовых вредителей хвойных пород Сибири / Д.А. Богданов // Энтномол. исслед. на Дальнем Востоке / Тр. Биолого-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР. – 1975. – Новая сер. – 28 (131). – С. 180–186.

Буковский, В. Некоторые данные о врагах и сожителях короедов в Крыму / В. Буковский // Тр. Крым. гос. заповедника. – 1940. – Т. 2. – С. 170–187.

Голуб, В.Б. Коллекции насекомых: сбор, обработка и хранение материала / В.Б. Голуб, М.Н. Цуриков, А.А. Прокин. – М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2012. – 339 с.

Гричанов, И.Я. Хищные мухи-зеленушки – перспективные энтомофаги / И.Я. Гричанов, Б.И. Вольфов // Защита и карантин растений. – 2008. – № 2. – С. 60–61.

Жуков, И.С. Новые таксономические признаки морфологии крыла семейства Dolichopodidae (Diptera) / И.С. Жуков, О.П. Негробов // Тр. Ставроп. Отд. Рус. Энтномол. о-ва: материалы Междунар. науч.-практ. Конф. (г. Ставрополь, 10–12 сент. 2008 г.). – Ставрополь: АРГУС, 2008. – Вып. 4. – С. 29–32.

Любищев, А.А. Дисперсионный анализ в биологии / А.А. Любищев. – М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1986. – 200 с.

Любищев, А.А. Проблемы формы систематики и эволюции организмов / А.А. Любищев. – М.: Наука, 1982. – 281 с.

Маслова, О.О. Система подсемейства Diaphorinae (Diptera, Dolichopodidae) мировой фауны / О.О. Маслова, О.П. Негробов // Факторы таксономического и биохорологического разнообразия: тез. совещ. – СПб, 1995. – С. 49.

Маслова, О.О. Филогения подсемейства *Diaphorinae* (Dolichopodidae, Diptera) / О.О. Маслова, О.П. Негробов // Состояние и проблемы экосистем Среднего Поволжья: тр. биол. учебно-науч. центра Воронежского государственного университета. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1996. – С. 69–72.

Негробов, О.П. К изучению наиболее полезных энтомофагов из семейства мух долихоподид Воронежской области / О.П. Негробов // Сб. науч. студ. работ. – Воронеж, 1963. – Вып. 2. – С. 1–3.

Негробов, О.П. К изучению сем. Dolichopodidae (Diptera) в пойменных ценозах Воронежской области / О.П. Негробов // Материалы зоологического совещания по проблеме “Биологические основы реконструкции, рационального использования и охраны фауны южной зоны европейской части СССР”: кратк. содерж. докл. – Кишинев, 1965. – С. 409–411.

Негробов, О.П. Ревизия палеарктических видов рода *Medetera* (Diptera, Dolichopodidae) группа *Oligochaetus* Mik. / О.П. Негробов // Энтномол. обзор. – 1966. – Т. 45, вып. 4. – С. 874–896.

Негробов, О.П. Новые палеарктические виды подсемейства Medeterinae (Dolichopodidae, Diptera) / О.П. Негробов // Энтномол. обзор. – 1967. – Т. 46, вып. 4. – С. 890–908.

Негробов, О.П. Сем. Dolichopodidae–зеленушки / О.П. Негробов, А.А. Штакельберг // Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Т. 5: Двукрылые, блохи. Ч. 1. – Л.: Наука, Ленингр. Отд-ние, 1969. – Т.5, Ч. 1: Двукрылые, блохи. – С. 670–751.

Негробов, О.П. Виды рода *Medetera* (Dolichopodidae, Diptera) как энтомофаги короедов / О.П. Негробов // Защита леса от вредных насекомых и болезней: Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. конф. – М., 1971. – Т. 3. – С. 89–90.

Негробов, О.П. Гомология и номенклатура частей гипопигия сем. Dolichopodidae (Diptera) / О.П. Негробов // Тр. XIII Междунар. энтномол. конгр. (Москва, 2–9 авг. 1968 г). – Л., 1972. – Т. 1. – С. 275–276.

Негробов, О.П. Малоизвестные виды подсемейства Medeterinae (Diptera, Dolichopodidae) фауны СССР / О.П. Негробов // Вестн. зоол. – 1971. – №. 5. – С. 43–46.

Негробов, О.П. Роды и подроды подсемейства Hydrophorinae Голарктики / О.П. Негробов // Зоол. журн. – 1973. – Т. 52, № 10. – С. 1514–1520.

Негробов, О.П. К фауне Dolichopodidae, Diptera Лапландского и Кандалакшского заповедников / О.П. Негробов // Проблемы изучения и охраны ландшафтов. – Воронеж, 1974. – С. 43–46.

Негробов, О.П. Новые виды Dolichopodidae (Diptera) из Монгольской народной республики / О.П. Негробов // Насекомые Монголии. – Л.: Наука 1976а. – Вып. 4. – С. 501–508.

Негробов, О.П. Сравнительно-морфологическая характеристика ротовых аппаратов родов семейства Dolichopodidae (Diptera) / О.П. Негробов, Т.А. Марина // Зоол. журн. – 1976б. – Т. 55, №9. – С. 1354–1361.

Негробов, О.П. Новые виды рода *Dolichopus* Latr. (Diptera, Dolichopodidae) Сибири и Дальнего Востока / О.П. Негробов // Таксоны фауны Сибири и Дальнего Востока. – Новосибирск, 1977а. – С. 92–104.

Негробов, О.П. Опыт применения признаков морфологии склеритов груди для систематики сем. Dolichopodidae (Diptera) / О.П. Негробов, Т.А. Марина // Сист. и эвол. двукрылых насекомых. – Л., 1977б. – С. 67–70.

Негробов, О.П. Обзор видов рода *Campsicnemus* Walker (Dipt. Dolichopodidae) фауны СССР / О.П. Негробов, В.В. Злобин // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1978а. – № 1. – С 51–59.

Негробов, О.П. Ревизия видов рода *Xanthochlorus* Loew (Diptera, Dolichopodidae) / О.П. Негробов // Вестн. зоол. – 1978б. – №. 2. – С. 17–26.

Негробов, О.П. Признаки надродового уровня в семействе Dolichopodidae (Diptera) / О.П. Негробов // Состояние и перспективы развития морфологии: материалы к Всесоюз. совещ. – М., 1979а. – С. 384–385.



Негробов, О.П. Система подсемейства Dolichopodinae (Diptera, Dolichopodidae) / О.П. Негробов // Экологические и морфологические основы систематики двукрылых насекомых. – Л., 1979а. – С. 69–72.

Негробов, О.П. Сравнительная характеристика хетотаксии торакса родов семейства Dolichopodidae (Diptera) / О.П. Негробов // Научн. докл. высш. шк. Биол. науки. – М., 1979б. – №. 8. – С. 46–49.

Негробов, О.П. Каталог видов семейства Dolichopodidae (Diptera) фауны СССР / О.П. Негробов, И.Я. Гричанов. – Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 1980а. – 129 с. – Деп. в ВИНТИ 04.02.80, № 417–80.

Негробов, О.П. Обзор родов подсемейства Hydrophorinae (Dolichopodidae, Diptera) мировой фауны с выделением новых триб / О.П. Негробов // Вопросы общ. энтомол. – Л., 1981. – Т. 63. – С. 146–148.

Негробов, О.П. К фауне видов семейства Dolichopodidae (Diptera) Урала / О.П. Негробов // Фауна и экология насекомых Урала. – Свердловск: Урал. науч. центр АН СССР, 1983а. – С. 37.

Негробов, О.П. Особенности строения и пути эволюции прегенитальных сегментов самцов / О.П. Негробов // Двукрылые насекомые, их систематика, географическое распространение и экология. – Л. 1983б. – С. 110–117.

Негробов, О.П. О системе и филогении двукрылых сем. Dolichopodidae / О.П. Негробов // Энтомол. обозр.. – Л., 1986а. – Т. 65, вып. 1. – С. 182–186.

Негробов, О.П. Фауна семейства Dolichopodidae (Diptera) Средней Азии / О.П. Негробов. – Воронеж: Воронеж. гос. ун-т, 1986б. – 41 с. – Деп. в ВИНТИ 23.10.86, № 8666-B86.

Негробов, О.П. Исследования по фауне семейства Dolichopodidae (Diptera) Дальнего Востока / О.П. Негробов // Экология и география членистоногих Сибири. – Новосибирск, 1987. – С. 82–84.

Негробов, О.П. Ревизия палеарктических видов рода *Chrysotus* Mg. (Diptera, Dolichopodidae) / О.П. Негробов, О.О. Маслова // Энтомол. обозр. – Л., 1995а. – № 74, вып. 2. – С. 456–466.

Негробов, О.П. Система подсемейства Diaphorinae (Diptera, Dolichopodidae) мировой фауны / О.П. Негробов, О.О. Маслова // Факторы таксономического и биохорологического разнообразия: тез. совещ. (Санкт-Петербург, 12–14 апр. 1995 г.) – СПб., 1995б. – С. 49.

Негробов, О.П. Фауна Dolichopodidae (Diptera) балтийского янтаря / О.П. Негробов, О.В. Селиванова // Место и роль двукрылых насекомых в экосистемах: сб. науч. тр. – СПб., 1997. – С. 115–116.

Негробов, О.П. Плезиоморфные признаки родового уровня, в связи с формированием семейства Dolichopodidae (Diptera) / О.П. Негробов, О.В. Селиванова, О.О. Маслова // First Paleoentomol. conf.(30 Aug. – 4 Sept. 1998): abstracts. – Moscow, 1998. – P. 29.

Негробов, О.П. Мухи-зеленушки (Diptera, Dolichopodidae) - хищники яйцекладок реофильных слепней (Diptera, Tabanidae) / О.П. Негробов, В.С. Оганесян // Вестн. зоол. – 2003. – Т. 37, № 5. – С. 91–93.

Негробов, О.П. Новые виды рода *Amesorrhaga* (Diptera, Dolichopodidae) из балтийского янтаря / О.П. Негробов, О.В. Селиванова // Палеонтолог. журн. – М., 2003. – № 3. – С. 58–64.

Негробов, О.П. К изучению палеарктических видов рода *Systemus* (Dolichopodidae, Diptera) / О.П. Негробов // Зоолог. журн. – М., 2005. – Т. 84, № 11. – С. 1421–1424.

Негробов, О.П. Предварительные данные по родовым признакам морфометрии конечностей семейства Dolichopodidae (Diptera) / О.П. Негробов, Н.А. Нечай // Тр. Ставроп. отд-ния Русск. энтомол. о-ва (Ставрополь, 10–12 сент. 2008 г.). – Ставрополь, 2008. – Вып. 4. – С. 50–52.

Негробов, О.П. Признаки родового уровня в морфометрии габитуса двукрылых семейства Dolichopodidae (Diptera) / О.П. Негробов, М.А. Чурсина, О.В. Селиванова // Вестник Воронеж. гос. ун-та. Сер. Химия, Биология, Фармация. – 2014а. – №1. – С. 78–82.

Негробов, О.П. Филогения подсемейств *Dolichopodidae* (Diptera) / О.П. Негробов, М.А. Чурсина, О.В. Селиванова // Кавказ. энтомол. бюл. – 2014б. – Т. 10, вып. 1. – С. 185–194.

Негробов, О.П. Эндемичные виды *Dolichopodidae* (Diptera) горных районов Палеарктики / О.П. Негробов, М.А. Чурсина, О.О. Маслова // Горные системы и их компоненты: материалы V Всероссийской конференции с международным участием. – Нальчик, 2014в. – С. 115–116.

Песенко, Ю.А. Методологический анализ систематики. II. Филогенетические реконструкции как научные гипотезы / Ю.А. Песенко // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1991. – Т. 234. – С. 61–155.

Павлинов, И.Я. Методы кладистики / И.Я. Павлинов. – Изд-во Моск. гос. ун-та. – 118 с.

Родовые признаки хетотаксии ног у двукрылых (Diptera) семейства *Dolichopodidae* / О.П. Негробов [и др.] // Науч. ведомости Белгород. гос. ун-та. Сер. Естественные науки. – 2015. – №3 (200), вып. 30. – С. 51–56.

Смирнов, Е.С. Материалы к фауне *Dolichopus* Latr. Дальнего Востока. / Е.С. Смирнов // Науч.-метод. записки Гл. упр. по заповедникам. – М., 1948а. – Вып. I. – С. 223–229

Смирнов, Е.С. Материалы к фауне *Dolichopus* Latr. Дальнего Востока. / Е.С. Смирнов // Науч.-метод. записки Гл. упр. по заповедникам. – М., 1948б. – Вып. XI. – С. 230–241.

Цуриков, М.Н. Сравнительно-морфологическая характеристика яйцекладов *Dolichopodidae* / М.Н. Цуриков // Состояние и проблемы экосистем Усманского бора. Воронеж: тр. биол. учеб.-науч. центра «Веневитиново». – Воронеж: изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1994. – Вып. 4. – С. 147–153.

Чурсина, М.А. Признаки родового уровня в жилковании крыльев *Dolichopodidae* (Diptera) / М.А. Чурсина, О.П. Негробов // Материалы XIV съезда Рус. энтомол. о-ва (Россия, Санкт-Петербург, 27 авг. – 1 сент. 2012 г.). – СПб.: Рус. энтомол. о-во, 2012а. – С. 470.

Чурсина, М.А. Признаки родового уровня в жилковании крыльев Dolichopodidae (Diptera) / М.А. Чурсина, О.П. Негрбов, О.О. Маслова // Кавказ. энтомол. бюл. – 2012б. – Т. 8, вып. 2. – С. 305–307.

Шитиков, В.К. Рандомизация и бутстеп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг. – Тольяти: Кассандра, 2013. – 314 с.

Штакельберг, А.А. Фенологические наблюдения над насекомыми в Петрограде и его окрестностях в 1918 г. / А.А. Штакельберг // Известия Петроград. обл. станции защиты растений. – 1921. – Вып. 2. – С. 1–34.

Штакельберг, А.А. Материалы по фауне двукрылых Ленинградской области / А.А. Штакельберг // V. Dolichopodidae. Труды. Зоол. ин-та АН СССР. – 1962. – Вып. 31. – С. 280–317.

Энтомологические и фитопатологические коллекции, их составление и хранение / В.Б. Голуб [и др.]. – Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1980. – 228 с.

Aldrich, J.M. Revision of the genera *Dolichopus* and *Hydroceleuthus* / J.M. Aldrich // Kans. Univ. Quart. – 1893. – Vol. 2. – P. 1–26.

Aldrich, J.M. Supplement. Dolichopodidae / J.M. Aldrich // In: Godman F.D., Salvin O. Biol. Centr. Amer., Zoologia – Insecta – Diptera. – London, 1901. – Vol. 1. – P. 333–366.

A phylogenetic analysis of Dolichopodidae based on morphological evidence (Diptera, Brachycera) / M. Wang [et al.] // Acta Zootaxonomia Sinica. – 2007. – Vol. 32, N 2. – P. 241–254.

Azevedo, E.M.V. Considerações sobre a morfologia da genitalia externa dos machos de três espécies de *Condylostylus* Bigot, 1859 (Diptera, Dolichopodidae) / E.M.V. Azevedo // Rev. Brasil. Biol. – 1980. – Vol. 40. – P. 217–223.

Becker, T. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. A. Palaearktischen Region. / T. Becker // Nova Acta. Abh. Kais. Leop. Carol. Deutsch. Akad. Naruft. – 1917. – Erstes Teil. Bd. 102(2). – P. 115–361.

Becker, T. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. A. Palaearktischen Region. / T. Becker // Nova Acta. Abh. Kais. Leop. Carol. Deutsch. Akad. Naruft. – 1918a. – Lw. Teil. Bd. 103(3). – P. 203–315.

Becker, T. Dipterologische Studien. Dolichopodidae. A. Palaearktischen Region. / T. Becker // Nova Acta. Abh. Kais. Leop. Carol. Deutsch. Akad. Naruft. – 1918b. – Drit. Teil. Bd. 104(2). – P. 35–214.

Becker, T. Dipterologische Studien Dolichopodidae. B. Nearktische und Neotropische Region / T. Becker // Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien. – 1921. – Bd. 13, N 1. – S. 1–394.

Bernasconi, M.V. Molecular systematics of Dolichopodidae (Diptera) inferred from COI and 12S rDNA gene sequences based on European exemplars / M.V. Bernasconi, M. Pollet, P.I. Ward // Invertebrate Systematics. – 2007. – Vol. 21, N 5. – P. 453–470.

Beschovski, V.L. Für de Fauna Bulgarian bislang unbekannte Dolichopodidae (Diptera) / V.L. Beschovski // Zool. Anz. – 1967. – Vol. 178, Hf. 3/4. – P. 219–224.

Bickel, D. Two new Australian *Teuchophorus* Loew (Diptera: Dolichopodidae) / D. Bickel // J. Austr. Entomol. Soc. – 1983. – Vol. 22. – P. 39–45.

Bickel, D. A revision of the Nearctic *Medetera* (Diptera: Dolichopodidae) / D. Bickel // Tech. Bull. U. S. Dep. Agr. – 1985. – Vol. 1692. – P. 1–109.

Bickel, D. Australian species of *Systemus* (Diptera: Dolichopodidae). / D. Bickel // Rec. Austr. Mus. Suppl. – 1986. – Vol. 38. – P. 265–270.

Bickel, D. A revision of the oriental and Australasian *Medetera* (Diptera, Dolichopodidae) / D. Bickel // Rec. Austr. Mus. – 1987a. – Vol. 39. – P. 195–259.

Bickel, D. *Babindellinae*, a new subfamily of Dolichopodidae (Diptera) from Australia, with a discussion of symmetry in the dipteran male postabdomen / D. Bickel // Entomol. Scand. – 1987b. – Vol. 18. – P. 97–103.

Bickel, D. *Kowmungia* (Diptera: Dolichopodidae), a new genus from Australia / D. Bickel // Invertebr. Taxon. – 1987c. – Vol. 1. – P. 147–154.

Bickel, D. *Trypticus* and an allied new genus *Corindia*, new genus from Australia (Diptera, Dolichopodidae) / D. Bickel // Rec. Austr. Mus. – 1987d. – Vol. 38, N 3/4. – P. 135–152.

Bickel, D. *Atlatlia*, a new genus of Dolichopodidae (Diptera) from Australia / D. Bickel // Entomol. Scand. – 1988. – Vol. 17. – P. 165–171.

Bickel, D. Family Dolichopodidae / D. Bickel, C. Dyte // A catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian region. – Honolulu: Bishop Museum; E. J. Brill., 1989. – P. 393–418.

Bickel, D. Sciapodinae, Medeterinae (Insecta: Diptera), with a generic review of the Dolichopodidae / D. Bickel // Fauna of New Zealand. – 1992. – Vol. 23. – P. 1–74.

Bickel, D. The Australian Sciapodinae (Diptera: Dolichopodidae), with a review of the Oriental and Australasian faunas, and a world conspectus of the subfamily. / D. Bickel // Rec. Austr. Mus. Suppl. – 1994. – Vol. 21. – P. 1–394.

Bickel, D. The Australian Sympycninae (Diptera: Dolichopodidae): introduction and description of a new genus, *Yumbera*. / D. Bickel // Invertebr. Taxon. – 1996. – Vol. 6. – P. 1005–1007.

Bickel, D. The Dolichopodidae (Diptera) of Midway Atoll, with a new species of *Dactylomyia* Aldrich, and taxonomic notes on the subfamily Neurigoninae. / D. Bickel // Records of the Hawaiian Biological Survey for 1997. Part 1: Articles. Berlin. Bishop Mus. occ. Pap. – 1998. – Vol. 55. – P. 45–55.

Bickel, D. Australian *Antyx* Meuffels and Grootaert and the New Caledonian connection (Diptera: Dolichopodidae). / D. Bickel // Austr. J. Entomol. – 1999a. – Vol. 38. – P. 168–175.

Bickel, D. Australian Sympycninae II: *Syntormon* Loew and *Nothorhaphium* gen. nov. with a treatment of the Western Pacific fauna, and notes on the subfamily Rhapsiinae and *Dactylonotus* Parent (Diptera: Dolichopodidae) / D. Bickel // Invertebr. Taxon. – 1999b. – Vol. 13. – P. 179–206.

Bickel, D. *Alishania*, a new genus with remarkable female terminalia from Taiwan, with notes on *Chrysotimus* Loew (Diptera: Dolichopodidae) / D. Bickel // Bish. Mus. Bull. Entomol. – 2004a. – Vol. 12. – P. 27–34.

Bickel, D. *Maipomyia* (Diptera: Dolichopodidae), a new genus from Chile / D. Bickel // Proc. Entomol. Soc. Wash. – 2004b. – Vol. 106, N 4. – P. 844–850.

Bickel, D. A new genus, *Phasmaphleps*, and new species of *Cryptophleps* Lichtwardt from the western Pacific, with notes on Australasian Diaphorinae (Diptera: Dolichopodidae). / D. Bickel // Fiji Arthropods II. Berlin. Bishop Mus. occ. Pap. – 2005. – Vol. 84. – P. 17–34.

Bickel, D. *Papallacta* (Diptera: Dolichopodidae), a new stenopterous genus from the paramo of Ecuador / D. Bickel // Tijdschrift voor Entomol. – 2006. – Vol. 149. – P. 2009–2013.

Bickel, D.J. Dolichopodidae (long-legged flies) / D.J. Bickel // Manual of Central American Diptera. – Ottawa: NRC Research Press, 2009. – Vol. 1. – P. 671–694.

Bickel, D. Parallel evolution in Patagonian *Pinacocerus* and Australian *Yumbera* (Diptera: Dolichopodidae: Sympycninae), with the description of new species. / D. Bickel // Canad. Entomol. – 2012. – Vol. 144, iss. 1. – P. 52–61.

Bickel, D. *Phrudoneura* (Diptera: Dolichopodidae) from Australia and Melanesia / D. Bickel // Zootaxa. – 2013. – Vol. 3680, N 1. – P. 38–54.

Biology of *Ostenia robusta*: observations on the life history and behaviour / S. Mansfield [et al.] // New Zealand Plant Protection. – 2015. – N 68. – P. 360–366.

Bourandas, M.L. New male-specific glands in the wing and hind tibiae of *Dolichopus* Latreille and *Tachytrechus* Haliday (Insecta: Diptera) / M.L. Bourandas. – Humboldt State University, 1991. – 72 p.

Brooks, S.E. *Ethiromyia*, a new genus of Holarctic Dolichopodinae (Diptera: Dolichopodidae) / S.E. Brooks, T.A. Wheeler // Proc. Entomol. Soc. Wash. – 2005a. – Vol. 107(3). – P. 489–500.

Brooks, S.E. Systematics and phylogeny of Dolichopodinae (Diptera: Dolichopodidae) / S.E. Brooks // Zootaxa. – 2005b. – Vol. 857. – P. 1–158.

Brooks S.E. The *Tachytrechus alatus* species group (= *Syntomoneurum* Becker) revisited: new species and revised species group limits (Diptera: Dolichopodidae) / S.E. Brooks, J.M. Cumming // *Zootaxa*. – 2008. – Vol. 1676. – P. 1–27.

Buchmann, W. Die Genitalanhänge mitteleuropäischer Dolichopodiden / W. Buchmann // *Zoologica*. Stuttgart, 1961. – Bd. 39, N 5. – S. 1–51.

Chandler, P.J. Checklists of insects of the British Isles (New Series). Part 1: Diptera / P.J. Chandler. // *Handbooks for the Identification of British Insects*. – 1998. – Vol. 12, N 1. – P. 1–234.

Check-list of predatory flies of the family Dolichopodidae (Diptera) in the fauna of Russia / O.P. Negrobov [et al.] // *Plant Protection News Suppl.* – 2013. – P. 47–93.

Chursina, M.A. Morphology of Dolichopodidae (Diptera) wings / M.A. Chursina, O.P. Negrobov, O.V. Selivanova // *Amur. Zool. J.* – 2014. – Vol. 4, N 1. – P. 51–54.

Chursina, M.A. New data on the fauna of Dolichopodidae (Diptera) of the Tatarstan Republic / M.A. Chursina, O.P. Negrobov, O.O. Maslova // *Int. J. Dipterol. Res.* – 2014a. – Vol. 25, N 1. – P. 17–24.

Chursina, M.A. To the study of the fauna of the family Dolichopodidae (Diptera) of the Bryansk region / M.A. Chursina, O.P. Negrobov, O.O. Maslova // *Int. J. Dipterol. Res.* – 2014b. – Vol. 25, N 1. – P. 13–15.

Chursina, M.A. To the study of the fauna of the family Dolichopodidae (Diptera) of the Central Chernozem Nature Reserve / M.A. Chursina, O.P. Negrobov, O.O. Maslova // *Int. J. Dipterol. Res.* – 2014c. – Vol. 25, N 1. – P. 9–10.

Chursina, M.A. Taxonomy and phylogeny of subfamily Rhapsiinae (Dolichopodidae, Diptera) / M.A. Chursina, O.P. Negrobov, O.V. Selivanova // Биоразнообразие наземных и водных животных. Зооресурсы: материалы III Всерос. науч. интернет-конф. с междунар. участием (Казань, 24 февр. 2015 г.). – 2015. – С. 74–75.

Chvala, M. Revision of Palaearctic Microphoridae (Diptera) 2. *Schistostoma* Becker / M. Chvala // *Acta entomol. bohemoslov.* – 1987. – Vol. 84. – P. 133–155.



Colless, D.H. An Australian species of *Microphorella* (Diptera: Empididae), with notes on the phylogenetic significance of the genus / D.H. Colless // Proc. linn. Soc. N.S. Wales. – 1963. – Vol. 88. – P. 320–323.

Collin, J.E. The British species of the Dolichopodid genus *Medeterus*. Fisch. (Dipt.) / J.E. Collin // Entomol. Mag. Ser. 4. – 1941. – Vol. 2, N 77. – P. 141–153.

Crampton, G.C. The external morphology of the Diptera / G.C. Crampton // Guide to the insects of Connecticut. Part. VI. The Diptera or true flies of Connecticut First fascicle. Bull. Conn. State geol. nat. Hist. Surv. – 1942. – Vol. 64. – P. 10–165.

Cumming, J.M. Fusion and confusion: interpretation of male genitalia homologies in Empidoidea (Diptera) / J.M. Cumming, B.J. Sinclair // Second Int. Cong. of Dipterology (Czechoslovakia, Bratislava). – Bratislava, 1990. – P. 334.

Cumming, J.M. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera - Lower Brachycera / J.M. Cumming, B.J. Sinclair, D.M. Wood // Insect Systematics & Evolution. – 1993. – Vol. 24, iss. 4. – P. 407–432.

Cumming, J.M. Homology and phylogenetic implications of male genitalia in Diptera / J.M. Cumming, B.J. Sinclair, D.M. Wood // Scand. Entomol. – 1995. – Vol. 26. – P. 120–151.

Cumming, J.M. The morphology, higher-level phylogeny and classification of the Empidoidea (Diptera) / J.M. Cumming, B.J. Sinclair // Zootaxa. – 2006. – Vol. 1180. – P. 1–140.

Cumming, J.M. Morphology and terminology / J.M. Cumming, D.M. Wood // Manual of Central American Diptera. – Ottawa: NRC Res. Press, 2009. – Vol. 1. – P. 9–50.

Curran, C.H. Records of African Dolichopodidae with descriptions of new species / C.H. Curran // Rev. zool. afr. – 1926. – Vol. 14. – P. 1–39.

D'Assis Fonseca, E.C.M. Diptera, Orthorrhapha, Brachycera, Dolichopodidae / E.C.M. D'Assis Fonseca // Handbooks for the Identification of British Insects. – 1978. – Vol. 9, N 5. – P. 1–90.

Dyte, C.E. Some interesting habitats of larval Dolichopodidae (Diptera) / C.E. Dyte // Entomol. Monthly Mag. – 1959. – Vol. 95. – P. 139-143.

Dyte, C.E. 33. Family Doliohopodidae / C.E. Dyte, K.G.V. Smith // Catalogue of the Diptera of the Afrotropical region. – London: British Mus. Nat. Hist. – 1980. – P. 443–463.

Evenhuis, N.L. Annotated checklist of Dolichopodidae (Diptera) of Singapore, with descriptions of a new genus and new species / N.L. Evenhuis, P. Grootaert // Raffles Bull. Zool. – 2002. – Vol. 50, N 2. – P. 301–316.

Evenhuis, N.L. *Humongochela*, a new genus of waterfall-loving flies from the Marquesas Islands (Diptera: Dolichopodidae) / N.L. Evenhuis // Bishop Mus. Bull. Entomol. – 2004. – Vol. 12. – P. 35–43.

Evenhuis, N.L. A review of the genera comprising species of the genus *Eurynogaster* sensu Hardy and Kohn, 1964 in Hawai'i (Diptera: Dolichopodidae) / N.L. Evenhuis // Zootaxa. – 2005. – Vol. 1017. – P. 39–60.

Evenhuis, N.L. New species of Hawaiian *Campsicnemus* (Diptera: Dolichopodidae) / N.L. Evenhuis // Bish. Mus. Occas. Pap. – 2007. – Vol. 95. – P. 9–16.

Eversmann, E. 1834. Diptera Wolgam flagium inter et montes Uralenses observata / E. Eversmann // Bull. Natur. Moskau. – 1834. – N 8. – P. 420–432.

Fabricius, I.C. Systema entomologiae, sistens insectorum classes, ordines, genera, species adictis synonymis, lois, descriptionibus, observationibus / I.C. Fabricius // Flenssburgi et Lipiae. – 1775. – P. 746–805.

Fabricius, I.C. Systema autliatorum secundum ordines, genera, species, adiectis synonymis, locis, observationibus / I.C. Fabricius. – Brunsvigae, 1805. – P. 1–373.

Fallén, C.F. Monographia Dolichopodum Sveciae / C.F. Fallén// Lundae. – 1823. – Pt. I. – P. 1–24.

Fischer von Waldheim, G. Programme d'invitation à la séance publique de la Société impériale des Naturalistes, qui aura lieu le 15 décembre / G. Fischer von

Waldheim // Contenant une notice d'une mouche carnivore, accompagnée d'une planche. – Moscow, 1819. – P. 1–11.

Foote, R.H. Family Dolichopodidae / R.H. Foote, J.R. Coulson, H. Robinson // A catalog of the diptera of America North of Mexico. USDA Handbk. – Washington, 1965. – Vol. 276. – P. 482–530.

Frey, R. Die europäischen Trypticus Arten (Diptera, Dolichopodidae) / R. Frey // Notulae Entomol. – 1957. – Vol. 37. – S. 1–11.

Gimmerthal, B.A. Catalogus systematicus Dipterum / B.A. Gimmerthal // Bull. Soc. Imp. Nat. Mosc. – 1832. – T. 4. – P. 343–346.

Gregan, M.B. Generic relationships of the Dolichopodidae based on a study of the mouthparts. III. / M.B. Gregan // Biol. Monogr. – 1941. – Vol. 18, N 1. – P. 1–68.

Grichanov, I.Ya. Four new species of *Saccopheronta* Becker (Diptera: Dolichopodidae) from Tropical Africa with notes on the world fauna of the genus / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 1997a. – Vol. 8, N 3. – P. 123–134.

Grichanov, I.Ya. *Gigantosciapus* (Diptera: Dolichopodidae), a new genus from Tropical Africa / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 1997b. – Vol. 8, N 2. – P. 79–83.

Grichanov, I.Ya. The Afrotropical species of the genus *Acropsilus* (Diptera: Dolichopodidae) / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 1998a. – Vol. 9, N 3. – P. 183–190.

Grichanov, I.Ya. New data on Sciapodinae (Diptera: Dolichopodidae) with a revised catalogue and keys to Afrotropical species of the subfamily / I.Ya. Grichanov // Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. Ent. – 1998b. – Vol. 68. – P. 79–130.

Grichanov, I.Ya. Three new Afrotropical species of the Australian genus *Corindia* Bickerl (Diptera: Dolichopodidae) / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 1998c. – Vol. 9, N 3. – P. 191–194.

Grichanov, I.Ya. Two new species of *Campsicnemus* Haliday (Diptera: Dolichopodidae) from Tropical Africa / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 1998d. – Vol. 9, N 2. – P. 109–113.

Grichanov, I.Ya. Two new species of *Craterophorus* Lamb (Diptera: Dolichopodidae) from Indian Ocean islands / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 1998e. – Vol. 9, N 3. – P. 207–211.

Grichanov, I.Ya. Two new species of *Urodolichus* Lamb (Diptera: Dolichopodidae) from Indian Ocean islands / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 1998f. – Vol. 9, N 1. – P. 23–26.

Grichanov, I.Ya. Two new species of *Agryra* Macquart (Diptera: Dolichopodidae) from Indian Ocean islands / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 1998j. – Vol. 9, N 3. – P. 199–202.

Grichanov, I.Ya. A brief review of the Afrotropical fauna of the subfamily Medeterinae (Diptera: Dolichopodidae) with descriptions of new species / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 1999. – Vol. 69. – P. 87–112.

Grichanov, I.Ya. New Afrotropical Sciapodinae and Medeterinae with a review of Namibian Dolichopodidae (Diptera) / I.Ya. Grichanov // Studia dipt. – 2000. – Vol. 7, N 2. – P. 399–435.

Grichanov, I.Ya. A check list of Estonian Dolichopodidae (Diptera) / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 2002a. – Vol. 13, n 2. – P. 127–133.

Grichanov, I.Ya. A check list of Swedish Dolichopodidae (Diptera) / I.Ya. Grichanov // Entomol. Tidskr. – 2002b. – Vol. 123, N 3. – P. 119–130.

Grichanov, I.Ya. New Afrotropical Sciapodinae (Diptera: Dolichopodidae) with some new synonymy / I.Ya. Grichanov // Rus. Entomol. J. – 2003. – Vol. 12, N 3. – P. 329–346.

Grichanov, I.Ya. A revised check list of Swedish Dolichopodidae (Diptera) / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 2004a. – Vol. 15, N 2. – P. 111–121.

Grichanov, I.Ya. Review of Afrotropical Dolichopodinae (Diptera: Dolichopodidae) / I.Ya. Grichanov // Plant Protection News Suppl. – 2004b. – P. 1–244.

Grichanov, I.Ya. New genera and new combinations for afrotropical Dolichopodinae (Dolichopodidae, Diptera) / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 2006. – Vol. 17, N 1. – P. 23–34.

Grichanov, I.Ya. Afrotropical *Sympycnus* Loew (Diptera: Dolichopodidae) / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipterol. Res. – 2008a. – Vol. 19, N 1. – P. 17–65.

Grichanov, I.Ya. A new species of *Campsicnemus* Haliday from Azerbaijan, with a key to the Palearctic species of the genus (Diptera: Dolichopodidae) / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipterol. Res. – 2008b. – Vol. 19, N 1. – P. 17–65.

Grichanov, I.Ya. Systematic of the genus *Euxiphocerus* Parent 1935 (Diptera, Dolichopodidae) / I.Ya. Grichanov // Caucas. Entomol. Bull. – 2009. – Vol. 5, n 1. – P. 127–131.

Grichanov, I.Ya. A checklist of afrotropical genera of the family Dolichopodidae (Diptera) / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 2010a. – Vol. 21, N 3. – P. 203–218.

Grichanov, I.Ya. A new genus of Medeterinae (Diptera: Dolichopodidae) from Baltic amber (Diptera) / I.Ya. Grichanov // Caucas. Entomol. Bull. – 2010b. – Vol. 6, N 2. – P. 209–212.

Grichanov, I.Ya. Two new genera of Systemini from South Africa and Madagascar (Diptera: Dolichopodidae: Medeterinae) / I.Ya. Grichanov // Int. J. Dipter. Res. – 2010c. – Vol. 2, N 1. – P. 79–90.

Grichanov, I.Ya. A checklist of Palearctic genera of the family Dolichopodidae (Diptera) / I.Ya. Grichanov, O.P. Negrobov // Int. J. Dipter. Res. – 2011a. – Vol. 22, N 2. – P. 65–80.

Grichanov, I.Ya. A key to the afrotropical genera of the subfamily Dolichopodinae with descriptions of new taxa (Diptera: Dolichopodidae) / I.Ya. Grichanov // Far East. Ent. – 2011b. – Vol. 234. – P. 1–33.

Grichanov, I.Ya. An illustrated synopsis and keys to afrotropical genera of the epifamily Dolichopodoidae (Diptera: Empidoidea) / I.Ya. Grichanov // Priam. Suppl. – 2011c. – Vol. 24. – P. 1–98.

Grichanov, I.Ya. Keys to Palaeartic subfamilies and genera of the family Dolichopodidae (Diptera) / I.Ya. Grichanov, O.P. Negrobov, O.V. Selivanova // Cesa News. – 2011d. – Vol. 62. – P. 13–46.

Grichanov, I.Ya. Three new genera of Medeterinae (Diptera: Dolichopodidae) from Old World tropics and Australasia. / I.Ya. Grichanov // Far East. Ent. – 2011e. – Vol. 225. – P. 1–16.

Grichanov, I.Ya. A review of Palearctic *Teuchophorus* Loew (Diptera: Dolichopodidae) with an updated catalog and revised key to species / I.Ya. Grichanov, O.P. Negrobov, O.V. Selivanova // Russ. Entomol. J. – 2012. – Vol. 21, N 1. – P. 89–96.

Grichanov, I.Ya. Afrotropical species of the genus *Asyndetus* Loew (Diptera: Dolichopodidae) with notes on some Palaeartic and Oriental species / I.Ya. Grichanov // Plant protection News Suppl. – 2013a. – P. 27–46.

Grichanov, I.Ya. Afrotropical species of the genus *Micromorphus* Mik, 1878 (Diptera: Dolichopodidae) / I.Ya. Grichanov // Euroasian Ent. J. – 2013b. – Vol. 12, N 6. – P. 607–611.

Grichanov, I.Ya. Species of the genus *Trigonocera* Becker (Diptera: Dolichopodidae) / I.Ya. Grichanov // J. Insect Biodiv. – 2013c. – Vol. 1, N 6. – P. 1–14.

Grichanov, I.Ya. Two new genera of Medeterinae (Diptera: Dolichopodidae) from Baltic amber and some new combinations / I.Ya. Grichanov, O.P. Negrobov, O.V. Selivanova // Russian. Entomol. – 2014. – Vol. 23, N 1. – P. 61–70.

Griffiths, G.C.D. The phylogenetic classification of Diptera Cyclorrhapha with species reference to the structure of the male postabdomen / G.C.D. Griffiths // Series entomologica. – 1972. – Vol. 8. – P. 1–340.

Grootaert, P. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea. V. A new species of *Cryptophleps* Lichtwardt, 1898 with notes on other species / P. Grootaert, H. Meuffels // Indo–Malayan Zoology. – 1987. – Vol. 4, N 1. – P. 145–152.

Grootaert, P. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea. IX. *Mischopyga* gen. nov. and *Physopyga* gen. nov. two new genera from the mangrove in Papua New Guinea / P. Grootaert, H. Meuffels // Indo–Malayan Zoology. – 1989. – Vol. 6, N 2. – P. 195–206.

Grootaert, P. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea. XIV. *Paramedetera*, a new genus in the Medeterinae / P. Grootaert, H. Meuffels // Invertebr. Taxon. – 1997a. – Vol. 11, N 2. – P. 309–319.

Grootaert, P. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea XV. *Scepastopyga* gen. nov. and the establishment of a new subfamily, the Achalcinae / P. Grootaert, H. Meuffels // J. Nat. Hist. – 1997b. – Vol. 31. – P. 1587–1600.

Grootaert, P. *Griphomyia* (Diptera, Dolichopodidae, Peloropeodinae), a new genus from southern Thailand / P. Grootaert, H. Meuffels // Belg. J. Zool. – 1997c. – Vol. 127, N 2. – P. 107–114.

Grootaert, P. Description of *Nanothinophilus* gen. n. from mangroves in south Thailand with a revision of *Paralleloneurum* Becker (Insecta, Diptera, Dolichopodidae) / P. Grootaert, H. Meuffels // Zoologica Scripta. – 1998a. – Vol. 27, N 3. – P. 165–174.

Grootaert, P. *Haplopharynx*, a new genus incertae sedis from rain forest in Thailand (Diptera, Dolichopodidae) / P. Grootaert, H. Meuffels // Studia dipt. – 1998b. – Vol. 5. – P. 253–259.

Grootaert, P. A note on the marine dolichopodid flies from Thailand (Insecta, Diptera, Dolichopodidae) / P. Grootaert, H. Meuffels // Raffles Bulletin of Zoology. – 2001a. – Vol. 49. – P. 339–353.

Grootaert, P. Three new Southeast Asian Dolichopodinae from the *Hercostomus* complex, with long stalked hypopygia, and with the description of a new genus (Diptera, Dolichopodidae) / P. Grootaert, H. Meuffels // Studia dipt. – 2001b. – Vol. 8. – P. 207–216.

Grootaert, P. Revision of *Ngirhaphium* (Insecta: Diptera: Dolichopodidae), with the description of two new species from Singapore's mangroves / P. Grootaert, J. Puniamoorthy // Raffles Bull. Zool. – 2014. – Vol. 62. – P. 146–160.

Guerin–Meneville, F.E. Insectes Voyage autour du monde, exécuté par ordre du Roi, sur la corvette de sa majesté, La Coquille, pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825, etc. / F.E. Guerin–Meneville // Histoire Naturelle. Zoologie. – Paris, 1831. – 360 p.

Hammer, O. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // O. Hammer, D.A.T. Harper, P.D. Ryan // *Palaeontologia Electronica*. – 2001. – Vol. 4, Iss. 1, Art. 2. – 9 p.

Hardy, D.E. Dolichopodidae / D.E. Hardy, K.A. Kohn // In: *Insects of Hawaii*. – 1964. – Vol. 11. – P. 13–296.

Henning, W. Das hypopygium von *Lonchoptera lutea* Panzer und die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Cyclorrhapha (Diptera) / W. Henning // *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Ser. A*. – 1976. – Bd. 283. – S. 1–63.

Hollis, D. Notes and descriptions of Indonesian Dolichopodidae (Insect, Diptera) in the zoologisch Museum Amsterdam / D. Hollis // *Beaufortia*. – 1964. – Vol. 10, N 129. – P. 239–274.

Hurley, R.L. Orthogenya Dolichopodidae: Hydrophorinae / R.L. Hurley // *Flies of the Nearct. reg.* – 1995. – Vol. 6, N 2. – P. 113–224.

Hypotheses from mitochondrial DNA: congruence and conflicts with morphology in Dolichopodinae systematics (Diptera: Dolichopodidae) / M. Pollet [et al.] // *Invertebrate Systematics*. – 2010. – Vol. 24. – P. 32–50.

Insectorum quae Diptera Diversis Poloniae atque Minsciae provinciae / J. Schnabl [et al.] // *Varsavie*. – 1877. – P. 6–7.

Kahanpää, J. A check-list of Finnish long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae) / J. Kahanpää, I.Ya. Grichanov // *Int. J. Dipter. Res.* – 2004. – Vol. 15, N 1. – P. 57–62.

Key to the Palaearctic species of the genus *Hercostomus* Loew (Diptera, Dolichopodidae). Pt. 3 / O.V. Selivanova [et al.] // *Cesa News*. – 2012a. – Vol. 78. – P. 1–6.

Key to the Palaearctic species of the genus *Hercostomus* Loew (Diptera, Dolichopodidae). Pt. 2 / O.P. Negrobov [et al.] // *Int. J. Dipterol. Res.* – 2012b. – Vol. 23, N. 2. – P. 83–88.

Kornev, I.I. A key for determination of females of the Palaearctic species of the genus *Dolichopus* Latreille, 1796 (Diptera: Dolichopodidae) of the IV group, with



description of a female *Dolichopus grunini* Smirnov, 1948 / I.I. Kornev, O.P. Negrobov // *Caucas. Entomol. Bull.* – 2012. – Vol. 8, N 2. – P. 356–358.

Kowitz, F. Die Dipteren gattung *Medeterus* Fischer / F. Kowitz // *Zool. Bol. Gesell. Wien Verhandl.* – 1877. – Bd. 27. – S. 39–76.

Lamb, C.G. Diptera: Asilidae, Scenopidae, Dolichopodidae, Pipunculidae, Syrphidae / C.G. Lamb // In: Reports of Percy Sladen Trast Expedition to the india ocean in 1905, under the leadership of Mr. J. Stanley Gardiner, M.A. Volume the seventh. *Trans. linn. Soc. London, Ser. 2, Zool.* – 1922. – Vol. 18. – P. 361–416 P. 415–416, Taf. 27–30.

Lamb, C.G. Diptera: Asilidae, Scenopidae, Dolichopodidae, Pipunculidae, Syrphidae / C.G. Lamb // In: Reports of Percy Sladen Trast Expedition to the india ocean in 1905, under the leadership of Mr. J. Stanley Gardiner, M.A. Volume the seventh. *Trans. linn. Soc. London, Ser. 2, Zool.* – 1922. – Vol. 18. – P. 415–416.

Langhoffer, A. Mandibulae Dolichopodidorum / A. Langhoffer // *Intern. Zool. Congr.* – Berlin, 1901. – Bd. 5. – S. 840–846.

Legs of deception: disagreement between molecular markers and morphology of long-legged flies (Diptera, Dolichopodidae) / C. Germann [et al.] // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* – 2009. – Vol. 48. – P. 238–247.

Linnaeus, C. *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species cum characteribus, differentiis, sinonimis, locis. Tomus I, Pt. II. [Regnum animale]* / C. Linnaeus. – Stockholm, 1766. – 834 p.

Lioy, P. I ditteri distribuiti socondo un nuovo metodo di classificazione natural / P. Lioy // *Atti Ist. veneto Sci. (Ser. 3).* – 1863. – Vol. 9. – P. 187–236; 1864.

Lioy, P. I ditteri distribuiti socondo un nuovo metodo di classificazione natural / P. Lioy // *Atti Ist. veneto Sci. (Ser. 3).* – 1864. – Vol. 10. – P. 499–518, 569–604, 719–771, 879–910, 989–1027, 1087–1126, 1311–1352.

Lioy, P. I ditteri distribuiti socondo un nuovo metodo di classificazione natural / P. Lioy // *Atti Ist. veneto Sci. (Ser. 3).* – 1864. – Vol. 10. – P. 59–84.

Liu, R. *Chrysotus* Meigen (Diptera: Dolichopodidae) from Tibet with descriptions of four new species / R. Liu, M. Wang, D. Yang // Zootaxa. – 2013. – Vol. 3717, N 2. – P. 169–178.

Loew, H. Die Dipteren–Fauna Südafrikas. Erste Abtheilung. Abh. Naturw / H. Loew // Ver. Sachs. Thür. Halle. – 1860. – Bd. 2. – S. 57–402.

Loew, H. Monographs of the Diptera of North America. Part II. / H. Loew // Smithsonian Inst. Smithsonian. misc. Coll. – 1964. – Vol. 6, N 2. – P. 1–360.

Loew, H. Diptera Americae septentrionalis indigena. Centuria septima. / H. Loew // Berl. ent. Z. – 1866. – Bd. 10. – S. 1–54.

Loew, H. Beschreibungen europäischer Dipteren. Easter Band (Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insecten) / H. Loew. – Halle, 1869. – 311 p.

Loew, H. Diptera Americae Septentrionalis indigena. / H. Loew // Centuria decinia. Berl. ent. Z. – 1872. – Bd. 16. – S. 49–115.

Loew, H. Beschreibungen europäischer Dipteren. Dritter Band (Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insecten) / H. Loew. – Halle, 1873. – 320 S.

Lundbeck, W. Diptera danica, genera and species of flies hitherto found in Denmark. Pt. IV. Dolichopodidae / W. Lundbeck. – Copenhagen, 1912. – 416 p.

Macquart, J. Dipteres exotiques nouveaux ou peu connus / J. Macquart // Suite. Met. Soc. Sci. Agric. Arts Lille. – Paris, 1842. – P. 65–200.

Macquart, J. Notice sur les différences sexuelles des Dipteres du genre Dolichopus, tirées des nervures des ailes / J. Macquart // Ann. Soc. entomol. Fr. – 1844. – Ser. 2. 2. – P. 177–186.

Macquart, J. Dipteres exotiques nouveaux ou peu connus. Supplément / J. Macquart // Dipt. exot. Suppl. – 1846. – T. 1. – 238 p.

Macquart, J. Dipteres exotiques nouveaux ou peu connus. 2 supplément Abkürzung / J. Macquart // Dipt. exot. Suppl. – 1847. – T. 2. – 104 p.

Macquart, J. Dipteres exotiques nouveaux ou peu connus. Suite du 2 supplément. / J. Macquart // Abkürzung. Dipt. exot. Suppl. – 1848. – T. 3. – 77 p.

Manual of Central American Diptera. Vol. 1 / B.V. Brown [et al.] // NRC Research Press. – Ottawa, 2009. – 714 p.

McAlpine, J.F. Morphology and terminology – Adults [Chapter 2] / J.F. McAlpine // Manual of Nearctic Diptera, Vol. 1. Agriculture Canada Monograph. – 1981. – Vol. 27. – P. 9–63.

Meigen, I.W. Versuch einer neuen Gattungs Eintheilung der europäischen zweiflügeligen Insekten / I.W. Meigen // Mag. Insektenk (Illiger.). – 1803. – Bd. 2. – S. 259–281.

Meigen, I.W. Systematische Beschreibung der bekannten Europäischen zweiflügeligen Insekten. / I.W. Meigen // Vierter Theil. Abkürzung: Syst. Besch. – 1824. – Bd. 4. – S. 25–104.

Meigen, I.W. Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten Sechster Theil / I.W. Meigen // Abkürzung: Syst. Besch. – 1830. – Bd. 6. – 401 S.

Meuffels, H. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea VI. New species in the genus *Sympycnus* Loew 1857 / H. Meuffels, P. Grootaert // Indo–Mal. Zool. – 1987. – Vol. 4. – P. 317–397.

Meuffels, H. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea. VII. Description of *Thinolestris* gen. nov. a new beach dwelling genus of Hydrophorinae / H. Meuffels, P. Grootaert // Indo-Mal. Zool. – 1988a. – Vol. 5(1). – P. 31–39.

Meuffels, H. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea. VIII *Phacaspis*, a new genus incertae sedis from the mangrove / H. Meuffels, P. Grootaert // Indo–Mal. Zool. – 1988b. – Vol. 5. – P. 311–319.

Meuffels, H. Dolichopodidae / H. Meuffels, M. Pollet, P. Grootaert // Catalogue of the Diptera of Belgium. – Brussel, 1991a. – P. 97–102.

Meuffels, H. Diptera Dolichopodidae of New Caledonia. *Antyx*, a new genus in the subfamily Symphychninae. In: Zoologia Neocaledonica / H. Meuffels, P. Grootaert // Mem. Mus. natn. Hist. nat. Paris. – 1991b. – Vol. 2, N 149. – P. 289–300.

Meuffels, H. Dolichopodidae (Diptera) from Papua New Guinea XVI. *Scotiomyia* a new Sympycninae genus from the rain forest with notes on the Papuan Sympycninae / H. Meuffels, P. Grootaert // Studia dipt. – 1997. – Vol. 4, N 1. – P. 247–255.

Meuffels, H. The genus *Phrudoneura* Meuffels & Grootaert in New Caledonia (Diptera, Empidoidea, Dolichopodidae) / H. Meuffels, P. Grootaert // Ann. Soc. ent. Fr. Nouv. Sér. – 2002. – Vol. 38. – P. 71–78.

Meuffels, H. New longlegged flies (Diptera, Dolichopodidae) of Seychelles / H. Meuffels, P. Grootaert // Phelsuma. – 2007. – Vol. 15. – P. 28–62.

Mitochondrial and nuclear markers support the monophyly of Dolichopodidae and suggest a rapid origin of the subfamilies (Diptera) / G.S. Lim [et al.] // Systematic Entomol. – 2010. – Vol. 35. – P. 59–70.

Molecular data sheds light on the classification of long-legged flies (Diptera: Dolichopodidae) / M. Pollet [et al.] // Invertebrate System. – 2011. – Vol. 25. – P. 303–321.

Moreschi, I. Predation activity of Diptera of the genus *Medetera* Fisher von Waldheim (Dolichopodidae) / I. Moreschi // Boll. Zool. agr. Bachic. – 2001. – Vol. 33, N 1. – P. 43–52.

Moreschi I. Rearing methods for predacious Diptera of genus *Medetera* (Diptera Dolichopodidae) / I. Moreschi // Boll. Zool. agr. Bachic. – 2002. – Vol. 34, N 1. – P. 111–121.

Nagatomi, A. Classification of lower Brahycera (Diptera) / A. Nagatomi // J. Nat. Hist. – 1977. – Vol. 11. – P. 321–335.

Nagatomi, A. Male genitalia of the lower Brahycera (Diptera) / A. Nagatomi // Beitrage zur Entomologie. – 1984. – Vol. 34. – P. 99–157.

Naglis, S. Alpine Arten der Familie Dolichopodidae (Diptera) aus den Schweizer Alpen / S. Naglis // Studia dipt. – 1997. – Vol. 4, N 1. – P. 137–142.

Naglis, S. Dolichopodidae (Diptera) aus der Südschweiz / S. Naglis // Mitt. dtsh. Ges. allg. angew. Ent. – 1998. – Bd. 71, N 1/2. – S. 169–176.

Naglis, S. Dolichopodidae (Diptera) neu für die Schweiz mit Ergänzungen zur Diptera Checklist / S. Naglis // Mitt, dtsh. Ges. allg. angew. Ent. – 1999. – Bd. 72, N 1/2. – S. 31–38.

Naglis, S. Two new species of *Mesorhaga* (Diptera: Dolichopodidae) from Brazil, with a key to the Neotropical species / S. Naglis // Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. – 2000a. – Vol. 70. – P. 251–254.

Naglis, S. Six new species of *Systemus* (Diptera, Dolichopodidae) from Brazil, with a key to the Neotropical species / S. Naglis // Studia dipt. – 2000b. – Vol. 7, N 1. – P. 59–68.

Naglis, S. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera, Dolichopodidae) / S. Naglis // Stud. Dipt. – 2001a. – Vol. 8, N 2. – P. 475–504.

Naglis, S. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera: Dolichopodidae) I: *Coeloglutus* Aldrich, *Neotonnoiria* Robinson, and *Paracoeloglutus* gen. nov. with the definition of the tribe. Coeloglutini stat. nov. / S. Naglis // Studia dipt. – 2001b. – Vol. 8, N 1. – P. 189–206

Naglis, S. Preliminary results of a revision of the Neotropical Neurigoninae (Dolichopodidae) / S. Naglis // Fifth International Congress of Dipterology. Abstracts Vol. – 2002a. – P. 168–169.

Naglis, S. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera: Dolichopodidae) II: *Argentina* Parent, *Dactylomyia* Aldrich, *Macroductylomyia* gen. nov. and *Systemoides* gen. nov. with the definition af a new tribe Dactylomyiini / S. Naglis // Studia dipt. – 2002b. – Vol. 8. – P. 475–504.

Naglis, S. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera: Dolichopodidae) III: *Bickelomyia* gen. nov. with the definition of a new tribe Neurigonini / S. Naglis // Studia dipt. – 2002c. – Vol. 9, N 1. – P. 225–241.

Naglis, S. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera: Dolichopodidae) IV: *Viridigona* gen. nov. / S. Naglis // Studia dipt. – 2003a. – Vol. 9, N 2. – P. 561–604.

Naglis, S. Revision of the Neotropical Neurigoninae (Diptera: Dolichopodidae) V: *Neurigona* Rondani / S. Naglis // *Studia dipt.* – 2003b. – Vol. 10, N 1. – P. 267–314.

Naglis, S. A new species of *Chrysotus* (Diptera, Dolichopodidae) from Switzerland / S. Naglis // *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* – 2010a. – Vol. 83. – P. 199–205.

Naglis, S. New records of Diaphorinae (Diptera, Dolichopodidae) from Turkey, with the description of a new species of *Diaphorus* / S. Naglis // *Mitt. Schweiz. Ent. Ges.* – 2010b. – Vol. 83. – P. 181–186.

Naglis, S. 2011. *Srilankamyia* – a new dolichopodine genus (Diptera, Dolichopodidae) / S. Naglis, P. Grootaert, L. Wei // *Misc. Papers.* – 2011. – Vol. 155. – P. 1–8.

Negrobov, O.P. 29. Dolichopodidae. Die Fliegen der Palaearktischen Region / O.P. Negrobov, A.A. Stackelberg // *J. Pest Sci.* – 1971–1977. – Vol. 4, N 5. – S. 238–354.

Negrobov, O.P. Family Dolichopodidae / O.P. Negrobov // *Catalog of Palearctic Diptera. Vol. 7. Dolichopodidae, Platypezidae.* – Budapest; Amsterdam, 1991. – P. 11–139.

Negrobov, O.P. A new species of the genus *Diaphorus* from Tajikistan (Diptera, Dolichopodidae) / O.P. Negrobov, I.Ya. Grichanov // *Zoosyst. Ross.* – 2005. – Vol. 14, N 1. – P. 169–170.

Negrobov, O.P. Key to the Palaearctic species of the genus *Hercostomus* Loew (Diptera, Dolichopodidae). Part 1 / O.P. Negrobov, N.A. Nechai, O.O. Maslova // *Int. J. Dipterol. Res.* – 2008. – Vol. 19, N 4. – P. 187–191.

Negrobov, O.P. Key to the Palaearctic species of the genus *Hercostomus* Loew (Diptera, Dolichopodidae). Pt. 5 / O.P. Negrobov, N.A. Nechai // *Int. J. Dipterol. Res.* – 2009. – Vol. 20, N 4. – P. 201–206.

Negrobov, O.P. Comparative description of wings venation of genera *Diaphorus* and *Hydrophorus* (Dolichopodidae, Diptera) / O.P. Negrobov, M.A. Chursina // *Int. J. Dipterol. Res.* – 2012a. – Vol. 23, N 2. – P. 91–93.

Negrobov, O.P. New species of the genus *Argyra* Macquart, (Diptera: Dolichopodidae) from the Russian Far East and Japan / O.P. Negrobov, M. Sato, O.V. Selvanova // Far East Entomol. – 2012b. – Vol. 247. – P. 1–7.

Negrobov, O.P. New data on the fauna of the family Dolichopodidae (Diptera) of the Voronezh province / O.P. Negrobov, M.A. Chursina, O.O. Maslova // Int. J. Dipterol. Res. – 2013a. – Vol. 24, N 2. – P. 65–67.

Negrobov, O.P. Signs of the genus level in the legs morphology of Dolichopodidae (Diptera) / O.P. Negrobov, M.A. Chursina // Int. J. Dipterol. Res. – 2013b. – Vol. 24, N 2. – P. 59–64.

Negrobov, O.P. Fauna of the family Dolichopodidae (Diptera) of the Vorona river basin / O.P. Negrobov, M.A. Chursina, I.I. Kornev // Cesa News. – 2014a. – N 102. – P. 5–12.

Negrobov, O.P. Antennal morphology in the family Dolichopodidae (Diptera) / O.P. Negrobov, M.A. Chursina, O.V. Selivanova // Journal of Insects Biodiversity. – 2015. – Vol. 3, N 8. – P. 1–10.

Olejníček, J. Supplement to Check-list of Czechoslovak Diptera / J. Olejníček // Dipterologica bohemoslovaca. – 1993. – Vol. 6. – P. 115–117.

Olejníček, J. Dolichopodidae / J. Olejníček // In: Check-list of Diptera (Insecta) of the Czech and Slovak Republics. – Praha: Karolinum Charles University Press, 1997. – P. 54–57.

Olejníček, J. *Melanostolus negrobovi* sp. n. (Diptera, Dolichopodidae) from Uzbekistan with key to Palearctic species / J. Olejníček, M. Barták // Biologia, Bratislava. – 1999. – Vol. 54, N 5. – P. 581–583.

Olejníček, J. *Naticornus*, a new genus of Neurigoninae (Diptera, Dolichopodidae) from Laos / J. Olejníček // Acta Musei Moraviae, Sci. Biol. – 2005. – Vol. 90. – P. 247–250.

Parent, O. List of Dolichopodidae of Balkan Peninsula, Sibiria, North Africa, China / O. Parent // Congr. Soc. Sci. Sav. Paris. – 1927. – P. 450–454.

Parent, O. Dipteres Dolichopodidés. Faune de France / O. Parent. – L'Académie des Sciences de Paris, 1938. – T. 35. – P. 1–720.

Parvu, C. New contribution to the knowledge of Dolichopodidae (Diptera) of Romania (VI) with the description of two new species: *Syntormon silvisnus* n. sp. and *Asyndetus negrobovi* n. sp. / C. Parvu // Trav. Mus. Hist. nat. Grigore Antipa. – 1989. – Vol. 30. – P. 57–65.

Pollet, M. Catalog of the Dolichopodidae (Diptera) of north America north of Mexico / M. Pollet, S. Brooks, I.M. Cumming // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. – 2004. – Vol. 283. – P. 1–114.

Pollet, M. Nearctic Achalcinae with a first *Australachalcus* species of North America (Diptera: Dolichopodidae) / M. Pollet // Europ. J. Entomol. – 2005a. – Vol. 102, N 2. – P. 279–288.

Pollet, M. Systematic revision of Neotropical *Achalcus* and a related new genus (Diptera: Dolichopodidae, Achalcinae) with comments on their phylogeny, ecology and zoogeography / M. Pollet // Zool. J. Lin. Soc. – 2005b. – Vol. 143, N 1. – P. 27–73.

Predation by *Ostenia robusta* on *Costelytra zealandica* pupae / R.J. Chynoweth, [et al.] // New Zealand Plant Protection. – 2013. – Vol. 66. – P. 157–161.

Robinson, H. Two new genera of Dolichopodidae from Mexico (Diptera) / H. Robinson // Proc. ent. Soc. Wash. – 1964. – Vol. 66. – P. 245–252.

Robinson, H. *Discopygiella*, a new genus of Dolichopodidae from Mexico / H. Robinson // Proc. ent. Soc. Wash. – 1965. – Vol. 67, N 1. – P. 51–57.

Robinson, H. Family Dolichopodidae / H. Robinson // A catalogue of the Diptera of Americas south of the United States. – Sao Paulo, 1970. – 92 p.

Robinson, H. Dolichopodidae / H. Robinson, J.R. Vockeroth // Manual of Nearctic Diptera. Agriculture Canada Monograph. – 1981. – Vol. 27, N 1. – P. 625–639.

Robinson, H. Five new species of *Xanthina* Aldrich (Diptera: Dolichopodidae) from Mexico and Central America / H. Robinson // Proc. ent. Soc. Wash. – 2003. – Vol. 105, N 2. – P. 352–361.



Robinson, H. The family Dolichopodidae with some related Antillean and Panamanian species Diptera / H. Robinson // *Smiths. Contrib. zool. Wash.* – 1975. – Vol. 185. – P. 1–143.

Sato, M. Comparative morphology of the mouthparts of the family Dolichopodidae (Diptera) / M. Sato // *New Series.* – 1991. – Vol. 45. – P. 49–75.

Schiner, I.R. *Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera). I.* / I.R. Schiner // *Theil. Wien, Abkürzung: Fauna austr.* – 1862. – Vol. 1. – P. 53–60, 180–239.

Schiner, I.R. *Diptera* / I.R. Schiner // *Reise Novara. Zool.* – 1868. – Bd. 2, Abt. 1, B. 1. – 388 p.

Sinclair, B.J. The morphology, higher-level phylogeny and classification of the Empidoidea (Diptera) / B.J. Sinclair, J.M. Cumming // *Zootaxa.* – 2006. – Vol. 1180. – P. 1–172.

Sinclair, B.J. The male genital tract and aedeagal components of the Diptera with a discussion of their phylogenetic / B.J. Sinclair, A. Borkent, D.M. Wood // *Signif. Zool. J. Linnean Soc.* – 2007. – Vol. 150. – P. 711–742.

Smith, J.B. A contribution to a knowledge of the mouthparts of the Diptera / J.B. Smith // *Trans. Am. Ent. Soc.* – 1890. – Vol. 17. – P. 319–339.

Smith, M. Note on the courtship and predaceous behavior of *Poecilobothrus nobilitatus* L. (Dipt., Dolichopodidae) / M. Smith, G. Kenneth, D. Empson // *Brit. J. Animal. Behaviour.* – 1955. – Vol. 3, N 1. – P. 32–34.

Snodgrass, R.E. Mandible substitutes in the Dolichopodidae / R.E. Snodgrass // *Proc. ent. Soc. Wash.* – 1922. – Vol. 24, N 6. – P. 148–152.

Stackelberg, A.A. *Dolichopodidae* / A.A. Stackelberg // *Die Fliegen der Palaearktischen Region.* – 1933. – Bd. 4, N 5, Lief. 71. – S. 65–128.

Steyskal, G.C. The North American Species of *Dolichopus* Latreille, Group B (Diptera, Dolichopodidae) / G.C. Steyskal // *J. Kans. Ent. Soc.* – 1973. – Vol. 46, N 3. – P. 347–359.

Stuckenberg, B.R. Antennal evolution in the Brachycera (Diptera), with a reassessment of terminology relating to the flagellum / B.R. Stuckenberg // *Studia dipterologica*. – 1999. – Vol. 6. – P. 33–48.

Takagi, S. A contribution to knowledge of the marine shore Dolichopodidae of Japan / S. Takagi // *Insecta matsum.* – 1965. – Vol. 27. – P. 49–84.

Thuneberg, E. A revision of the Palearctic species of the genus *Medetera* Fischer (Diptera, Dolichopodidae) / E. Thuneberg // *Ann. Entomol. Fenn.* – 1955. – Vol. 21. – P. 130–157.

Time flies, a new molecular time-scale for Brachyceran fly evolution without a clock / B.M. Wiegmann [et al] // *Systematic Biology*. – 2003. – Vol. 52, N 6. – P. 745–756.

Ulrich, H. Das Hypopygium der Dolichopodiden (Diptera) Homologie und Grundplanmerkmale / H. Ulrich // *Bonner zoologische Beiträge*. – 1974. – Bd. 5. – S. 1–60.

Ulrich, H. Morphology of the Dolichopodidae hypopygium and its significance for a phylogenetic system of that family (Diptera) / H. Ulrich // *Proc. 15th Int. Congr. Entomol. Wash.* Unpublished paper read August 25, 1976. – Washington, 1976.

Ulrich, H. Subfamilies of Dolichopodidae (Diptera) / H. Ulrich // *Abstr. 16 th. Int. Congr. Entomol.* – Kyoto, 1980. – P. 1–24.

Ulrich, H. Modification dans la structure de l'hypopygium des Dolichopodidae Diptera / H. Ulrich // *Bonner zoologische Beiträge*. – 1983. – Bd. 34, N 1–3. – S. 395–404.

Ulrich, H. Phylogenetic considerations about an early colonization of the sea coasts by Dolichopodidae (Diptera) / H. Ulrich // *Studia dipt.* – 2004. – Vol. 11, N 1. – P. 233–243.

Ulrich, H. Predation by adult Dolichopodidae (Diptera); a review of literature with an annotated prey-predator list / H. Ulrich // *Studia Dipterologica*. – 2004. – Vol. 11, N 2. – P. 369–403.

Van Duzee, M.C. Dolichopodidae. / M.C. Van Duzee // Diptera of Patagonia and South Chile based mainly on material in the British Museum (Natural History) Dipt. Patag. S. Chile. – 1930. – Vol. 1, Pt. 5. – P. 1–92.

Vanschuytbroeck, P. Dolichopodidae / P. Vanschuytbroeck // Explor. Parc Nat. Albert, Miss. de Witte. – 1951. – Vol. 74. – P. 1–153.

Vanschuytbroeck, P. 1959. Dolichopodidae (Diptera, Orthorrhapha, Chrysosomatinae) / P. Vanschuytbroeck // Expl. Parc. Nat. Garamba. Miss. de Seager Fasc. – 1959. – Vol. 14. – P. 93.

Vanschuytbroeck, P. Diptera (Brachycera, Orthorrhapha). Dolichopodidae / P. Vanschuytbroeck // S. afr. Animal Life. – 1960. – Vol. 7. – P. 316–324.

Venturi, F. Saggio per un catalogo dei ditteri italiani III Dolichopodidae / F. Venturi, S. Parini // Frust. Ent. – 1960. – Vol. 3, N 3. – P. 1–74.

Wang, M. A new species of *Argyra* Macquart, 1934 from China (Diptera: Dolichopodidae) / M. Wang, D. Yang // Ann. Zool., Warszawa. – 2004. – Vol. 54, N 2. – P. 385–387.

Wang, M. New species of *Asyndetus* Loew (Diptera: Dolichopodidae) from Xinjiang, with a key to Central Asian species / M. Wang, D. Yang // Zootaxa. – 2005. – Vol. 892. – P. 1–8.

Wang, M. Four new species of the genus *Diaphorus* (Diptera: Dolichopodidae) from China / M. Wang, D. Yang, P. Grootaert // Zootaxa. – 2006a. – Vol. 1166. – P. 1–20.

Wang, M. Two new species of the genus *Teuchophorus* (Diptera: Dolichopodidae) from Taiwan / M. Wang, D. Yang, P. Grootaert // Entomol. Fennica. – 2006b. – Vol. 17, N 2. – P. 105–109.

Wang, M. New species of Dolichopodidae (Diptera) from China / M. Wang, D. Yang, P. Grootaert // Bull. etin Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. Ent. – 2008. – Vol. 78. – P. 251–257.

Wei, L. *Chrysotus* Meigen (Diptera: Dolichopodidae) from China with descriptions of new species / L. Wei // *Oriental Insects*. – 2012. – Vol. 46, N 1. – P. 30–52.

Wheeler, W.M. Anemotropism and other tropisms in Insects / W.M. Wheeler // *Aroh. f. Entwicklungsmech. d. Organ.* – 1899. – Vol.8, № 3. – P. 373–381.

Wesche, W. The moth-parts of the Nemocera and their relation to the other families in Diptera / W. Wesche // *J. r. micr. Soc.* – 1904. – Vol. 24, N 1. – P. 28–47.

Wesche, W. The genitalia of both the sexes in Diptera, and their relation to the armature of the mouth / W. Wesche // *Trans. Linn. Soc. London. Ser. 2: Zool.* – 1906. – Vol. 9, N 10. – P. 339–386.

Woodley, N.E. A review of the genus *Chrysotus* (Diptera: Dolichopodidae) from Bermuda / N.E. Woodley // *Proc. entomol. Soc. Wash.* – 1996. – Vol. 98, N 2. – P. 199–207.

World catalog of Dolichopodidae (Insecta: Diptera) / D. Yang [et al.] // Beijing: China Agricultural University Press, 2006. – 704 p.

Wulp, V.F.M. Amerikaansche Diptera / V.F.M. Wulp // *Tijdschrift voor Entomol.* – 1882. – Vol. 24. – P. 77–136

Yang, D. A revision of the Chinese *Mesorhaga* (Diptera: Dolichopodidae) / D. Yang // *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. Ent.* – 1995. – Vol. 65. – P. 175–177.

Yang, D. Six new species of Dolichopodinae from China (Diptera, Dolichopodidae) / D. Yang // *Bull. Inst. Sci. Nat. Belg. Ent.* – 1996. – Vol. 66. – P. 85–89.

Yang, D. Diptera: Dolichopodidae / D. Yang, C. Yang // *Insects of the Three Gorge Reserveir Area of Yangtze River.* – Beijing, 1997a. – P. 1477–1479.

Yang, D. Five new species of Dolichopodidae (Diptera) from Longwang Mountain, Zhejiang, Southeastern China / D. Yang // *Deuts. Ent. Zeitsch.* – 1997b. – Vol. 44, N 2. – P. 147–153.

Yang, D. A revision of the genus *Hercostomus* from Xizang (Diptera: Dolichopodidae) from South China (Diptera, Dolichopodidae) / D. Yang // Entomofauna. Zeitchr. Ent. – 1998a. – Vol. 19, N 13. – P. 233–240.

Yang, D. Diptera: Empididae, Dolichopodidae, Bombyliidae. Insects of the Funiu Mountains Region / D. Yang // The fauna and taxonomy of insects in Henan. – 1998a. – Vol. 2. – P. 344–345.

Yang, D. New and little-known species of Dolichopodidae (I) / D. Yang // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. Ent. – 1998b. – Vol. 68. – P. 151–164.

Yang, D. New and little-known species of Dolichopodidae (II) / D. Yang // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. Ent. – 1998c. – Vol. 68. – P. 165–175.

Yang, D. New and little-known species of Dolichopodidae (III) / D. Yang // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. Ent. – 1998d. – Vol. 68. – P. 177–183.

Yang, D. Three new species of Dolichopodidae from Henan (Diptera). Insects of the Funiu Mountains Region / D. Yang, C. Yang, Z. Li // The fauna and taxonomy of insects in Henan. – 1998e. – Vol. 2. – P. 81–85.

Yang, D. New and little known species of Dolichopodidae from China (IV) / D. Yang // Bull. etin Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. Ent. – 1999a. – Vol. 69. – P. 197–214.

Yang, D. New and little known species of Dolichopodidae from China (V). Bull. etin van het Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen / D. Yang, P. Grootaert // Ser. Ent. – 1999b. – Vol. 69. – P. 215–232.

Yang, D. New and little known Dolichopodidae from China (VI): Diptera from Emei Mountain / D. Yang // Bulletin Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. Ent. – 1999c. – Vol. 69. – P. 215–232.

Yang, D. A review of the Chinese species of the genus *Ludovicus* (Empidoidea, Dolichopodidae) / D. Yang, T. Saigusa // Deutsche Entomologische Zeitschrift. – 2001a. – Vol. 48, N 1. – P. 83–92.

Yang, D. Diptera: Dolichopodidae / D. Yang // Ins. Tianw. Nat. Natur. Reserv. – Beijing, 2001b. – P. 428–441.

Yang, D. New and little known species of Dolichopodidae from China (VIII) / D. Yang, T. Saigusa // Bull. etin Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. Ent. – 2001c. – Vol. 71. – P. 155–164.

Yang, D. New and little known species of Dolichopodidae from China (IX) / D. Yang, T. Saigusa // Bull. etin Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. Ent. – 2001d. – Vol. 71. – P. 165–188.

Yang, D. New and little known species of Dolichopodidae from China (X): The species of *Hercostomus* from Yunnan / D. Yang, T. Saigusa // Bull. etin Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. Ent. – 2001e. – Vol. 71. – P. 189–236.

Yang, D. New species of Sympycninae and Diaphorinae from Yunnan, Southwest China (Empidoidea: Dolichopodidae) / D. Yang, T. Saigusa // Studia dipt. – 2001f. – Vol. 8 (2). – P. 505–520.

Yang, D. The species of *Neurigonella* from China (Diptera: Empidoidea: Dolichopodidae) / D. Yang, T. Saigusa // Ann. Soc. Ent. Frances (N.S.). – 2001j. – Vol. 37(3). – P. 375–392.

Yang, D. Two new genera and four new species of Dolichopodinae from China and Nepal (Diptera: Empidoidea: Dolichopodidae) / D. Yang, T. Saigusa, K. Masunaga // Ent. Sci. – 2001h. – Vol. 4, N 2. – P. 175–184.

Yang, D. A review of the genus *Hercostomus* from Nepal (Diptera: Empidoidea: Dolichopodidae) / D. Yang, T. Saigusa, K. Masunaga // Bull. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. Ent. – 2002a. – Vol. 72. – P. 221–243.

Yang, D. A revision of the genus *Argyra* from China (Diptera: Empidoidea: Dolichopodidae) / D. Yang // Europ. J. Ent. – 2002b. – Vol. 99, N 1. – P. 85–90.

Yang, D. Diptera: Therevidae, Dolichopodidae / D. Yang // In: Forest Insects of Hainan. – Beijing: Science Press, 2002c. – P. 741–749.

Yang, D. Dolichopodidae / D. Yang, C. Yang // Fauna of Insects in Fujian Province of China. – 2003. – Vol. 8. – P. 266–271.

Yang, D. Diptera: Dolichopodidae/ D. Yang, T. Saigusa // Insects Fauna of Middle-West Qinling Range and South Mountains of Gansu Province. – Beijing, 2005. – P. 740–765.

Yang, D. *Sinosciapus* from Taiwan with description of a new species (Diptera: Dolichopodidae) / D. Yang, Y. Zhu // ZooKeys. – 2011. – Vol. 159. – P. 11–18.

Yang, D. Five new species of *Chrysosoma* (Diptera: Dolichopodidae) with a key to species from China / D. Yang, Y. Zhu // Entomotax. – 2012. – Vol. 34, N 1. – P. 61–70.

Yang, Z. Phylogenetic Analysis Using Parsimony and Likelihood Methods // Z. Yang // J. Mol. Evol. – 1996. – Vol. 42. – P. 294–307.

Zatwarnicki, T. A new reconstruction of the origin of eremoneuran hypopygium and its implications for classification (Insecta: Diptera) / T. Zatwarnicki // Genus. – 1996. – Vol. 7, N 1. – P. 103–175.

Zeller, P.C. Dipterologische Beiträge Zweite Abtheilung / P.C. Zeller. – Isis, 1842. – S. 807–847.

Zetterstedt, J.W. Insecta Lapponica / J.W. Zetterstedt. – Lipsiae: L. Voss, 1838. – 1140 p.

Zetterstedt, J.W. Diptera Scandinaviae disposita et descripta. Tomus primus / J.W. Zetterstedt // Lundbergiana, Lundae. – 1842. – P. 1–440.

Zetterstedt, J.W. Diptera Scandinaviae disposita et descripta. Tomus secundus / J.W. Zetterstedt // Lundbergiana, Lundae. – 1843. – P. 1–894.

Zetterstedt, J.W. Diptera Scandinaviae disposita et descripta / J.W. Zetterstedt // Lundbergiana, Lundae. – 1849. – P. 2935–3366.

Zetterstedt, J.W. Diptera scandinaviae disposita et descripta / J.W. Zetterstedt // Lundbergiana, Lundae. – 1852. – P. 4091–4545.

Zetterstedt, J.W. Diptera Scandinaviae disposita et descripta. Tomus duodecimus seu supplementum tertium, continens addenda, corrigenda & emendanda tomis undecim prioribus / J.W. Zetterstedt // Lundbergiana, Lundae. – 1855. – P. 4547–4942.

Zetterstedt, J.W. *Diptera Scandinaviae disposita et descripta.* / J.W. Zetterstedt // *Lundbergiana, Lundae.* – 1859. – P. 5026–5073.

Zetterstedt, J.W. *Insecta Laponica descripta* / J.W. Zetterstedt. – Leipzig, 1838–1840. – 1139 p.

Zhang, L. A review of the genus *Asyndetus* from China (Diptera: Dolichopodidae) / L. Zhang, D. Yang // *Ann. Soc. ent. Fr. N.s.*. – 2003. – Vol. 39, N 4. – P. 355–359.



## СПИСОК ИЛЛЮСТРАТИВНОГО МАТЕРИАЛА

Рисунок 1 – Изученные признаки головы и хетома торакса Dolichopodidae. Стр. 25.

Рисунок 2 – Изученные признаки крыла и гипопигия Dolichopodidae. Стр. 26.

Рисунок 3 – Морфология крыла Dolichopodidae. Стр. 30.

Рисунок 4 – Отношение длины крыла к его ширине в семействе Dolichopodidae. Стр. 41.

Рисунок 5 – Отношение длины крыла к длине отрезка костальной жилки до места слияния с  $R_1$  в семействе Dolichopodidae. Стр. 42.

Рисунок 6 – Отношение длины базального отрезка  $CuA_1$  к апикальному отрезку в семействе Dolichopodidae. Стр. 43.

Рисунок 7 – Отношение высоты эпандрия к его длине в семействе Dolichopodidae. Стр. 57.

Рисунок 8 – Отношение длины эпандрия к длине церок в семействе Dolichopodidae. Стр. 58.

Рисунок 9 – Отношение длины брюшка к высоте первого абдоминального сегмента в семействе Dolichopodidae. Стр. 63.

Рисунок 10 – Отношение длины крыла к длине груди в семействе Dolichopodidae. Стр. 64.

Рисунок 11 – Отношение длины груди к её высоте в семействе Dolichopodidae. Стр. 65.

Рисунок 12 – Отношение длины третьего членика антенн к его высоте у основания в семействе Dolichopodinae. Рис. 76.

Рисунок 13 – Претарсус видов Diaphorinae. Стр. 80.

Рисунок 14 – Претарсус видов Hydrophorinae. Стр. 81.

Рисунок 15 – Претарсус видов Dolichopodidae. Стр. 83.

Рисунок 16 – Претарсус видов Dolichopodidae. Стр. 84.

Рисунок 17 – Задняя голень *Dolichopus nataliae*. Стр. 87.

Рисунок 18 – Тибиаальный орган самцов *Dolichopus* первой группы. Стр. 88.

Рисунок 19 – Тибиаальный орган самцов *Dolichopus* второй группы. Стр. 89.

Рисунок 20 – Тибиаальный орган самцов *Dolichopus* третьей группы. Стр. 90.

Рисунок 21 – Тибиаальный орган самцов *Dolichopus* четвёртой группы. Стр. 91.

Рисунок 22 – Тибиаальный орган самцов *Dolichopus* в виде желобка. Стр. 92.

Рисунок 23 – Предположительное направление морфологических изменений темени в семействе Dolichopodidae. Стр. 99.

Рисунок 24 – Предположительные направления морфологических изменений антенн в семействе Dolichopodidae. Стр. 102.

Рисунок 25 – Грудной отдел Dolichopodidae (латерально). Стр. 106.

Рисунок 26 – Схема расположения щетинок на среднеспинке и щитке торакса видов Dolichopodidae. Стр. 107.

Рисунок 27 – Схема расположения щетинок на среднеспинке и щитке торакса видов Dolichopodidae. Стр. 108.

Рисунок 28 – Предположительные направления морфологических изменений хетотаксии щитка в семействе Dolichopodidae. Стр. 109.

Рисунок 29 – Предположительные направления морфологических изменений предгенитальных и генитальных сегментов в семействе Dolichopodidae. Стр. 117.

Рисунок 30 – Дендрограмма признаков морфологии подсемейств Diaphorinae и Pelogoreodinae, построенная методом NJ. Стр. 127.

Рисунок 31 – Дендрограмма признаков морфологии подсемейств Medeterinae и Rharphiinae, построенная методом NJ. Стр. 129.

## **ПРИЛОЖЕНИЯ**

## Приложение А (обязательное)

### Список видов, по которым проводился анализ морфологии

#### Achalcinae

**Achalcus Loew, 1857:** *A. brevicornis* Pollet, 2005; *A. cinereus* (Haliday, 1851); *A. costaricensis* Pollet, 2005; *A. flavicollis* (Meigen, 1824); *A. maculipennis* Pollet, 2005; *A. niger* Pollet, 2005; *A. polleti* Negrobov et Selivanova, 2010; *A. tibialis* Pollet, 2005.

**Apterachalcus Bickel, 1991:** *A. borboroides* (Oldroyd, 1956).

**Australachalcus Pollet, 2005:** *A. acornis* Pollet, 2005; *A. albipalpus* (Parent, 1931); *A. browni* Pollet, 2005; *A. chaetifemoratus* Parent, 1933; *A. edwardsae* (Van Duzee, 1930); *A. incisicornis* Pollet, 2005; *A. longicornis* (Van Duzee, 1930); *A. medius* Parent, 1933; *A. robustus* Pollet, 2005; *A. setosus* Pollet, 2005; *A. variabilis* Pollet, 2005.

**Scepastopyga Grootaert et Meuffels, 1997:** *S. semiflava* Grootaert et Meuffels, 1997.

**Xanthina Aldrich, 1902:** *X. attenuata* Robinson, 2003; *X. flagellifera* Robinson, 2003; *X. schildi* Robinson, 2003; *X. squamifera* Robinson, 2003; *X. turrialbae* Robinson, 2003.

#### Antyxinae

**Antyx Meuffels et Grootaert, 1991:** *A. flavipleuris* Meuffels et Grootaert, 1991; *A. matilei* Meuffels et Grootaert, 1991; *A. pallida* Meuffels et Grootaert, 1991; *A. werrikimbe* Bickel, 1999.

#### Babindellinae

**Babindella Bickel, 1987:** *B. physoura* Bickel, 1987.

## Diaphorinae

**Achradocera Becker, 1922:** *A. barbata* (Loew, 1861).

**Acropsilus Mik, 1878:** *A. brevitalus* (Parent, 1937); *A. guangdongensis* Wang, Yang et Grootaert, 2007; *A. guangxiensis* Wang, Yang et Grootaert, 2007; *A. igori* Negrobov, 1984; *A. jinxiuensis* Wang, Yang et Grootaert, 2007; *A. luoxiangensis* Wang, Yang et Grootaert, 2007; *A. niger* (Loew, 1869); *A. perminutus* (Parent, 1937); *A. protractus* Robinson, 1963; *A. yunnanensis* Wang, Yang et Grootaert, 2007; *A. zhuae* Wang, Yang et Grootaert, 2007.

**Argyra Macquart, 1834:** *A. argentina* (Meigen, 1824); *A. aripontia* Negrobov, 2005; *A. argyria* (Meigen, 1824); *A. badjaginae* Negrobov et Maslova, 2003; *A. atriceps* Loew, 1857; *A. canariensis* Becker, 1918; *A. diaphana* (Fabricius, 1775); *A. elongata* (Zetterstedt, 1843); *A. flavida* Negrobov, 1973; *A. grata* Loew, 1857; *A. igori* Negrobov, Satô et Selivanova, 2012; *A. kireichuki* Grichanov, 1998; *A. leucocephala* (Meigen, 1824); *A. loewi* Kowarz, 1879; *A. magnicornis* (Zetterstedt, 1838); *A. negrobovi* Grichanov et Shamshev, 1993; *A. nigripilosa* Yang et Saigusa, 2002; *A. oreada* Negrobov, 1973; *A. pallipilosa* Yang et Saigusa, 2002; *A. perplexa* Becker, 1918; *A. pulata* Negrobov et Maslova, 2003; *A. robinsoni* Grichanov, 1998; *A. serrata* Yang et Saigusa, 2002; *A. setimana* Loew, 1859; *A. setulipes* Becker, 1918; *A. shamshevi* Selivanova et Negrobov 2007; *A. skuffini* Negrobov, 1965; *A. spoliata* Kowarz, 1879; *A. striaticollis* Becker, 1918; *A. subarctica* Ringdahl, 1920; *A. takagii* Negrobov & Satô, 2009; *A. ussuriana* Negrobov, 1973; *A. xanthopyga* Negrobov et Grichanov, 2006; *A. zlobini* Negrobov, Satô et Selivanova, 2012.

**Asyndetus Loew, 1869:** *A. albipalpus* Loew, 1871; *A. barbiventris* Stackelberg, 1952; *A. beijingensis* Zhang, Yang, 2003; *A. connexus* (Becker, 1902); *A. diaphoriformis* Negrobov et Shamshev, 1986; *A. guangxiensis* Zhang, Yang, 2003; *A. izius* Negrobov, 1973; *A. latifrons* (Loew, 1857); *A. lii* Wang et Yang, 2005; *A. longicornis* Negrobov, 1973; *A. minutus* Negrobov et Shamshev, 1986; *A. mixtus* Negrobov et Shamshev, 1986; *A. negrobovi* Pârvu, 1989; *A. perpulvillatus* Parent, 1926;

*A. varus* Loew, 1869; *A. vividus* Negrobov et Shamshev, 1986; *A. wusuensis* Wang et Yang, 2005; *A. xinjiangensis* Wang et Yang, 2005.

**Chrysotus Meigen, 1824:** *C. amurensis* Negrobov, 1980; *C. andrei* Negrobov, 1986; *C. angustus* Wei, 2012; *C. alpicola* Strobl, 1893; *C. baicalensis* Negrobov et Maslova, 1995; *C. cilipes* Meigen, 1824; *C. collini* Parent, 1923; *C. cupreus* Macquart, 1827; *C. defensus* Negrobov et Maslova, 2000; *C. femoratus* Zetterstedt, 1843; *C. gramineus* (Fallen, 1823); *C. guanlingus* Wei, 2012; *C. herbus* Wei, 2012; *C. hilburni* Woodley, 1996; *C. imitator* Becker, 1922; *C. laesus* (Wiedemann, 1817); *C. largipalpus* Wei, 2012; *C. ljutengensis* Negrobov et Zurikov, 1986; *C. logvinovskii* Negrobov et Zurikov, 2000; *C. lvguantunus* Wei, 2012; *C. motuoensis* Liu, Wang et Yang, 2013; *C. namaicunensis* Liu, Wang et Yang, 2013; *C. neglectus* (Wiedemann, 1817); *C. obscuripes* Zetterstedt, 1838; *C. picticornis* Loew, 1862; *C. pilitibia* Negrobov et Maslova, 1995; *C. pulchellus* Kowarz, 1874; *C. rectisystylus* Wei, 2012; *C. sibiricus* Negrobov et Maslova, 1995; *C. smithi* Negrobov, 1980; *C. suavis* Loew, 1857; *C. vladimiri* Negrobov et Maslova 1995; *C. zlobiniani* Negrobov et Maslova, 1995.

**Cryptophleps Lichtwardt, 1898:** *C. kerteszi* Lichtwardt, 1898; *C. papuana* Grootaert et Meuffels, 1987; *C. rothi* Couturier, 1978; *C. vitiensis* Bickel, 2005.

**Dactylonotus Parent, 1934:** *D. grandicornis* Parent, 1934.

**Diaphorus Meigen, 1824:** *D. amplus* Curran, 1926; *D. anatoli* Negrobov, 1986; *D. apiciniger* Yang et Saigusa, 2001; *D. baechlii* Naglis, 2010; *D. deliquescens* Loew, 1871; *D. disjunctus* Loew, 1857; *D. dolichocercus* Stackelberg, 1947; *D. elongatus* Yang et Grootaert, 1999; *D. exunguiculatus* Parent, 1925; *D. gredleri* Mik, 1880; *D. guangdongensis* Wang, Yang et Grootaert, 2006; *D. halteralis* Loew, 1869; *D. hebeiensis* Yang et Grootaert, 1999; *D. hilaris* Meuffels et Grootaert, 1986; *D. hirsutus* Van Duzee, 1921; *D. hoffmannseggii* Meigen, 1830; *D. jingpingensis* Yang et Saigusa, 2001; *D. lautus* Loew, 1869; *D. longiseta* Wang, Yang et Grootaert, 2006; *D. luteipes* Parent, 1925; *D. maurus* Osten Sacken, 1882; *D. melanopterus* Selivanova et Negrobov, 2009; *D. menglunanus* Yang et Grootaert, 1999; *D. merlimontensis* Parent, 1922; *D. monyx* Meuffels et Grootaert, 1986; *D. munroi* Curran, 1926; *D. nigricans* Meigen,

1824; *D. oculatus* (Fallen, 1823); *D. ozerovi* Selivanova, Negrobov et Maslova, 2011; *D. parenti* Stackelberg, 1928; *D. parthenus* (Hardy et Kohn, 1964); *D. praeustus* Meuffels et Grootaert, 1986; *D. pulvillatus* Meuffels et Grootaert, 1986; *D. qinlingensis* Yang et Saigusa, 2005; *D. rita* Curran, 1926; *D. ruiliensis* Wang, Yang et Grootaert, 2006; *D. salticus* Yang et Saigusa, 2001; *D. subjacobsi* Negrobov, 2005; *D. tadzhikorum* Negrobov et Grichanov, 2005; *D. tongshiensis* Yang, 2002; *D. triangulatus* Yang et Saigusa, 2001; *D. ussuriensis* Stackelberg, 1928; *D. vitripennis* Loew, 1859; *D. winthemi* Meigen, 1824; *D. xizangensis* Yang et Grootaert, 1999; *D. zlobini* Negrobov et Duchanina, 1987.

**Falbouria Dyte, 1980:** *F. acorensis* (Parent, 1933).

**Keirosoma Van Duzee, 1929:** *K. albicinctum* Van Duzee, 1929

**Lyroneurus Loew, 1857:** *L. caerulescens* (Osten Sacken, 1878).

**Melanostolus Kowarz, 1884:** *M. longipilosus* Negrobov, 1985; *M. melancholicus* (Loew, 1869); *M. negrobovi* Olejnicek, Bartak, 1999; *M. nigricilius* (Loew, 1871); *M. tatiana* Negrobov, 1965.

**Nurteria Dyte et Smith, 1980:** *N. bicolor* (Parent, 1934); *N. capensis* (Parent, 1934).

**Ostenia Hutton, 1901:** *O. robusta* Hutton, 1901.

**Phasmaphleps Bickel, 2005:** *P. pacifica* Bickel, 2005.

**Somillus Brethes, 1924:** *S. melanosoma* Brethes, 1924.

**Symbolia Becker, 1922:** *S. ochracea* Becker, 1922.

**Terpsimyia Dyte, 1975:** *T. semicincta* (Becker, 1922).

**Trigonocera Becker, 1902:** *T. ethiopiensis* Grichanov, 2013; *T. guizhouensis* Wang, Yang et Grootaert, 2008; *T. madagascarensis* Grichanov, 2013; *T. rivosa* Becker, 1902.

### **Dolichopodidae**

**Afrohercostomus Grichanov, 2010:** *A. natalensis* Grichanov, 2010; *A. stuckenbergi* Grichanov, 2010.

***Afroparaclius* Grichanov, 2006:** *A. thompsoni* (Grichanov, 2004).

***Afropelastoneurus* Grichanov, 2006:** *A. martius* (Grichanov, 2004); *A. solivagus* Lamb, 1922.

***Ahercostomus* Yang et Saigusa, 2001:** *A. jiangchenganus* (Yang et Saigusa, 2001).

***Ahypophyllus* Zhang et Yang, 2005:** *A. sinensis* (Yang, 1996).

***Allohercostomus* Yang, Saigusa et Masunaga, 2001:** *A. nepalensis* Yang, Saigusa et Masunaga, 2001; *A. rotundatus* (Yang et Saigusa, 1999).

***Anasyntormon* Parent, 1932:** *A. secundus* Parent, 1932.

***Apelastoneurus* Grichanov, 2006:** *A. micrurus* (Parent, 1933).

***Aphalacrosoma* Zhang et Yang, 2005:** *A. absarista* Wei, 1998; *A. crypsus* Wei, 1998; *A. crypsusoides* Wei, 1998; *A. hubeiense* Yang, 1998; *A. modestus* Wei, 1998; *A. postiseta* (Yang et Saigusa, 2001).

***Argyrochlamys* Lamb, 1922:** *A. angolensis* Grichanov, 2004; *A. cavicola* (Parent, 1929); *A. impudicus* Lamb, 1922.

***Cheiromyia* Dyte, 1980:** *C. palmaticornis* (Parent, 1930).

***Colobocerus* Parent, 1933:** *C. alchymicus* Parent, 1933.

***Dolichopus* Latreille, 1796:** *D. acuticornis* Fallen, 1823; *D. agilis* Meigen, 1824; *D. albicinctus* Smirnov, 1948; *D. altayensis* Yang, 1998; *D. amurensis* Stackelberg, 1930; *D. angustinennis* Becker, 1922; *D. apicalis* Zetterstedt, 1849; *D. arbustorum* Stannius, 1831; *D. argyrotarsis* Wahlberg, 1850; *D. basisetus* Yang, 1998; *D. bianchii* Stackelberg, 1929; *D. bigeniculatus* Parent, 1926; *D. brevipennis* Meigen, 1824; *D. calceatus* Parent, 1927; *D. campestris* Meigen, 1824; *D. cilifemoratus* Parent, 1926; *D. ciscaucasicus* Stackelberg, 1927; *D. claviger* Stannius, 1831; *D. eurypterus* Gerstäcker, 1864; *D. galeatus* Loew, 1871; *D. excisus* Loew, 1859; *D. galeatus* Loew, 1871; *D. gorodkovi* Negrobov, 1973; *D. griseipennis* Stannius, 1831; *D. hejingensis* Yang, 1998; *D. henanus* Yang, 1999; *D. jakutus* Selivanova et Negrobov, 2011; *D. jaxarticus* Stackelberg, 1927; *D. latilimbatus* Macquart, 1827; *D. lepidus* Zetterstedt, 1843; *D. linearis* Meigen, 1824; *D. lineatocornis* Zetterstedt, 1843; *D. litorellus* Zetterstedt,



1852; *D. longicornis* Stannius, 1831; *D. longitarsis* Stannius, 1831; *D. maculatus* Bezzi, 1936; *D. maculipennis* Zetterstedt, 1843; *D. meyeri* Yang, 1998; *D. nataliae* Stackelberg, 1930; *D. pennatus* Meigen, 1824; *D. nigricornis* Meigen, 1824; *D. nigripes* Fallen, 1823; *D. nitidus* Fallen, 1823; *D. plumipes* Fallen, 1823; *D. plumitarsis* Fallen, 1823; *D. remipes* Wahlberg, 1839; *D. ringdahli* Stackelberg, 1930; *D. robustus* Stackelberg, 1928; *D. rupestris* Haliday, 1833; *D. simius* Parent, 1927; *D. simplex* Meigen, 1824; *D. subapicalis* Yang, 1998; *D. tewoensis* Yang, 1998; *D. trivialis* Haliday, 1832; *D. ungulatus* (Linnaeus, 1758); *D. ussuriensis* Stackelberg, 1930; *D. xanthopyga* Stackelberg, 1930; *D. xinjianganus* Yang, 1998; *D. xinyuanus* Yang, 1998; *D. zernyi* Parent, 1927; *D. zhejiangensis* Yang & Li, 1998; *D. zhongdianus* Yang, 1998.

***Gymnopternus* Loew, 1857:** *G. aerosus* (Fallen, 1823); *G. angustifrons* (Staeger, 1842); *G. brevicornis* (Staeger, 1842); *G. celer* (Meigen, 1824); *G. collectivus* (Yang et Grootaert, 1999); *G. cupreus* (Fallen, 1823); *G. flavus* Loew, 1861; *G. metallicus* (Stannius, 1831), *G. petilus* (Yang et Saigusa, 1999).

***Hercostomus* Loew, 1857:** *H. acutangulatus* Yang et Saigusa, 1999; *H. anomalipennis* Stackelberg, 1933; *H. apiculatus* Yang et Grootaert, 1999; *H. apollo* (Loew, 1869); *H. binatus* Yang, 1999; *H. bispinifer* Yang et Saigusa, 1999; *H. chetifer* (Walker, 1849); *H. concavus* Yang et Saigusa, 1999; *H. convergens* (Loew, 1857); *H. curvispinosus* Yang et Saigusa, 1999; *H. dichromopyga* Stackelberg, 1934; *H. dissimilis* Yang et Saigusa, 1999; *H. flatus* Yang et Grootaert, 1999; *H. flavimaculatus* Yang, 1998; *H. flaviscutellum* Yang, 1998; *H. fugax* (Loew, 1857); *H. fuscipennis* (Meigen, 1824); *H. germanus* (Wiedemann, 1817); *H. henanus* Yang, 1999; *H. hunanensis* Yang, 1998; *H. kedrovicus* Negrobov et Logvinovskij, 1977; *H. lateralis* Yang et Saigusa, 1999; *H. longiventris* (Loew, 1857); *H. nanus* (Macquart, 1827); *H. nigrilamellatus* (Macquart, 1827); *H. nigriplantis* (Stannius, 1831); *H. nudiusculus* Yang, 1999; *H. polleti* Yang et Saigusa, 1999; *H. qingchenganus* Yang, 1998; *H. rohdendorfi* Stackelberg, 1934; *H. rothi* (Zetterstedt, 1859); *H. rotundatus* Yang et Saigusa, 1999; *H. rubroviridis* Parent, 1927; *H. rusticus* (Meigen, 1824); *H. sahlbergi* (Zetterstedt, 1838);

*H. serratus* Yang et Saigusa, 1999; *H. ussurianus* Stackelberg, 1934; *H. vivax* (Loew, 1857); *H. xixianus* Yang, 1999; *H. zonalis* Yang, Yang et Li, 1998.

**Ethiromyia Brooks & Wheeler, 2005:** *E. chalybea* (Wiedemann, 1817); *E. violacea* (Van Duzee, 1921).

**Lichtwardtia Enderlein, 1912:** *L. angulicornis* Grichanov, 2004; *L. emeljanovi* Stackalberg, 1930; *L. ziczac* (Wiedemann, 1824).

**Ludovicius Rondani, 1843:** *L. apicularis* Yang, 1999; *L. biniger* Yang et Saigusa, 1999; *L. digitiformis* Yang, Yang et Li, 1998; *L. longaristatus* Yang et Saigusa, 1999; *L. neixianganus* Yang, 1999; *L. sichuanensis* Yang, 1998; *L. yunnanensis* Yang, 1998.

**Metaparaclius Becker, 1922:** *M. subapicalis* Becker, 1922.

**Muscidideicus Becker, 1917:** *M. praetextatus* (Haliday, 1855).

**Neohercostomus Grichanov, 2011:** *N. strictilamellatus* (Parent, 1937).

**Ortochile Latreille, 1809:** *O. nigrocoerulea* Latreille, 1809.

**Paraclius Coquillet, 1909:** *P. acutatus* Yang et Li, 1998; *P. adligatus* Becker, 1922; *P. argenteus* Negrobov, 1984; *P. basiflavus* Yang, 1998; *P. emeiensis* Yang et Saigusa, 1999; *P. sinensis* Yang et Li, 1998; *P. stiptatus* Yang, 1999.

**Parahercostomus Yang, Saigusa et Masunaga, 2001:** *P. orientalis* Yang, Saigusa et Masunaga, 2001; *P. trisetata* Yang, Saigusa et Masunaga, 2001; *P. zhongdianus* (Yang, 1998).

**Pelastoneurus Loew, 1861:** *P. bifarius* Becker, 1922; *P. heteroneurus* (Macquart, 1850); *P. vagans* Loew, 1861.

**Platyopsis Parent, 1929:** *P. maroccanus* (Parent, 1929).

**Poecilobothrus Mik, 1878:** *P. armeniorum* (Stackelberg, 1933); *P. basilicus* (Loew, 1869); *P. bigoti* Mik, 1883; *P. caucasicus* (Stackelberg, 1933); *P. chrysozygos* (Wiedemann, 1817); *P. clarus* (Loew, 1871); *P. comitalis* (Kowarz, 1867); *P. ducalis* (Loew, 1857); *P. nobilitatus* (Linnaeus, 1767); *P. fumipennis* Becker, 1917; *P. regalis* (Meigen, 1824); *P. varicoloris* (Becker, 1917).

**Prohercostomus Grichanov, 1997:** *P. noxialis* (Meunier, 1907).

**Pseudargyrochlamys Grichanov, 2006:** *P. michaeli* (Grichanov, 2004).

***Pseudoparaclius* Grichanov, 2006:** *P. brincki* (Vanschuytbroeck, 1960).

***Pseudopelastoneurus* Grichanov, 2006:** *P. diversifemur* (Parent, 1935).

***Setihercostomus* Zhang et Yang, 2005:** *S. wuyangensis* (Wei, 1997); *S. zonalis* Yang, Yang et Li, 1998.

***Srilankamyia* Naglis, Grootaert et Wei, 2011:** *S. argyrata* Naglis, Grootaert et Wei, 2011.

***Steleopyga* Grootaert et Meuffels, 2001:** *S. dactylocera* Grootaert et Meuffels, 2001; *S. flavicans* Grootaert et Meuffels, 2001; *S. zygolipes* Grootaert et Meuffels, 2001.

***Stenopygium* Becker, 1922:** *S. nubeculum* Becker, 1922.

***Sybistroma* Meigen, 1824:** *S. binodicornis* Stackelberg, 1941; *S. caudata* (Loew, 1859); *S. discipes* (Germar, 1821); *S. flava* (Ding Yang, 1996); *S. israelensis* (Grichanov, 2000); *S. golanica* (Grichanov, 2000); *S. neixiangana* (Yang, 1999); *S. obscurellus* (Fallen, 1823); *S. occidasiatica* Grichanov et Kazerani, 2014; *S. sinaiensis* (Grichanov, 2000); *S. transcaucasica* (Stackelberg, 1941).

***Tachytrechus* Haliday, 1851:** *T. alatus* (Becker, 1922); *T. analis* (Parent, 1954); *T. beckeri* Lichtwardt, 1917; *T. costaricensis* Brooks, 2008; *T. dios* Brooks, 2008; *T. genualis* Loew, 1857; *T. guangxiensis* Zhang, Yang et Masunaga, 2004; *T. insignis* (Stannius, 1831); *T. notatus* (Stannius, 1831); *T. olympiae* Aldrich, 1896; *T. partitus* (Van Duzee, 1929); *T. ripicola* Loew, 1857; *T. tessellatus* (Macquart, 1842).

### **Enliniinae**

***Enlinia* Aldrich, 1933:** *E. acuta* Robinson, 1975; *E. bredini* Robinson, 1975; *E. ciliata* Robinson, 1964; *E. magistri* (Aldrich, 1932); *E. robinsoni* Steyskal, 1975.

***Harmstonia* Robinson, 1964:** *H. ichilo* Robinson et Woodley, 2005; *H. intricata* Robinson, 1964; *H. jamaicensis* Robinson, 1975; *H. pectinicauda* Robinson, 1964.

### **Hydrophorinae**

***Abatetia* Miller, 1945:** *A. robusta* (Parent, 1933).

**Acymatopus Takagi, 1965:** *A. longisetosus* Takagi, 1965; *A. major* Takagi, 1965; *A. minor* Takagi, 1965; *A. oxycercus* Masunaga, Saigusa et Yang, 2005; *A. takeishii* Masunaga, Saigusa et Yang, 2005.

**Anahydrophorus Becker, 1917:** *A. cinereus* (Fabricius, 1805).

**Aphrosylopsis Lamb, 1909:** *A. lineata* Lamb, 1909.

**Aphrosylus Haliday, 1851:** *A. grassator* Wheeler, 1897; *A. piscator* Lichtwardt, 1902; *A. raptor* Haliday, 1851.

**Cemocarus Meuffels et Grootaert, 1984:** *C. griseatus* (Curran, 1926).

**Conchopus Takagi, 1965:** *C. sinuatus* Takagi, 1965.

**Coracocephalus Mik, 1892:** *C. humilis* (Loew, 1869); *C. strobli* Mik, 1892.

**Cymatopus Kertész, 1901:** *C. simplex* Parent, 1941.

**Diostracus Loew, 1861:** *D. antennalis* Takagi, 1968; *D. brevabdominalis* Zhu, Masunaga et Yang, 2007; *D. clavatus* Zhu, Yang et Masunaga, 2007; *D. emeiensis* Yang, 1998; *D. fanjingshanensis* Zhang, Yang et Masunaga, 2003; *D. fasciatus* Takagi, 1968; *D. filiformis* Zhu, Masunaga et Yang, 2007; *D. henanus* Yang, 1999; *D. kimotoi* Takagi, 1968; *D. kustovi* Grichanov, 2013; *D. leucostomus* (Loew, 1861); *D. lii* Zhang, Yang et Masunaga, 2003; *D. longicercus* Zhu, Yang et Masunaga, 2007; *D. maculatus* Negrobov, 1980; *D. naegelei* Negrobov, 1978; *D. nebulosus* Takagi, 1972; *D. punctatus* Negrobov, 1977; *D. spinulifer* Negrobov et Tsurikov, 1988; *D. undulatus* Takagi, 1968; *D. vitae* Negrobov, 1980; *D. wolongensis* Zhang, Yang et Masunaga, 2005; *D. zhangjiajiensis* Yang, 1998; *D. zlobini* Negrobov, 1980.

**Eucoryphus Mik, 1869:** *E. brunneri* Mik, 1869; *E. coeruleus* Becker, 1889.

**Helichochaetus Parent, 1933:** *H. discifer* Parent, 1933.

**Hydrophorus Fallen, 1823:** *H. albiceps* Frey, 1915; *H. alpinus* Wahlberg, 1844; *H. balticus* (Meigen, 1824); *H. bipunctatus* (Lehmann, 1822); *H. bisetus* Loew, 1857; *H. borealis* Loew, 1857; *H. brunnicosus* Loew, 1857; *H. forcipatus* Frey, 1915; *H. geminus* Frey, 1915; *H. henanensis* Zhu, Yang & Masunaga, 2006; *H. kaznakowi* Becker, 1907; *H. litoreus* Fallen, 1823; *H. monodi* Couturier, 1985; *H. nebulosus* Fallen, 1823; *H. pacificus* Van Duzee, 1933; *H. pectinatus* Gerstäcker, 1864; *H. pilipes*

Frey, 1915; *H. polychaetus* Yang, 1998; *H. praecox* (Lehmann, 1822); *H. qinghaiensis* Yang, 1998; *H. rasnitsyni* Negrobov, 1977; *H. rogenhoferi* Mik, 1874; *H. rufibarbis* Gerstäcker, 1864; *H. signifer* Coquillett, 1899; *H. starkus* Negrobov & Golubtzov, 2006; *H. tibetanus* Becker, 1917; *H. titicaca* Becker, 1922; *H. viridis* (Meigen, 1824); *H. wahlgreni* Frey, 1915; *H. williamsi* Parent, 1938; *H. zaitzevianus* Negrobov, 1978.

***Hypocharassus* Mik, 1878:** *H. gladiator* Mik, 1878; *H. pruinus* (Wheeler, 1898); *H. sinensis* Yang, 1998.

***Lagodechia* Negrobov et Tsurikov, 1996:** *L. spinulifera* (Negrobov et Tsurikov, 1988).

***Liancalus* Loew, 1857:** *L. benedictus* Becker, 1922; *L. genualis* Loew, 1861; *L. maculosus* Yang, 1998; *L. shandonganus* Yang, 1998; *L. sinensis* Yang, 1998; *L. virens* (Scopoli, 1763); *L. zhenzhuristi* Negrobov, 1979.

***Machaerium* Haliday, 1832:** *M. henanense* Yang et Grootaert, 1999; *M. maritimae* Haliday, 1832; *M. orientale* Yang et Li, 1998; *M. thinophilus* Loew, 1857.

***Melanderia* Aldrich, 1922:** *M. crepuscula* Arnaud, 1958; *M. curvipes* (Van Duzee, 1918); *M. mandibulata* Aldrich, 1922.

***Nanothinophilus* Grootaert et Meuffels, 1998:** *N. armatus* Grootaert et Meuffels, 1998.

***Orthoceratium* Schrank, 1803:** *O. lacustre* (Scopoli, 1763).

***Paraliancalus* Parent, 1938:** *P. metallicus* (Grimshaw, 1901).

***Paralleloneurum* Becker, 1902:** *P. cilifemoratum* Becker, 1902.

***Peodes* Loew, 1857:** *P. forcipatus* Loew, 1857; *P. yeniseiensis* Grichanov, 2012.

***Scellus* Loew, 1857:** *S. alactaga* Stackelberg, 1951; *S. bianchii* Stackelberg, 1951; *S. gallicanus* Becker, 1909; *S. hissaricus* Stackelberg, 1951; *S. notatus* (Fabricius, 1781); *S. obuchovae* Stackelberg, 1951; *S. paramonovi* Stackelberg, 1926; *S. sinensis* Yang, 1998; *S. spinimanus* (Zetterstedt, 1843); *S. tshernovskii* Stackelberg, 1951.

***Scorpiurus* Parent, 1933:** *S. aenescens* Parent, 1933.

***Sigmatineurum* Parent, 1938:** *S. chalybeum* Parent, 1938.

***Sphyrotarsus* Mik, 1874:** *S. argyrostomus* Mik, 1874; *S. caucasicus* Negrobov, 1965; *S. stackelbergi* Negrobov, 1965.

***Thambemyia* Oldroyd, 1956:** *T. abdominalis* (Takagi, 1965); *T. rectus* Takagi, 1965; *T. sigmigra* (Takagi, 1965); *T. sikokianus* (Takagi, 1965); *T. sinuatus* (Takagi, 1965).

***Thinolestris* Grootaert et Meuffels, 1988:** *T. luteola* Grootaert et Meuffels, 1988.

***Thinophilus* Schiodte, 1844:** *T. argyropalpis* Becker, 1910; *T. ciliventris* Grichanov, 1997; *T. flagellatus* Grootaert et Meuffels, 1984; *T. govaerei* Grootaert et Meuffels, 1984; *T. longipilus* Negrobov, 1971; *T. munroi* Curran, 1926; *T. murphi* Grootaert et Meuffels, 1988; *T. prudens* Curran, 1926; *T. ruficornis* (Haliday, 1838).

### **Kowmunginae**

***Kowmungia* Bickel, 1987:** *K. nigrifemorata* Bickel, 1987.

***Phacaspis* Meuffels et Grootaert, 1990:** *P. mitis* Grootaert et Meuffels, 2001; *P. ornata* Meuffels et Grootaert, 1990; *P. petiolata* Meuffels et Grootaert, 1990.

### **Medeterinae**

***Atlatlia* Bickel, 1986:** *A. grisea* Bickel, 1986.

***Corindia* Bickel, 1986:** *C. demoulini* Grichanov, 1998; *C. major* Bickel, 1986; *C. verschureni* Grichanov, 1998.

***Craterophorus* Lamb 1921:** *C. currani* Grichanov, 1998; *C. mirabilis* Lamb, 1922; *C. mirus* (Lamb, 1921).

***Cryptopygiella* Robinson, 1975:** *C. musaphila* Robinson, 1975.

***Cyrturella* Collin, 1952:** *C. albosetosa* (Strobl, 1909).

***Demetera* Grichanov, 2011:** *D. demeteri* (Grichanov, 1997); *D. melanesiana* Bickel, 1987.

***Dolichophorus* Lichtwardt, 1902:** *D. caucasicus* Grichanov, 2009; *D. friedmani* Grichanov, 2009; *D. kerteszi* Lichtwardt, 1902.

***Dominicomomyia* Robinson, 1975:** *D. chrysotimoides* Robinson, 1975.

***Euxiphocerus* Parent, 1935:** *E. disjunctus* Grichanov, 2009; *E. savannensis* Grichanov, 2009; *E. wulfi* Parent, 1935.

***Grootaertia* Grichanov, 1999:** *G. anomalipennis* Grichanov, 1999; *G. brevipennis* Grichanov, 2000; *G. irwini* Grichanov, 2000; *G. kuznetsovi* Grichanov, 1999.

***Maipomyia* Bickel, 2004:** *M. insolita* Bickel, 2004.

***Medetera* Fischer von Waldheim, 1819:** *M. abstrusa* Thunberg, 1955; *M. adjaniae* Gosseries, 1989; *M. africana africana* Grichanov, 2000; *M. apicalis* Collin, 1941; *M. bilineata* Frey, 1915; *M. brunea* Negrobov, 1970; *M. compressa* Yang et Saigusa, 2001; *M. diadema* (Linnaeus, 1767); *M. fascinator* Negrobov, 1972; *M. flavipes* Meigen, 1824; *M. glaucella* Kowarz, 1877; *M. grunini* Negrobov, 1966; *M. impigra* Collin, 1941; *M. jacula* (Fallen, 1823); *M. media* Parent, 1925; *M. meridionalis* Negrobov, 1967; *M. micacea* Loew, 1857; *M. muralis* Meigen, 1824; *M. nitida* (Macquart, 1834); *M. olegi* Naglis, 2013; *M. pallipes* (Zetterstedt, 1843); *M. salomonis* Parent, 1941; *M. seksyaevae* Grichanov, 1999; *M. stackelbergiana* Negrobov, 1967; *M. vidua* Wheeler, 1899; *M. yangi* Zhu, Yang et Masunaga, 2005; *M. yunnanensis* Yang et Saigusa, 2001.

***Medeterella* Grichanov, 2011:** *M. salomonis* (Parent, 1941).

***Medeterites* Grichanov, 2010:** *M. molestus* (Meunier, 1907).

***Microchrysotus* Robinson, 1964:** *M. mirabilis* Robinson, 1964.

***Microcyrtura* Robinson, 1964:** *M. campsicnemoides* Robinson, 1964.

***Micromedetera* Robinson, 1975:** *M. archboldi* Robinson, 1975.

***Neomedetera* Zhu, Yang et Grootaert, 2007:** *N. membranacea* Zhu, Yang et Grootaert, 2007.

***Nikitella* Grichanov, 2011:** *N. vikhrevi* Grichanov, 2011.

***Palaeosystemus* Grichanov, Negrobov et Selivanova, 2014:** *P. succinorum* (Meunier, 1907).

***Papallacta* Bickel, 2006:** *P. stenoptera* Bickel, 2006.

***Paramedetera* Grootaert et Meuffels, 1997:** *P. papuensis* Grootaert et Meuffels, 1997.

***Saccopheronta* Becker, 1914:** *S. demeteri* Grichanov, 1997; *S. fletcheri* Grichanov, 1997; *S. quinta* Parent, 1936; *S. zicsiana* Grichanov, 1997.

***Systemites* Grichanov, Negrobov et Selivanova, 2014:** *S. inclytus* (Meunier, 1907).

***Systemomorphus* Grichanov, 2010:** *S. katyushae* Grichanov, 2010.

***Systemoneurus* Grichanov, 2010:** *S. ovehkinae* Grichanov, 2010.

***Systemus* Loew, 1857:** *S. albimanus* Wirth, 1952; *S. amazonicus* Naglis, 2000; *S. apicalis* Wirth, 1952; *S. australis* Bickel, 1986; *S. beatae* Naglis, 2000; *S. bipartitus* (Loew, 1850); *S. californicus* Harmston, 1968; *S. eucercus* Steyskal, 1970; *S. flaviatus* Naglis, 2000; *S. flavimaculatus* Negrobov, 2005; *S. minutus* (Van Duzee, 1913); *S. nigriatus* Naglis, 2000; *S. pallipes* (von Roser, 1840); *S. rafaeli* Naglis, 2000; *S. rarus* Naglis, 2000; *S. slovakii* Olejnichek et Kozanek, 1997; *S. sinensis* Yang et Gaimari, 2004; *S. vasilii* Grichanov, 2002.

***Thrypticus* Gerstaecker, 1864:** *T. aphroditus* Negrobov et Tsurikov, 1986; *T. bellus* Loew, 1869; *T. divisus* (Strobl, 1880); *T. intercedens* Negrobov, 1967; *T. laetus* Verrall, 1912; *T. truncatus* Bickel et Hernandez, 2004; *T. willistoni* (Wheeler, 1890).

### Neurigoninae

***Arachnomyia* White, 1916:** *A. arborum* White, 1916.

***Argentina* Parent, 1931:** *A. annulitarsis* Parent, 1931; *A. bickeli* Naglis, 2002.

***Bickelomyia* Naglis, 2002:** *B. canescens* Naglis, 2002; *B. flaviseta* Naglis, 2002; *B. nigriseta* Naglis, 2002; *B. setipyga* Naglis, 2002; *B. subcanescens* Naglis, 2002.

***Coeloglutus* Aldrich, 1896:** *C. concavus* Aldrich, 1896.

***Dactylomyia* Aldrich, 1894:** *D. bicolor* (Van Duzee, 1933); *D. decora* (Aldrich, 1902); *D. lateralis* (Say, 1829); *D. mexicana* Naglis, 2002; *D. parenti* Naglis, 2002.

***Halteriphorus* Parent, 1933:** *H. mirabilis* Parent, 1933.



**Macrodactylomyia Naglis, 2002:** *M. caudata* Naglis, 2002; *M. magnicauda* Naglis, 2002.

**Naticornus Oleinichek, 2005:** *N. luteum* Oleinichek, 2005.

**Neotonnoiria Robinson, 1970:** *N. maculipennis* (Van Duzee, 1929).

**Neurigona Rondani, 1856:** *N. abdominalis* (Fallén, 1823); *N. anomaloptera* Negrobov, 1987; *N. aragua* Naglis, 2003; *N. banksi* Van Duzee, 1929; *N. biflexa* Strobl, 1909; *N. brevitibia* Naglis, 2003; *N. cantareira* Naglis, 2003; *N. centralis* Yang et Saigusa, 2001; *N. cilipes* (Oldenberg, 1904); *N. erichsoni* (Zetterstedt, 1843); *N. grossa* Negrobov, 1987; *N. helva* Negrobov et Zurikov, 1990; *N. longipes* Becker, 1918; *N. maculosa* Naglis, 2003; *N. micropyga* Negrobov, 1987; *N. nervosa* Naglis, 2003; *N. pallida* (Fallen, 1823); *N. plumitarsis* Naglis, 2003; *N. pressitarsis* Naglis, 2003; *N. qingchengshana* Yang et Saigusa, 2001; *N. quadrifasciata* (Fabricius, 1781); *N. shennongjiana* Yang, 1999; *N. starki* Naglis, 2003; *N. suturalis* (Fallen, 1823); *N. tenuicauda* Naglis, 2003; *N. verrichterae* Negrobov et Fursov, 1988; *N. xiangshana* Yang, 1999; *N. xizangensis* Yang, 1999; *N. zhejiangensis* Yang, 1999.

**Oncopygius Mik, 1866:** *O. magnificus* Loew, 1873.

**Paracoeloglutus Naglis, 2001:** *P. chilensis* Naglis, 2001.

**Systemoides Naglis, 2002:** *S. paraguayensis* Naglis, 2002.

**Tenuopus Curran, 1924:** *T. acrosticalis* Curran, 1927; *T. kononenkoi* Grichanov, 1996; *T. shcherbakovi* Grichanov, 1996; *T. unicolor* (Becker, 1914).

**Viridigona Naglis, 2003:** *V. albisigna* Naglis, 2003; *V. beckeri* Naglis, 2003; *V. bisetosa* Naglis, 2003; *V. limona* Naglis, 2003; *V. longicornis* Naglis, 2003; *V. merzi* Naglis, 2003; *V. nigrisigna* Naglis, 2003; *V. papallacta* Naglis, 2003; *V. rondinha* Naglis, 2003; *V. subrondinha* Naglis, 2003; *V. thoracica* (Van Duzee, 1931); *V. tinalandia* Naglis, 2003; *V. viridis* (Van Duzee, 1913).

### **Peloropecodinae**

**Alishanimyia Bickel, 2004:** *A. elmohardy* (Bickel, 2004).

**Chrysotimus Loew, 1857:** *C. bifurcatus* Wang et Yang, 2006; *C. bilineatus* Parent, 1933; *C. bispinus* Yang et Saigusa, 2001; *C. dalongensis* Wang, Chen et Yang, 2012; *C. digitatus* Yang et Saigusa, 2001; *C. huairouensis* Wang, Chen et Yang, 2012; *C. hubeiensis* Wang, Chen et Yang, 2012; *C. guangxiensis* Yang et Saigusa, 2001; *C. lii* Wang et Yang, 2006; *C. lijanganus* Yang et Saigusa, 2001; *C. molliculus* (Fallén, 1823); *C. spinuliferus* Negrobov, 1978

**Discopygiella Robinson, 1965:** *D. maculata* Robinson, 1975; *D. setosa* Robinson, 1965.

**Epithalassius Mik, 1891:** *E. caucasicus* Becker, 1918; *E. corsicanus* Becker, 1910; *E. elegantulus* Villeneuve, 1920.

**Fedtshenkomyia Stackelberg, 1927:** *F. chrysotymoides* Stackelberg, 1927

**Griphophanes Grootaert & Meuffels, 1998:** *G. gravicaudatus* (Grootaert & Meuffels, 1997).

**Guzeriplia Negrobov, 1968:** *G. chlorina* Negrobov, 1968.

**Hadromerella De Meijere, 1916:** *H. antennata* Hollis, 1964; *H. setosa* De Meijere, 1916.

**Micromorphus Mik, 1878:** *M. albipes* (Zetterstedt, 1843); *M. alpester* Negrobov, 2000; *M. alutaceus* Negrobov, 2000; *M. amurensis* Negrobov, 2000; *M. bifrons* Robinson, 1964; *M. grichanovi* Negrobov, 2000; *M. jacutensis* Negrobov, 2000; *M. longilamellatus* Robinson, 1964; *M. maraisi* Grichanov, 2000; *M. mesasiaticus* Negrobov, 2000; *M. minusculus* Negrobov, 2000; *M. shamshevi* Negrobov, 2000.

**Nanomyina Robinson, 1964:** *N. litorea* Robinson, 1964.

**Nepalomyia Hollis, 1964:** *N. baliensis* Yang, Saigusa et Masunaga, 2004; *N. brevifurcata* (Yang et Saigusa, 2001); *N. dytei* Hollis, 1964; *N. henanensis* (Yang et Grootaert, 1999); *N. horvati* Wang, Yang, 2004; *N. nantouensis* Wang, Yang et Masunaga, 2007; *N. orientalis* (Yang et Li, 1998); *N. pallipilosa* (Yang et Saigusa, 2001); *N. pilifera* (Yang et Saigusa, 2001); *N. pingbiana* (Yang et Saigusa, 2001); *N. siveci* Wang, Yang, 2004; *N. taiwanensis* Wang, Yang, 2004; *N. tatjanae* Negrobov, 1987; *N. xiaoyanae* Wang, Chen, Yang, 2013.

**Notobothrus Parent, 1931:** *N. longilamellatus* Parent, 1931.

**Peloropeodes Wheeler, 1890:** *P. acuticornis* (Oldenberg, 1916); *P. brevis* (Van Duzee, 1926); *P. comorensis* Grichanov, 2000; *P. decembris* Grichanov, 2000; *P. matilei* Grichanov, 2000; *P. tsacasi* Grichanov, 2000.

**Pseudoxanthochlorus Negrobov, 1977:** *P. micropygus* Negrobov, 1977.

**Vetimicrotes Dyte, 1980:** *V. baskunchakensis* Grichanov, 2011; *V. mediterraneus* (Becker, 1918); *V. nartshukae* (Negrobov, 1976).

### **Plagioneurinae**

**Plagioneurus Loew, 1857:** *P. univittatus* Loew, 1857.

### **Rhaphiinae**

**Haplopharyngomyia Meuffels et Grootaert, 1999:** *H. mutilus* (Grootaert et Meuffels, 1998); *H. phangngensis* (Grootaert et Meuffels, 1998).

**Mischopyga Grootaert et Meuffels, 1990:** *M. artificies* Grootaert et Meuffels, 1990.

**Nematoproctus Loew, 1857:** *N. distendens* (Meigen, 1824); *N. flavicoxa* Van Duzee, 1930.

**Ngirhaphium Evenhuis et Grootaert, 2002:** *N. caeruleum* Grootaert et Puniamoorthy, 2014; *N. murphyi* Evenhuis et Grootaert, 2002; *N. sivasothii* Grootaert et Puniamoorthy, 2014.

**Physopyga Grootaert et Meuffels, 1990:** *P. miranda* Grootaert et Meuffels, 1990.

**Rhaphium Meigen, 1803:** *R. antennatum* (Carlier, 1835); *R. apicinigrum* Yang et Saigusa, 1999; *R. baihuashanum* Yang, 1998; *R. beringiense* Negrobov et Vockeroth, 1979; *R. boreale* (Van Duzee, 1923); *R. borisovi* Negrobov, Barkalov et Selivanova, 2012; *R. brooksi* Negrobov, Barkalov et Selivanova, 2011; *R. bukzeevae* Grichanov, 1995; *R. bulyginskayae* Grichanov, 1995; *R. commune* (Meigen, 1824); *R. confine* Zetterstedt, 1843; *R. crassipes* (Meigen, 1824); *R. dichromum* Negrobov, 1976; *R.*

*discigerum* Stenhammar, 1850; *R. discolor* Zetterstedt, 1838; *R. doroninae* Grichanov, 1995; *R. elegantulum* (Meigen, 1824); *R. fascipes* (Meigen, 1824); *R. firsovi* Stackelberg et Negrobov, 1976; *R. flavilabre* Negrobov, 1979; *R. gansuanum* Yang, 1998; *R. glaciale* (Ringdahl, 1920); *R. grootaerti* Negrobov, Grichanov et Bakary, 1982; *R. gussakovskii* Stackelberg et Negrobov, 1976; *R. heilongjiangense* Wang, Yang et Masunaga, 2005; *R. johnrichardi* Negrobov et Grichanov, 2010; *R. laticorne* (Fallen, 1823); *R. latimanum* Kahanpaa, 2007; *R. lehri* Negrobov, 1976; *R. longicorne* (Fallen, 1823); *R. mcveighi* Grichanov, 1995; *R. micans* (Meigen, 1824); *R. monotrichum* Loew, 1850; *R. nasutum* (Fallen, 1823); *R. nudiusculum* Negrobov, 1976; *R. nuortevai* Negrobov, 1976; *R. ovsyannikovae* Grichanov, 1995; *R. palliaristatum* Yang et Saigusa, 2001; *R. patellitarse* (Becker, 1900); *R. patulum* (Raddatz, 1873); *R. pectinatum* (Loew, 1859); *R. picketi* Grichanov, 1995; *R. qinghaiense* Yang, 1998; *R. reaveyi* Grichanov, 1995; *R. richterae* Negrobov, 1976; *R. riparium* (Meigen, 1824); *R. rivale* (Loew, 1869); *R. samarkandiense* Negrobov et Grichanov, 2010; *R. shamshevi* Grichanov, 1995; *R. sibiricum* Negrobov, Barkalov et Selivanova, 2011; *R. sichuanense* Yang et Saigusa, 1999; *R. siense* Negrobov, 1985; *R. srilankense* Naglis et Grootaert, 2011; *R. stackelbergi* Negrobov, 1976; *R. suave* (Loew, 1859); *R. subtridactylum* Negrobov, Barkalov et Selivanova, 2011; *R. tibiale* (von Roser, 1840); *R. vanschuytbroeckii* Negrobov, Grichanov et Bakary, 1982; *R. venustum* Negrobov, 1976; *R. viklundi* Grichanov, 2004; *R. wudianum* Wang, Yang et Masunaga, 2005; *R. xinjiangense* Yang, 1998; *R. zairense* Negrobov, Grichanov et Bakary, 1982; *R. zakonnikovae* Grichanov, 1995; *R. zhongdianum* Yang et Saigusa, 2001.

***Urodolichus* Lamb, 1922:** *U. keiseri* (Hollis, 1964); *U. porphyropoides* Lamb, 1922.

### **Sciapodinae**

***Abbemyia* Bickel, 1994:** *A. nigrofasciata* (Macquart, 1850).

***Amblypsilopus* Bigot, 1888:** *A. aliciensis* Bickel, 1994; *A. anomalicornis* (Becker, 1922); *A. auratus* (Curran, 1924); *A. barkalovi* Grichanov, 1998; *A.*

*basilewskyi* (Vanschuytbroeck, 1960); *A. bereni* Bickel, 1994; *A. bruneli* Grichanov, 1998; *A. callainus* Bickel, 1994; *A. comuni* Bickel, 1994; *A. connexus* (Walker, 1835); *A. cooki* Bickel, 1994; *A. curvus* Liu, Zhu et Yang, 2012; *A. dallastai* Grichanov, 1998; *A. gootaerti* Grichanov, 1998; *A. graciliventrus* (Parent, 1933); *A. guangxiensis* Yang, 1998; *A. guntheri* Bickel, 1994; *A. edwardsi* Bickel, 1994; *A. flaviappendiculatus* (De Meijere, 1910); *A. kraussi* Grichanov, 1998; *A. longifilus* (Becker, 1923); *A. nambourensis* Bickel, 1994; *A. nartshukae* Grichanov, 1996; *A. parilis* (Parent, 1931); *A. pilosus* Negrobov, 1979; *A. ranomafana* Grichanov, 2003; *A. reunionensis* Grichanov, 1998; *A. rimbija* Bickel, 1994; *A. sanyanus* Yang, 1998; *A. steelei* Grichanov, 1996; *A. takamaka* Grichanov, 1998; *A. triduum* Bickel, 1994; *A. triscuticatus* (Hardy, 1930); *A. zonatus* (Parent, 1932).

**Amesorhaga Bickel, 1994:** *A. bickeli* Negrobov et Selivanova, 2003; *A. femorata* (De Meijere, 1916); *A. quadrispinosa* Negrobov et Selivanova, 2003, *A. vladimiri* Negrobov et Selivanova, 2003.

**Austrosciapus Bickel, 1994:** *A. bifarius* (Becker, 1922); *A. capricornis* Bickel, 1994, *A. collessi* Bickel, 1994, *A. connexus* (Walker, 1835); *A. crater* Bickel, 1994, *A. dendrohalma* Bickel, 1994; *A. discretifasciatus* (Macquart, 1850); *A. gwynnae* Bickel, 1994; *A. hollowayi* Bickel, 1994; *A. proximus* (Parent, 1928); *A. pulvillus* Bickel, 1994; *A. ravenshoensis* Bickel, 1994; *A. riparius* Bickel, 1994; *A. sarinensis* Bickel, 1994; *A. triangulifer* (Becker, 1922); *A. tumidus* (Hardy, 1958); *A. zentae* Bickel, 1994.

**Bickelia Grichanov, 1996:** *B. subparallela* Grichanov, 1996.

**Bickeliolus Grichanov, 1996:** *B. maslovae* (Grichanov, 1996).

**Chrysosoma Guerin-Meneville, 1831:** *C. bequaerti* (Curran, 1926); *C. callosum* Parent, 1929; *C. crinicornis* (Wiedemann, 1824); *C. damingshanum* Yang et Zhu, 2012; *C. digitatum* Yang et Zhu, 2012; *C. dilectum* Parent, 1935; *C. duplociliatum* Parent, 1933; *C. globiferum* (Wiedemann, 1830); *C. hebereri* Parent, 1932; *C. integrum* Becker, 1922; *C. kandyense* Hollis, 1964; *C. lofokiana* Hollis, 1964; *C. longicornis* (Doleschall, 1858); *C. lucare* Bickel, 1994; *C. nguemba* Grichanov, 2003; *C. nobile* Parent, 1933; *C.*

*palapes* Hardy et Kohn, 1964; *C. proliciens* (Walker, 1857); *C. pseudorepertum* Grichanov, 1998; *C. stolyarovi* Grichanov, 1998.

**Condylostylus Bigot, 1859:** *C. basovi* Grichanov, 1998; *C. bituberculatus* (Macquart, 1842); *C. chaineyi* Grichanov, 1998; *C. dimidiatus* (Loew, 1862); *C. flagellatus* Becker, 1922; *C. galinae* Grichanov, 1996; *C. imperator* (Aldrich, 1904); *C. maculatus* Parent, 1932; *C. mundus* (Wiedemann, 1830); *C. nebulosus* (Matsumura, 1916); *C. selitskayae* Grichanov, 1998; *C. sinclairi* Grichanov, 2000; *C. skuffjini* Grichanov, 1998; *C. ulrichi* Grichanov, 2000; *C. uniseriatus* Becker, 1922.

**Dytomyia Bickel, 1994:** *D. eldeconinckaeenae* Grichanov, 1998; *D. elenae* Grichanov, 1998; *D. paulyi* Grichanov, 1998; *D. sordida* (Parent, 1928); *D. tumifrons* Bickel, 1994.

**Ethiosciapus Bickel, 1994:** *E. bilobatus* Lamb, 1922; *E. skuffjini* Grichanov, 1996.

**Gigantosciapus Grichanov, 1997:** *G. francoisi* Grichanov, 1998; *G. nataliae* Grichanov, 1998; *G. oldroydi* Grichanov, 1997.

**Helixocerus Lamb, 1929:** *H. mendosum* Lamb, 1929.

**Heteropsilopus Bigot, 1859:** *H. brevicornis* (Macquart, 1850); *H. caelicus* (Parent, 1932); *H. cingulipes* (Walker, 1835); *H. ingenuus* (Erichson, 1842); *H. intermedius* Bickel, 1994; *H. squamifer* Hardy, 1958; *H. sugdeni* Bickel, 1994; *H. tweedensis* Bickel, 1994.

**Krakatauia Enderlein, 1912:** *K. anthracoides* (Van der Wulp, 1896); *K. evulgata* (Becker, 1922); *K. funeralis* (Parent, 1933); *K. macalpinei* Bickel, 1994; *K. obversicornis* Bickel, 1994; *K. planticorum* Bickel, 2008; *K. remota* Bickel, 1994.

**Mascaromyia Bickel, 1994:** *M. alexisi* Grichanov, 2003; *M. bebourensis* Grichanov, 2003; *M. bickeli* Grichanov, 1996; *M. brooksi* Grichanov, 2003; *M. cummingi* Grichanov, 2003; *M. grimaldii* Grichanov, 2003; *M. loici* Grichanov, 2003; *M. michaeli* Grichanov, 2003; *M. tatyanae* Grichanov, 2003.

**Mesorhaga Schiner, 1868:** *M. canberrensis* Bickel, 1994; *M. dimi* Negrobov, 1984; *M. jucunda* Becker, 1922; *M. flavicoma* Bickel, 1994; *M. guangxiensis* Yang,

1998; *M. kirkspriggsi* Grichanov, 2000; *M. koongarra* Bickel, 1994; *M. laeta* Becker, 1922; *M. lamondensis* Bickel, 1994; *M. litoralis* Grootaert et Meuffels, 1995; *M. pauliani* Vanschuytbroeck, 1952; *M. pilosa* Negrobov, 1979; *M. queenslandensis* Bickel, 1994; *M. townsendi* (Aldrich, 1893); *M. tsurikovi* Grichanov, 1998; *M. wanbi* Bickel, 1994; *M. weiri* Bickel, 1994.

***Narrabeenia* Bickel, 1994:** *N. difficilis* (Parent, 1932); *N. spinipes* Bickel, 1994.

***Naufraga* Bickel, 1991:** *N. hexachaeta* (Parent, 1933).

***Negrobovia* Bickel, 1994:** *N. aculicita* Bickel, 1994; *N. australensis* (Schiner, 1868).

***Parentia* Hardy, 1935:** *P. anomalicosta* Bickel, 1991; *P. asymmetrica* Grichanov, 2000; *P. chathamensis* Bickel, 1991; *P. dispar* (Macquart, 1850); *P. malitiosa* (Hutton, 1901); *P. mobilis* (Hutton, 1901); *P. nigropilosa* (Macquart, 1847); *P. nova* (Parent, 1933); *P. pukakiensis* Bickel, 1991; *P. vulgaris* Bickel, 1994.

***Pilbara* Bickel, 1994:** *P. octava* Bickel, 1994.

***Plagiozopelma* Enderlein, 1912:** *P. ashbyi* Bickel, 1994; *P. aurifrons* Bickel, 1994; *P. brunnipenne* Becker, 1922; *P. flavipodex* (Becker, 1922); *P. grandiseta* Parent, 1932; *P. mouldsorum* Bickel, 1994; *P. terminiferum* (Walker, 1858).

***Pseudoparentia* Bickel, 1994:** *P. centralis* Bickel, 1994; *P. tricoso* Bickel, 1994.

***Sciapus* Zeller, 1842:** *S. albifrons* (Meigen, 1830); *S. bellus* (Loew, 1873); *S. bilobatus* (Lamb, 1922); *S. contristans* Wiedemann, 1817; *S. euzonus* (Loew, 1859); *S. evanidus* (Bezzi, 1898); *S. flavicinctus* (Loew, 1857); *S. iranicus* Grichanov et Negrobov, 2014; *S. laetus* (Meigen, 1838); *S. lobipes* (Meigen, 1824); *S. longulus* (Fallen, 1823); *S. pollicifer* (Lamb, 1922); *S. wiedemanni* (Fallen, 1823).

***Sinosciapus* Yang, 2002:** *S. liuae*, Yang, 2011; *S. yunlonganus* Yang et Saigusa, 2001

### **Stolidosomatinae**

***Pseudosympycnus* Robinson, 1967:** *P. palpiger* (Van Duzee, 1931); *P. perornatus* Robinson, 1967; *P. singularis* Parent, 1934.

***Stolidosoma* Becker, 1922:** *S. bicolor* Parent, 1934; *S. cyaneum* Becker, 1922; *S. lucidum* Becker, 1922; *S. permutans* Becker, 1922.

***Sympycnidelphus* Robinson, 1964:** *S. sharpi* Robinson, 1964; *S. texanus* Harmston, 1968.

### **Sympycninae**

***Adachia* Evenhuis, 2005:** *A. apicenigra* (Parent, 1939); *A. nigripedis* (Hardy et Kohn, 1964); *A. williamsi* (Hardy et Kohn, 1964).

***Anepsiomyia* Bezzi, 1902:** *A. flaviventris* (Meigen, 1824).

***Arciellia* Evenhuis, 2005:** *A. dolichostoma* (Hardy et Kohn, 1964); *A. xanthopleura* Hardy & Kohn, 1964.

***Brevimyia* Miller, 1945:** *B. pulverea* (Parent, 1933).

***Campsicnemus* Haliday, 1851:** *C. albilabris* (Zetterstedt, 1859); *C. argyropterus* Negrobov et Shamshev, 1985; *C. armatus* (Zetterstedt, 1849); *C. articulatellus* (Zetterstedt, 1843); *C. bagachanovae* Grichanov et Volfov, 2009; *C. barbitibia* Stackelberg, 1947; *C. bicrenatus* Hardy and Kohn, 1964; *C. compeditus* Loew, 1857; *C. curvipes* (Fallen, 1823); *C. femoratus* Ringdahl, 1949; *C. filipes* Loew, 1859; *C. hircanicus* Negrobov et Zlobin, 1978; *C. lantsovi* Grichanov, 1998; *C. lineatus* Negrobov et Zlobin, 1978; *C. lumbatus* Loew, 1857; *C. magius* (Loew, 1845); *C. marginatus* Loew, 1857; *C. maui* Evenhuis, 2007; *C. maukele* Evenhuis, 2007; *C. montgomeryi* (Evenhuis, 1997); *C. paradoxus* (Wahlberg, 1844); *C. pectinatus* Evenhuis, 2013; *C. picticornis* (Zetterstedt, 1843); *C. pilitarsis* Negrobov et Zlobin, 1978; *C. prestoni* Evenhuis, 2007; *C. pumilio* (Zetterstedt, 1843); *C. pusillus* (Meigen, 1824); *C. scambus* (Fallen, 1823); *C. simplicissimus* Strobl, 1906; *C. sinuosus* Evenhuis, 2007; *C. tomkovichi* Grichanov, 2009; *C. ui* Evenhuis, 2007; *C. umbripennis* Loew, 1856; *C. unipunctatus* Negrobov et Zlobin, 1978; *C. varipes* Loew, 1859; *C. versicolorus* Negrobov et Zlobin, 1978; *C. vtorovi* Negrobov et Zlobin, 1978; *C. yunnanensis* Yang et Saigusa, 2001.



***Chaetogonopteron* De Meijere, 1914:** *C. appendiculatum* De Meijere, 1914; *C. daweishanum* Yang et Saigusa, 2001; *C. hainanum* Yang, 2002; *C. longum* Yang et Saigusa, 2001; *C. menglonganum* Yang et Grootaert, 1999; *C. ventrale* Yang et Saigusa, 2001.

***Colobocerus* Parent, 1933:** *C. alchymicus* Parent, 1933.

***Elmoia* Evenhuis, 2005:** *E. bullata* (Hardy & Kohn, 1964); *E. nigrohalterata* Parent, 1939; *E. saxatilis* (Grimshaw, 1901).

***Erebomyia* Runyon et Hurley, 2004:** *E. exalloptera* Runyon & Hurley, 2004.

***Eurynogaster* Van Duzee, 1933:** *E. angustifacies* Hardy & Kohn, 1964; *E. cilifemorata* Parent, 1939; *E. clavaticauda* Van Duzee, 1933; *E. tanyceraea* Hardy & Kohn, 1964.

***Filatopus* Miller, 1945:** *F. ciliatus* Parent, 1933; *F. mirabilis* (Parent, 1933).

***Hercostomoides* Meuffels et Grootaert, 1997:** *H. indonesianus* (Hollis, 1964).

***Humongochela* Evenhuis, 2004:** *H. hardyi* Evenhuis, 2004; *H. polhemusi* Evenhuis, 2004.

***Hyptiocheta* Becker, 1922:** *H. convexa* Becker, 1922.

***Ischiochaetus* Bickel et Dyte, 1989:** *I. lenis* Parent, 1933; *I. ornatipes* Parent, 1933.

***Lamprochromus* Mik, 1878:** *L. buchtojarovi* Negrobov et Tshalaja, 1988; *L. kowarzi* Negrobov et Tshalaja, 1988; *L. moraviensis* Negrobov et Tshalaja, 1988; *L. speciosus* (Loew, 1871).

***Liparomyia* White, 1916:** *L. sedata* White, 1916.

***Major* Evenhuis, 2005:** *M. minor* (Parent, 1938).

***Micropygus* Bickel et Dyte, 1989:** *M. bifenestratus* Parent, 1933; *M. inornatus* Parent, 1933; *M. ripicola* Parent, 1933.

***Neoparentia* Robinson, 1967:** *N. bisetosa* Robinson, 1967.

***Nothorhaphium* Bickel, 1999:** *N. aemulans* (Becker, 1922); *N. callosum* Bickel, 1999; *N. nudicorne* Bickel, 1999; *N. oro* Bickel, 1999.

***Phrudoneura* Meuffels et Grootaert, 1987:** *P. abbreviata* (Meuffels et Grootaert, 1987); *P. collessi* Bickel, 2013.

***Pinacocerus* Van Duzee, 1930:** *P. candiptorum* Bickel, 2012; *P. nodicornis* Van Duzee, 1930.

***Scelloides* Bickel et Dyte, 1989:** *S. armatus* Parent, 1933; *S. parvus* Parent, 1933.

***Scotiomyia* Meuffels et Grootaert, 1997:** *S. fusca* Meuffels et Grootaert, 1997; *S. singaporensis* Evenhuis et Grootaert, 2002.

***Suschania* Negrobov, 2003:** *S. stackelbergi* Negrobov, 2003.

***Sympycnus* Loew, 1857:** *S. aeneicoxa* (Meigen, 1824); *S. albinotatus* Parent, 1933; *S. amplitarsus* Parent, 1933; *S. cirripes* (Haliday, 1851); *S. gracilipes* Parent, 1933; *S. gregori* Olejnichek et Stark, 1999; *S. griseicollis* Becker, 1922; *S. humilis* Parent, 1933; *S. longipilus* Parent, 1933; *S. luteinotatus* Parent, 1933; *S. modestus* Parent, 1933; *S. nephophilus* Robinson, 1975; *S. normalis* Parent, 1933; *S. ornatus* Parent, 1933; *S. pulicarius* (Fallen, 1823); *S. simplicipes* Becker, 1908; *S. vegetus* (Wheeler, 1899).

***Syntormon* Loew, 1857:** *S. beijingensis* Yang, 1998; *S. bicolorellus* (Zetterstedt, 1843); *S. cilitibia* Stackelberg, 1947; *S. denticulatus* (Zetterstedt, 1843); *S. dukha* Hollis, 1964; *S. emeiensis* Yang et Saigusa, 1999; *S. flexibilis* Becker, 1922; *S. janelithae* Bickel, 1999; *S. luchunensis* Yang et Saigusa, 2001; *S. metathesis* (Loew, 1850); *S. monilis* (Haliday, 1851); *S. montivagus* Wheeler, 1899; *S. pallipes* (Fabricius, 1794); *S. pumilus* (Meigen, 1824); *S. singaporensis* Grootaert, Yang et Wang, 2006; *S. singularis* Bickel, 1999; *S. subinermis* (Loew, 1869); *S. tarsatus* (Fallen, 1823); *S. tricoloripes* Curran, 1923; *S. trisetus* Yang, 1998; *S. xinjiangensis* Yang, 1999; *S. xiphandroides* Parent, 1932; *S. xizangensis* Yang, 1999; *S. zelleri* (Loew, 1850); *S. zhengi* Yang, 1998.

***Telmaturgus* Mik, 1874:** *T. abidjanensis* (Grichanov, 2008); *T. parvus* (Van Duzee, 1924); *T. semarangensis* Hollis, 1964; *T. tumidulus* (Raddatz, 1873).

***Tetrachaetus* Bickel et Dyte, 1989:** *T. bipunctatus* Parent, 1933; *T. simplex* Parent, 1933; *T. queenslandicus* Bickel, 1983; *T. simplicipes* De Meijere, 1916; *T.*

*spinigerellus* (Zetterstedt, 1843); *T. taiwanensis* Wang, Yang et Grootaert, 2006; *T. ussurianus* Negrobov, Grichanov et Shamshev, 1984.

***Teuchophorus* Loew, 1857:** *T. barkalovi* (Grichanov, 1995); *T. calcaratus* (Macquart, 1827); *T. elongatus* Wang, Yang et Grootaert, 2006; *T. guangdongensis* Wang, Yang et Grootaert, 2006; *T. longicauda* (Grichanov, 2000); *T. monochaetus* Negrobov, Grichanov et Shamshev, 1984; *T. nigricosta* (von Roser, 1840); *T. pectinatus* Meuffels et Grootaert, 1986; *T. spinigerellus* (Zetterstedt, 1843); *T. ussurianus* Negrobov Grichanov & Shamshev, 1984.

***Uropachys* Parent, 1935:** *U. hawaiiensis* Parent, 1934; *U. pulverea* Hardy & Kohn, 1964.

***Yumbera* Bickel, 1992:** *Y. athertonina* Bickel, 1992; *Y. callida* (Parent, 1932); *Y. conica* Bickel, 1992; *Y. nudicornis* Bickel, 1992; *Y. signata* Bickel, 1992.

### **Xanthochlorinae**

***Xanthochlorus* Loew, 1857:** *X. flavicans* Negrobov, 1978; *X. galbanus* Chandler et Negrobov, 2008; *X. henanensis* Wang, Yang et Grootaert, 2008; *X. kustovi* Grichanov, 2010; *X. ornatus* (Haliday, 1832); *X. tenellus* (Wiedemann, 1817).

Приложение Б.  
(обязательное)  
Дендрограммы

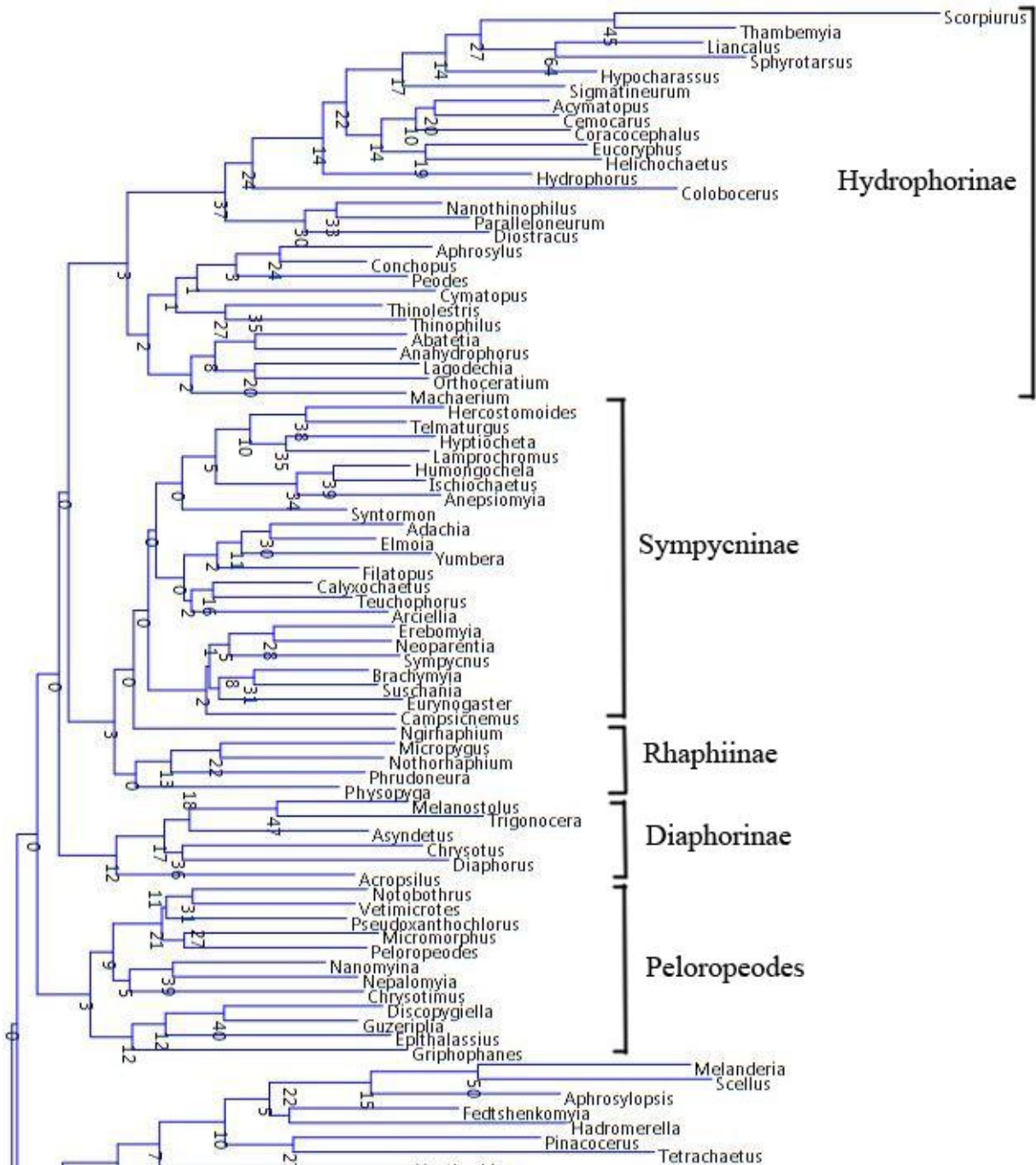
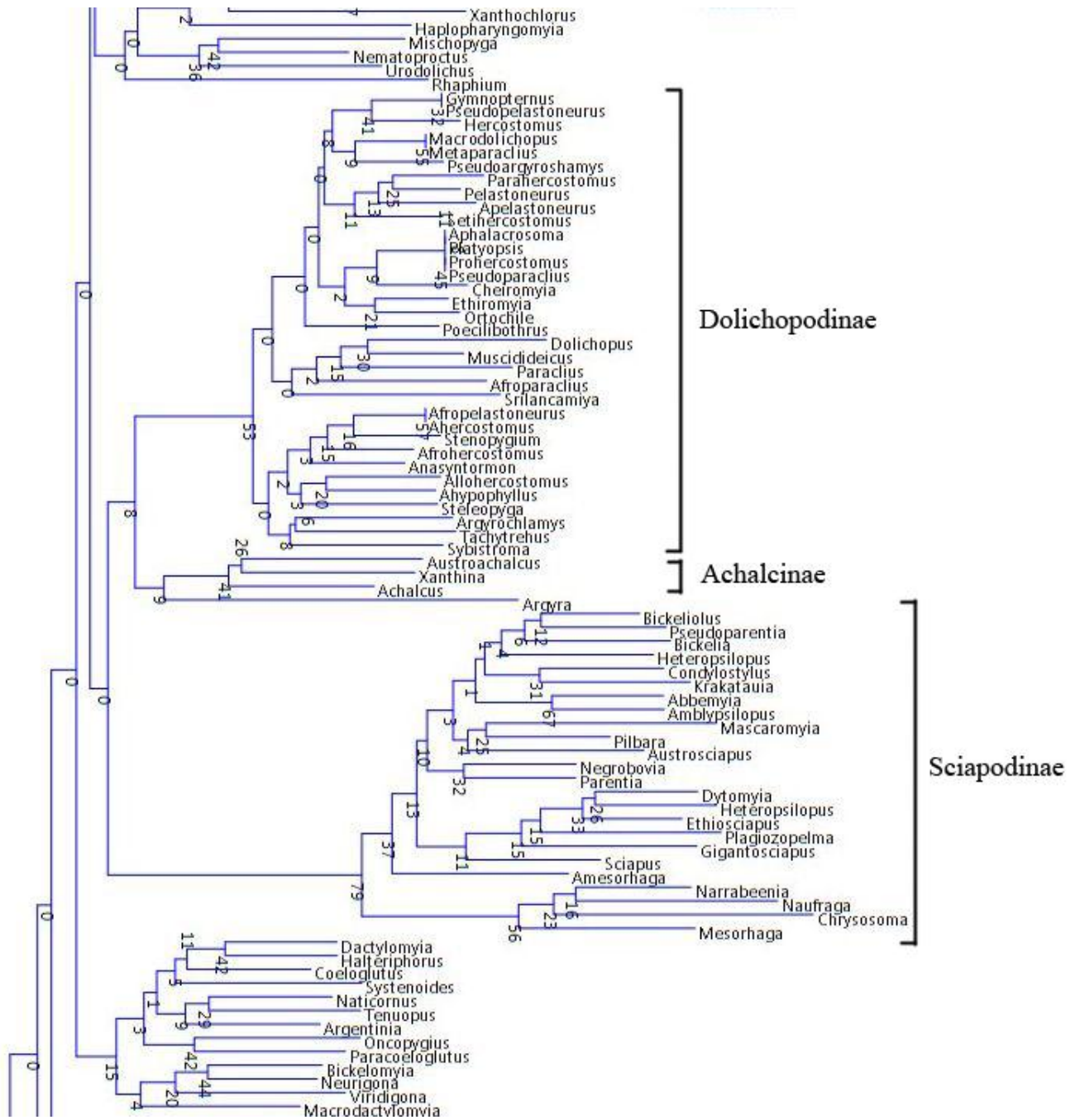
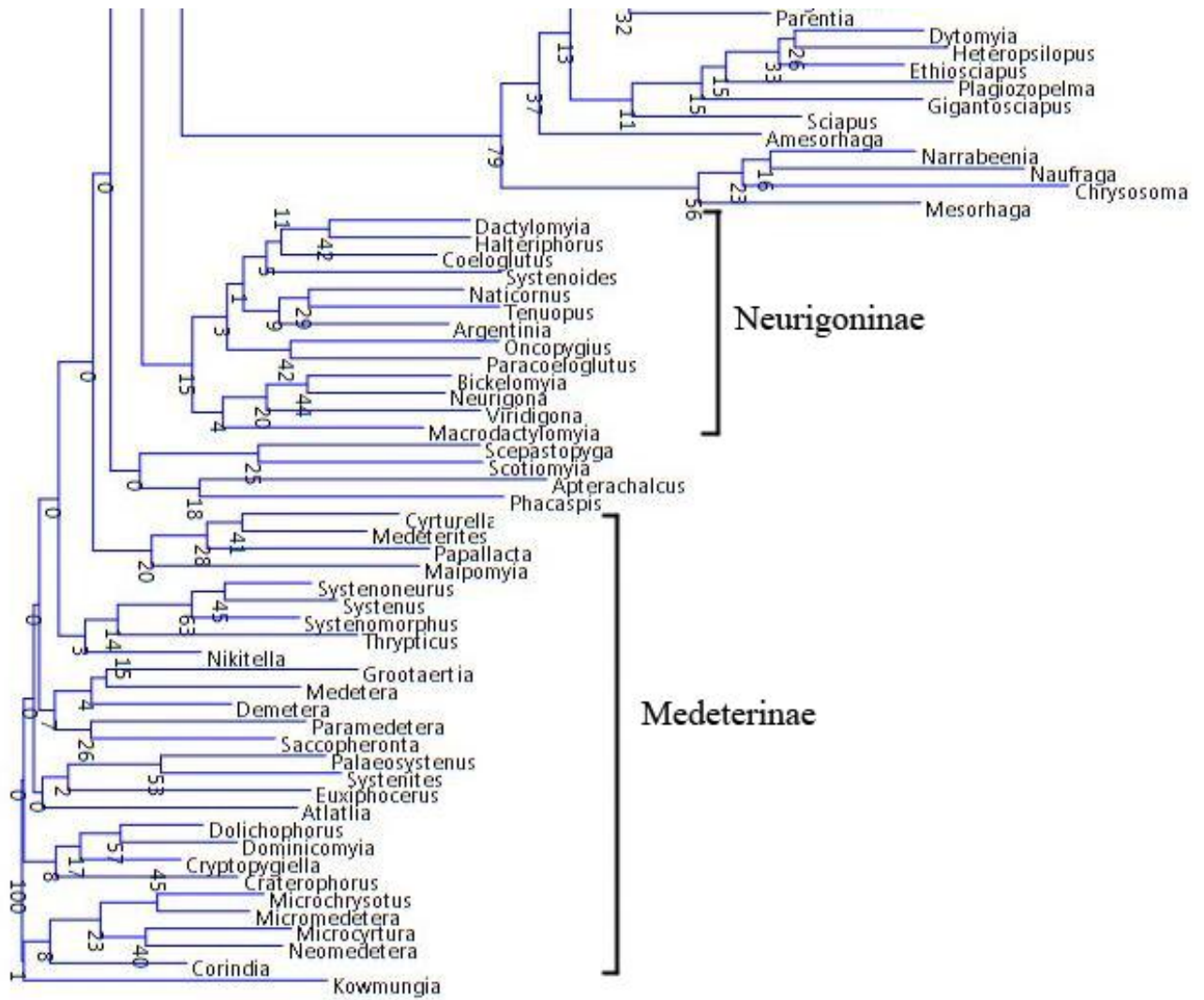


Рисунок Б.1. – Дендрограмма морфологического сходства родов Dolichorodidae, построенная по традиционным признакам морфологии методом присоединения ближайшего соседа. У узлов показаны значения индексов бутстрэпа.



Продолжение 1 рисунка Б.1.



Продолжение 2 рисунка Б.1.

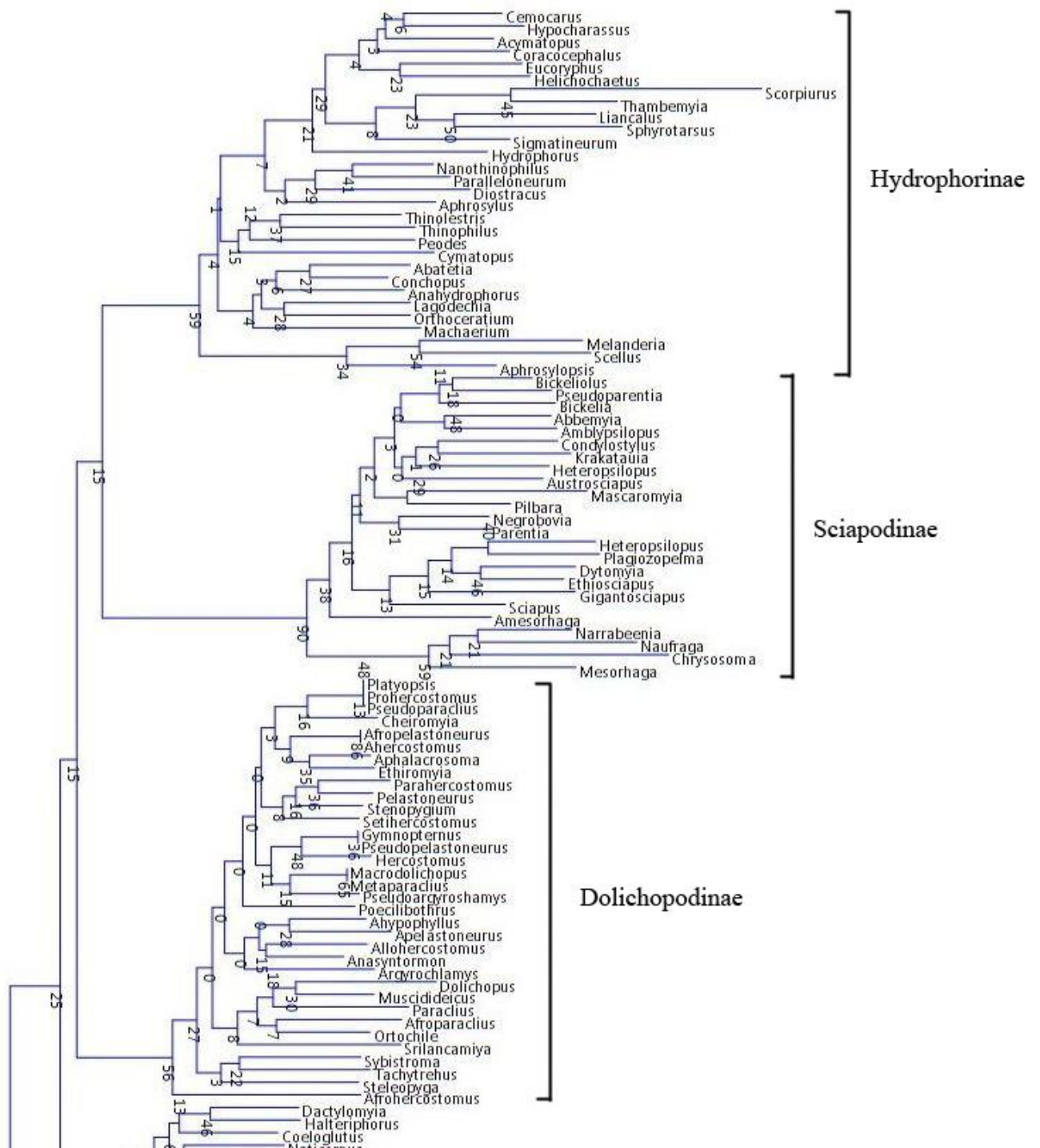
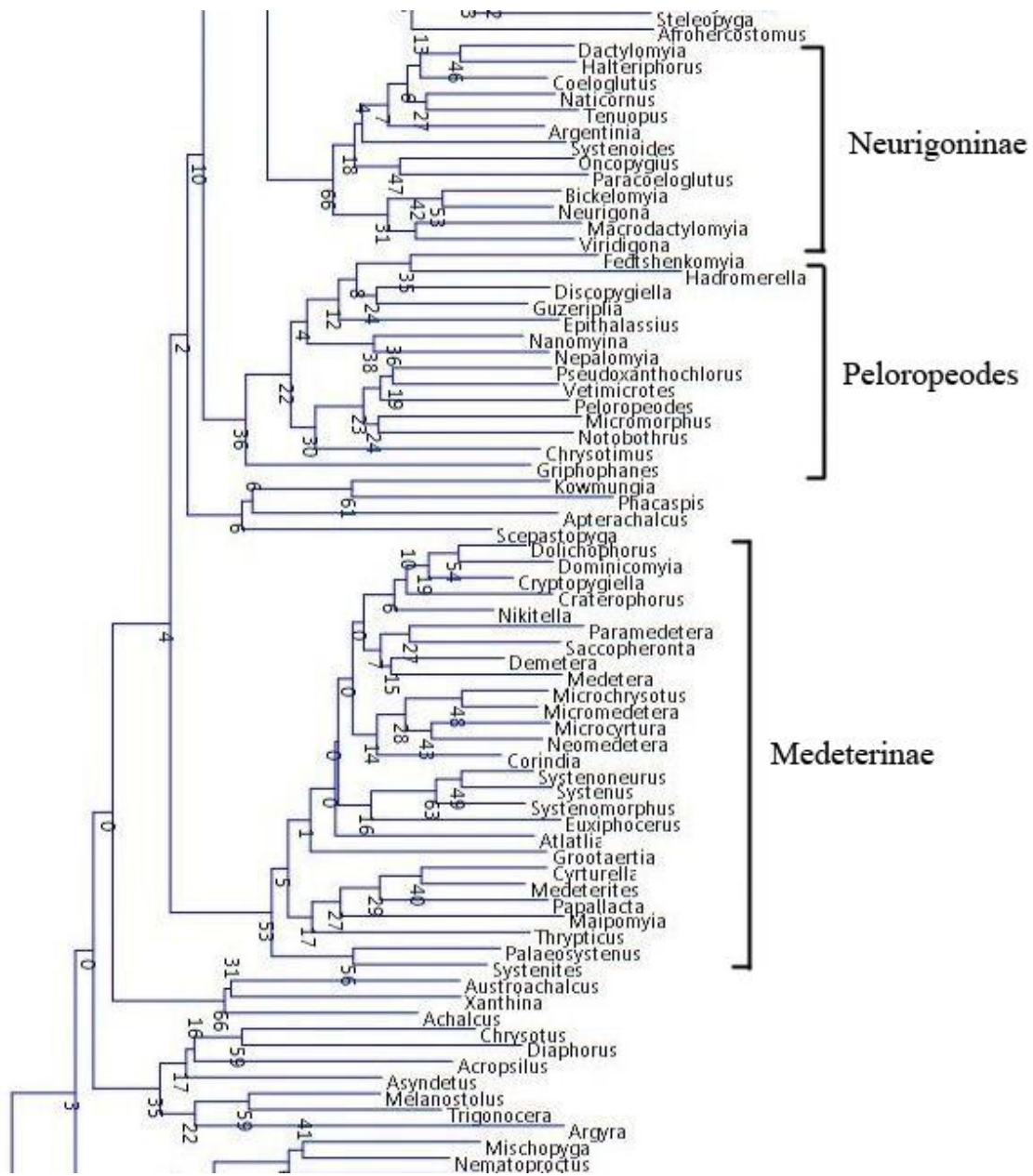
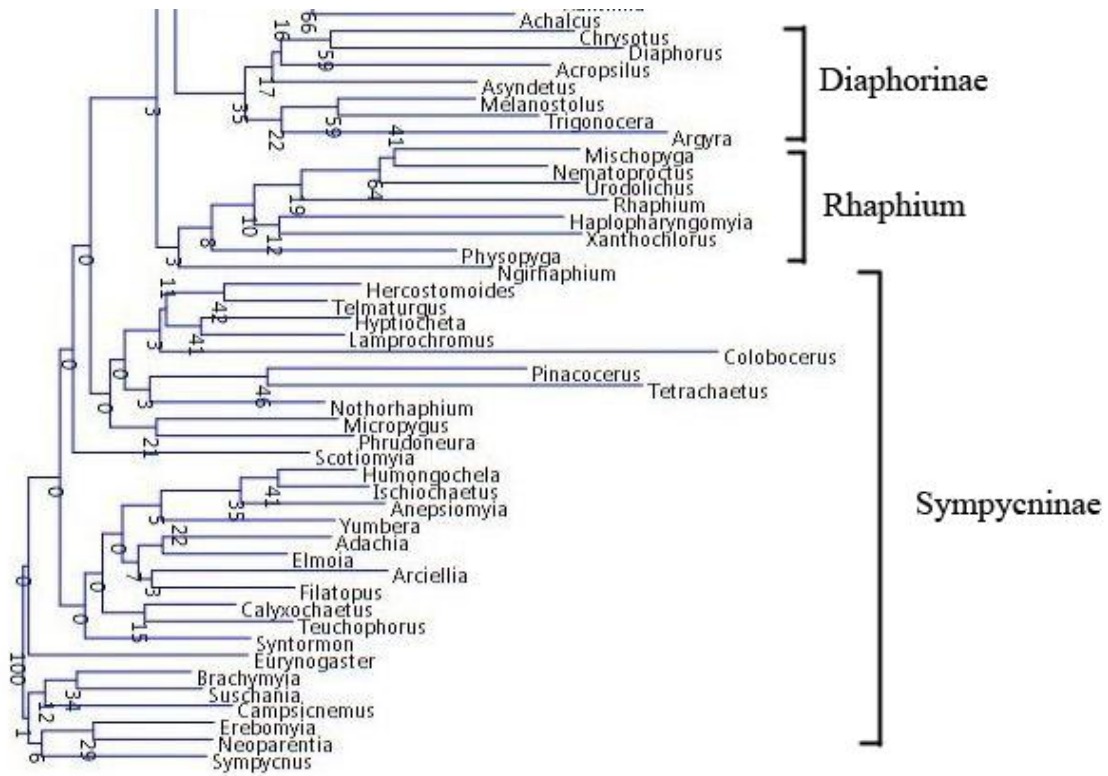


Рисунок Б.2. – Дендрограмма морфологического сходства родов Dolichopodidae, построенная по полному комплексу признаков методом присоединения ближайшего соседа. У узлов показаны значения индексов бутстрепа.



Продолжение 1 рисунка Б.2.





Продолжение 2 рисунка Б.2.

## Приложение В.

(обязательное)

### Матрицы диагностических признаков

Таблица 1.В. Матрица состояний таксономических признаков подсемейств  
Diaphorinae и Peloroepodinae

Номер признака	<i>Argyra</i>	<i>Asyndetus</i>	<i>Chrysotus</i>	<i>Cryptophleps</i>	<i>Diaphorus</i>	<i>Melanostolus</i>	<i>Trigonocera</i>	<i>Acropsilus</i>	<i>Alishanimyia</i>	<i>Chrysotimus</i>	<i>Discopygiella</i>	<i>Epithalassius</i>	<i>Griphophanes</i>	<i>Micromorphus</i>	<i>Nepalomyia</i>	<i>Peloroepodes</i>	<i>Pseudoxanthochlorus</i>	<i>Vetimicrotes</i>
1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
3	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0
4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	?	1	1	1	0	1	1	0
5	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0
6	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
7	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
8	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0
9	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1
10	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0
11	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1
13	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0
14	2	2	2	3	2	2	2	3	3	1	3	0	1	3	3	3	3	3
15	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
16	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
17	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
18	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
19	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1
21	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0
22	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0
23	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
24	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1

Примечание – Знаком вопроса отмечены отсутствующие данные о состоянии признаков.

Продолжение таблицы 1.В.

Номер признака	<i>Argyra</i>	<i>Asyndetus</i>	<i>Chrysotus</i>	<i>Cryptophleps</i>	<i>Diaphorus</i>	<i>Melanostolus</i>	<i>Trigonocera</i>	<i>Acropsilus</i>	<i>Alishanimyia</i>	<i>Chrysotimus</i>	<i>Discopygiella</i>	<i>Epithalassius</i>	<i>Griphophanes</i>	<i>Micromorphus</i>	<i>Nepalomyia</i>	<i>Peloroepodes</i>	<i>Pseudoxanthochlorus</i>	<i>Vetimicrotes</i>
25	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0
26	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
27	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1
28	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
29	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1
30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1
31	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0
32	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1
34	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1

Признаки, используемые для составления матрицы подсемейств *Diaphorinae* и *Peloroepodinae*:

1. Первый членик усиков голый (0). На первом членике усиков имеются волоски (1).
2. Длина третьего членика примерно его высоте у основания, либо меньше (0). Длина третьего членика больше его высоты у основания более чем в 1,5 раза (1).
3. Ариста апикальная (0). Ариста дорсальная (1).
4. Высота головы чуть больше ширины или примерно равна ей (0). Ширина головы больше её высоты (1).
5. Затылок вогнутый или плоский (0). Затылок выпуклый (1).
6. Темя плоское (0). Темя с вырезками по обе стороны от теменного бугорка (1).
7. Постокулярные щетинки в несколько рядов (0). Постокулярные щетинки расположены в один ряд (1).

8. Затеменные щетинки длиннее теменных, либо теменные щетинки отсутствуют (0). Теменные щетинки самца длиннее, чем затеменные, либо затеменные щетинки отсутствуют (1).

9. Глаза самца почти сходятся под усиками (0). Глаза самца явно разделены (1).

10. Лицо самца уже теменного бугорка (0). Лицо самца шире теменного бугорка (1).

11. Лицо самца расширяется книзу (0). Лицо самца параллельностороннее либо сужается книзу (1).

12. Лицо самца не доходит до нижнего края глаз (0). Лицо самца доходит до нижнего края глаз (1).

13. Усики расположены примерно в середине головы (0). Усики расположены в верхней трети головы (1).

14. Акростихальные щетинки расположены нерегулярно (0). Акростихальные щетинки расположены в один ряд (1). Акростихальные щетинки расположены в два правильных ряда (2). Акростихальные щетинки отсутствуют (3).

15. Имеется 5–6 пар одинаково развитых дорсоцентральных щетинкок (1). Несколько пар дорсоцентральных щетинок короткие, редуцированы или отсутствуют (2).

16. Верхняя часть проэпистернума голая (0). Верхняя часть проэпистернума с группой волосков (1).

17. Латеральные щетинки щитка крепкие (0). Латеральные щетинки щитка короткие или отсутствуют (1).

18.  $M_{1+2}$  и  $R_{4+5}$  апикально расходятся (0).  $M_{1+2}$  и  $R_{4+5}$  апикально параллельны (1).

19. Анальная жилка развита (0). Анальная жилка редуцирована (1).

20. Анальный угол развит (0). Анальный угол редуцирован (1).

21. Апикальный отрезок  $CuA_1$  длинее или равен  $dm-cu$  или (0). Апикальный отрезок  $CuA_1$  короче  $dm-cu$  (1).
22. Длина брюшка примерно равна длине груди или лишь слегка превосходит (0). Брюшко значительно длинее груди (1).
23. Седьмой абдоминальный сегмент самца скрыт в предшествующих сегментах (0). Седьмой абдоминальный сегмент самца короткий (1).
24. Брюшко самца с 5-6 хорошо заметными тергитами (0). Брюшко самца с 7 хорошо заметными тергитами (1).
25. Шестой абдоминальный сегмент самца квадратный латерально, хорошо развит (1). Шестой абдоминальный сегмент самца треугольный латерально, частично или полностью скрыт в пятом сегменте (0).
26. Восьмой стернит самца: хорошо развит, полукруглый, несёт крепкие щетинки (0); небольшой, иногда голый (1).
27. Эпандрий явно отделён от гипандрия (0). Эпандрий слит с гипандрием (1).
28. Гипандрий короткий (0). Гипандрий удлинённый (1).
29. Форамен расположен у заднего края эпандрия (0). Форамен расположен в центральной части эпандрия (1).
30. Эпандриальный вырост относительно короткий (0). Эпандриальный вырост развит, удлинённый, по длине сравним с дорсальной долей сурстилей (1).
31. Сурстили слиты (0). Сурстили разделены на две доли: дорсальную и вентральную (1).
32. Эпандрий укороченный, отношение его высоте к его длине более 1 (0). Эпандрий удлинённый, отношение его высоте к его длине менее 1 (1).
33. Церки более чем в 2 раза короче эпандрия (0). Церки в 1–2 раза короче эпандрия (1).
34. Гипопигий частично втянут в предгенитальные сегменты (0). Гипопигий открытый (1).

Таблица 2.В. Матрица состояний таксономических признаков подсемейств  
Rhaphiinae и Medeterinae

Номер признака	<i>Atlalia</i>	<i>Corindia</i>	<i>Craterophorus</i>	<i>Dolichophorus</i>	<i>Grootaertia</i>	<i>Maipomyia</i>	<i>Medetera</i>	<i>Medeterites</i>	<i>Neomedetera</i>	<i>Nikitella</i> Grich.	<i>Palaeosystenus</i>	<i>Paramedetera</i>	<i>Systemites</i>	<i>Systemomorphus</i>	<i>Systemoneurus</i>	<i>Systemus</i>	<i>Thrypticus</i>	<i>Euxiphocerus</i>	<i>Haplapharyngomyia</i>	<i>Mischopyga</i>	<i>Nematoproctus</i>	<i>Ngirhaphium</i>	<i>Physopyga</i>	<i>Rhaphium</i>
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1
2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1
3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1
5	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
6	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
7	0	1	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0
8	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
9	1	1	1	0	?	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1
10	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1
11	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0
12	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
13	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0
14	2	2	3	2	3	3	2	3	2	2	2	3	1	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2
15	1	1	0	1	2	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1
16	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
17	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
18	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0
19	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1
20	1	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0
21	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0

Примечание – Знаком вопроса отмечены отсутствующие данные о состоянии признаков.

## Продолжение таблицы 2.В.

Номер признака	<i>Atrialia</i>	<i>Corindia</i>	<i>Craterophorus</i>	<i>Dolichophorus</i>	<i>Grootaertia</i>	<i>Maipomyia</i>	<i>Medetera</i>	<i>Medeterites</i>	<i>Neomedetera</i>	<i>Nikitella</i>	<i>Palaeosystemus</i>	<i>Paramedetera</i>	<i>Systemites</i>	<i>Systemomorphus</i>	<i>Systemoneurus</i>	<i>Systemus</i>	<i>Thrypticus</i>	<i>Euxiphocerus</i>	<i>Haplolpharyngomyia</i>	<i>Mischopyga</i>	<i>Nematoproctus</i>	<i>Ngirhaphium</i>	<i>Physopyga</i>	<i>Rhaphium</i>
22	1	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1
23	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
24	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
25	1	0	0	1	1	1	1	0	1	?	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0
26	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
27	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
Примечание – Знаком вопроса отмечены отсутствующие данные о состоянии признаков.																								

Признаки, используемые для составления матрицы подсемейств Rharphiinae и Medeterinae:

1. Длина третьего членика примерно его высоте у основания, либо меньше (0). Длина третьего членика больше его высоты у основания более чем в 1,5 раза (1).
2. Первый членик антенн короткий (0). Первый членик антенн удлинённый или вздутый (1).
3. Ариста апикальная (0). Ариста дорсальная (1).
4. Затылок вогнутый или плоский (0). Затылок выпуклый (1).
5. Темя плоское (0). Темя с вырезками по обе стороны от теменного бугорка (1).

6. Затеменные щетинки длиннее теменных, либо теменные щетинки отсутствуют (0). Теменные щетинки самца длиннее, чем затеменные, либо затеменные щетинки отсутствуют (1).

7. Лицо самца уже теменного бугорка (0). Лицо самца шире теменного бугорка (1).

8. Трансверсальный шов более или менее явный (0). Трансверсальный шов отсутствует (1).

9. Глаза голые (0). Глаза в микроскопических волосках (1).

10. Глаза самца почти сходятся под усиками (0). Глаза самца явно разделены (1).

11. Постокулярные щетинки в несколько рядов (0). Постокулярные щетинки расположены в один ряд (1).

12. Лицо самца расширяется книзу (0). Лицо самца параллельностороннее либо сужается книзу (1).

13. Лицо самца не доходит до нижнего края глаз (0). Лицо самца доходит до нижнего края глаз (1).

14. Акростихальные щетинки расположены нерегулярно (0). Акростихальные щетинки расположены в один ряд (1). Акростихальные щетинки расположены в два правильных ряда (2). Акростихальные щетинки отсутствуют (3).



15. Имеется 5–6 пар одинаково развитых дорсоцентральных щетинкок (1). Несколько пар дорсоцентральных щетинок короткие, редуцированы или отсутствуют (2).

16. Верхняя часть проэпистернума голая (0). Верхняя часть проэпистернума с группой волосков (1).

17. Латеральные щетинки щитка крепкие (0). Латеральные щетинки щитка короткие или отсутствуют (1).

18. Анальная жилка развита (0). Анальная жилка редуцирована (1).

19. Анальный угол развит (0). Анальный угол редуцирован (1).

20. Седьмой абдоминальный сегмент самца скрыт в предшествующих сегментах (0). Седьмой абдоминальный сегмент самца короткий (1).

21. Гипандрий укороченный, отношение его длины к длине эпандрия 0,9 и менее (0). Гипандрий удлинённый, отношение его длины к длине эпандрия 1,1 и более (1).

22. Гипандрий слит с эпандрием (0); эпандрий и гипандрий разделены швом (1).

23. Эпандрий укороченный, отношение его высоте к его длине более 1 (0). Эпандрий удлинённый, отношение его высоте к его длине менее 1 (1).

24. Апикальный эпандриальный вырост отсутствует (0). Апикальный эпандриальный вырост имеется (1).

25. Форамен расположен у заднего края эпандрия (0). Форамен расположен в центральной части эпандрия (1).

26. Сурстили удлинённые (0). Сурстили короткие (1).

27. Сурстили слиты (0). Сурстили разделены на две доли: дорсальную и вентральную (1).

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
	Подсемейство	Род	Вид	Постокучерные щетинки по нижнему краю глаз: расположены беспорядочно (0); расположены в один правильный ряд (1).	Затемненные щетинки: затемненные щетинки длиннее темных (0); темные и затемненные щетинки развиты одинаково (1); темные щетинки длиннее, чем затемненные (2).	Форма затылка: затылок волнчатый (0); затылок плоский (1); затылок выпуклый (2).	Расположение антены: примерно в середине головы (0); в верхней трети головы (1).	Форма темени: темной бугорок приподнят над верхним краем глаз (0); темя плоское (1); темя с более или менее явными вырезками по обе стороны от темного бугорка (2).	Форма головы: узкая, высота головы превышает ширину (0); округлая, ширина головы примерно равна высоте (1); широкая, ширина головы в 1,4 и более раз превышает высоту (2).	Глазковые щетинки: широко расставлены (0); сближенные (1).	Опушение глаз: голые (0); хотя бы частично в микроскопических волосках (1); полностью в микроскопических волосках (2).	Сходимость подусками или над ними (0); глаза разделены, но лицо уже темного бугорка (1); глаза явно разделены, лицо шире темного бугорка (2).
1												
2	Achalcinae	<i>Achalcus</i>	<i>A. flavicollis</i> (Meigen, 1824)	1	1	0	1	1	1	0	2	1
3		<i>Apterachalcus</i>	<i>A. borboroides</i> (Oldroyd, 1956)	1	1	0	1	1	1	?	2	1
4		<i>Austroachalcus</i>	<i>A. albipalpus</i> (Parent, 1931)	1	1	0	1	1	1	0	2	1
5		<i>Scepastopyga</i>	<i>S. semiflava</i> Grootaert et Meuffels, 1997	1	1	0	1	1	1	0	2	1
6		<i>Xanthina</i>	<i>X. flagellifera</i> Robinson, 2003	1	1	0	1	1	1	0	2	0
7	Antyxinae	<i>Antyx</i>	<i>A. pallida</i> Meuffels et Grootaert, 1991	1	2	2	1	1	1	1	0	2
8	Babindellinae	<i>Babindella</i>	<i>B. physoura</i> Bickel, 1987	1	1	0	1	1	1	1	2	1
9	Diaphorinae	<i>Acropsilus</i>	<i>A. niger</i> (Loew, 1869)	1	2	1	1	1	1	1	2	0
10		<i>Argyra</i>	<i>A. diaphana</i> (Fabricius, 1775)	0	0	0	1	1	1	0	2	2
11		<i>Asyndetus</i>	<i>A. latifrons</i> (Loew, 1857)	0	2	2	0	1	1	0	2	2
12		<i>Chrysotus</i>	<i>C. laesus</i> (Wiedemann, 1817)	1	2	2	1	0	1	0	2	0
13		<i>Cryptophleps</i>	<i>C. kerteszi</i> Lichtwardt, 1898	1	2	2	1	1	1	0	2	2
14		<i>Diaphorus</i>	<i>D. oculatus</i> (Fallen, 1823)	1	2	2	0	0	1	1	0	0
15		<i>Melanostolus</i>	<i>M. melancholicus</i> (Loew, 1869)	1	1	2	0	1	1	0	2	2
16		<i>Trigonocera</i>	<i>T. rivosa</i> Becker, 1902	1	0	2	1	1	1	0	2	2
17	Dolichopodinae	<i>Afrohercostomus</i>	<i>A. stuckenbergi</i> Grichanov, 2010	1	2	2	1	1	1	2	2	2
18		<i>Afroparaclius</i>	<i>A. thompsoni</i> (Grichanov, 2004)	1	2	2	1	1	1	2	2	2
19		<i>Afropelastoneurus</i>	<i>A. martius</i> (Grichanov, 2004)	1	2	2	1	1	1	2	2	2
20		<i>Ahercostomus</i>	<i>A. jiangchenganus</i> (Yang et Saigusa, 2001)	1	2	2	1	1	1	2	2	2
21		<i>Allohercostomus</i>	<i>A. rotundatus</i> (Yang et Saigusa, 1999)	1	2	2	1	2	1	1	2	2
22		<i>Apelastoneurus</i>	<i>A. micrurus</i> (Parent, 1933)	1	2	2	1	2	1	2	2	1

Рисунок 1.В. Фрагмент матрицы состояний признаков, используемой для анализа. Цветом выделены типовые виды родов. Знаком вопроса отмечены отсутствующие данные о состоянии признаков.