

Р. В. ЯЩЕНКО

## О ПРОИСХОЖДЕНИИ МАРГАРОДИД (НОМОПТЕРА, СОССИНЕА, MARGARODIDAE) ПАЛЕАРКТИКИ

(Институт зоологии МОН РК)

Временем возникновения семейства Margarodidae целесообразно считать меловой период (140–70 млн лет). Фауна маргародид Палеарктики носит ярко выраженный реликтовый характер, здесь наблюдаются очень высокий процент эндемизма и крайняя морфологическая специализация различных таксономических групп. Морфологический анализ и распространение современных *Porphyrophora* и *Neomargarodes* указывают на их южноафриканское, в частности Капское, происхождение. В Ирано-Туранской области обнаружены древние реликтовые формы, характеризующиеся меньшей архаичностью по сравнению с Капскими реликтами. Современные ирано-туранские реликты попали в эту область в конце миоцена – начале неогена, после отступления отсюда океана. В дальнейшем Ирано-Туранская область оказалась центром видообразования *Margarodini* в Палеарктике.

Семейство Margarodidae – немногочисленная группа кокцид, заключающая в себе большое разнообразие реликтовых форм. Мировая фауна насчитывает около 350 видов маргародид, в Палеарктике живет более 100 видов. Маргародиды распространены всемирно, но большинство их сосредоточено в тропиках. Несмотря на важность исследования маргародид для понимания эволюционных взаимоотношений среди кокцид, это семейство еще слабо изучено. Наиболее полное исследование надвидовых таксонов было проведено Х. Моррисоном еще в начале XX в.

[1] и с тех пор значительно устарело. Сведения по фауне бывшего СССР [2] также требовали дополнений и таксономического пересмотра, особенно это касалось представителей таких крупных родов, как *Porphyrophora*, *Neomargarodes* и *Drosicha*.

В настоящее время достоверных доказательств возникновения подотряда кокцид до мелового периода не обнаружено, хотя существует не подкрепленная фактическим материалом точка зрения Н.С. Борхсениуса [3, 4] о домеловом возникновении кокцид. Этот автор считал, что

многие ветви кокцид существовали уже в карбоне, до появления покрытосеменных растений, и первично были трофически связаны с голосеменными. Эти положения неубедительны, потому что не имеют под собой достоверных палеонтологических оснований. Е.М. Данциг [5] показала, что переход к голосеменным представляет собой вторичное явление, происходившее у кокцид несколько раз и независимо в разных семействах. В последние десятилетия описано более 100 экземпляров кокцид из олигоценых и миоценовых балтийских, таймырских и мексиканских янтарей, принадлежащих к современным родам [6–9]. Самый древний представитель кокцид, близкий к современным *Pityococcina*, описан из верхнемелового канадского янтаря [6]. В связи с этим временем возникновения кокцид целесообразно считать меловой период (140–70 млн лет). Если семейство *Margarodidae* является древнейшей группой, то и их возникновение можно приближенно также отнести к мелу. Несомненно то, что развитие климата, ландшафта и растительности, характеризующих чередование геологических эпох, влияет и на эволюцию фаун. Основные этапы формирования фауны при отсутствии палеонтологических данных можно попытаться проследить на основе анализа зоогеографического распределения и родства современных таксонов с учетом общих сведений по эволюции климата, ландшафта и растительности в различные геологические периоды истории Земли [10].

Фауна маргародид Палеарктики имеет ярко выраженный реликтовый характер, здесь наблюдаются очень высокий процент эндемизма и крайняя морфологическая специализация различных таксономических групп. По морфологической, трофической специализации и родовому распространению в суббореальных широтах выделяются роды *Xylococcus* (триба *Xylococcini*), *Matsucoccus* и *Steingelia* (триба *Kuwaniini*). Предковые формы этих родов, а также рода *Kuwania* в нижнем мелу образовались, вероятно, в тропиках Гондваны, Катазии или материка Сунда (Юго-Восточная Азия) и постепенно заселили южную часть Ангариды. Нубийское происхождение этих родов вызывает сомнение, потому что Нубия в нижнемеловой период была отделена от Ангариды морями Древнего океана. В нижнемеловую эпоху вокруг сухой саванны образовался пояс хвойных лесов, а в конце ниж-

него мела быстро распространились покрытосеменные растения, которые в начале верхнемелового периода господствовали в растительности. Одним из возможных очагов появления покрытосеменных растений является северо-восток Азии (Ангарида) с его более умеренным климатом. В верхнемеловое время в северо-восточной части Евразии преобладали хвойно-широколиственные леса, которые представляли собой уже зародыш хвойно-таежной зоны, сформировавшейся окончательно в неогене. В этот геологический промежуток времени от верхнего мела до неогена (вероятно, в начале палеогена) произошел араморфоз, приведший к возникновению морфологической и трофической специализации предковых форм *Xylococcini* и *Kuwaniini* к обитанию в хвойнолиственной зоне. В палеогене в Ангариде происходила смена флор, связанная с общим похолоданием; в олигоцене древнепалеогеновую флору сменила листопадная флора тургайского типа: буки, клены, грабы, каштаны, дубы, вязы, секвойи, сосны, ели и болотные кипарисы, в более северных и холодных районах появились тополь, ива, береза, ольха. Палеоген в Евразии характеризуется крупнейшей трансгрессией эоцена – нижнего олигоцена, затопившей все равнинные пространства западной окраины материка, поэтому дальнейшая эволюция червецов происходила в Ангариде. В миоцене и плиоцене, после отступления океана сюда из Западной Евразии, видимо, началось заселение представителей *Xylococcini* и *Kuwaniini* из Ангариды. В неогене, характеризующемся мощным орогенезом и нарастающим похолоданием климата, *Xylococcini* и *Kuwaniini* приобрели близкие к современным морфологические и экологические черты. В этот период происходило более резкое разграничение флор и фаун бореального, аридного и тропического типов.

В эволюции *Kuwaniini* раньше всех обособился *Matsucoccus*. Это подтверждается морфологическим анализом трибы, голарктическим распространением и трофической связью с различными видами сосен. Это произошло не позднее олигоцена – миоцена, о чем свидетельствуют находки древних видов этого рода в балтийском янтаре [8]. Затем, видимо, в плиоцене обособился род *Steingelia*, имеющий современный европейско-стенопейский дизъюнктивный ареал. Дизъюнкция образовалась, вероятно, в период

четвертичного оледенения. Еще позднее отделился род *Kiwania*, обнаруженный сейчас в западностенопейской, юньнаньской и западнопричерноморской провинциях Палеарктики.

Группа тропических и субтропических родов подсемейства *Monophlebinae* и *Dimargarodes* возникли, вероятно, в большинстве случаев в древней Юго-Восточной Азии или Африке в верхнем мелу или эоцене. Эволюция *Pseudaspidopectus*, *Gueriniella* и *Matesovia* в дальнейшем происходила в аридных областях Евразии, где оформился их современный облик, возможно, в миоцене или плиоцене после отступления в конце палеогена Древнего океана с западных и южно-центральных частей Евразии. Род *Pseudaspidopectus*, скорее всего, африканского, в частности нубийского, происхождения. Роды *Drosicha* и *Icerya* исходя из анализа трофических связей, современного распространения и морфологического анализа, сопоставленного с данными палеогеографии, являются по происхождению юго-восточноазиатскими. Род *Gueriniella*, вероятно, юго-восточноазиатский по происхождению, эволюционировал в аридных частях Евразии и приобрел современный вид в западной части этого континента и в Северной Африке.

Морфологический анализ и распространение современных *Porphyrophora* и *Neomargarodes* наводят на мысль о южноафриканском, в частности Капском, их происхождении. Конечно, можно предположить о существовании иного их очага возникновения, в котором они не сохранились или еще не обнаружены, но данные палеогеографии, палеоботаники, распространения и морфологии указанных червецов оспаривают эту точку зрения. Предки *Porphyrophora* и *Neomargarodes* обособились от остальных кокцид, вероятно, в конце верхнего мела – эоцене, и становление современного их облика произошло, видимо, в конце палеогена. Реликтов или каких-либо морфологически близких к *Porphyrophora* и *Neomargarodes* форм в Восточной Азии обнаружено не было, следовательно, центром происхождения этих родов следует считать юго-западную (тропическую) часть Евразии или Африку. Юго-Западная Евразия не может быть очагом происхождения данных червецов, потому что в эоцене – олигоцене и частично в миоцене вся равнина этой части материка находилась под водами океана. В современных ус-

ловиях в Ирано-Туранской области обнаружены древние реликтовые формы, характеризующиеся меньшей архаичностью по сравнению с Капскими реликтами. Современные ирано-туранские реликты попали в эту область в конце миоцена – начале неогена после отступления отсюда океана. В дальнейшем Ирано-Туранская область оказалась центром видообразования *Porphyrophora* и *Neomargarodes* в Палеарктике. Такая трактовка эволюции этих двух родов согласуется с данными палеоботаники. Древнесредиземноморская флора развивалась по миграционному пути [11]. Вся территория усыхающего океана Тетис развивалась на стыке бореальной (ангарской) и тропической флоры. Поэтому, с одной стороны, древнесредиземноморская флора имеет восточноазиатские (бореальные) корни, а с другой – обнаруживает ясно выраженные связи с африканской, особенно Капской, флорой. Африканские связи выражены в родах *Limonium*, *Dianthus*, *Silene*, *Pelargonium*, *Convulvulus*, *Stachys*, *Salvia*, *Seabiosa*, *Cephalaria*, *Helichrysum*, *Echinops*, *Gladiolus*, *Iris* и др. А.Л. Тахтаджян [11] эти связи объясняет наличием флористического обмена, происходившего между Южной Африкой и Средиземноморьем через горы Восточной Африки, Эфиопии, Драконовы горы. Хребты гор Северо-Восточной Африки в плиоцене продолжались до Малой Азии и Балканского п-ва, образуя мост между южной Африкой и Передней Азией, объясняющей преобладание восточно-средиземноморских таксонов над западносредиземноморскими в Сахаро-Аравийском регионе. По этому флористическому мосту в плиоцене – начале неогена произошло переселение реликтовых *Porphyrophora* и *Neomargarodes* в Палеарктику. В настоящее время оставшиеся реликты могут быть найдены в горных биотопах Восточной Африки и на Аравийском п-ве. В Аравии китайская экспедиция обнаружила один вид *Porphyrophora*, названный *P. yemenica* [12], а из Эфиопии в первой половине нашего века также описано несколько видов *Porphyrophora* и *Neomargarodes*. Расселение этих двух родов происходило, с одной стороны, от Эфиопии на запад по северу Африки, где, вероятно, обитают еще не открытые для науки виды, а с другой – на северо – восток и север в Ирано-Туранскую область. Из этой области расселение пошло на запад в средиземноморскую Европу через степи

Скифии и на восток, северо-восток к Стенопеи. Эти положения согласуются с данными о внутривидовой и родовой изменчивости *Porphyrophora* и *Neomargarodes*. В Ирано-Туранской области произошло мощное видообразование, сейчас здесь сосредоточено около половины всех видов *Porphyrophora* (48,9%) и большая часть видов *Neomargarodes* (37,5%). Из числа архаичных реликтов здесь необходимо отметить два близких вида – куроараксинского *Porphyrophora hamelii* и кумистанского *P. synodontis*, а также туранского *P. sophorae*, ирано-туранского *Neomargarodes chondrillaе* и сахаро-туранского *N. aristidae*. В современную геологическую эпоху идет освоение этими родами пустынной биоты и заселение аридных восточных частей Евразии.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Morrison H. A classification of the higher groups and genera of the Coccid family Margarodidae // Techn. Bull. U.S. Depart. of Agr. 1928. V.52. 240 p.
2. Борхсениус Н.С. Червецы и щитовки СССР (Coccoidea) // Определители по фауне СССР. М.; Л., 1950. № 32. 250 с.
3. Борхсениус Н.С. К вопросу о путях эволюции Coccoidea (Insecta, Homoptera) // Зоол. журн. 1956. Т. 35, № 4. С. 546-553.
4. Борхсениус Н.С. Об эволюции и филогенетических связях Coccoidea (Insecta, Homoptera) // Зоол. журн. 1958. Т. 37, № 5. С. 765-780.

5. Данциг Е.М. Кокциды Дальнего Востока СССР (Homoptera, Coccinea) с анализом филогении кокцид мировой фауны. Л.: Наука, 1980. 367 с.
6. Beardsley J.W. A new fossil scale insect (Homoptera: Coccoidea) from Canadian amber // Psyche. 1969. V.3. P. 270-279.
7. Ferris G.E. A forgotten genus of the family Margarodidae from Baltic amber. // Microentomology. 1941. V. 6. P. 6-10.
8. Koteja J. The Baltic amber Matsucoccidae (Homoptera, Coccinea) // Ann. Zool. 1984. V. 37, N 19. P. 437-496.
9. Koteja J. *Inka minuta* gen. et sp. n. (Homoptera, Coccinea) from Upper Cretaceous Taumyrian amber. // Ann. Zool. 1989. V.43. P. 77-101.
10. Синицын В.М. Палеогеография Азии. Л.: Изд-во АН СССР, 1962.
11. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука. 1978. 247 с.
12. Yang C. Studies on Margarodidae (Homoptera, Coccoidea) // Entomotaxonomica. 1979. V.1, N1. P.35-48.

#### Резюме

Қазіргі *Porphyrophora* және *Neomargarodes* морфологиялық талдауы мен таралуы, олардың оңтүстік-африкалық, оның ішінде Каптық шығу тегі екенін көрсетеді. Қазіргі Иран-Тұран қалдық түрлері бұл облысқа осы жерден мұхиттың кетуіне байланысты, миоцен соңы – неоген басында келген. Онан әрі Иран-Тұран облысы Палеарктикада *Porphyrophora* және *Neomargarodes* түр туу орталығына айналды.

#### Summary

The morphological analyse and current distribution of *Porphyrophora* and *Neomargarodes* show its South-African (Cape area) origination. In recent conditions in Iran-Turan region some relic forms were found, they have less archaic structure than South-African relics. Iran-Turan area became a center of speciation for Margarodini.