

Миниатюрные двукрылые — современники динозавров

Е.А.Макарченко

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (Владивосток, Россия)

Статья посвящена истории открытия, биологии и экологии уникальных двукрылых насекомых размером всего 2 мм, которые были определены в отдельный род *Nymphomyia* семейства Nymphomyiidae. В мировой фауне их всего девять видов, которые дожили почти без изменений до наших дней с мелового периода третичного времени, а то и с более ранних времен.

Ключевые слова: нимфомийиды, *Nymphomyia*, двукрылые (Diptera).

История появления семейства нимфомийид (Nymphomyiidae) в системе двукрылых насекомых (Diptera) началась в марте 1932 г., когда японский диптеролог Масааки Токунага (Masaaki Tokunaga), прогуливаясь вечером в ботаническом саду Киотского императорского университета, увидел огромное облако мелких белых насекомых. Они роились над горным ручьем Кибунэ и как манная крупа сыпались с неба на прибрежные камни. Поскольку профессиональные энтомологи обычно гуляют с сачком, то часть этого роя была отловлена, а при дальнейшем изучении содержимого сач-



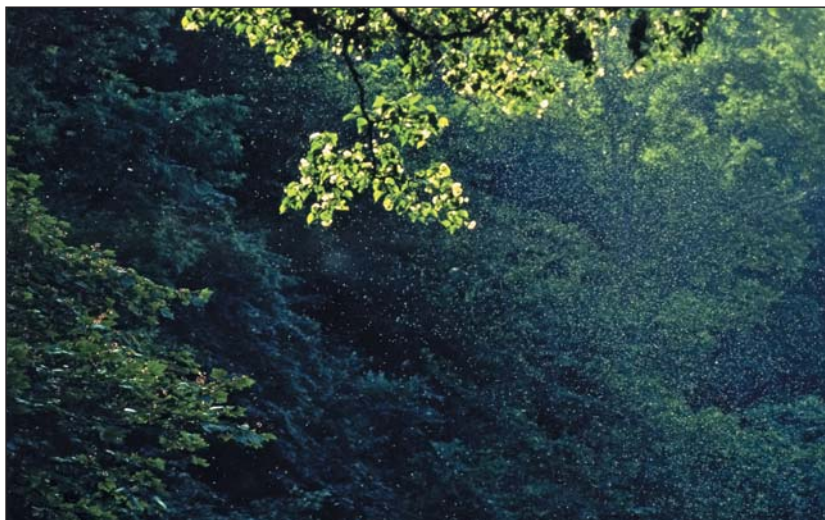
Евгений Анатольевич Макарченко, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, руководитель лаборатории пресноводной гидробиологии Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН. Область научных интересов: таксономия, систематика, биология и зоогеография амфибиотических насекомых отряда двукрылых (Diptera) Восточной Азии — комаров-звонцов (Chironomidae), нимфомийид (Nymphomyiidae) и деутерофлебиид (Deuterophlebiidae).
e-mail: makarchenko@biosoil.ru

ка оказалось, что пойманы неизвестные науке двукрылые. Они напоминали их лишь отдельными чертами строения, но сблизить этих насекомых с какими-то современными представителями от-



Нимфомийиды на прибрежном камне.

Фото С.Сато

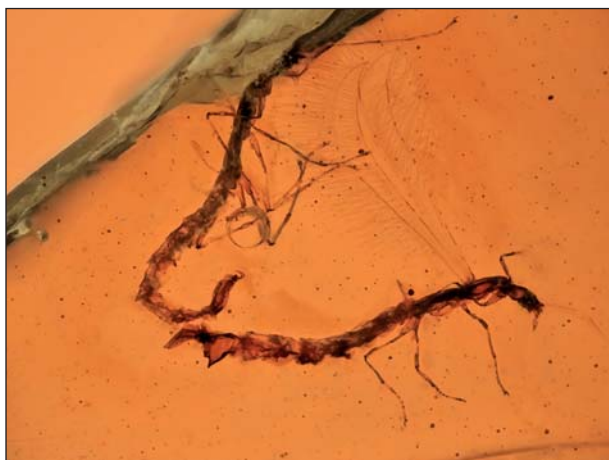


Роение нимфомийид на р.Кедровая заповедника «Кедровая Падь» (Южное Приморье; вверху) и на р.Канна о-ва Хонсю (Япония).

Фото Ю.Шибнева и С.Сато.

ряда Diptera было трудно. Токунага дал им японское имя «ханека» и, исследовав их морфологию и анатомию, определил в самостоятельное семейство Nymphomyiidae, в которое поместил род *Nymphomyia* с видом *N.alba* [1–4].

Позже своеобразие нимфомийид отметили и другие диптерологи, в первую очередь Б.Б.Родендорф (1904–1977) – основатель отечественной школы палеоэнтмологии. Борис Борисович считал нимфомийид филогенетическим реликтом, вероятно, первичной группы двукрылых, близкой к формам из верхней Юры. Он поделил отряд Diptera на два подотряда – Nymphomyiina (= Archidiptera) и Muscina (= Eudiptera). Подотряд Nymphomyiina включал в себя три инфраотряда, из которых только один – Nymphomyiomorpha с семейством Nymphomyiidae – был представлен в современной фауне [5–7]. Предположения Родендорфа об их архаичности недавно подтвердили немецкие коллеги Р.Вагнер (Rüdiger Wagner) и П.Мюллер (Patrick Müller), обнаружившие имаго *Nymphomyia alissae* в меловом бирманском янтаре [8]. Ископаемый вид хорошо укладывается в диагноз рода и отличается от современных представителей лишь строением



Нимфомийиды *Nymphomyia alissae* в бирманском янтаре [8].

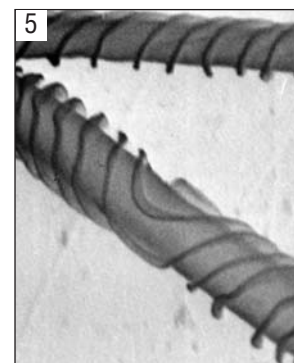
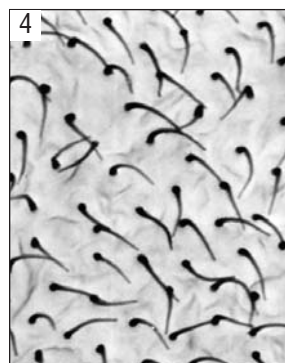
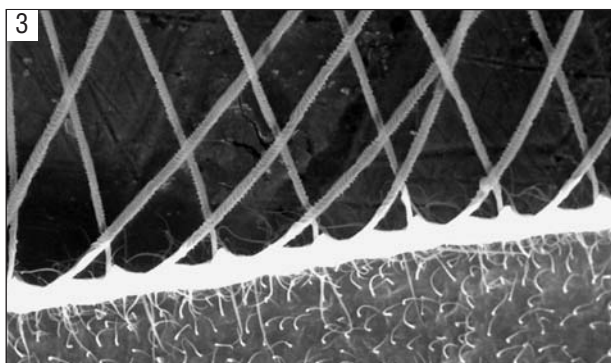
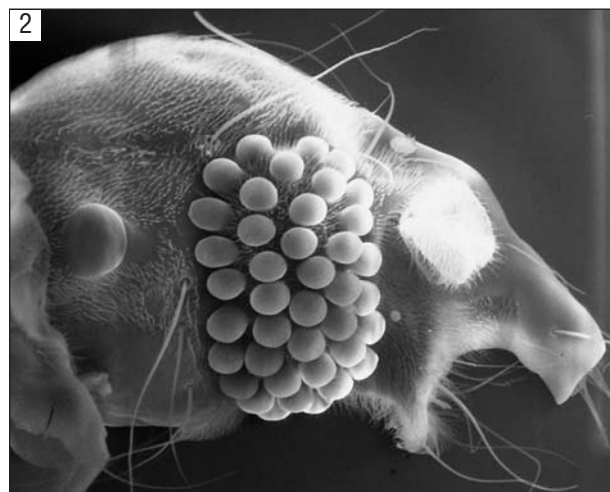
гениталий, что, впрочем, характерно и для всех ныне живущих видов, самцы и самки которых различаются только по этому признаку.

Что же такого особенного в строении нимфомийид?

Имаго этих мелких амфибиотических насекомых редко превышают длину 2.5 мм и имеют удлиненную цилиндрическую форму тела. Сложные глаза широко расставлены дорсально и слиты вентрально позади ротового отверстия. Дистально голова вытянута в виде широкого, загнутого вниз рыльца, несущего на нижней поверхности ротовое отверстие, а на верхней — пару специализированных антенн. Простые глазки и затылочное отверстие крупные. Грудь большая, удлиненная; крылья узкие, длинные, бумеранговидные, жилкование редуцировано и состоит из нескольких неясных жилок. Край крыла с «опахалом» из длинных бичевидных щетинок, которые, видимо, играют важную роль в своеобразном полете насекомого.

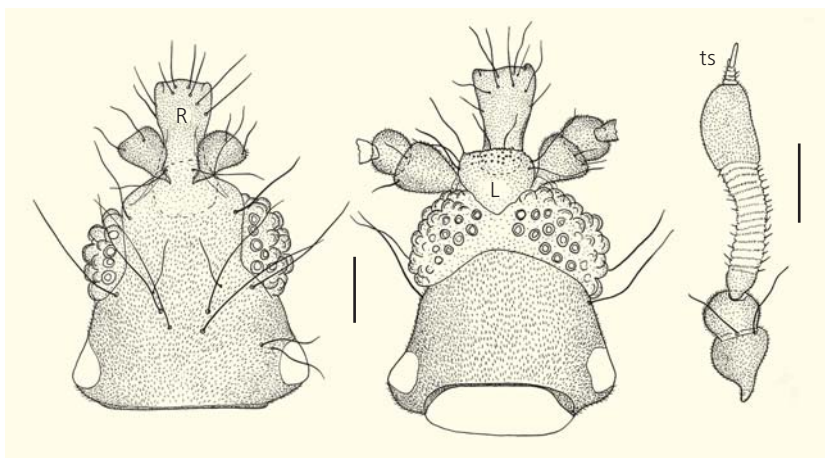
По моим наблюдениям, нимфомийиды совершают крыльями не колебательные движения вверх-вниз, а круговые — вокруг своей оси, при этом утратили способность их складывать и отводить назад. Тазики, бедра и голени ног разделены на дистальные и проксимальные отделы. Для брюшка характерно развитие на различных сегментах особых парных паратергальных отростков, сильное развитие крупных церок, наряду с гонококситами и гоностилиями.

Куколка удлиненная, червеобразная, с резко выраженной прогнатной головой (ротовые придатки направлены вершинами вперед), параллельно-крайними чехлами крыла, которые короче брюшка, прилегают к телу и не прикрывают чехлов ног. Чехлы ног расположены не рядом друг с другом. Сегменты брюшка покрыты тонкой скульптурой в виде сетки многоугольников и мелких шипиков. Конеч брюшка несет чехлы для церок (у обоих полов) и кокситов (у самцов); чехлы церок оканчиваются склеротизованным острием, чехлы кокситов несут по крупному треугольному острому шипу.

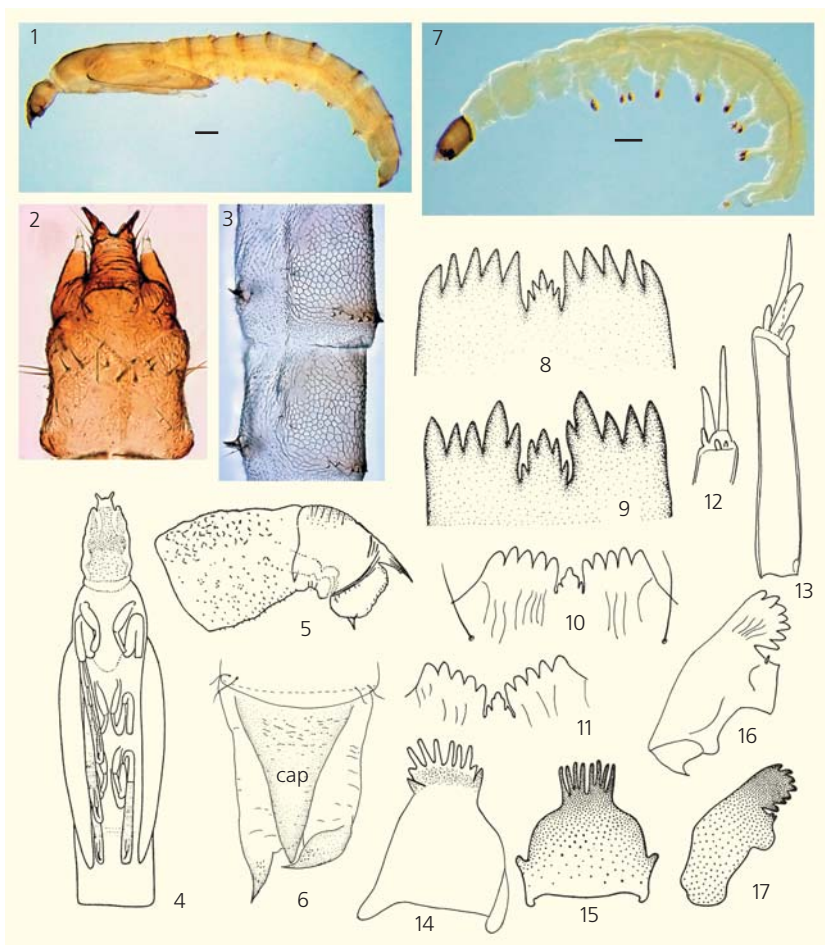


Микрофотографии нимфомийид: 1 — взрослый самец *Nymphomyi kannasatoi*; 2 — голова *N. levanidovae*; 3 — край крыла с бичевидными щетинками; 4 — микротрихии крыла; 5 — бичевидная щетинка «опахала» на большом увеличении.

Фото С.Сато (1) и Е.Макарченко



Прорисовки головы (вид сверху и снизу; R — рostrум, L — нижняя губа) и антенна (ts — сенсилла терминального членика). Размер масштабных линеек — 50 мкм.



Куколка (1–6) и личинка (7–17) *Nymphomyia kannasatoi* (1–3, 7, 8), *N. levanidovae* (4, 5), *N. kaluginae* (6, 10–14, 16), *N. alba* (9) и *N. rohdendorfi* (15, 17): 1 — общий вид куколки; 2 — голова; 3 — сегменты VI–VII брюшка, сбоку; 4 — голова и грудь, снизу; 5 — конец брюшка, сбоку; 6 — то же, снизу; 7 — общий вид личинки; 8–11 — ментум; 12 — вершина антенны; 13 — антенна; 14, 15 — гипофаринкс; 16–17 — мандибула. Размер масштабной линейки — 100 мкм.

Личинка червеобразная, тело из 13 хорошо различимых сегментов. Три грудные сегмента лишены придатков. Брюшные сегменты I–VII и IX несут по паре длинных трехчлениковых ложноножек, на вершине которых находятся коготки и крючья. Голова яйцевидная, бледно-желтая или коричневая, несет вблизи заднего края пару личиночных глазков. Антенны короче половины длины головы: их базальный членик прямой, цилиндрический, дистальный отдел состоит из 4 коротких и плоских придатков. Мандибулы в виде совков, по краю с 7 зубцами. Обращенный вперед край ментума зубчатый: срединный зубец трех- или пятилопастный, боковых зубцов по 5 с каждой стороны. Гипофаринкс широкий у основания, на вершине с гребнем из 8–10 тонких зубцов.

Из анатомических особенностей нимфомийид следует отметить наличие замкнутой трахейной системы, присутствие у имаго восьми свободных грудных ганглиев и очень крупного надглоточного.

Распространение

В настоящее время в мировой фауне известно девять видов нимфомийид. *Nymphomyia alba*, описанная Токунага в Японии, встречается также на российском Дальнем Востоке (о.Кунашир), *N. walkeri* обитает также на востоке Канады и США, *N. brundini* — в Восточных Гималаях, *N. levanidovae* — в Южном Приморье и верхнем течении р.Бикин, *N. rohdendorfi* — в бассейнах рек Амур и Колыма, Чукотка, *N. dolichozeza* — на востоке США, *N. holoptica* — в Гонконге, *N. kaluginae* — в бассейне р.Зей, притока Амура, *N. kannasatoi* — на о.Хонсю и Южном Сахалине [9–11]. Кроме того, куколки *Nymphomyia* sp. обнаруже-

ны на Северном Алтае Монголии [12]. Также известны два ископаемых вида по имаго — *N.succina* из эоцена (балтийский янтарь) [13], *N.alissae* из мела (бирманский янтарь) [8] — и один (*Nymphomyia* sp.) по остаткам субфоссильных личинок из донных осадков оз.Орон Иркутской обл. [14].

Более половины известных видов (пять из девяти) обитает на российском Дальнем Востоке и сопредельной территории. Первый «российский» вид — *N.levanidovae* — был описан в 1974 г. Б.Б.Родендорфом и Н.С.Калугиной [15] и назван в честь Ии Михайловны Леванидовой, известного гидроэнтомолога лаборатории пресноводной гидробиологии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (Владивосток). Интересна история «обнаружения» этого вида. В 70-е годы прошлого века лаборатория членистоногих Палеонтологического института АН СССР, которой руководил Б.Б.Родендорф, располагалась в подвальном помещении жилого дома на Малой Полянке в Москве и была духовным центром палеоэнтомологов и просто энтомологов СССР. Здесь, за круглым столом и чашкой чая, собирались и молодые, и известные ученые со всей страны и вместе с Борисом Борисовичем и его сотрудниками — А.Г.Пономаренко, А.П.Расницыным, Н.С.Калугиной, В.В.Жерихиным, И.Д.Сукачевой и др. — обсуждали проблемы происхождения и эволюции насекомых, строили гипотезы и шумно обсуждали их. Ия Михайловна во время командировок в Москву часто бывала на Малой Полянке и участвовала в «чаепитии» за круглым столом. Однажды речь зашла о нимфомийидах, и Борис Борисович с сожалением заметил, что в России до сих пор не обнаружены эти уникальные двукрылые и в своих работах приходится использовать только литературные данные Токунаги. Ия Михайловна попросила показать рисунки и описание нимфомийид из работы японского коллеги и после просмотра заявила, что куколки и личинки похожих двукрылых уже несколько лет попадают в пробах бентоса из предгорных рек Южного Приморья и стоят в коллекционной неопределенными. Это было сенсацией для всех присутствующих. В переданном Леванидовой материале попались зрелые куколки, из которых Н.С.Калугина отпрепарировала взрослых насекомых, и вместе с Борисом Борисовичем опубликовала статью с описанием трех стадий развития *N.levanidovae*. Находка нового вида нимфомийид на Дальнем Востоке подтолкнула меня, начинающего диптеролога, к поиску новых видов этих уникальных насекомых, а также новых местонахождений известных видов.

И вот, тремя годами позже я случайно поймал второй новый вид и назвал его в честь Бориса Бори-

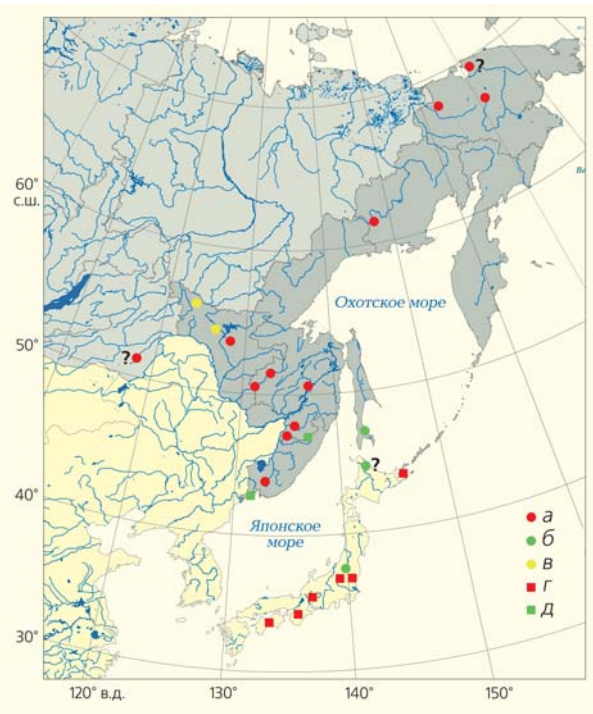


Схема распространения нимфомийид на Дальнем Востоке и сопредельной территории: а — *N.rohdendorfi*, б — *N.kanasatoi*, в — *N.kaluginae*, г — *N.alba*, д — *N.levanidovae*.

совича Родендорфа *N.rohdendorfi* Makarchenko [16]. У Михаила Анчарова в «Теории невероятности» как-то прочитал, что «случайность — это проявление и дополнение необходимости». Так оно и есть. Летом 1977 г. я работал на стационаре «Абориген» Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (Магадан), которым руководил Д.И.Берман. Для стационара было выбрано уникальное место в горном районе — недалеко от хребта Большой Аннгачак с пиками Абориген, Властный и другими, в бассейне Верхней Колымы, а точнее — Тенькинском районе Магаданской области, рядом с поселком Сибик-Тыэллах, примерно в 5 км от берега Колымы. В задачу моих исследований входил сбор материала по фауне беспозвоночных чистых горных водотоков и тех, на которых много лет происходила добыча золота. Кроме отбора гидробиологических проб на водотоках в окрестностях стационара, один раз удалось выбраться на Колыму и на моторной лодке дойти до ее левого притока р.Анюрادات, не подверженному антропогенному воздействию, и взять там качественные и количественные пробы зообентоса. При камеральной обработке этих проб в лаборатории уже во Владивостоке я обнаружил зрелых куколок и личинок нового вида *N.rohdendorfi*. Так же, как и для *N.levanidovae*, описания имаго самцов и самок были выпол-

нены по особям, извлеченным из зрелых куколок. С препаратами и описанием нового вида я прилетел в декабре 1977 г. в Москву и пришел на Малую Полянку, но, к сожалению, уже не смог поделиться радостной новостью с Борисом Борисовичем. Его не стало 21 ноября.

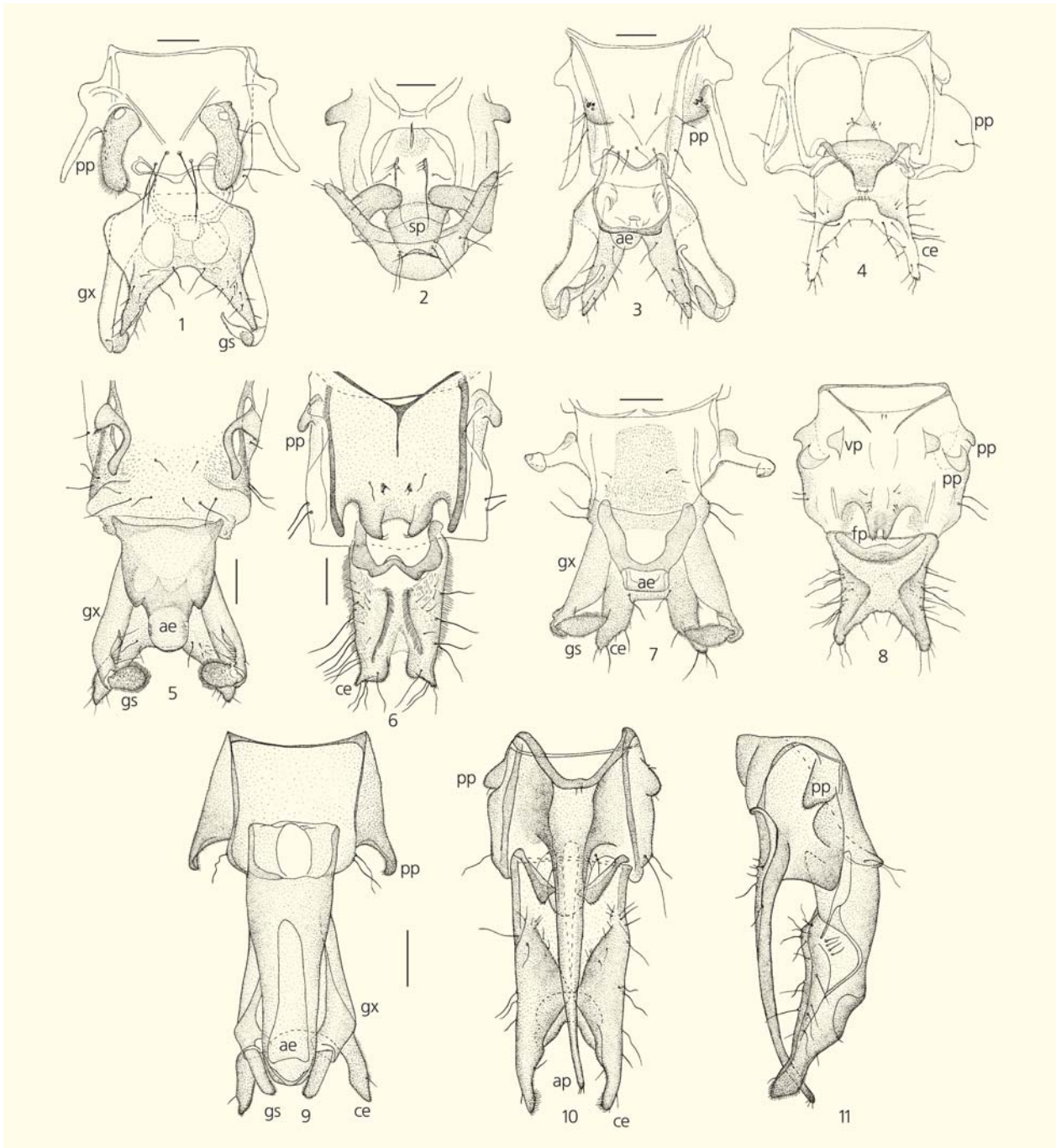
Позднее, благодаря работам магаданских коллег из Института биологических проблем Севера ДВО РАН Е.А.Хаменковой, И.А.Засыпкиной и В.Л.Самохвалова на водотоках Магаданской области и Чукотки, удалось получить имагинальный материал для *N.rohdendorfi* и значительно расширить его ареал. К слову, ряд находок этого вида в бассейне Верхней Колымы и Чукотки был сделан с подачи золотопромышленных компаний, которые заказывали магаданским гидробиологам экологические обследования водотоков, в бассейнах которых добывают золото. В отобранных пробах зообентоса попадались как взрослые бескрылые особи, так и куколки с личинками. Сходная ситуация произошла и с третьим новым видом *N.kaluginae*, описанным мной из Амурской области и названным в честь Надежды Сергеевны Калугиной — известного российского диптеролога, редактора моих первых статей и книги по хинономидам Дальнего Востока, замечательного и отзывчивого человека, сыгравшего большую роль в моем становлении как таксономиста-хинономидолога [10]. При проведении заказных работ от золотопромышленников по изучению экологической ситуации некоторых водотоков бассейна р.Зея в 2009 г. сотрудником Хабаровского филиала ТИНРО-центра (Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии) Д.В.Коцюком были отобраны пробы зообентоса, в которых попались бескрылые самцы и самки *N.kaluginae*. Примерно в то же время вместе с сотрудниками нашей лаборатории (Т.М.Тиуновой и В.А.Тесленко) мы собрали в р.Б.Гармакан Зейского заповедника зрелых куколок и личинок этого вида, идентифицировали их методом ДНК-баркодинга и подробно описали все стадии развития насекомого.

Обнаружение двух видов нимфомийид, *N.rohdendorfi* и *N.kaluginae*, в реках Чукотки, бассейнах Верхней Колымы и Амура, где добывают золото, неожиданно навело на мысль о потенциальной возможности использовать этих архаичных двукрылых насекомых в качестве индикаторов «золотоносных водотоков». Но для реализации этого предположения необходимы дополнительные специальные исследования, в том числе и по влиянию отходов золотодобывающей промышленности на выживаемость этих редких беспозвоночных жи-

вотных. А может быть, это просто совпадение или бред моей фантазии, потому что позже, при проведении обследования «незолотоносных» рек бассейна р.Амур в Хабаровском крае и Амурской области сотрудниками Института водных и экологических проблем ДВО РАН (Хабаровск) С.Е.Сиротским и Н.М.Яворской, а также автором, оказалось, что *N.rohdendorfi* живет во многих предгорных и горных реках Среднего и Нижнего Амура. Собранный дополнительный материал на этих водотоках позволил сделать подробное переописание вида, изучить его биологию и этологию, сделать анализ ДНК, без которого почти невозможно отличить личинок от таковых других видов [17, 18]. Замечу, что еще в 1996 г. я попытался идентифицировать личинок, собранных в Японии на Хонсю и Хоккайдо, по морфологическим признакам и определил их принадлежность к *N.alba* и *N.rohdendorfi* [19]. После получения данных ДНК-баркодинга выяснилось, что первый вид я определил правильно, а второй образец относится к близкому *N.rohdendorfi* виду, как оказалось, новому для науки — *N.kannasatoi*, населяющему предгорные и горные реки Японии и Южного Сахалина. Материалом для описания этого вида я полностью обязан японскому фотографу-анималисту и нимфомийидному фанату Сейджи Сато (Seiji Sato). Именно он сначала прислал чудесные фотографии имаго, а потом собрал их в р.Канна (префектура Гунма на о.Хонсю). Сравнение этого материала на морфологическом и молекулярно-генетическом уровнях показало, что в Японии живет не только *N.alba*, но и новый вид *N.kannasatoi*, близкий к *N.rohdendorfi* и населяющий также предгорные водотоки Южного Сахалина [11]. Вид назван в честь С.Сато и по имени реки Канна, где был собран.

Не без внимания остался и второй, а точнее первый японский вид, *N.alba*. Он был собран не только в Японии, но и в России, на о.Кунашир (Курильские острова) сотрудниками Федерального научного центра биоразнообразия ДВО РАН Т.М.Тиуновой в 1989 г. и Ю.Н.Сундуковым в 2013 г. Эти сборы позволили переписать имаго с использованием молекулярно-генетического метода [20].

Проанализировав данные по морфологии пяти дальневосточных видов, четырех из них по сходству строения гениталий самцов и самок я объединил в две группы — *Nymphomyia* gr. *alba* с видами *N.alba* и *N.levanidovae*, а также *N. gr. rohdendorfi*, в которую включил *N.rohdendorfi* и *N.kannasatoi*. Особи пятого вида имеют очень своеобразные гениталии и не могут быть помещены в эти группы из-за наличия у самки на стерните VIII длинного анального отростка. Подобный анальный отросток отсутствует



Сегмент VIII и гениталии самцов (1, 3, 5, 7, 9) и самок (2, 4, 6, 8, 10, 11) *Nymphomyia alba* (1, 2), *N. levanidovae* (3, 4), *N. rohdendorfi* (5, 6), *N. kannasatoi* (7, 8) и *N. kaluginae* (9–11): ae — эдеагус; ap — анальный отросток; ce — церки; gs — гоностиль; gx — гоноксит; pp — паратергальный отросток. Масштабная линейка — 50 мкм.

как у самок, так и у самцов известных видов. Полученные Л.И.Гундериной предварительные и до конца не опубликованные результаты ДНК-баркодинга нимфомийид немного иначе трактуют сходство дальневосточных видов. Так, из построенного ею на основании эволюционных дистанций между нуклеотидными последовательностями гена *COI NJ*

дерева филогенетических связей пяти видов видно, что *N. kannasatoi* ближе к *N. alba* и *N. levanidovae*, чем к *N. rohdendorfi*.

При описании находок нимфомийид в пробах зообентоса я указывал на то, что самцы и самки взрослых насекомых были без крыльев. Это связано с особенностями биологии этих двукрылых.

Жизненный цикл

После вылета имаго нимфомийид роятся на высоте 1–5 м, создавая скопления как минимум из нескольких сотен особей, здесь же в воздухе они спариваются. Затем копулирующие пары опускаются на сырые камни или поверхность воды, теряют



Копулирующая пара *N. kannasatoi* (1); кладка на анальном сегменте самца *N. rohdendorfi* (2); сброшенные крылья (3).

Фото С.Сато и Е.Макарченко

крылья, погружаются в воду и какое-то время (по крайней мере несколько часов) живут на камнях в водотоке. В это время самка откладывает яйца, причем часто кладку яиц она приклеивает на конец брюшка самца. По завершении массового роения забереги реки покрыты большим количеством сброшенных крыльев. Роение нимфомийид происходит в вечерние часы, часто на закате при тихой погоде. Если поднимается ветер, они переживают его на прибрежных камнях.

Процесс вылета взрослых нимфомийид посчастливилось наблюдать и зарегистрировать Н.М.Яворской для *N. rohdendorfi* на р.Половинка (бассейн р.Амур) недалеко от Хабаровска [18]. Роение происходило на высоте 1–6 м. Насекомые держались практически над урезом воды, предпочитая 1–2-метровую береговую зону водотока. «Брачные танцы» начинались после 19 ч и активно продолжались до заката солнца (21 ч 30 мин). В тихую солнечную погоду роение было массовым и активным, в ветреную и немного пасмурную — единичным и очень слабым, причем нимфомийиды летали, главным образом, на высоте 0.5–1 м над поверхностью воды. Во время дождя и сильного ветра насекомые не роились. При слабом ветре рой «разлетался» и примерно через 5–7 минут вновь образовывался на высоте более 1 м над рекой, быстро поднимаясь вверх. Максимальный размер роя, состоящего из тысяч особей самцов и самок, в диаметре достигал около 2 м и имел шарообразную форму. Роящиеся насекомые издавали еле слышный шуршащий звук. Нимфомийиды спаривались в воздухе около 15 минут, затем опускались на прибрежные камни и в воду, после чего теряли крылья.

Жизненный цикл *N. rohdendorfi* и *N. kannasatoi* унивольтинный (одно поколение в сезон). Вылет имаго первого вида в водотоках бассейна р.Амур происходит в основном с конца мая до конца второй декады июня, в некоторых районах — с начала до середины июля при температуре воздуха от 17°C до 25°C, воды — от 8°C до 16°C. Взрослые насекомые *N. kannasatoi* в р.Канна на Хонсю (Японии) роятся весной — с конца марта до первой половины апреля. На Южном Сахалине в р. Белая этот процесс начинается в середине июня и массовый вылет заканчивается в конце июля. В этот период температура воды в реке 8–15.4°C. Однако, судя по данным количественного учета зообентоса р.Белая, лёг может продолжаться до середины октября.

У *N. levanidovae* в Южном Приморье жизненный цикл бивольтинный. Массовый вылет особей первой генерации в р.Кедровая заповедника «Кедровая Падь» происходит с конца мая до начала июля при температуре воды 10.2–19°C, второй ге-



Места обитания *N. rohdendorfi* на р.Интриган (бассейн Верхней Колымы; вверху) и на р.Макча (бассейн р.Зeya).

Фото Е.Хаменковой и Е.Макарченко

нерации — с начала сентября до начала ноября при температуре воды 8.5–13.8°C. Взрослые насекомые встречаются и в период между массовыми вылетами.

Личинки и куколки нимфомийид населяют холодные предгорные и горные реки с быстрым течением, высоким содержанием кислорода в воде, низкой удельной электропроводностью и величиной рН от слабокислой до слабощелочной, поселяясь в основном на каменистых и гравийно-галечниковых грунтах, которые часто покрыты водорослями. Личинки ведут подвижный образ жизни, передвигаясь по камням с помощью ложноножек брюшка, питаются микроскопическими водорослями, соскабливая их с поверхности камней. Куколки и взрослые насекомые не питаются.

* * *

Все описанное в этом рассказе указывает на уникальность нимфомийид — высокоспециализированных двукрылых насекомых. Эти ныне живущие современники динозавров — филогенетические и географические реликты, широко распространенные в Голарктике в третичное время и сохранившиеся в виде отдельных локальных популяций. ■

Литература / References

1. Tokunaga M. A remarkable Dipterous insect from Japan, *Nymphomyia alba*, gen. et sp. nov. Annot. Zool. Jpn. 1932; 13: 559–569. Available at: <http://ci.nii.ac.jp/lognavi?name=nels&lang=en&type=pdf&id=ART0003821526>.
2. Tokubaga M. A morphological study of a Nymphomyiid fly. Philippine Journal of Science. 1935; 56: 127–214.
3. Tokunaga M. On the pupae of the nymphomyiid fly (Diptera). Mushi. 1935; 8: 44–52.
4. Tokunaga M. The central nervous, tracheal, and digestive systems of a nymphomyiid fly. Philippine Journal of Science. 1936; 59: 189–216.
5. Родендорф Б.Б. Историческое развитие двукрылых насекомых. Тр. ПИН АН СССР. М., 1964; 100. [Rohdendorf B.B. The historical development of dipterous insects. Transactions of the Paleontological Institute, USSR Academy of Sciences. Moscow, 1964; 100. (In Russ.).]
6. Родендорф Б.Б. Система и филогенез двукрылых. Систематика и эволюция двукрылых насекомых. Ред. К.В.Городкова. Л., 1977; 81–88. [Rohdendorf B.B. System and Phylogenes of Diptera. Systematics and Evolution of Dipterous Insects. K.V.Gorodkova (ed.). 1977; 81–88. (In Russ.).]
7. Родендорф Б.Б. Отряд Muscida. Двукрылые. Историческое развитие класса насекомых. Тр. ПИН АН СССР. 1980; 178: 112–122. [Rohdendorf B.B. Muscida. Diptera. The historical development of the Class Insecta. Transactions of the Paleontological Institute, USSR Academy of Sciences. 1980; 178: 112–122. (In Russ.).]
8. Wagner R., Müller P. The oldest of the rare: A new species of the family Nymphomyiidae (Diptera) from Burmese amber. Zootaxa. 2020; 4763(2): 287–293. DOI:10.11646/zootaxa.4763.2.11.

9. Courtney G.W. Biosystematics of the Nymphomyiidae (Insecta, Diptera): life history, morphology, and phylogenetic relationships. Smithsonian contributions to zoology. Washington, 1994; 550.
10. Макаренко Е.А. *Nymphomyia kaluginae* sp.n. — новый представитель архаичных двукрылых (Diptera, Nymphomyiidae) из бассейна реки Амур (российский Дальний Восток). Евразийский энтомолог. журн. 2013; 12(3): 291–296. [Makarchenko E.A. *Nymphomyia kaluginae* sp.n. — a new species of archaic Diptera (Nymphomyiidae) from Amur River basin (Russian Far East). Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). 2013; 12(3): 291–296. (In Russ.).]
11. Макаренко Е. А., Гундерина Л. И., Сато С. Морфологическое и молекулярно-генетическое описание *Nymphomyia kannasatoi* sp.n. (Diptera, Nymphomyiidae) из Японии и Южного Сахалина, с данными по биологии вида. Евразийский энтомолог. журн. 2014; 13(6): 535–544. [Makarchenko E.A., Gunderina L.I., Sato S. Morphological description and DNA barcoding of *Nymphomyia kannasatoi* sp.n. (Diptera, Nymphomyiidae) from Japan and South of Sakhalin Island, with data on biology of species. Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). 2014; 13(6): 535–544. (In Russ.).]
12. Hayford B., Bouchard W. First record of Nymphomyiidae (Diptera) from Central Asia with notes on novel habitat for Nymphomyiidae. Proceedings of the Entomological Society of Washington. 2012; 114(2): 186–193.
13. Wagner R., Hoffeins C., Hoffeins H.W. A fossil nymphomyiid (Diptera) from the Baltic and Bitterfeld amber. Systematic Entomology. 2000; 25: 115–120.
14. Enushchenko I.V., Makarchenko E.A. Discovery of *Nymphomyia* larval remains (Insecta: Diptera: Nymphomyiidae) in five hundred year-old bottom sediments of Oron lake (Eastern Siberia, Russia). Invertebrate Zoology. 2019; 16(3): 219–225.
15. Родендорф Б.Б., Калугина Н.С. Находка своеобразных двукрылых нимфомийид (Diptera, Nymphomyiidae) в Приморье. Энтомологическое обозрение. 1974; 53(3): 686–694. [Rodendorf B.B., Kalugina N.S. Finding of peculiar nymphomyiids (Diptera, Nymphomyiidae) in Primorye. Entomological review. 1974; 53(3): 686–694. 1974; 53(3): 686–694. (In Russ.).]
16. Макаренко Е.А. *Nymphomyia rohdendorfi* sp.n. — новый вид архаичных насекомых (Diptera, Nymphomyiidae) из бассейна Верхней Колымы. Зоологический журнал. 1979; 58: 1070–1073. [Makarchenko E.A. *Nymphomyia rohdendorfi* sp.n. — a new species of archaic Diptera (Nymphomyiidae) from Upper Kolyma. Zoologicheskii zhurnal (Russian Zoological Journal). 1979; 58(11): 1070–1073. (In Russ.).]
17. Макаренко Е.А., Гундерина Л.И. Морфологическое и молекулярно-генетическое переписание *Nymphomyia rohdendorfi* Makarchenko, 1979 (Diptera, Nymphomyiidae) из бассейна р. Амур (российский Дальний Восток). Евразийский энтомолог. журн. 2012; 11(2): 17–25. [Makarchenko E.A., Gunderina L.I. Morphological redescription and DNA barcoding of *Nymphomyia rohdendorfi* Makarchenko, 1979 (Diptera, Nymphomyiidae) from Amur River basin (Russian Far East). Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). 2012; 11(2): 17–25. (In Russ.).]
18. Яворская Н.М., Макаренко Е.А. Новые данные по таксономии, распространению и биологии архаичных двукрылых *Nymphomyia rohdendorfi* Makarchenko, 1979 (Diptera, Nymphomyiidae). Евразийский энтомолог. журн. 2015; 6(14): 523–531. [Yavorskaya N.M., Makarchenko E.A. New data on taxonomy, distribution and biology of archaic *Nymphomyia rohdendorfi* Makarchenko, 1979 (Diptera, Nymphomyiidae). Evraziatskii Entomologicheskii Zhurnal (Euroasian Entomological Journal). 2015; 14(6): 523–531. (In Russ.).]
19. Makarchenko E.A. Some remarks on distribution of the Far Eastern Nymphomyiidae (Diptera). Makunagi. Acta Dipterologica. 1996; 19: 22–25.
20. Макаренко Е.А., Гундерина Л.И. Обзор архаичных двукрылых нимфомийид (Diptera, Nymphomyiidae) Дальнего Востока и сопредельной территории с переписанием *Nymphomyia alba* Tokunaga и *N.levanidovae* Rohdendorf et Kalugina на основе морфологических и молекулярно-генетических данных. Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2019; 1: 72–82. [Makarchenko E.A., Gunderina L.I. Review of the archaic nymphomyiid fly (Diptera, Nymphomyiidae) in the Far East and the adjacent territory, with *Nymphomyia alba* Tokunaga and *N.levanidovae* Rohdendorf et Kalugina morphologically and molecular-genetically redescribed. The Bulletin of the North-Eastern Scientific Center. 2019; 1: 72–82. (In Russ.).]

Tiny Diptera — Contemporaries of the Dinosaurs

E.A. Makarchenko

Federal Research Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences (Vladivostok, Russia)

The article is devoted to the discovery, biology, and ecology of unique Diptera insects only 2 mm in size. They were identified as a separate genus *Nymphomyia* of the family *Nymphomyiidae*. There are only nine species of this genus in the world fauna, which have survived almost unchanged to the present days from the Cretaceous period of the Tertiary Period, or even from the earlier times.

Keywords: *Nymphomyiida*, *Nymphomyia*, Diptera.