

На правах рукописи

Перепечаенко Владимир Леонидович

**НАЕЗДНИКИ-БРАКОНИДЫ ТРИБЫ DASNUSINI
(HYMENOPTERA, BRACONIDAE, ALYSIINAE)
УКРАИНЫ**

Специальность: 03.00.09 – энтомология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2009

Работа выполнена в учреждении Российской академии наук
Южный научный центр РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Белокобыльский Сергей Александрович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Сугоняев Евгений Семенович

кандидат биологических наук
Дубовиков Дмитрий Александрович

Ведущая организация: Белгородский государственный
университет

Защита состоится « » _____ 2009 г. в ____ ч. на заседании диссертационного
совета Д 002.223.01 при Учреждении Российской академии наук Зоологическом ин-
ституте РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 1.

Факс: (812) 328-29-41.

E-mail: brach@zin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Зоологического института РАН.

Автореферат разослан « » _____ 2009 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,

доктор биологических наук
Овчинникова Ольга Георгиевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Бракониды – одно из крупнейших семейств наездников отряда Hymenoptera. В мировой фауне описано около 20000 видов, относящихся более чем к 600 родам и 50 подсемействам (Quicke, van Achterberg, 1990; Белокобыльский, Тобиас, 1998). В подсемействе Alysiiinae известно около 2500 видов из 110 родов, из них к трибе Dacnusiini относится около 800 видов 34 рецентных родов. Многочисленность ализиин можно объяснить их трофическими связями исключительно с Diptera – одним из крупнейших и очень полиморфным отрядом насекомых.

Дакнузины изучены очень неравномерно, причем большинство их видов (около 400) известно из Европы, фауна которой изучалась почти 200 лет. Несмотря на это в конце XX века с этого континента было описано 8 новых таксонов родового ранга, что составляет четвертую часть от всех палеарктических родов (Тобиас, 1979, 1985, 1986, 1999; Перепечаенко, 1997а, 1999а, 1999б, 2000а, 2000б). По фауне дакнузин Украины до последнего времени существовали лишь незначительные сведения по отдельным таксонам (Тобиас, 1986г; Тобиас, Перепечаенко, 1992; Перепечаенко, 1994г, 1998), в том числе описанным как новые для науки (Telenga, 1935; Перепечаенко, 1997а, 1997б, 1999а, 1999б, 2000а, 2000б, 2004а, 2008а). Несомненно, фауна этого своеобразного региона до последнего времени была слабо затронута исследованиями, учитывая размер ее территории и разнообразие физико-географических особенностей.

Полезная роль дакнузин в регуляции численности других насекомых в естественных стациях и агроценозах обусловлена несколькими причинами. Во-первых, виды дакнузин паразитируют на личинках мух-минеров в основном семейств Agromyzidae и Chloropidae – серьезных вредителей ряда сельскохозяйственных культур. Во-вторых, среди дакнузин не известно паразитирование на хозяйственно полезных насекомых. В-третьих, все Dacnusiini являются исключительно первичными эндопаразитами.

Таким образом, актуальность темы исследования определяется значением дакнузин как регуляторов численности насекомых природных экосистем, их ролью в сдерживании размножения вредителей сельскохозяйственных культур, а также крайне слабой изученностью трибы на территории Украины.

Цель и задачи исследования. Целью данной работы являлось комплексное исследование систематики и фауны браконид трибы Dacnusiini (Hymenoptera, Braconidae, Alysiiinae) Украины. В соответствии с этим были поставлены следующие задачи:

- 1). Провести анализ признаков наружной морфологии имаго.
- 2). Выявить новые, дополнительно изучить известные и на основе сравнительно-морфологического анализа оценить диагностическое значение широко используемых признаков.
- 3). Выяснить характерные типы строения мандибул дакнузин и унифицировать систему обозначения зубцов.
- 4). Уточнить состав трибы Dacnusiini, исключив неродственные таксоны.
- 5). Обсудить наиболее существенные таксономические проблемы трибы и провести ревизию отдельных слабоизученных родов.
- 6). Использовать полученные результаты в оригинальных определительных таблицах родов и видов дакнузин.
- 7). Подготовить обзор палеарктических родов дакнузин и составить их определитель-

ную таблицу. 8). Выявить видовой состав, описать новые и переписать слабоизученные таксоны, а также составить аннотированный список дакнuzин фауны Украины.

Научная новизна. Рассмотрены с эволюционных позиций большинство таксономических признаков наружного строения имаго дакнuzин. Впервые в подсемействе *Alysiinae* обнаружены: второе вдавление прекоксального шва, названное нами субстернаули, препектальный и затылочный валики. В родах *Trachionus* и *Chorebus* впервые обнаружены мандибулы с 5-ю зубцами, а в роде *Chorebus* – опушение глаз волосками. Пересмотрена таксономическая значимость многих широко известных признаков. Показано важное значение в систематике родов *Polemochartus*, *Coelinus*, *Trachionus* и др. формы наличника и 1-го тергита брюшка, клиновидно выступающего вперед лица, степени сжатия и формы брюшка и яйцеклада, формы птеростигмы. Дана новая классификация типов мандибул *Dacnusiini* с учетом направления преобразования их зубцов, в результате чего выделено и описано 2 группы, 8 типов и 11 подтипов мандибул. Предложены новая система обозначения зубцов мандибул, основанная на раздельном обозначении основных и дополнительных зубцов, и универсальная формула ($a1б+a2б+a3б+a4б$) записи их характеристик. Проведен анализ родственных отношений видов и подготовлена новая определительная таблица палеарктических видов рода *Trachionus*. Используются новые и малоизвестные признаки в подготовленных оригинальных определительных таблицах видов и родов дакнuzин.

В результате проведенных исследований описаны 5 новых для науки родов (2 из трибы *Alysiini* и 3 из трибы *Dacnusiini* – *Protochorebus* Prpch, *Neopolemon* Prpch. и *Fischerastriolus* Prpch). Ревизованы роды *Polemochartus*, *Coelinus* и *Trachionus*, в результате чего кроме 2 новых родов (*Neopolemon* и *Fischerastriolus*) описаны подроды *Planiricus* Prpch. в роде *Trachionus* и *Pentalexis* Prpch. в роде *Chorebus*. С территории Украины описаны 5 новых видов дакнuzин: *Chorebidea kryzhanovskii* (Tobias et Prpch.), *Protochorebus kasparyani* Prpch., *Trachionus kotenkoi* (Prpch.), *Chorebus scythicus* Prpch. и *Ch. stolyarovi* Prpch. С целью ревизии палеарктических родов помимо фауны Украины были исследованы сравнительные материалы из Средней Азии и Сибири, откуда описаны 2 новых среднеазиатских рода из родственной дакнuzинам трибы *Alysiini* (*Repetekalysia* Prpch. и *Alysdacnusa* Tobias et Prpch.) с 3 новыми видами и *Victorovita minuta* Prpch. из Туркмении. Род *Coloneurella* van Achterberg перенесен из *Dacnusiini* в трибу *Alysiini*. На территории Украины нами обнаружен 201 вид дакнuzин из 23 родов, из которых только 2 вида приводятся по литературным данным. Из этого числа 182 вида и 15 родов отмечаются в фауне Украины впервые, в том числе 3 вида – впервые для фауны Европы.

Теоретическое и практическое значение. Выполненная работа является первым комплексным исследованием трибы *Dacnusiini* фауны Украины, в ходе которого были получены данные по морфологии, систематике и фаунистике, отличающиеся большой степенью новизны как для региона, так и для группы в целом, и которые могут стать базой для ревизии дакнuzин Палеарктики. Оригинальные данные по морфологии (в первую очередь обнаруженные новые признаки, использование малоизвестных и пересмотр значимости ранее широко употребляемых, типизация форм мандибул и унификация обозначения их зубцов) и таксономии (описание новых родов, подродов и видов) имеют важное значение в разработке современной система-

тики и филогении трибы и являются весомым вкладом в изучение всего подсемейства. Проведен обзор всех палеарктических родов трибы, подготовлены их новые диагнозы, а также создана оригинальная родовая таблица, которая может быть использована широким кругом энтомологов и специалистов в области защиты растений. Результаты исследования могут быть положены в основу изучения биоресурсов, биоразнообразия и мониторинга экосистем Ростовской области, Предкавказья и прилегающих территорий юга европейской части России, использованы для подготовки кадастра фауны Украины и сопредельных территорий России. Часть этих данных передана в Национальный природный парк “Святые Горы”, в отделения Украинского природного степного заповедника и Луганского природного заповедника, в Южный научный центр РАН (Ростов-на-Дону). Типовые экземпляры описанных видов хранятся в ведущих научных учреждениях России и Украины.

Персональный вклад соискателя. Диссертация является оригинальной научной работой. Автор самостоятельно проводил сбор, обработку и определение материала, а также готовил публикации. Все случаи использования коллекций, определенных и работ других авторов сопровождаются необходимыми пояснениями, в том числе и участие автора в совместных статьях с соавторами.

Апробация результатов и публикации. Основные научные положения диссертации докладывались на XIII съезде РЭО (Краснодар, 2007 г.), на семинарах и научных конференциях Донецкого университета (1995-1999 гг.), на научных конференциях в Розовке (Донецкая обл., Украина, 1998 г.), Краснодаре (2008 г.) и конференциях ЮНЦ РАН (Ростов-на-Дону, 2007 и 2008 гг.), на семинаре Лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН (С.-Петербург, 2009 г.). По теме диссертации опубликованы 19 статей, 2 из них в рекомендованных ВАК журналах. 5 статей находятся в печати.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов, списка литературы и приложения, содержащего аннотированный список видов дакнuzин Украины, изложена на 222 страницах машинописного текста (из них 163 – основного текста), содержит 1 карту, 2 диаграммы, 3 текстовых или цифровых таблицы и 27 таблиц, включающих главным образом оригинальные рисунки. Список литературы включает 250 работ, из них 153 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор благодарен за предоставленные для изучения материалы В.И. Тобиасу, Д.Р. Каспаряну (Санкт-Петербург) и А.Г. Котенко (Киев); а также глубоко признателен В.И. Тобиасу, С.А. Белокобыльскому и А.Г. Котенко за многочисленные консультации и поддержку усилий, направленных на исследование морфологии, систематики и фауны дакнuzин. Кроме того, выражаю искреннюю признательность за помощь всем сотрудникам кафедры зоологии Донецкого университета (ДонГУ), где была начата работа автора по изучению браконид.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения наездников-дакнuzин фауны Палеарктики.

Историю изучения дакнuzин за период с 1807 по 2009 гг. можно условно разделить на 6 этапов: Нееса-Холидея, Фёрстера-Маршалла-Томсона, Никсона, Гриффитса, Тобиаса-Фишера-Паппа и современный. Начало изучению дакнuzин положи-

ли работы Неес фон Эсенбека (Nees von Esenbeck, 1812, 1814, 1816, 1819, 1834), где его “*Ichneumonides adsciti*” были разделены им на 2 группы: Braconoidei и Alysioides, а большинство Dacnusiini включены в род *Alysia* Latreille. Весмаэль (Wesmael, 1835), исходя из значения формы мандибул, разделил Braconides на 2 группы: “Braconides endodontes” и “Braconides exodontes”. Последняя группа последующими авторами считалась монофилетической (Alysiinae). А. Холидей (Haliday, 1833, 1838, 1839) всех нынешних Alysiinae включил в один род *Alysia*, в котором им были выделены подроды *Chasmodon*, *Alloea*, *Oenone* (= *Trachionus*), *Dacnusa*, *Chorebus*, *Chaenusa* и *Coelinus*. Эта его классификация была в основном принята многими последующими исследователями, однако род *Dacnusa* трактовался им очень широко.

А. Фёрстер (Foerster, 1862) разделил ализиин на 2 семейства – «Dacnusoidea» и «Alysioides» и предложил 19 родовых названий дакнuzин, хотя в современной систематике трибы используются из них только 9. Крупными исследователями европейских Dacnusiini этого времени были Т. Маршалл (Marshall, 1891, 1895, 1896, 1897) и К. Томсон (Thomson, 1895). Результаты исследования дакнuzин XIX в. суммированы в каталоге Далла Торре (Dalla Torre, 1898), в котором признается 20 родов «подсемейства Dacnusiinae».

Наибольший вклад в изучение трибы Dacnusiini в середине XX века внес Г. Никсон (Nixon, 1937, 1942, 1943, 1944, 1945, 1946, 1948, 1949, 1954), а его родовая классификация стала наиболее разработанной и естественной по сравнению с предыдущими исследователями группы. Во второй половине XX в. ряд статей с описаниями Dacnusiini были опубликованы А. Стэлфоксом (Stelfox, 1952, 1954, 1957), А. Бургеле (Burghel, 1959a, 1959b, 1960a, 1960b) и И. Докаво (Docavo, 1962, 1965b), которых интересовали в первую очередь так называемые водные Dacnusiini (т.е. роды *Chaenusa*, *Chorebidea* и часть видов рода *Chorebus*).

Ревизия дакнuzин Г. Гриффитса (Griffiths, 1964, 1966, 1967a, 1967b, 1968a, 1968b, 1984) на обширном выведенном материале остается важнейшим событием в современной систематике группы (Тобиас, 1970b). В результате его исследований многие роды Dacnusiini стали трактоваться более широко, и были объединены. Гриффитсом была выделена группа родов *Coelinus*, однако, состав и ранг входящих в нее родов до сих пор дискуссионен (Maeto, 1983b; Тобиас, 1986г; Wharton, 1994; Перепечаенко, 1999b, 2009b). Им установлено более 30 синонимов и описано более 80 видов дакнuzин, разрешен вопрос использования названий «*Dacnusa*» и «*Chorebus*», для многих европейских дакнuzин установлены хозяева. Этим исследователем впервые построено филогенетическое древо Dacnusiini, впоследствии наложенное на таковое же их хозяев.

Исследование дакнuzин В.И. Тобиасом было начато в его работе по фауне Ленинградской области (Тобиас, 1962), а в последующие 20 лет им публикуются описания отдельных родов и видов (Тобиас, 1970a, 1971, 1979, 1985, 1999). В 1986 г. выходит главный его труд – 2 тома «Определителя насекомых европейской части СССР», в котором в сводном ключе суммируются все имеющиеся на тот период сведения по дакнuzинам Западной Палеарктики. Важным событием стала также публикация В.И. Тобиасом определительных таблиц по родам и видам этой трибы в «Определителе насекомых Дальнего Востока России» (Тобиас, 1998a) – первая сводка по Dacnusiini Восточной Палеарктики. М. Фишером в трибе Dacnusiini описаны новые

виды из родов *Coelinidea*, *Dacnusa* (*Pachysema*), *Chorebus*, *Antrusa* и *Sarops*, а также переописан ряд таксонов из *Synelix*, *Coloneura* и *Chaenusa* (Fischer, 1957, 1961, 1976, 1994, 1998, 2001, 2005; Fischer et al., 2004a, 2004b). В 70-е годы XX столетия вышел в свет каталог Р. Шенefeldта (Shenefelt, 1974) по подсем. Alysiniinae – издание, суммирующее всю накопленную на тот период информацию об исследуемой группе наездников. В конце XX в. были изучены типовые материалы из коллекций Зеттерштедта (J.W. Zetterstedt), Маршалла (T.A. Marshall), Сеплигети (Gy. Szepligeti) и Холлидея (A.H. Haliday) (van Achterberg, 1993, 1997; Papp, 1994, 2003a, 2004c). Особенностью этого этапа исследований осталось отсутствие общепринятых родовых критериев в систематике дакнuzин и накопление большого числа видов в широко трактуемых родах.

Начало современного этапа в изучении дакнuzин пришлось на рубеж XX и XXI веков. С одной стороны, он начался в условиях продолжения описания новых видов в крупных родах (*Chorebus*, *Dacnusa*, *Exotela*, *Chaenusa*) и новых родов (Перепечанко, 1999a, 1999b, 2000a, 2000b, 2004a, 2008a, 2009a; Тобиас, 1999; van Achterberg, Falcó, 2001; Pardo et al., 2001; Docavo et al., 2002, 2006; Lozan, Tobias, 2002; Tormos et al., 2003; Lozan, 2004; Papp, 2002, 2003b, 2004a, 2004b, 2007; Fischer et al., 2004a, 2004b; Kula, Zolnerowich, 2008 и др.). Результаты исследований всех предыдущих этапов были подытожены в современном электронном каталоге «Taxarad» (Yu et al., 2005). С другой стороны, его главное отличие от предыдущего этапа заключается в наметившемся отказе от использования концепции Гриффитса, выражавшейся в широкой трактовке и объединении родов. Эта концепция отсрочила решение ряда проблем и требует пересмотра в сторону большего внимания к опыту тщательного разграничения таксонов Никсоном (Nixon, 1943). Нами начата работа, целью которой является использование новых таксономических признаков при разделении крупных родов на естественные монофилетические группы и в основе которой стоит взвешивание признаков наружной морфологии имаго с учетом выявленных эволюционных тенденций и параллелизмов.

Глава 2. Физико-географический очерк Украины.

В главе дается подробная физико-географическая характеристика региона исследования. Показано, что Украина имеет разнообразные природные условия благодаря сочетанию геоморфологического строения, климатических условий, гидрологического режима, почвенного покрова, растительного и животного мира.

Глава 3. Материал и методика.

Основой диссертационной работы явились результаты изучения коллекции дакнuzин (5000 экз.) из 17 областей Украины и Республики Крым. Более 3000 экз. этой коллекции собраны автором с 1989 по 1999 гг. в Донецкой, Луганской, Запорожской и Харьковской областях и в Крыму, а около 1500 экземпляров были переданы для изучения А.Г. Котенко (ИЗШК НАН Украины). Также был исследован материал по *Dacnusiini*, собранный Д.Р. Каспаряном (ЗИН РАН) в ходе его экспедиции по Украине и Молдавии в 1974 г. С целью получения дополнительных материалов в 1992, 1993, 1996 и 2000-2004 гг. большие сборы браконид были проведены в Нижнем Поволжье, Туркмении и Таджикистане. Таксономическое изучение дакнuzин вклю-

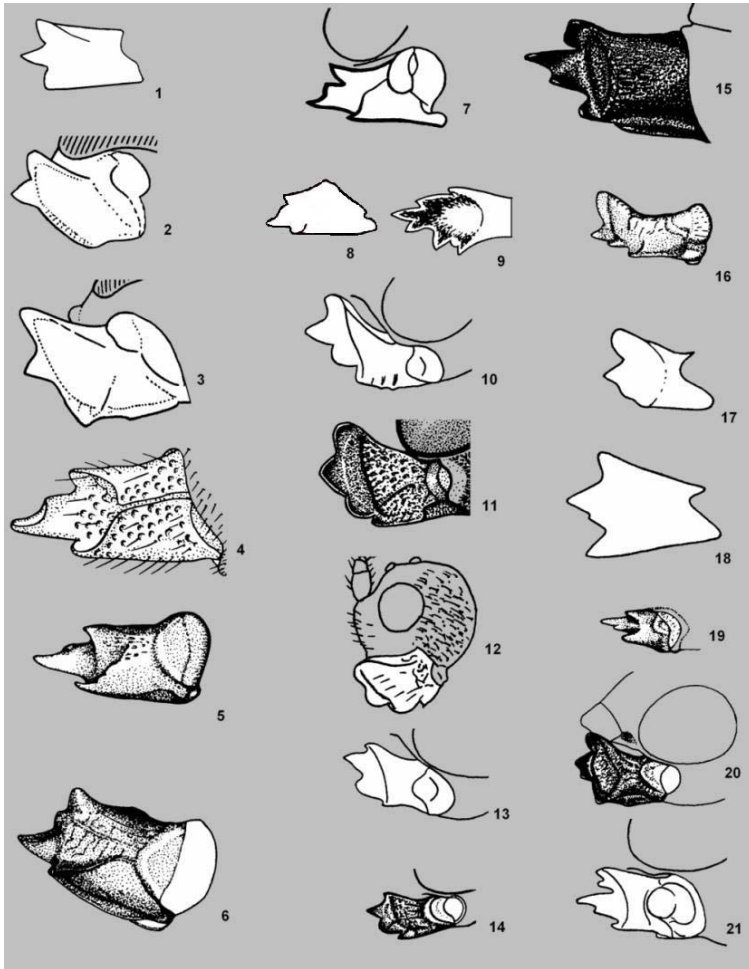
чало в себя ряд предварительных этапов, для реализации каждого из которых применялись классические методики (Лелей, 1995).

Глава 4. Морфологические особенности имаго дакнuzин.

В главе и 5 ее разделах подробно рассмотрены основные особенности наружной морфологии имаго наездников-дакнuzин: головы и ее придатков, груди, ног, крыльев и брюшка, а также разнообразие их скульптуры, опушения и окраски. Помимо морфологических структур, традиционно используемых в систематике этой группы, описываются применяемые редко, а также впервые использованные в данном исследовании признаки. Особое внимание в главе посвящено мандибулам, играющим первостепенную роль в систематике дакнuzин.

Мандибулы, их разнообразие и унификация обозначения зубцов.

Мандибулы (рис. 1, 1–21) *Dacnusiini* обычно 3- или 4-зубые и самой разнообразной формы; они играют очень важную роль в систематике всего подсемейства *Alysiinae*.



В отличие от мандибул большинства других перепончатокрылых насекомых их вершины не соприкасаются друг с другом и вывернуты наружу, а сами мандибулы способны широко разводиться в стороны.

Функциональное значение мандибул *Dacnusiini* тесно связано с их морфологией и представляет собой адаптацию, обеспечивающую

Рис. 1. Мандибулы дакнuzин. 1 – *Dacnusa patuna*, 2 – *Protodacnusa tristis*, 3 – *P. litoralis*, 4 – *Polemochartus liparae*, 5 – *Coelinius versicolor*, 6 – *C. parvulus*, 7 – *Fischerastriolus rufus*, 8 – *Laotris striatula*, 9 – *Lodbrokia hirta*, 10–11 – *Trachionus pappi*, 12 – *Parasymphya dentata*, 13 – *Trachionus hians*, 14 – *T. kotenkoi*, 15 – *Protochorebus kasparyanii*, 16 – *Chorebus* sp., 17 – *Ch. andizhanicus*, 18 – *Ch. interjectus*, 19 – *Ch. nigricapitis*, 20 – *Ch. griffithsi*, 21 – *Ch. mysteriosus*.

щую взрослому наезднику выход из пупария круглошовных мух. Мандибулы могут использоваться двумя способами: как рычаги для создания давления головы на стенку пупария хозяина и разрывания его швов головой и как инструмент для раздвигания и преодоления субстрата или тканей, окружающих пупарий.

В практике систематики дакнuzин все более или менее развитые зубцевидные выступы мандибул нумеровались цифрами 1, 2 и т.д. или буквами, начиная с верхне-

го зубца. Однако в связи с описанием в последние годы множества новых таксонов дакнuzин и накоплением новых данных по разнообразию форм их мандибул прежняя система обозначения зубцов (рис. 2, левая колонка) стала противоречивой и нуждалась в замене. Например, базодорсальный выступ на 2-м зубце мандибул типа *Lepton* (типы мандибул см. ниже) обычно не считается зубцом и не нумеруется, а срединный зубец нумеруется по порядку 2-м. Однако в родах *Coelinius* и *Fischerastriolus* базодорсальный выступ на 2-м зубце достигает размеров и формы полноценного зубца и при его обозначении номером срединный зубец по счету становится 3-м. Модифицированные мандибулы типа *Protochorebus* с 4 зубцами имеют дополнительный базовентральный зубец на срединном 2-м зубце и вне зависимости от степени его развития он всегда считается 3-м. Таким образом, гомологичные нижние зубцы типов *Dacnusa* и *Protochorebus* стали обозначаться разными номерами (соответственно 3-м и 4-м). Применение подобной схемы обозначения к 5 зубцам мандибул *Chorebus (Pentalexis) mysteriosus* приводит к тому, что срединный зубец по счету становится 3-м, 3-й (дополнительный) зубец – 4-м, а 4-й отдельный – 5-м.

Для упорядочивания нумерации зубцов мандибул дакнuzин нами предложено нумеровать цифрами только основные (самостоятельные) зубцы, а дополнительным зубцам давать буквенные обозначения, причем базодорсальный выступ или зубец обозначать буквой «а», а базовентральный – буквой «б». Обозначенные цифрами основные зубцы отделяются друг от друга знаком «плюс», а все дополнительные зубцы и выступы записываются вместе с номером своего основного зубца без пробелов. Благодаря нумерации цифрами только основных зубцов все гомологичные зубцы мандибул таксонов из разных групп и типов получают одинаковые номера (рис. 2, правая колонка), а

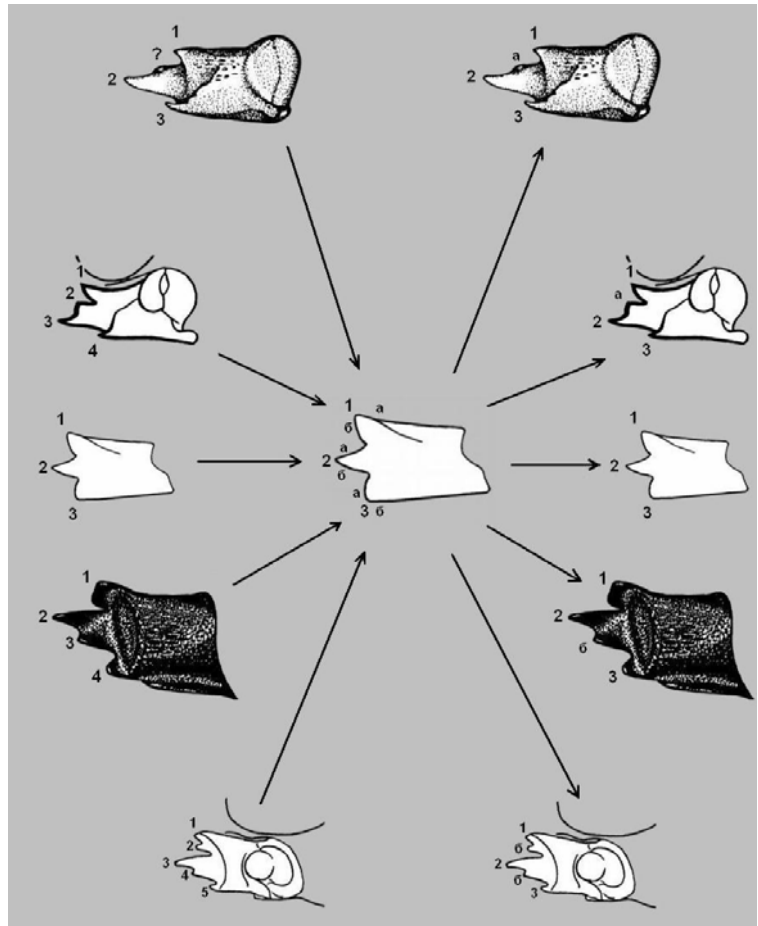


Рис. 2. Первоначальная (левая колонка рисунков) и новая (центр и правая колонка рисунков) системы обозначения зубцов мандибул в подсем. Alysinae.

унификация системы обозначения зубцов позволяет записывать строение мандибул в виде формулы. Например, комплекс 2-го зубца мандибул типа *Synelix* записывается как a2б, типа *Protochorebus* – как 2б, типа *Lepton* – как a2. Тогда формула мандибул типа *Synelix*, будет выглядеть как 1+a2б+3, типа *Protochorebus* – 1+2б+3, типа *Lepton* – 1+a2+3. С ее использованием становится очевидным, что истинными 4-зубыми

мандибулами обладают только роды *Epimicta*, *Trachionus*, *Parasymphya* и *Trichochorebus* (группа А). Все остальные «многозубые» мандибулы дакнuzин (из группы Б) являются лишь частным случаем модификации 3-зубых мандибул (кроме *Lodbrokia hirta* – см. далее). Мандибулы дакнuzин типа *Lepton* заметно отличаются своей формой и размерами от всех остальных групп, но также являются 3-зубыми с одним дополнительным зубцом.

Типы мандибул дакнuzин представлены в табл. 1. В группе А объединяются таксоны с мандибулами, имеющими все действительно свободные, независимые зубцы и у которых отсутствуют дополнительные зубцы. Эта группа состоит из 2 типов.

1-й тип – *Dacnusa*: имеет 3-зубые мандибулы (формула мандибул 1+2+3). Состоит из 4 подтипов – *Dacnusa*, *Amyras*, *Victorovita* и *Orientalix*. Мандибулы подтипа *Dacnusa* простые, короткие, с примерно одинаковыми зубцами, а 3-й зубец более или менее угловидный. В подтипе *Amyras* мандибулы очень крупные, с сильно развитыми 1-м и широкоокругленным 3-м зубцами. Мандибулы подтипа *Victorovita* очень короткие, с маленьким 1-м зубцом и когтевидным 2-м, а их 3-й зубец слабо выражен и широко скошен так, что мандибулы выглядят почти 2-зубыми. Мандибулы подтипа *Orientalix* похожи на таковые *Amyras* с той разницей, что они не увеличенные и снизу окаймленные приподнятым кантом.

2-й тип – *Trachionus*: имеет 4-зубые мандибулы (формула мандибул 1+2+3+4), при этом 3-й зубец всегда округлый, а 4-й зубец всегда меньше 3-го и иной формы. Выделяется 2 подтипа (*Trachionus* и *Epimicta*), которые различаются степенью развития 4-го зубца. Если у *Trachionus* этот зубец крупный и четко отстоящий, то у *Epimicta* он очень маленький и представлен в виде выступа или зубчика.

В группе Б объединяются таксоны с мандибулами, имеющими дополнительные зубцы в основании основных, независимых зубцов. Основных зубцов обычно 3, за исключением *Lodbrokia hirta*, которая имеет 4-зубые мандибулы с 3 дополнительными зубцами. Эта группа состоит из 6 типов и 5 подтипов.

3-й тип – *Protochorebus*: имеет 3-зубые мандибулы, у которых дополнительный (3-й по порядку) зубец мандибул формируется вентрально в основании 2-го основного (срединного) зубца (формула мандибул 1+2б+3). Он состоит из 2 подтипов – *Protochorebus* и *Chorebus denticurvatus*. Разница между подтипами заключается в том, что 4-й зубец мандибул *Chorebus denticurvatus* нависает над остальными зубцами, а у *Protochorebus* зубцы мандибул лежат в более или менее одной плоскости.














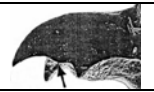

4-й тип – *Chorebus (Pentalexis)*: имеет 3-зубые мандибулы, у которых развито еще 2 дополнительных зубца на разных основных зубцах (формула мандибул 1б+2б+3).

5-й тип – *Chorebus interstitialis*: имеет 3-зубые мандибулы, у которых дополнительный (4-й по порядку) зубец формируется вентрально в основании 3-го основного зубца (формула мандибул 1+2+3б).

6-й тип – *Synelix*: имеет 3-зубые мандибулы, у которых развито еще 2 дополнительных зубца, расположенных в основании 2-го основного сверху и снизу (формула мандибул 1+a2б+3).

7-й тип – *Lepton*: имеет 3-зубые мандибулы, у которых дополнительный (2-й по порядку) зубец мандибул формируется дорсально в основании 2-го основного

Таблица 1. Группы и типы мандибул *Dacnusi*

Форма мандибул			Внешний вид	Названия таксонов
Группа	Тип	Подтип		
А: 3-4-зубые только с отдель- ными, незави- симыми зубцами	<i>Dacnusa</i> (1+2+3)	<i>Dacnusa</i>		<i>Dacnusa</i> , <i>Coloneura</i> , <i>Amyras</i> (часть), <i>Exotela</i> , <i>Protodacnusa</i> (часть), <i>Antrusa</i> , <i>Proantrusa</i> , <i>Us-surdacnusa</i> , <i>Tates</i> , <i>Tobiasnusa</i>
		<i>Amyras</i>		<i>Amyras clandestina</i> , <i>Protodacnusa ruthei</i> , <i>P. tristis</i>
		<i>Victorovita</i>		<i>Victorovita</i>
		<i>Orientelix</i>		<i>Orientelix</i>
	<i>Trachionus</i> (1+2+3+4)	<i>Trachionus</i>		<i>Trachionus</i> , <i>Parasymphya</i> , <i>Tricho-chorebus</i>
		<i>Epimicta</i>		<i>Epimicta marginalis</i>
Б: 3-4-зубые всегда с дополни- тельными зубцами	<i>Protochore- bus</i> (1+2 σ +3)	<i>Protochore- bus</i>		<i>Synelix</i> (часть), <i>Chorebus</i> (<i>Etrip-tes</i> , <i>Stiphrocera</i> , <i>Phaenolexis</i>), <i>Protochorebus</i> , <i>Chaenusa</i> , <i>Aris-telix</i> , <i>Terebrebus</i>
		<i>Ch. denti- curvatus</i>		<i>Chorebus denticurvatus</i>
	<i>Chorebus</i> (<i>Pentalexis</i>) (1 σ +2 σ +3)			<i>Chorebus (Pentalexis) mysteriosus</i>
	<i>Chorebus in- terstitialis</i> (1+2+3 σ)			<i>Chorebus interstitialis</i>
	<i>Synelix</i> (1+a2 σ +3)			<i>Synelix</i> (часть), группа <i>Chorebus lateralis</i> (часть), <i>Lodbrokia mariae</i>
	<i>Lepton</i> (1+a2+3)	<i>Lepton</i>		<i>Lepton</i> , <i>Eucoelinidea</i> , <i>Neopo-lemmon</i> , <i>Polemochartus</i> , <i>Coelinus versicolor</i>
		<i>Coelinus</i>		<i>Coelinus</i> , <i>Fischerastriolus</i> , <i>Sarops</i>
		<i>Chorebidea</i>		<i>Chorebidea</i> , <i>Chorebus (Chorebus)</i> (часть: <i>scabrifossa</i> et al.), <i>Laotris</i>
<i>Lodbrokia hirta</i> [1+a2 σ +3(...)]			<i>Lodbrokia hirta</i>	

зубца (формула мандибул $1+a_2+3$). Мандибулы этого типа также характеризуются (по сравнению с другими типами) крупными размерами, удлинённой формой и наличием изогнутого диагонального кила. В типе выделяется 3 подтипа: *Lepton*, *Coelinus*, *Chorebidea*. Наиболее крупные и удлинённые мандибулы, но со сравнительно небольшим и округлым дополнительным зубцом имеет подтип *Lepton*. В отличие от них мандибулы подтипа *Coelinus* более короткие, а дополнительный зубец сильнее развит и сравним по величине с 1-м основным зубцом. Мандибулы подтипа *Chorebidea* характеризуются меньшими размерами, разнообразной формой слабо выступающего дополнительного зубца и в разной степени редуцированным диагональным килем.

8-й тип – *Lodbrokia hirta*: имеет 4-зубые мандибулы, на которых развито еще 3 дополнительных зубца, причем два из них расположены в основании 2-го основного зубца сверху и снизу [формула мандибул $1+a_2b+3(\dots)$]. Положение 3-го дополнительного зубца на данном этапе исследований точно не определяется, поэтому формула мандибул этого типа после 3-го основного зубца свернута в многоточие.

Таким образом, разнообразие мандибул Dacnusiini может быть в основном описано 2 группами, 8 типами и 11 подтипами форм мандибул, данные о которых представлены в табл. 1.

Глава 5. Основные особенности биологии дакнuzин.

В главе кратко изложены основные особенности биологии дакнuzин как паразитов преимагинальных стадий (личинок и предкуколок) круглошовных мух семейств Agromyzidae, Chloropidae и Ephydriidae, а также (в меньшей степени) Psilidae, Drosophylidae и Anthomyiidae. Показано, что все дакнuzины являются одиночными эндопаразитами и койнобионтами, а хозяино-паразитные связи дакнuzин часто обнаруживают высокую избирательность наездников при заражении одного или узкого круга своих хозяев.

Глава 6. Состав и распространение трибы Dacnusiini.

Подсемейство Alysiniae традиционно делится на две трибы – Alysini и Dacnusiini. Включение родов ализиин в соответствующие трибы обычно не встречает серьезных препятствий. Dacnusiini отличаются от Alysini полной редукцией 2-й радиомедиальной жилки переднего крыла (r-m), их 2-й членик жгутика усика всегда не длиннее 1-го членика, параллельная жилка в переднем крыле всегда неинтерстициальная, а 1-й отрезок радиальной жилки очень редко отходит за серединой птеростигмы. Редукция жилки r-m иногда встречается и в трибе Alysini (роды *Grandia* Goidanich, *Pterusa* Fischer, *Pneumosema* Wharton, *Alysdacnusa* Tobias et Prpch. и *Coloneurella* van Achterberg), однако комплекс прочих морфологических признаков свидетельствует об их принадлежности к трибе Alysini (Griffiths, 1964; Wharton, 1994; Тобиас, Перепечаенко, 1995; Перепечаенко, 2000б).

Данные о составе и распространении родов дакнuzин отражены в табл. 2. Более подробная зоогеографическая характеристика трибы в настоящее время невозможна из-за недостаточной изученности трибы Dacnusiini даже в пределах Палеарктики.

Таблица 2. Состав и распространение родов трибы Dacnusiini

№ п/п	Название рода	Число видов	Зоогеографические царства Земли					
			Палеарктическое	Неарктическое	Неотропическое	Эфиопское	Индомалайское	Австралийское
1	<i>Lodbrokia</i>	2	+	—	—	—	—	—
2	<i>Eucoelinidea</i>	1	+	—	—	—	—	—
3	<i>Neopolemon</i>	1	+	—	—	—	—	—
4	<i>Coelinus</i>	11	+	+	—	+	+	+
5	<i>Fischerastriolus</i>	3	+	—	—	—	—	—
6	<i>Sarops</i>	12	+	+	—	+	+	—
7	<i>Polemochartus</i>	6	+	—	—	—	—	—
8	<i>Lepton</i>	59	+	+	—	—	+	—
33	<i>Neocoelinus</i>	1	—	—	—	+	—	—
9	<i>Laotris</i>	3	+	—	—	—	—	—
10	<i>Chaenusa</i>	20	+	+	+	—	—	+
11	<i>Chorebidea</i>	12	+	+	—	+	—	+
34	<i>Chorebidella</i>	1	—	+	—	—	—	—
12	<i>Orientelix</i>	1	+	—	—	—	—	—
13	<i>Aristelix</i>	1	+	—	—	—	—	—
14	<i>Synelix</i>	4	+	—	—	—	—	—
15	<i>Protochorebus</i>	1	+	—	—	—	—	—
16	<i>Chorebus</i>	417	+	+	+	+	+	+
17	<i>Trichochoirebus</i>	4	+	—	—	—	—	—
18	<i>Epimicta</i>	3	+	+	—	—	—	—
19	<i>Trachionus</i> <i>Planiricus</i> +	13	+	+	—	—	—	—
20	<i>Parasymphya</i>	1	+	—	—	—	—	—
21	<i>Victorovita</i>	2	+	—	—	—	—	—
22	<i>Amyras</i>	2	+	—	—	—	—	—
23	<i>Protodacnusa</i>	11	+	—	—	—	—	—
24	<i>Tates</i>	1	+	—	—	—	—	—
25	<i>Coloneura</i>	15	+	—	—	—	—	—
26	<i>Ussurdacnusa</i>	1	+	—	—	—	—	—
27	<i>Proantrusa</i>	1	+	—	—	—	—	—
28	<i>Exotela</i>	28	+	—	—	—	—	—
29	<i>Antrusa</i>	6	+	—	—	—	—	—
30	<i>Dacnusa</i>	155	+	+	+	—	+	+
31	<i>Tobiasnusa</i>	1	+	—	—	—	—	—
32	<i>Terebrebus</i>	1	+	—	—	—	—	—

Глава 7. Некоторые вопросы классификации трибы *Dacnusiini*.

В главе рассмотрены существенные таксономические проблемы трибы *Dacnusiini*. На примерах конкретных ревизий ряда родов показана необходимость тщательного исследования морфологических особенностей группы и использования новых и эволюционно значимых признаков наружной морфологии для ее таксономических исследований. Выработана новая концепция изучения трибы, в основе которой лежит применение на современном уровне знаний принципа тщательного разграничения таксонов родового уровня, заложенного Г. Никсоном (Nixon, 1943).

7.1. Обзор родов, близких к *Trachionus* Haliday.

Trachionus Haliday (*Symphya* Foerster) – небольшой по объему голарктический род, состоящий из 13 редких видов, причем в Палеарктике известно 7 видов, а в Nearктике – 6. Виды рода имеют сравнительно крупные размеры и морщинисто-скульптурированное тело. Для всех видов характерен полностью сформированный панцирь брюшка из 2-го и 3-го тергитов, который однозначно трактуется как прогрессивная морфологическая структура (апomorphicное состояние) (Тобиас, 1968а; Дударенко, 1974; Wharton, 1994).

В результате ревизии рода *Trachionus* выяснилось (Перепечаенко, 2000а), что самые крупные виды с наиболее развитой морщинистой скульптурой являются и самыми специализированными. Использование в ревизии малоизменчивых и эволюционно значимых признаков позволило отказаться от ранее широко применяемых ненадежных и малоинформативных, таких как окраска щупиков и ног, заостренность и степень удлинения 2-го зубца мандибул, степень поперечности головы. Род был

разделен на 2 подрода – номинативный *Trachionus* Haliday и *Planiricus* Prpch., главное отличие которых заключается в строении вершины панциря брюшка, а также в разнонаправленных эволюционных тенденциях развития ряда признаков. Подрод *Trachionus* s. str. (с видами *T. mandibularis*, *T. microcephalus*, *T. kotenkoi* и *T. rugosus*) характеризуется хорошо развитым панцирем брюшка, а также сильно загнутой вниз вершиной 3-го тергита (рис. 4, 3, 4),

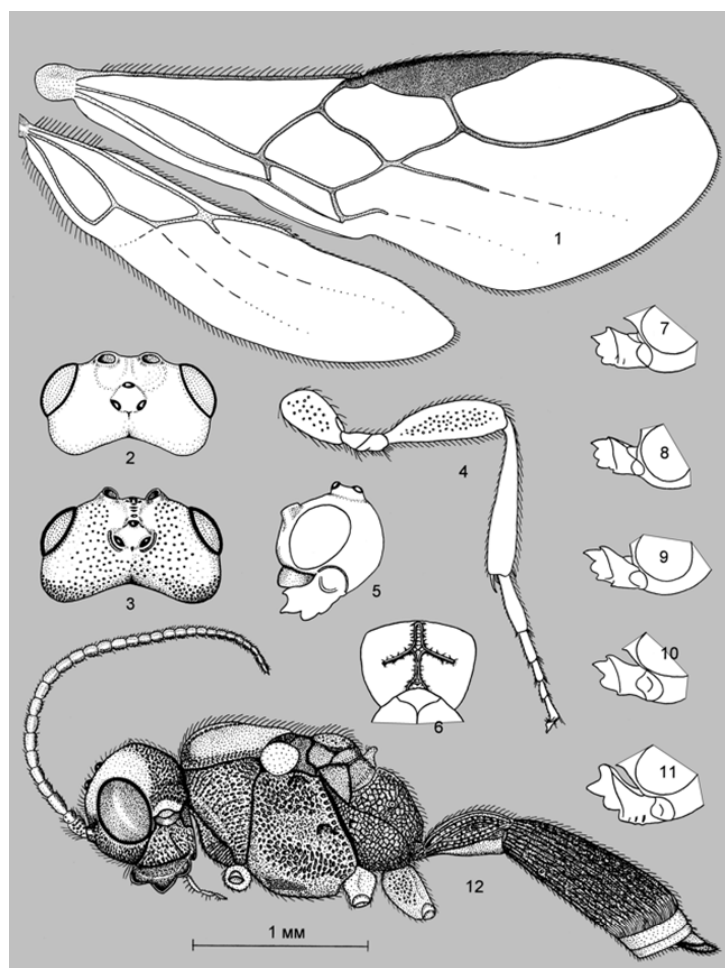
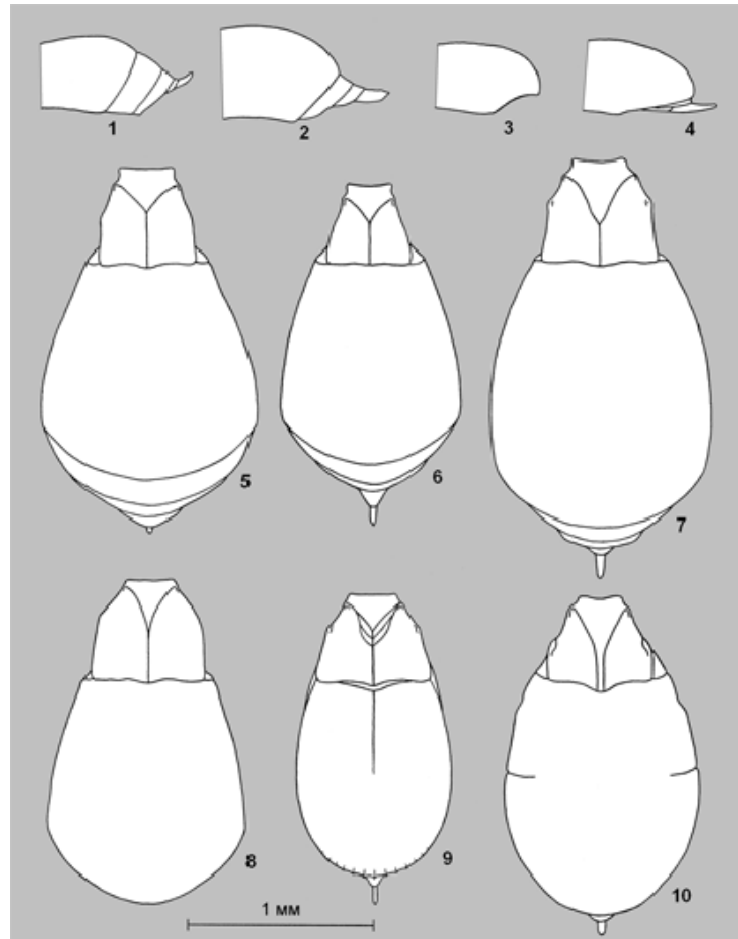


Рис. 3. Особенности строения видов подрода *Planiricus* рода *Trachionus*. 1 – крылья; 2, 3 – голова, вид сверху; 4 – задняя нога; 5 – голова, вид сбоку; 6 – кили пропodeума; 7 – жвала, общий вид сбоку; 8 – 11 – жвала, вид сбоку и сверху; 12 – общий вид. 1, 7–9 – *T.(P.) ringens*; 2, 5, 10 – *T.(P.) hians*; 3, 4, 6, 11, 12 – *T.(P.) pappi*.

скрывающей последующие тергиты (рис. 4, 8-10). В подроде представлены такие эволюционные тенденции, как распространение грубой скульптуры по всему телу, образование бугорка на лбу и коротких отрезков вторичного височного валика над основаниями мандибул, увеличение высоты груди и усиление опушенности всего тела. У представителей этого же подрода появляется такой своеобразный апоморфный признак, как субстернаули (второе, параллельное стернаулям вдавление).

Рис. 4. Панцирь брюшка видов рода *Trachionus*. 1-4 – вершина панциря, вид сбоку; 5-10 – общий вид панциря, вид сверху. 1, 5 – *T. (Planiricus) hians*; 2, 7 – *T. (P.) ringens*; 3, 8 – *T. (T.) mandibularis*; 4, 10 – *T. (T.) rugosus*; 6 – *T. (P.) pappi*; 9 – *T. (T.) kotenkoi*.



Второй подрод *Planiricus* (рис. 3, 1- 12) объединяет виды *T. hians*, *T. pappi* и *T. ringens*, у которых панцирь брюшка самки не скрывает полностью тергиты, следующие за 3-м, а вершины 4-го и 5-го тергитов выступают из-под него (рис. 4, 5-7); вершина 3-го тергита не загнута сильно вниз и пологая (рис. 3, 12; 4, 1, 2). Для группы характерны эволюционные тенденции к увеличению размеров мандибул и головы.

До ревизии рода не возникало сомнений по поводу монофилетичности *Trachionus*, а до описания рода *Parasymphya* Tobias (Тобиас, 1998) – по поводу его происхождения. Виды *Trachionus* в целом обнаруживают много общих апоморфных признаков, часто не имеющих аналогов среди других дакнuzин и считавшихся родоспецифическими: грубо скульптурированное тело, развитый панцирь брюшка, крупный зубец заднещитика, короткий яйцеклад. Однако многие из этих признаков представлены и в роде *Epimicta*, поэтому он воспринимался наиболее близким к предку *Trachionus* (Перепечаенко, 2000а). Описание восточнопалеарктического рода *Parasymphya* (Тобиас, 1998а) заставляет иначе взглянуть на эволюционную историю рода *Trachionus*. Признаки *Parasymphya* имеют реликтовый (плезиоморфный) характер и в то же время сближают его с видами подрода *Planiricus* [в частности с *T. (P.) pappi*]. Об этом свидетельствуют очень крупные мандибулы *P. dentata* (в отличие от *Epimicta* и подрода *Trachionus*), похожие по расположению и форме зубцов на мандибулы *T. (P.) pappi*, слабопоперечная голова, пологий панцирь брюшка с выступающими из-под него вершинными тергитами. Особенно четко подчеркивает примитивность *Parasymphya* плезиоморфное состояние его брюшка, тергиты которого, начиная с 4-

го, далеко выступают за 3-й, и их поверхность скульптурированная. Таким образом, становится очевидным, что признаки подрода *Planiricus* формировались параллельно и независимо от подрода *Trachionus*, а свое начало *Planiricus* ведет, скорее всего, от предка, близкого к *Parasymphya*, и его происхождение не связано напрямую с предком *Trachionus*. Поэтому не вызывает сомнений, что имея разных предков *Planiricus* и *Trachionus* разделились раньше формирования рода *Trachionus* и родственны между собой на уровне не ниже родового. В связи с чем представляется необходимым повысить ранг подродов рода *Trachionus* до родового и считать *Planiricus* самостоятельным родом с 3 палеарктическими видами.

7.2. О таксономии и статусе рода *Coelinus* Nees.

Среди Dacnusiini нет другого такого рода как *Coelinus*, состав и границы которого

столько раз пересматривались и радикально изменялись. Ревизовавший Dacnusiini Г. Никсон принял род *Coelinus* без изменений (Nixon, 1943), но уже Г. Гриффитс свел в синонимы к нему роды *Polemochartus* и *Lepton* (Griffiths, 1964). Р. Шенефельт и М. Фишер не поддерживали синонимию этих родов (Shenefelt, 1974; Fischer, 1976, 1994), так же как и Маето, который восстановил

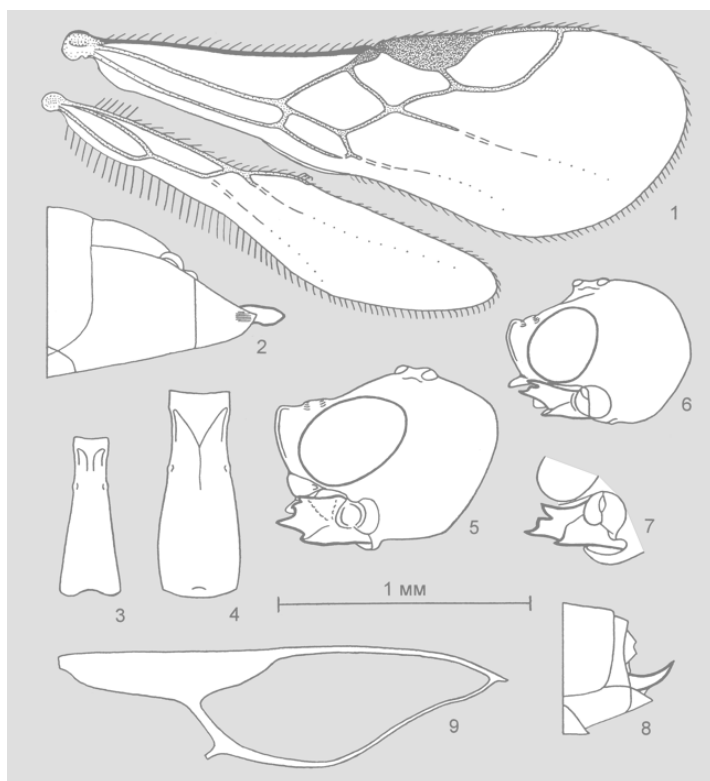


Рис. 5. Детали строения Dacnusiini. 1 – крылья; 2, 8 – вершина брюшка с яйцекладом, 3, 4 – 1-й тергит брюшка, 5, 6 – голова, вид сбоку, 7 – мандибула, 9 – птеростигма с радиальной ячейкой. 1, 3, 6, 7, 8 – *Fischerastriolus rufus*, 2, 4, 5, 9 – *Coelinus parvulus*.

самостоятельность *Polemochartus*, нашел его новые аутапоморфные признаки и описал 2 новых вида из Японии (Maeto, 1983b). Р. Вартон в работе по ализиинам Нового Света снова рассматривал роды *Sarops*, *Polemochartus* и *Lepton* в качестве подродов *Coelinus* (Wharton, 1994), а В.И. Тобиас, приняв трактовку рода Гриффитсом и Вартоном, включил в *Coelinus* как подрод еще и *Synelix* (Тобиас, 1998а).

Однако расширенная трактовка рода *Coelinus* входит в противоречие с наличием важных апоморфных признаков, которые отличают близкие, но четко самостоятельные роды *Sarops*, *Polemochartus*, *Lepton* и *Synelix*. Как морфологически, так и биологически указанные 4 рода не представляют собой естественного комплекса таксонов, на что ранее уже обращалось внимание (Griffiths, 1964; Maeto, 1983a, 1983b; Wharton, 1994). Группа родов *Coelinus* состоит из разнородных элементов, из которой следует исключить роды, близкие к *Trachionus* и (вероятно) *Synelix*, и добавить *Lodbrokia*. Таксоны этой группы родов объединяет только один, скорее всего развившийся параллельно, признак – наличие продольной морщинистой скульптуры на 2-м тергите брюшка, в то время как их отличает комплекс других важных призна-

ков (в первую очередь строение мандибул). Группа *Coelinus* состоит из 2 монофилетических ядер, каждое из которых содержит как генерализованные, так и продвинутые роды. Первым ядром группы следует считать роды *Coelinus*, *Eucoelinidea*, *Lodbrokia*, *Neopolemon* и *Fischerastriolus*, объединяющиеся комплексом апоморфных признаков, основным из которых является клиновидно выступающее вперед лицо с продольным килем (рис. 5, 5-6). Гриффитс (Griffiths, 1964) также указывал на род *Chaenusa* s.l., часть видов которого обладает сходными с родом *Coelinus* признаками, однако его родственные связи требуют дополнительного специального изучения.

Второе ядро группы представляют собой роды *Lepton*, *Polemochartus* и *Sarops*, которые также связаны с мухами-хлоропидами, но имеют округло-выпуклое лицо без продольного кия. Большинство видов специализированного рода *Chaenusa* явно родственны видам рода *Lepton*, о чем может свидетельствовать также округлая птеростигма и удлинённый стебелек. Но род *Chorebidea* легче сближается с видами *Sarops*, обладающими коротким и широким 1-м тергитом, а также удлинённой птеростигмой и сдавленным с боков брюшком.

Центральным вопросом в таксономии рода *Coelinus* является филогенетическое значение клиновидно выступающего вперед лица. По нашему мнению этот признак является апоморфным и имеет высокое таксономическое значение. Поэтому роды *Coelinus*, *Eucoelinidea*, *Lodbrokia*, *Neopolemon* и *Fischerastriolus* с одной стороны, и *Sarops*, *Polemochartus* и *Lepton* с другой, вероятно, можно сблизить только в качестве двух сестринских групп более высокого таксономического ранга и вместе с близкими к ним продвинутыми родами.

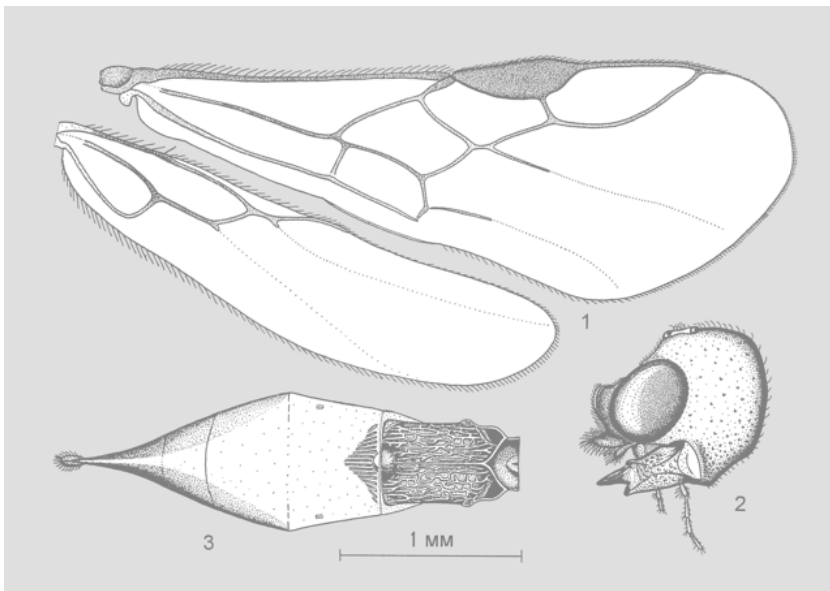
7.2.1. О родовом статусе *Fischerastriolus* Prpch.

На основании сходства формы коротких мандибул в номинативный подрод *Coelinus* включались виды *C. opertus* Astafurova, *C. rufus* Astafurova и *C. semirufus* (Fischer), перенесённый сюда из рода *Lepton*. Виды *C. semirufus* и *C. rufus* имеют клиновидно выступающее вперед лицо, что свидетельствует в пользу близких родственных отношений с *C. parvulus* – типовым видом рода *Coelinus*. Однако в отличие от последнего у *C. semirufus* и *C. rufus* брюшко слабо сдавлено с боков (что, кстати, может указывать на их иные биологические особенности), его 2-й тергит в основании без морщинистой скульптуры, наличник узкий и направлен вперед, усики 30-40-члениковые и тело меньших размеров. Комплекс этих признаков стал причиной обособления их в новом роде *Fischerastriolus* (Перепечаенко, 1999б). К этому же роду принадлежит *Lepton trjapitzini* (Tobias), голотип которого недавно был изучен автором.

7.2.2. Аутапоморфии рода *Neopolemon* Prpch.

Важной характерной особенностью родов первого ядра группы *Coelinus* является преобразование мандибул в процессе их эволюции. Исходной формой для этой группы являются мандибулы типа *Lepton* (рис. 1, 5). Следовательно, укороченные мандибулы с сильно развитым зубцевидным дорсобазальным выступом в родах *Coelinus* и *Fischerastriolus* (рис. 1, 6, 7) имеют, несомненно, апоморфное состояние. Однако такой оценке может противоречить наличие крупных удлинённых мандибул типа *Lepton* у специализированного по другим признакам рода *Neopolemon* (рис. 6, 2). Это противоречие снимается, если мы признаем наличие генерализованной формы мандибул в обсуждаемом роде следствием останковки их развития у предка. Од-

ной из ярких аутопоморфий *Neopolemon* является массивность его тела, в результате чего он внешне похож на виды рода *Polemochartus* и даже ранее ошибочно включался в его состав (Тобиас, 1986г; Перепечаенко, 1999а). Однако род *Neopolemon* близок к родственным к *Coelinius* родам, имеет короткое и клиновидно выступающее вперед лицо и заостренные коготки лапок (у *Polemohartus* лицо округленно-выпуклое и более длинное, а коготки всех лапок на вершине лопастевидно расширенные). По сравнению с другими близкими родами, *Neopolemon* приобрел иное направление эволюционного развития. Следствием массивности тела явилось значительное расширение 1-го тергита и всей базальной половины брюшка, вероятное укрепление мышц подвижных сочленений на границе груди, брюшка, 1-го и 2-го тергитов, а в конечном итоге – значительное усиление давления яйцеклада для прокалывания покровов яйца хозяина. Это приобретение необходимо при переходе таксона к яйце-предкулочному (Черногуз, 1993) типу паразитизма (Тобиас, 1965, 1966, 1968а; Перепечаенко, 2000а). *Neopolemon*, вероятно, перешел к заражению яиц мух семейства Chlogoripidae – так же, как и *Polemochartus* (Clausen, 1954; Mook, 1961). Подобные морфологические преобразования, связанные с приобретением массивности тела, скоррелированы с яйце-предкулочным типом паразитирования и наблюдаются также в родах *Epi-*



micta, *Trachionus* (Перепечаенко, 2000а) и, возможно, *Parasymphya*. У видов *Trachionus* уже выявлен яйце-предкулочный паразитизм (Clausen, 1940), у рода *Epi-*

Рис. 6. *Neopolemon breviventris*. 1 – крылья; 2 – брюшко, вид сверху; 3 – голова, вид сбоку.

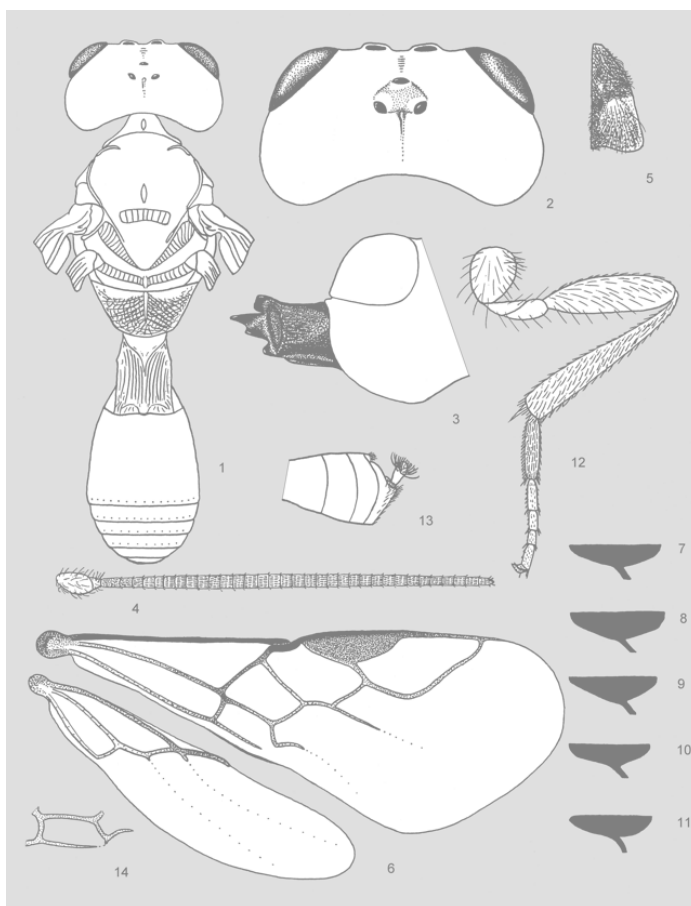
7.3. Таксономические проблемы рода *Chorebus* Haliday.

Chorebus – большой и очень полиморфный род, включающий более 400 палеарктических видов. Его полифилетичность хорошо демонстрирует разнообразие типов мандибул, которое записывается 6 формулами: $1+2\text{б}+3$, $1+a2\text{б}+3$, $1\text{б}+2\text{б}+3$, $1+a2+3$, $1+2+3\text{б}$, $1+2+3$. Систематика рода разработана недостаточно, а попытки Гриффитса привлечь для ее обоснования в качестве ключевых признаков форму радиальной ячейки, наличие хохолков из волосков на задних тазиках, развитие розетки из волосков на метаплеврах, степень развития опушения на проподоуме и 1-м тергите брюшка не дали ожидаемых результатов. Нам представляется, что выяснить истинную монофилетичность группировок внутри рода можно только разобравшись в имеющихся в роде эволюционных тенденциях, которые позволят определить вес и полярность используемых признаков.

7.3.1. Реликтовый характер и родственные связи рода *Protochorebus* Prpch.

Род *Protochorebus* близок к роду *Chorebus* формой мандибул, габитусом тела и тенденцией к специализации опушения. Он имеет модифицированные 3-зубые мандибулы с формулой $1+2б+3$ (рис. 7, 3). Основным признаком, который обособляет *P. kaspariani* от видов *Chorebus* является короткая и треугольная птеростигма и отходящий от или за ее серединой 1-й отрезок радиальной

Рис. 7. Детали строения *Protochorebus kaspariani*. 1 – общий вид, 2 – голова, вид сверху, 3 – мандибула, 4 – усик, 5 – опушение боков заднегруди, 6 – крылья, 7–11 – изменчивость формы птеростигмы с первым отрезком радиальной жилки, 12 – задняя нога, 13 – вершина брюшка сбоку, 14 – брахиальная ячейка.



жилки (рис. 7, 6-11). В свою очередь все виды *Chorebus* имеют разную по форме, но удлинненную птеростигму, что говорит о том, что этот род произошел от предковых форм, имевших более или менее вытянутую птеростигму или, по крайней мере, тенденцию к ее удлинению в дистальной части. Таким образом, в эволюции формы птеростигмы у этих 2 родов наблюдаются противоположно направленные тенденции, поэтому *Protochorebus* следует выводить от их общего предка еще до становления рода *Chorebus*. Крупные размеры *P. kaspariani*, грубо скульптурированное тело, широкая и короткая птеростигма и тенденция к смещению первого отрезка радиальной жилки за ее середину являются признаками анцестрального состояния трибы *Dacnusiini* и могут свидетельствовать об относительной древности этого рода. (Перепечаенко, 1997а).

7.3.2. Подрод *Pentalexis* Prpch. и его место в системе рода *Chorebus*.

Подрод *Pentalexis* выделен автором для *Chorebus mysteriosus* Prpch. из Читинской области (Перепечаенко, 2004а). Этот вид по ряду признаков наиболее близок к видам групп *Ch. senilis* и *Ch. petiolatus* подрода *Phaenolexis*. От видов этого подрода *Ch. mysteriosus* отличается необычными мандибулами с 5 зубцами (формула мандибул $1б+2б+3$), формой головы, короткими щупиками и сближенными к низу лица глазами (рис. 8, 2), что не имеет аналогов среди всех известных палеарктических видов подрода *Phaenolexis*. Помимо этого, глаза *Ch. mysteriosus* опушены редкими, очень короткими, но явственными волосками, что крайне редко встречается среди 400 известных видов рода (Перепечаенко, 2004а; Kula, Zolnerowich, 2008). Основным признаком, который не позволяет включить *Ch. mysteriosus* в подрод *Phaenolexis*, яв-

ляется строение мандибул (рис. 1, 21; 8, 3): они короткие и широкие, с 3 основными зубцами и 2 дополнительными, с глубоким вырезом между 2-м и 3-м зубцами, со срединным по счету 3-м зубцом. Расположение и размеры 2-го (дополнительного) зубца свидетельствуют о повторении видом пути образования 3-го зубца большинством других *Chorebus*, так что появились 2 аналогично устроенные пары зубцов (еще один дополнительный развился вентрально в основании основного 1-го). Такой способ увеличения числа зубцов обнаружен среди всех ализиин впервые.

Различные признаки мандибул относятся к категории важнейших и характеризуют отдельные роды или даже группы близких родов в систематике Dacnusiini.

Таким образом, тип мандибул *Ch. mysteriosus* является новообразованием, которое дало новое направление в эволюции мандибул рода. Поэтому в рамках рода *Chorebus* данный вид заслуживает придания ему ранга подрода, близкого к подроду *Phaenolexis*.

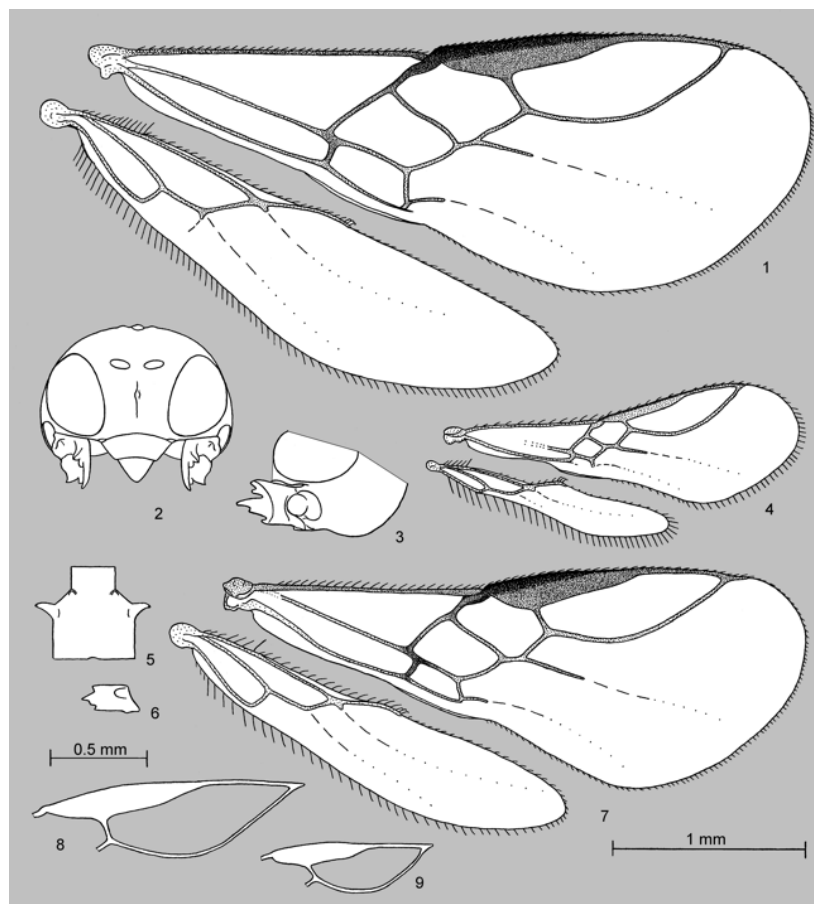


Рис. 8. Детали строения Dacnusiini. 1, 4, 7 – крылья; 2 – голова, вид спереди; 3, 6 – мандибула; 5 – 1-й тергит брюшка; 8–9 – птеростигма с радиальной ячейкой. 1–3 – *Chorebus mysteriosus*; 5–6 – *Ch. sp. "cornifer"*; 4 – *Ch. stolyarovi*; 7 – *Ch. scythicus*; 8–9 – *Victorovita genalis*.

7.4. О статусе родов *Chaenusa* Haliday и *Chorebidea* Viereck и *Chorebidella* Riegel.

Роды *Chaenusa* Haliday и *Chorebidea* Viereck (а также североамериканский) обычно объединяют в один род *Chaenusa* s.l. на основании единственной синапоморфии – опушенных волосками глаз, а также общности их хозяев – мух сем. Ephydridae (Griffiths, 1964; Shenefelt, 1974; Тобиас, 1986г, 1998а; van Achterberg, 1997; Fischer, 1998; Kula, Zolnerowich, 2008). Однако *Chaenusa* и *Chorebidea* в целом имеют принципиально различное строение мандибул (формулы 1+2б+3 и 1+а2+3 соответственно), разную форму птеростигмы и 1-го тергита брюшка, характеризуются различными эволюционными тенденциями в жилковании передних крыльев, скульптуре и опушении тела. Все эти различия представляются весьма существенными, поэтому мы придерживаемся точки зрения Вирека и Никсона (Viereck, 1914; Nixon, 1943), которые считали данные роды самостоятельными. В этой небольшой и всемерно распространенной группе известно 33 вида; в Палеарктике только 15 видов, из них 6 видов рода *Chaenusa* s. str. [*Ch. conjungens* (Nees), *Ch. opaca* Stelfox, *Ch.*

elongata Stelfox, *Ch. punctulata* Burghele, *Ch. orghidani* Burghele, *Ch. llopsi* Docavo] и 9 – *Chorebidea* [*Ch. najadum* (Haliday), *Ch. natator* (Schulz), *Ch. nereidum* (Haliday), *Ch. motasi* Burghele, *Ch. kryzhanovskii* (Tobias et Prpch.), *Ch. lymphata* (Haliday), *Ch. limoniadum* (Marshall), *Ch. varinervis* Zaykov, *Ch. dolsi* Docavo].

Глава 8. Обзор палеарктических родов *Dacnusiini* и их определительная таблица.

Данная глава состоит из двух подглав. В обзоре родов приведены сведения об авторе и дате описания, синонимия, литература, диагноз, состав и распространение для всех 32 рецентных палеарктических родов. Второй раздел включает оригинальную определительную таблицу этих палеарктических родов, подготовленную с учетом всех вновь обнаруженных признаков и выше обсужденных таксономических решений автора.

Глава 9. Фаунистический список видов трибы *Dacnusiini* Украины.

В главе дается список родов и алфавитный список видов, обнаруженных на Украине, а непосредственно аннотированный список видов дакнuzин Украины приводится в приложении из-за его значительного объема. Фауна дакнuzин Украины ранее специально не изучалась, и существовали лишь ограниченные сведения по отдельным их таксонам. Результатом наших исследований явился подготовленный аннотированный фаунистический список для 201 вида из 23 родов *Dacnusiini* Украины, в котором для всех видов приводятся автор, дата его описания, синонимия, основная литература, изученный материал и общее распространение. На Украине обнаружены следующие роды трибы *Dacnusiini* (в скобках указано число видов в фауне Украины): *Amyras* (1), *Antrusa* (2), *Aristelix* (1), *Chaenusa* (5), *Chorebidea* (2), *Chorebus* (126), *Coelinus* (1), *Coloneura* (2), *Dacnusa* (24), *Epimicta* (1), *Exotela* (6), *Fischerastriolus* (2), *Laotris* (1), *Lepton* (7), *Neopolemon* (1), *Polemochartus* (2), *Protochorebus* (1), *Protodacnusa* (4), *Sarops* (3), *Synelix* (1), *Tates* (1), *Trachionus* (6), *Victorovita* (1). На Украине дополнительно могут быть найдены еще роды *Eucoelinidea*, *Lodbrokia*, *Terebrebus* и *Trichochoerebus*.

ВЫВОДЫ

1. Выявлен видовой состав фауны дакнuzин Украины, включающий 201 вид из 23 родов, из которых 182 вида и 15 родов отмечаются здесь впервые, а 3 вида – впервые для фауны Европы. Составлен аннотированный список дакнuzин фауны Украины.

2. Описаны 5 новых для науки родов и 2 подрода ализиин в фауне Украины и Палеарктики, из них 3 рода и оба подрода – из трибы *Dacnusiini*. Показана необходимость повышения ранга подрода *Planiricus* рода *Trachionus* до уровня рода. В родах *Chorebus*, *Protochorebus*, *Chorebidea*, *Trachionus* и *Victorovita* описаны 5 новых для науки видов дакнuzин фауны Украины и еще 2 вида – из других частей Палеарктики.

3. В ходе изучения морфологии имаго выявлены 3 структуры, неизвестные ранее у ализиин, и более 50 важных и малоизвестных признаков, впервые используемых в определительных таблицах родов дакнuzин и видов рода *Trachionus*. Показано

параллельное развитие признаков опушения в роде *Chorebus*, считавшихся ранее родоспецифическими. Впервые проведена типизация мандибул в трибе Dacnusiini, описаны 2 группы, 8 типов и 11 подтипов мандибул. Произведена унификация обозначения зубцов мандибул и предложена универсальная формула для записи числа и места расположения их зубцов.

4. Уточнен состав трибы Dacnusiini. Из нее исключен род *Coloneurella*, который имеет только конвергентное сходство с трибой; показано его родство с родом *Syncrasis* из трибы Alysiini.

5. Рассмотрены основные таксономические проблемы трибы Dacnusiini, связанные с недостаточной изученностью морфологических особенностей имаго и их эволюционного состояния, а также со слабой разработанностью классификации группы. Проведены ревизии 3 родов дакнузин (*Trachionus*, *Victorovita*, *Coelinus*). Монографически ревизован род *Trachionus*, выяснены родственные связи его видов и обосновано выделение 2 подродов. Выявлены и обсуждены таксономические проблемы рода *Coelinus*, в результате чего 2 его вида обособлены в новый род *Fischerastriolus*.

6. Подготовлен обзор 32 палеарктических родов дакнузин, составлена их оригинальная определительная таблица. Уточнены и расширены диагнозы родов *Victorovita*, *Amyras*, *Chaenusa*, *Chorebidea*, *Trachionus*, *Coelinus* и *Chorebus*. Показаны полифилетический состав рода *Chorebus*, а также сомнительность включения ряда видов в роды *Trichochorebus* и *Epimicta*. Доказана необоснованность синонимизации родов *Chaenusa* и *Chorebidea*. Из группы *Coelinus* исключены неродственные ей роды и показано, что она состоит из 2 подгрупп родов и неправомерно обособлена от близкородственных и более специализированных родов *Chaenusa* и *Chorebidea*.

Список работ, опубликованных по теме диссертации.

В изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Перепечаенко В.Л. Новые данные по систематике наездников-браконид рода *Victorovita* Tobias, 1985 (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae) // Энтомологический обзор. – 2009а. – Том 88, вып. 1. – С. 157-163.
2. Тобиас В.И., Перепечаенко В.Л. Новый род браконид (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae) из Туркмении // Энтомологический обзор. – 1995. – Т. 74, вып. 3. – С. 677-680.

В других изданиях:

3. Перепечаенко В.Л. Новый род браконид трибы Alysiini (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) из Туркменистана // Изв. Харьк. энтомологического общества. – 1994а. – Т. 2, вып. 2. – С. 16-22.
4. Перепечаенко В.Л. Новые для фауны Украины виды браконид (Hymenoptera, Braconidae) // Изв. Харьк. энтомологического общества. – 1994б. – Т. 2, вып. 2. – С. 36-39.
5. Перепечаенко В.Л. *Protochorebus kasparyani* gen. et sp. n. – филогенетический реликт из трибы Dacnusiini (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) в степной зоне Палеарктики // Изв. Харьк. энтомологического общества. – 1997а. – Т. 5, вып. 1. – С. 92-96.

6. Перепечаенко В.Л. Новый вид рода *Symphya* Foerster (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) из Украины // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 1997б. – Т. 5, вып. 2. – С. 60-62.
7. Перепечаенко В.Л. Материалы по фауне наездников-браконид рода *Chorebus* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) бассейна реки Берда (Украина) // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 1998. – Т. 6, вып. 1. – С. 89-94.
8. Перепечаенко В.Л. Новый подрод *Neopolemon* subgen. nov. рода *Polemochartus* Schulz (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 1999а. – Т. 7, вып. 1. – С. 17-19.
9. Перепечаенко В.Л. *Fischerastriolus*, gen. nov. – новый род браконид трибы Dacnusiini (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 1999б. – Т. 7, вып. 2. – С. 12-16.
10. Перепечаенко В.Л. Обзор браконид рода *Trachionus* Haliday, 1833 (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) Палеарктики // Вестн. зоологии. – Т. 34. – № 3. – 2000а. – С. 29-38.
11. Перепечаенко В.Л. Обзор родов трибы Dacnusiini (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) Палеарктики // Изв. Харьк. энтомол. о-ва. – 2000б. – Т. 8, вып. 1. – С. 57-79.
12. Перепечаенко В.Л. Новые таксоны наездников-браконид рода *Chorebus* Haliday, 1833 (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) // Вестн. зоологии. – 2004а. – Т. 38. – № 1. – С. 47-53.
13. Перепечаенко В.Л. Реверсии и метатопии наездников браконид (Hymenoptera: Braconidae) и их значение для изучения филогении и систематики таксона // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Мат. докладов научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Е.М. Степанова (1902-2002), (8–9 октября 2002г., г. Краснодар). – Краснодар: Агропромполиграфист, 2004б. – С. 45-71.
14. Перепечаенко В.Л. К познанию наездников трибы Dacnusiini (Hymenoptera, Braconidae, Alysiinae) Украины // Проблемы и перспективы общей энтомологии. Тезисы докладов XIII съезда Русского энтомологического общества. (Краснодар, 9–15 сентября 2007 г.). – Краснодар: КубГАУ, 2007а. – С. 273.
15. Перепечаенко В.Л. Переописание *Chorebus (Stiphrocerus) griffithsi* Zaykov, 1984 (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) // Кавказский энтомол. бюл. – 2007б. – Т. 3, вып. 2. – С. 247-249.
16. Перепечаенко В.Л. *Chorebus stolyarovi* sp. n. (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae: Dacnusiini) из Украины и России // Кавказский энтомол. бюл. – 2008а. – Т. 4, вып. 2. – С. 243-247.
17. Перепечаенко В.Л. О коррекции состава и границ триб Alysiinae (Hymenoptera: Braconidae) // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем: «Биологическая защита растений, перспективы и роль в фитосанитарном оздоровлении агроценозов и получении экологически безопасной сельскохозяйственной продукции». Материалы 5-й международной научно-практической конференции (Краснодар, 23–25 сентября 2008 года). Краснодар: ИП Тафинцев, 2008б. С. 147–150.

18. Перепечаенко В.Л. Аннотированный список наездников-браконид трибы *Dacnusiini* (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) Украины. II. Роды с опушенными глазами и роды с 4-зубыми мандибулами // Кавказский энтомолог. бюл. – 2008в. – Т. 4, вып. 3. – С. 363-380.
19. Тобиас В.И., Перепечаенко В.Л. Новые виды браконид (Hymenoptera, Braconidae) с юго-востока Украины // Вестн. зоологии. – 1992. – Вып. 5. – С. 28-32.

Находятся в печати:

20. Перепечаенко В.Л. Аннотированный список наездников-браконид трибы *Dacnusiini* (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) Украины. I. Роды плезиоморфного ядра группы *Coelinius* Griffiths, 1964 // Евразийский энтомолог. журнал. – 2009б.
21. Перепечаенко В.Л. Аннотированный список наездников-браконид трибы *Dacnusiini* (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) Украины. III. Роды с 3-зубыми жвалами // Изв. Харьк. энтомолог. о-ва. – 2009в.
22. Перепечаенко В.Л. Типы и формулы мандибул наездников-браконид трибы *Dacnusiini* (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) // Юг России – 2009г.
23. Perepechayenko V.L. Mandibles braconid wasps of the tribe *Dacnusiini* (Hymenoptera: Braconidae: Alysiinae) // Кавказский энтомолог. бюл. – 2009д.
24. Перепечаенко В.Л. К систематике рода *Fischerastriolus* Perepechayenko, 1999 // Кавказский энтомолог. бюл. – 2009е.