

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

**Чемырева Василиса Григорьевна**

Научный доклад об основных результатах подготовленной научноквалификационной  
работы (диссертации)

**Фауна и систематика наездников трибы *Pantolytini* (Hymenoptera: Diapriidae) России**

06.06.01 Биологические науки

Энтомология

Заведующий отделом аспирантуры  
ЗИН РАН, кандидат биологических наук  
Доронин И. В.

Научный руководитель,  
доктор биологических наук  
Белокобыльский С. А.

Рецензент,  
доктор биологических наук  
Каспарян Д. Р.

Санкт-Петербург  
2020

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	3
1 Материалы и методы .....	8
2 История изучения трибы <i>Pantolytini</i> .....	10
3 Образ жизни и трофические связи .....	14
4 Географическое распространение диаприид .....	17
4.1 Географическое распространение палеарктических видов трибы <i>Pantolytini</i> .....	17
5 Морфология имаго наездников семейства <i>Diapriidae</i> .....	22
5.1 Голова и ее придатки .....	22
5.2 Мезосома и ее придатки .....	25
5.3 Брюшко и генитальный аппарат .....	29
5.4 Опушение и скульптура .....	32
5.5 Особенности морфологии диаприид трибы <i>Pantolytini</i> .....	33
6 Основные направления эволюционных преобразований морфологических структур диаприид трибы <i>Pantolytini</i> .....	38
7 Проблемы систематики и классификации наездников семейства <i>Diapriidae</i> .....	48
8 Таксономия и фаунистическое разнообразие диаприид трибы <i>Pantolytini</i> .....	58
Заключение .....	77
Выводы .....	79
Список литературы .....	80
Приложение 1. Аннотированный список видов диаприид трибы <i>Pantolytini</i> России .....	90
Приложение 2. Иллюстрации .....	95

## Введение

**Актуальность работы.** Настоящее исследование посвящено изучению систематики, морфологии и видового разнообразия паразитических наездников трибы *Pantolytini* фауны России и сопредельных стран. Обсуждаемые трибы относятся к семейству *Diapriidae* (Hymenoptera: Diaprioidea), которое к настоящему времени насчитывает около 2300 описанных видов, хотя мировая фауна семейства оценивается более чем в 6000 видов (Johnson, 1992; Hymenoptera Online, 2020).

Наездники семейства *Diapriidae* (Hymenoptera: Diaprioidea) – преимущественно мелкого размера паразитоиды с длиной тела от 1 до 4 мм. Большинство диаприид являются паразитами личинок (подсемейство *Belytinae*) и пупариев (подсемейство *Diapriinae*) двукрылых различных семейств. Являясь куколочными паразитоидами, виды *Diapriinae* характеризуются широким кругом хозяев преобладающе из высших круглошовных мух (*Schizophora*, *Diptera*) и их выбор, вероятно, определяется в немалой степени экологическими факторами. *Belytinae* же заражают личинок своих хозяев – двукрылых, а имаго паразитоида выходит из пупариев: круг их хозяев ограничен семействами *Mycetophilidae*, *Sciaridae* и, возможно, некоторыми другими близкородственными длинноусыми двукрылыми (*Nematocera*, *Diptera*).

Влияя на численность насекомых-хозяев, эти наездники представляют значительный интерес для изучения как важный и неотъемлемый элемент экосистем, обеспечивающий их стабильное функционирование. Среди диаприид известны энтомофаги опасных вредителей сельского хозяйства [*Anastrepha* spp. (*Diptera*, *Tephritidae*), *Hydrellia* sp. (*Diptera*, *Ephidridae*), *Inopus rubriceps* (Macquart) (*Diptera*, *Stratiomyidae*)], некоторые (но пока очень немногие из них) достаточно хорошо изучены и активно используются в биоконтроле (Langeland, 1996; Guillén et al., 2002; Coon et al., 2014; Early, 2014), но биология и образ жизни видов трибы *Pantolytini* (и подсемейства *Belytinae* в целом) до сих пор изучены крайне слабо.

Большую практическую ценность в настоящей работе представляют впервые подготовленные оригинальные определительные таблицы палеарктических родов и видов и подробные фотоиллюстрации ко всем палеарктическим видам трибы. Иллюстрированные определительные таблицы, базирующиеся на современной классификации семейства, позволяют максимально точно диагностировать наездников данной таксономической группы, что должно способствовать более быстрому накоплению достоверной информации по их фауне, биологии и экологии.

**Степень разработанности темы исследования.** В мировой фауне триба *Pantolytini* изучена крайне слабо. Из 68 известных во всем мире видов 55 палеарктические. Достоверно известно, что представители трибы распространены в Неарктике и Африке, а вот данных о пантолитинах из Австралийской, Ориентальной и Неотропической областей совсем нет, хотя, вероятнее всего, триба распространена всемирно. Причиной такой плохой ее изученности скорее всего являются мелкие размеры наездников и явные трудности диагностирования пантолитин в связи со слабой разработанностью таксономической системы группы, отсутствием качественных определительных таблиц, иллюстраций и современных ревизий многих их таксонов, а также с отсутствием четких диагностических признаков.

К настоящему времени лишь западноевропейская фауна большинства родов трибы *Pantolytini* была ревизована Я. Мацеком (J. Macek) и может считаться удовлетворительно изученной. Для европейской части России были опубликованы определительные таблицы некоторых родов и видов *Pantolytini* (Козлов, 1978), и только 11 видов из трибы были указаны для фауны России. В Неарктике и в остальных регионах Земли эти группы целенаправленно не изучались.

**Цель и задачи работы.** Цель настоящего исследования заключается в выяснении родового и видового разнообразия трибы *Pantolytini* фауны России, усовершенствовании системы и уточнении состава триб на основе морфологического анализа имаго рецентных таксонов, их распространения и образа жизни. В связи с этим были поставлены следующие основные задачи:

1. Анализ морфологических особенностей имаго изучаемых наездников и их изменчивости, выявление главных направлений трансформации признаков для последующего их использования в систематике группы.
2. Усовершенствование классификации триб, уточнение состава родов и групп видов, а также видового состава в объеме Палеарктики.
3. Составление определительных таблиц родов и видов трибы *Pantolytini* фауны России, описание новых таксонов.
4. Выяснение особенностей географического распространения пантолитин в пределах Палеарктики.

**Научная новизна исследования.** Подготовлен самый полный список наездников-диаприид трибы *Pantolytini* фауны Палеарктики с учетом впервые выявленной очень оригинальной и обширной его восточнопалеарктической составляющей. Как новые для

науки описаны 13 видов; для фауны России впервые приводится 24 вида и 3 рода. Предложена следующая новая родовая синонимия: *Synacra* Foerster, 1856 = *Foeldia* Szabó, 1974, **syn. n.**; *Pantolyta* Foerster, 1856 = *Acropiesta* Foerster, 1856, **syn. n.**; *Acanosema* Kieffer, 1908 = *Cardiopsilus* Kieffer, 1908, **syn. n.**; *Anommatium* Foerster, 1856 = *Erasikea* Szabó, 1961, **syn. n.** Кроме этого выявлены 2 видовых синонима. Подготовлены оригинальные иллюстрированные определительные таблицы триб подсемейства Belytinae и всех палеарктических родов и видов диаприид из трибы Pantolytini; для каждого из 49 выявленных в фауне России видов составлены подробные таблицы морфологических фотоиллюстраций. Впервые показаны главные эволюционные тенденции основных морфологических структур пантолитин. Обоснована важность использования при диагностике видов трибы Pantolytini особенностей строения мезоплевр и метасомы имаго.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты проведенного исследования вносят существенный вклад в познание очень слабо изученных в фауне России паразитоидов из семейства Diapriidae – их морфологии, систематики, состава и распространения. Приведенный самый полный к настоящему времени фаунистический список палеарктических диаприид из трибы Pantolytini может использоваться в исследованиях, посвященных биоразнообразию естественной биоты страны и Палеарктики. Представленный в работе анализ преобразований основных морфологических структур и выявление эволюционных тенденций диаприид из изучаемых групп могут послужить основой для дальнейших филогенетических построений и реконструкции родственных отношений в трибе Pantolytini, всего семейства Diapriidae, а также других групп наездников. Большую практическую ценность представляют подготовленные наиболее полные иллюстрированные определительные таблицы палеарктических родов и видов. Они позволяют достоверно определять этих наездников в фауне России, что не только поможет выяснить состав локальных фаун, но и накопить достоверные данные о биологии и экологии этих весьма слабо изученных паразитоидов. Данные о хозяевах, образе жизни и распространении диаприид могут быть полезны при использовании этих групп наездников для контроля вредителей и совершенствования биологических методов борьбы.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность определений диаприид обусловлена их сравнением с исследованным соискателем типовым материалом из многих музеев мира, в большинстве случаев обилием изученного материала, позволившего выявить изменчивость в целом ряде морфологических структур, а также

благодаря подготовленным подробным макрофотографиям каждого вида, которые доступны для изучения и критики другими специалистами. Весь изученный коллекционный материал, на основании которого была выполнена работа, хранится в Зоологическом институте РАН и ряде других музеев мира (место хранения материала обязательно указано в статьях, опубликованных по результатам проделанной работы) и может быть в любое время переисследован. Помимо собственных исследований, автором работы тщательно проанализированы сведения, опубликованные в литературных источниках, в том числе оригинальные описания таксонов, ссылки на которые присутствуют в тексте. Достоверность всех опубликованных результатов исследования была подтверждена независимыми рецензентами, в том числе ведущими мировыми специалистами по диаприидам.

Основные положения работы были представлены на XIV съезде Русского энтомологического общества (Санкт-Петербург, 2012 г.), на II, III и IV Евразийских Симпозиумах по перепончатокрылым насекомым (Санкт-Петербург, 2010 г.; Нижний Новгород, 2015 г.; Владивосток, 2019 г.) и на Международной научно-практической конференции «Биологическое разнообразие: изучение, сохранение, восстановление, рациональное использование» (Керчь, 2018 г.).

Материалы работы изложены в 18 статьях, 16 из которых опубликованы (или находятся в печати) в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

**Благодарности.** Выражаю благодарность моему научному руководителю Сергею Александровичу Белокобыльскому за бесценную помощь в подготовке и написании данной работы, содействие в получении справочного материала и подготовке статей. Благодарю Виктора Александровича Коляду за предоставление материала, консультации, постоянную поддержку и помощь в подготовке фотографий. Все оригинальные фотографии, представленные в работе, были сделаны в лаборатории артропод Палеонтологического института РАН (Москва); я крайне признательна за такую уникальную возможность и содействие всем сотрудникам лаборатории. Я глубоко благодарна сотрудникам лаборатории систематики насекомых ЗИН РАН за многочисленные консультации, советы, помощь и всестороннее содействие при подготовке данной работы: Ю. В. Астафуровой, А. С. Ильинской, Д. Р. Каспаряну, А. И. Халаиму, К. Г. Самарцеву, Б. А. Коротяеву, О. Г. Овчинниковой и С. Ю. Синеву.

Автор очень благодарен доктору Любомиру Маснеру (Lubomir Masner) (Оттава) и доктору Яну Мацеку (Jan Masek) (Прага) за ценные консультации и предоставление огромного коллекционного и справочного материала для настоящего исследования;

Дэвиду Ноттону (David Notton) (Лондон) за ценные советы и справочный материал. Автор признателен за помощь в работе с типовым материалом сотрудникам и кураторам музеев: Хеге Вардал (Hege Vardal) (Стокгольм), Джеймсу О'Коннору (James O'Connor) (Дублин), Кристеру Хансону (Christer Hansson) (Лунд), Золтану Вашу (Zoltan Váš) (Будапешт), Виллу Суну (Villu Soon) (Тарту), Ларсу Вилхельмсену (Lars Vilhelmsen) и Клер Вильмант (Claire Villemant) (Париж).

Работа частично выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 16-04-00197, 13-04-00026, 18-34-00088, 19-04-00027).

## 1 Материал и методы

Нами был проанализирован обширный материал – всего более 5000 экземпляров диаприид, собранных в разных регионах России и сопредельных стран. Автором исследован весь доступный материал (включая типовой и сравнительный) из фондовых коллекций Зоологического института РАН (С.-Петербург, ЗИН), Зоологического музея МГУ (Москва, ЗММУ), Канадской Национальной коллекции насекомых (Оттава, CNCI), Национального музея естественной истории (Франция, Париж, MNHN), Венгерского музея естественной истории (Венгрия, Будапешт, НННМ), Народного музея в Праге (коллекция Я. Мацека, Чехия, NMPC), Музея Моравии в Брно (коллекция Б. Томшика, Чехия, MZM), Национального музея истории университета в Тарту (Эстония, TUZ), Сельскохозяйственного университета Южного Китая (Гуандун, Китай), личной коллекции доктора Д. Ватанабе и Музея естественной истории префектуры Канагава (Япония, Одавара, KPMNH); а также материалы из личных сборов К. Г. Самарцева (С.-Петербург), В. Г. Локтионова (Владивосток), К. П. Томковича (Москва), В. А. Коляды (Москва) и обширные разнообразные личные сборы автора. В качестве справочного и сравнительного материала использовались диаприиды из коллекции Музея естественной Истории (Лондон, Англия) и типовой материал из ряда других музеев Европы и Америки.

Сбор материала автором преобладающе производился кошением энтомологическим сачком и с помощью желтых тарелок (ловушек Мерики), которые ставились в районах исследования в числе 50–200 штук. Материалы других авторов были также собраны (помимо отмеченных выше методик) с помощью ловушек Малеза, почвенных ловушек и ловушек по перехвату полета (flight intercept traps). Загрязненный спиртовой и сухой материал подвергался отмывке и монтировке на бумажные треугольники. Если насекомые высушивались сразу после их изъятия из спирта, то они часто оказываются загрязненными или покрытыми пленками бактериального или жирового налета. Сборы из ловушек Малеза были наиболее чистые, однако если в банках было много чешуекрылых, то чешуйки с их крыльев нередко в большом количестве налипали на тела других насекомых.

Используемый нами способ очистки насекомых был разработан В. А. Колядой. Этот способ хотя и трудоемок, но позволяет очень качественно отмывать насекомых любой степени загрязнения и без специальной аппаратуры, причем пигментация и опушение диаприид после проводимых процедур не нарушается.

Процедура отмывки насекомых состояла из следующих этапов:



1. Насекомые в течение нескольких часов выдерживаются в 10%-ном растворе аммиака (после этой процедуры налипший мелкий мусор гораздо легче отмывается с тела имаго и нашатырный спирт частично растворяет жировой слой на насекомом).
2. Материал переносится в 15–20%-ный спиртовой раствор на сравнительно короткий срок (1–2 часа).
3. Проводится кипячение материала: в пробирку наливается дистиллированная вода и добавляются несколько капель жидкого геля для стирки и капля моющего средства; в подготовленную смесь помещаются насекомые из спирта; пробирки с содержимым нагреваются на водяной бане до кипения. Кипячение можно заменить выдерживанием насекомых в горячем и сильно мыльном растворе в течение нескольких часов.
4. После 1–2 минут кипения насекомых отделяют от жидкости и тщательно промывают в дистиллированной воде.
5. Далее материал поочередно помещается в спирт возрастающей концентрации (40, 70 и 96 %). В каждом растворе насекомые выдерживаются не менее 3–4 часов. Между каждой проводкой нужно убирать лишнюю влагу фильтровальной бумагой.
6. В завершение для окончательного обезвоживания насекомые помещаются в ацетон или гексаметилдисилазан (желательный, но необязательный этап). После этого наездники расправляются на стекле или плотной бумаге с помощью препаровальной иглы и кисточки.

Определение насекомых проводилось с помощью бинокулярного микроскопа Микромед–МС-2 Zoom с окулярами  $\times 15$  и дополнительной увеличивающей насадкой на объектив  $\times 2$ , при максимально возможном увеличении в 120 раз. Фотографии были подготовлены с помощью стереомикроскопа Leica M125 и камерой Leica DFC450. Монтаж фотографий осуществлялся с помощью программ Helicon Focus 5.0. и Adobe Photoshop CS5.

Типовой материал описанных автором новых видов диаприид хранится в коллекциях Зоологического института, Зоологического музея МГУ, Канадской национальной коллекции насекомых, Национального музея естественной истории в Париже, Музея естественной истории в Будапеште, Народного музея в Праге и Музея естественной истории префектуры Канагава.

## 2 История изучения трибы *Pantolytini*

Наиболее раннее упоминание отдельных видов семейства (и триб) датировано началом XIX века (Westwood, 1832; Haliday, 1833). В середине XIX века блистательным немецким энтомологом А. Форстером была разработана новая родовая классификация диаприид (Foerster, 1856). Так, большинство используемых в настоящее время родов трибы *Pantolytini* (*Acropiesta* Foerster, 1856, *Anommatium* Foerster, 1856, *Pantolyta* Foerster, 1856, *Polypeza* Foerster, 1856, *Psilomma* Foerster, 1856, *Synacra* Foerster, 1856) были описаны Форстером в данной работе. Об удивительном таланте Форстера как систематика свидетельствует тот факт, что большинство описанных им родов остаются до сих пор валидными и лишь очень немногие были позднее синонимизированы.

Во второй половине XIX столетия ряд авторов продолжили описание видов диаприид и предпринимали попытки их систематизации. Среди них следует отметить Томсона (Thomson, 1859), изучавшего главным образом фауну Швеции; Маршалла (Marshall, 1868), описывающего фауну Британии; Прованчера (Provancher, 1883) и Эшмеда (Ashmead, 1893), исследовавших фауну Северной Америки. Эшмед помимо описания большого числа видов из Северной и Центральной Америки впервые выделил трибу *Spilomicrini*. Однако его диагноз трибы сильно отличается от современного и был основан только на особенности жилкования крыльев. Именно поэтому в эту трибу он включал и роды *Synacra* и *Polypeza*, которые сегодня относятся к трибе *Pantolytini* в подсемействе *Belytinae*, а также роды *Labolips* Haliday и *Aneurhynchus* Westwood.

Во второй половине XIX века на основе тех знаний фаун составлялись каталоги для различных регионов Европы и Северной Америки (Marshall, 1873; Cresson, 1887; Dalla Torre, 1898). Тем не менее вплоть до конца XIX – начала XX веков сведения о диаприидах представляли собой лишь краткие заметки и описания небольшого числа видов локальных фаун, но группа в целом не была затронута систематическими исследованиями. Более того, не все вышеперечисленные авторы использовали родовую систему, предложенную Форстером, а во многих случаях родовая диагностика видов была ошибочной.

В начале XX века крупным французским энтомологом Ж.-Ж. Киффером (J.-J. Kieffer) было описано множество новых видов и несколько родов (*Acanosema* Kieffer, 1908, *Acanopsilus* Kieffer, 1908, *Cardiopsilus* Kieffer, 1908) диаприид со всего мира (Kieffer, 1908, 1910, 1911, 1913). Он обособил виды подрода *Opazon*, предложенного ранее ирландским энтомологом Халидеем (Haliday, 1857) в составе рода *Belyta*, в самостоятельный род (Kieffer, 1908). Именно Киффер внес наиболее весомый вклад в

изучение группы, поскольку подвергал сравнительному анализу и включал в свои исследования и публикации все известные и описанные на тот период времени виды диаприид из всех регионов Европы (Kieffer, 1916). Киффер изучил материалы по диаприидам из многих музеев Европы. Он описал множество видов диаприид из Южной Европы (в первую очередь средиземноморских), Венгрии и Австрии, которые ранее вовсе не исследовались (Kieffer, 1913). Работы Киффера содержали родовые и видовые ключи (Kieffer, 1916) и долгое время служили основой для дальнейших исследований диаприид. К сожалению, он не имел возможности иметь собственную справочную коллекцию и работать с большими сериями описываемых им таксонов. Возможно, именно поэтому в своих исследованиях он слишком мало внимания уделял внутривидовой изменчивости (которая у диаприид оказалась значительной), что закономерно привело к появлению большого числа видовых синонимов из описанных им таксонов.

Несколько позднее, а именно уже в середине XX века, свой вклад в изучение европейской фауны диаприид трибы *Pantolytini* внесли Янсон (Jansson), Никсон (Nixon) и Хеллен (Hellén). Их работы затрагивали в первую очередь фауны Северной Европы (Янсон и Хеллен) и Британии (Никсон), однако они имеют значительную ценность для всей систематики группы (Jansson, 1939; Nixon, 1957; Hellén, 1963, 1964). Важными в систематике диаприид были исследования Хеллена, где он, в частности, предложил оригинальное разделение подсемейств *Diapriinae* и *Belytinae* на трибы и впервые выделил трибу *Pantolytini*. Никсоном впервые были разработаны подробные иллюстрированные определительные таблицы всех видов *Belytinae*, обнаруженных к середине XX столетия на Британских островах, описано несколько новых видов, и предложен ряд синонимов. Для многих родов диаприид подготовленные Никсоном определительные таблицы до сих пор являются наиболее надежным ключом при диагностике палеарктических видов.

Позднее Козловым были впервые изучены материалы по фауне европейской части СССР (России и некоторых других стран СНГ) (Козлов, 1971; 1978; 1995). Он описал небольшое число видов и новый род мирмекофильных диаприид (*Cordylocras* Kozlov), составил родовую и видовые определительные таблицы для диаприид фауны европейской части. К сожалению, в период работы с диаприидами Козлову не был доступен типовой материал из большинства европейских музеев, и подготовленные им определительные таблицы в значительной мере были основаны на небольшой коллекции диаприид ЗИН РАН, первоописаниях и опубликованных ключах из различных литературных источников. Именно поэтому в подготовленных им определительных таблицах диаприид европейской части СССР не удалось избежать многочисленных ошибок и неточностей.

Отдельного упоминания заслуживают исследования Л. Маснера. Его самые ранние исследования были посвящены фауне диаприид Чехословакии (Masner, 1957), однако позже первостепенными задачами для него стали изучение типового материала и уточнение родовой принадлежности (согласно современной классификации) ранее описанных видов (Masner, 1964, 1965, 1967). Более поздние работы Маснера касались диаприид фауны Нового Света и в первую очередь Неарктики (Masner, 1991; Masner, García, 2002).

В конце XX – начале XXI веков заметный прогресс в изучении диаприид Европы был сделан благодаря исследованиям чешского энтомолога Я. Мацека (J. Macek). Изучив подавляющее большинство типов из музеев Европы и отчасти Северной Америки, он ревизовал все западнопалеарктические роды и виды трибы Pantolytini, впервые сформулировал подробный диагноз трибы, выделил и описал еще один род *Psilommacra* Macek (Macek, 1989a, 1989b, 1990, 1993a, 1993b, 1995a, 1998). Кроме трибы Pantolytini, им были ревизованы часть родов трибы Belytini (Macek, 1995b, 1996a, 1996b, 1997a, 1997c) и Cinetini (Macek, 1997b, 2005, 2007). В течение 20 лет им была проделана колоссальная работа по поиску и изучению всего доступного типового материала и по исследованию коллекционного материала главным образом с территории Восточной Европы. Обсуждая таксономию подсемейства Belytinae, Мацек впервые предложил выделение трибы Cinetini (Macek, 1989a). Не менее важна для систематики и его работа по анализу морфологических особенностей головы диаприид и формирование здесь вентрального моста (Macek, 1994).

Заметный вклад в изучение диаприид внес Д. Ноттон (D. Notton). Для нашего исследования представляет наибольший интерес его работа, посвященная обзору биологии и фауны синантропного вида *Synacra pauper* Macek (Notton, 1994, 1997). Долгое время являясь куратором коллекции диаприид в Музее естественной истории в Лондоне, Ноттон составил подробный каталог многочисленного типового материала по подсемейству Diapriinae, хранящегося в музеях Лондона и Парижа (Notton, 2004, 2014).

Свой вклад в изучение фауны диаприид Европы внес и Бул (Buhl), описавший *Synacra incompleta* Buhl (Pantolytini) и ряд других видов диаприид в фауне Норвегии (Buhl, 1997). Значительное внимание Буль уделял вымершим диаприидам из балтийского янтаря, а в трибе Pantolytini описал вымерший вид *Pantolyta antiqua* Buhl (Buhl, 1999).

На территории России семейство Diapriidae ранее изучалось лишь двумя авторами (Козлов, 1966, 1971, 1975, 1978, 1994; Алексеев, 1979), а сведения по наездникам изучаемой трибы были крайне скудны. В Определителе европейской части СССР М. А. Козлов указывает с территории России 11 видов из 6 родов трибы Pantolitini (у

Козлова она была разделена на три трибы – Anommatini, Synacrini и Pantolytini): для рода *Acropiesta* – 2 вида с определительной таблицей для 8 европейских видов; для рода *Pantolyta* – 3 вида с таблицей для 7 видов; для рода *Acanosema* – 1 вид с таблицей для 2 видов; для рода *Opazon* – 2 вида с таблицей для 3 видов; для рода *Synacra* – 2 вида с таблицей для 6 видов; из монотипного рода *Anommatium* был указан один подвид; из родов *Acanopsilus*, *Cardiopsilus* и *Psilomma* для фауны России не указано ни одного вида, но составлены определительные таблицы для 2 западноевропейских видов из каждого рода.

До начала наших исследований очень слабо были затронуты изучением диаприиды Восточной Палеарктики. В определителе насекомых Дальнего Востока для этого семейства Козлов приводит только определительную таблицу родов, ссылаясь на слабую изученность группы (Козлов, 1994). Для фауны Японии из трибы Pantolytini к моменту начала наших исследований указывались только по 1 виду из родов *Synacra* (Masek, 1995) и *Pantolyta* (Козлов, 1978).

Сравнительно недавно начатое нами исследование трибы Pantolytini также привело к таксономическим изменениям в классификации группы. Наиболее важными для дальнейшего обсуждения полученных результатов стала предложенная нами синонимия родов *Pantolyta* Foerster, 1856 = *Acropiesta* Foerster, 1856 (Chemyreva, Kolyada, 2020a) и *Acanosema* Kieffer, 1908 = *Cardiopsilus* Kieffer, 1908 (Chemyreva, Kolyada, 2020b). Обоснования предложенной синонимии представлены ниже в главах 7 и 8.1.

### 3 Образ жизни и трофические связи наездников диаприид трибы *Pantolytini*

Более 450 данных о хозяино-паразитных связях наездников-диаприид известно по литературным источникам, однако только в трети из них приведено видовое название паразитоида (Yoder, 2007). Для большинства случаев выведения диаприид из хозяев указывается только род паразитоида, или даже семейство. В связи с этим достоверное указание хозяев диаприид имеется менее чем для 4% от общего числа описанных видов (Yoder, 2007). Данное обстоятельство связано с затруднениями диагностики многих таксонов диаприид и демонстрирует, как мало мы знаем об этой группе. Помимо этого, большинство из известных трофических связей паразитоид-хозяин относятся к видам только из двух родов диаприид – *Trichopria* Ashmead (Diapriini) и *Coptera* Say (Psilini) (Yoder, 2007). Лишь около 15 указаний хозяев имеется для представителей подсемейства Belytinae и почти все они относятся к длинноусым двукрылым за единственным исключением у видов рода *Synacra* Foerster, выведенных из *Musca domestica* L. (Diptera, Muscidae), *Phytomyza albiceps* Meigen и *Agromyza spiraeae* Kaltenbach (Diptera, Agromyzidae) (Macek, 1995; Float et al., 1999, 2002).

Согласно имеющимся литературным данным, диаприиды-белитины заражают именно личиночные стадии мух-хозяев, но выход имаго паразитоидов происходит исключительно из их куколок (пупариев). Откладка яиц белитинами в грибы наблюдалась непосредственно в полевых условиях (Huggert, 1979), но до настоящего времени нет информации о типе и структуре яиц и личинок этих паразитоидов. По имеющимся общим данным (Chambers, 1971), подавляющее большинство белитин, вероятно, являются эндопаразитоидами личинок длинноусых двукрылых (микофагов, сапрофагов и педобионтов).

Большое число видов диаприид в той или иной степени ассоциированы с муравьями и их гнездами. Так, для 16 видов Belytinae фауны северо-западной Европы была подтверждена связь с гнездами муравьев, причем предпочтительными являются гнезда видов родов *Lasius* F. (особенно *Lasius brunneus* Latr.) и *Formica* L. (Nixon, 1957; Hoffmeister, 1989; Macek, 1990, 1995; Chemyreva, Kolyada, 2019a). В гнездах муравьев встречаются не только представители подсемейства Belytinae, но и подсемейства Diapriinae, причем у ассоциированных с муравьями диаприин видов значительно больше, чем в других группах. Большинство мирмекофильных диаприин живут в тропиках и многие из них связаны главным образом с муравьями-листорезами и муравьями кочевниками. Однако нет никаких свидетельств того, что в таких случаях диаприины

являются именно паразитоидами расплода муравьев. Скорее всего, они развиваются в личинках мух-комменсалов в гнездах муравьев: это могут быть мошки (*Ceratorogonidae*), мухи-горбатки (*Phoridae*), сциариды (*Sciaridae*), шароуски (*Sphaeroceridae*) и журчалки (*Syrphidae*).

Степень морфологической, физиологической и поведенческой специализации диаприид для жизни в муравейниках сильно варьирует. Механизмы, с помощью которых паразитоиды могут мимикрировать под своих муравьев-хозяев, еще недостаточно изучены. Некоторые мирмекофильные диаприиды морфологически сильно похожи на муравьев, причем даже благодаря образованию чешуек на стебельках брюшка и сходной скульптуры тела. Ряд специализированных видов этих наездников отбрасывают крылья и своим поведением напоминают вероятных хозяев (Masner, 1976; Loiacono et al., 2002). Кроме того, между "гостями" и хозяевами муравейника существуют определенные трофические отношения (комменсализм). Такие диаприиды имеют заметные золотистые или белые пучки волос в области шеи и стебелька брюшка, которые действуют как трихомы, выделения с которых слизываются муравьями (Huggert, Masner, 1983). Помимо мирмекофилов, в Афротропическом и Ориентальном регионах также встречаются термитофильные диаприиды; однако об этих в определенной степени термитоподобных (мягкопокровных и светлоокрашенных) видах сведений вообще крайне мало (Hoffmeister, 1989).

Немногочисленные данные по хозяино-паразитным связям видов диаприид из трибы *Pantolytini* суммированы в таблице 1.

Таблица 1 – Хозяино-паразитные связи палеарктических видов диаприид трибы *Pantolytini*

Паразитоид	Хозяин
<i>Acanosema nervosum</i>	Личинки <i>Sciaridae</i> и <i>Mycetophilidae</i> (Diptera).
<i>A. rufum</i>	Ассоциирован с гнездами <i>Lasius brunneus</i> (Latr.) (Hymenoptera: Formicidae).
<i>Pantolyta sciarivora</i>	<i>Sciara</i> sp. (Kieffer, 1907).
<i>P. flaviventris</i>	<i>Trichosia caudata</i> Walker, <i>Sciara ligniperda</i> Brischke (Diptera: <i>Sciaridae</i> ) (Brischke, 1891).
<i>Synacra</i> sp.	Выведен из пупария <i>Musca domestica</i> L. (Diptera: <i>Muscidae</i> ) (Floate et al., 1999, 2002).
<i>S. brachialis</i>	Ассоциирован с гнездами <i>Ponera coarctata</i> Nees (Nixon, 1957) и <i>Lasius brunneus</i> (Latr.) (Hymenoptera: Formicidae) (Donisthorpe,

	1927, ex Nixon, 1957).
<i>S. holconota</i>	<i>Phytomyza albiceps</i> Meigen и <i>Agromyza spiraeae</i> Kaltenbach (Diptera: Agromyzidae) (Macek, 1995).
<i>S. paupera</i>	<i>Bradysia paupera</i> (Tuomikoski, 1960) (= <i>Bradysia difformis</i> Frey, 1948) (Diptera: Sciaridae) (Hellqvist, 1994; Macek, 1995; Notton, 1997).
<i>S. sociabilis</i>	Ассоциирован с гнездами <i>Formica rufa</i> L. и <i>Lasius brunneus</i> (Latr.) (Hymenoptera: Formicidae) (Kieffer, 1904, 1910; Nixon, 1957; Macek, 1995; Chemyreva, Kolyada, 2019a).
<i>S. giraudi</i>	Личинки <i>Tomicus piniperda</i> (L.) и <i>Orthotomicus laricis</i> (F.) (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) (Kieffer, 1916).

Стратегии паразитирования, жизненный цикл и особенности преимагинальных стадий диаприид подсемейства до сих пор не изучены. Это можно объяснить тем, что личинок грибных и почвенных комариков (из семейств Мусетопхилidae и Sciaridae) – основных хозяев видов этого подсемейства – достаточно трудно находить в природе и размножать в лаборатории.



## 4 Географическое распространение диаприид

Диаприиды имеют всеветное распространение и многочисленны как в умеренных, так и в тропических регионах. Во всех этих областях подавляющее большинство их видов приурочены к различной степени мезофильным экосистемам, и лишь немногие таксоны (в большинстве случаев это виды-стратобионты или виды, ассоциированные с муравейниками) приспособились к относительно ксерофильным станциям.

Ареалы ряда палеарктических видов имеют широкие дизъюнкции, что, скорее всего, обусловлено недостаточной изученностью распространения этих таксонов. По этим причинам, а также в связи с тем, что паразитоиды часто являются олигофагами или даже полифагами и используют для заражения и развития хозяев из различных групп насекомых, при выделении типов ареалов в Палеарктике за основу были взяты крупные ареалогические подразделения, предложенные Городковым (1984) с модификациями.

### 4.1 Географическое распространение палеарктических видов трибы *Pantolytini*

Характеристика географического распространения видов трибы *Pantolytini* в настоящее время затруднительна, поскольку классификация всего подсемейства *Belytinae* недостаточно разработана, и мы до сих пор не знаем, какие роды за пределами Палеарктической области должны быть включены в трибу *Pantolytini*. На данный момент только один тропический род *Masnerosema* Sundholm, 1970 с одним видом из Эфиопской области однозначно относится к *Pantolytini*. Все другие роды, включенные в настоящее время в эту трибу, распространены либо только в Палеарктике (монотипические *Acanopsilus*, *Anommatium* и *Psilomma*), либо являются голарктическими (*Acanosema*, *Opazon*, *Polypeza*, *Pantolyta* и *Synacra*). Однако в роде *Synacra* известен один вид *S. pauper* Masek, вероятно, являющийся синантропным и, скорее всего, имеющий всеветное (вслед за человеком) распространение. Литературные и полученные автором данные о географическом распределении видов трибы *Pantolytini* по зоогеографическим областям обобщены в таблице 2 (Masek, 1989a, 1989b, 1990, 1993a, 1993b, 1995a, 1998; Johnson, 1992; Chemyreva, Kolyada, 2019a; 2019b; 2020a, 2020b; Chemyreva, 2020).

Таблица 2 – Распределение видов из родов трибы *Pantolytini* по зоогеографическим областям (в скобках указано число видов, общих для обеих подобластей Голарктики)

Роды	Голарктика				Тропические области				Всего видов в мировой фауне
	Палеарктика		Неарктика	Всего видов в Голарктике	Эфиопская	Ориентальная	Неотропическая	Австралийская	
	Россия	Всего							
<i>Acanopsilus</i>	3	3	–	3	–	–	–	–	3
<i>Acanosema</i>	6	7	3	10	–	–	–	–	10
<i>Anommatium</i>	1	1	–	1	–	–	–	–	1
<i>Masnerosema</i>	–	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Opazon</i>	4	4	1	5	–	–	–	–	5
<i>Pantolyta</i>	21	22	6(2)	26	–	–	–	–	26
<i>Polypeza</i>	1	2	2(1)	3	–	–	–	–	3
<i>Psilomma</i>	4	4	–	4	–	–	–	–	4
<i>Psilommacra</i>	–	1	–	1	–	–	–	–	1
<i>Synacra</i>	9	11	4(1)	14	–	1	–	–	14
ВСЕГО	49	55	16	67	1	1	0	0	68

Данные о распространении видов трибы *Pantolytini* в Палеарктике были существенно расширены в результате проведенной нами работы. Так до начала наших исследований в фауне Европы было известно 40 видов, в европейской части России – 9, а в фауне Дальнего Востока России – только 1 (Козлов, 1978). В результате наших обширных исследований (Chemyreva, Kolyada, 2019a; 2019b; 2020a, 2020b; Chemyreva, 2020; Chemyreva et al., 2020) в фауне России были обнаружены 49 видов пантолитин, из которых в ее азиатской части – 32 (таблица 2).

Однако следует отметить все еще недостаточную изученность палеарктических видов трибы *Pantolytini*, особенно в азиатской части. Многие виды пантолитин известны по единичным экземплярам и только из ограниченного числа мест находок.

#### I. Группа мультирегиональных ареалов (1 вид).

1. Космополитный ареал – 1 вид: *Synacra pauper* (вид широко распространен в Палеарктике, а также обнаружен в Южной Африке, Северной и Южной Америке и в Австралии).

#### II. Группа голарктических ареалов (3 вида).

2. Голарктический ареал – 3 вида: *Pantolyta sciarivora*, *P. semirufa*, *Polypeza ciliata*. По-видимому, большинство рассматриваемых здесь голарктических видов имеет циркумареалы, однако распространение этих видов крайне слабо изучено. Более подробная классификация голарктических ареалов затруднительна по причине их единичных находок в Неарктике и нередком отсутствии в литературе точных мест находок.

### III. Группа палеарктических ареалов (47 видов).

3. Трансевроазиатский – 7 видов: *Acanosema nervosa*, *A. flaviventris* и *Opazon frigidum*, *Pantolyta atracta*, *P. pallida*, *Synacra brachialis*, *S. sociabilis*.
4. Амфиевроазиатский – 9 видов: *Acanosema tenuicornis*, *Pantolyta flexinervis*, *P. hadrosoma*, *P. marginalis*, *P. nigrocincta*, *P. nixonii*, *P. rufiventris*, *Psilomma fuscicornis*, *Synacra compressigastra*.
5. Европейско-кавказский – 2 вида: *Acanopsilus heterocerus*, *Pantolyta macrocera*.
6. Европейско-сибирский – 1 вид: *Opazon parvulum*.
7. Европейский – 14 видов: *Acanosema rufum*, *Anommatium ashmeadi*, *Opazon apertum*, *O. incrassatum*, *Pantolyta micans*, *P. nitida*, *P. pseudosciarivora*, *P. radialis*, *P. seticornis*, *Psilomma dubia*, *P. fusciscapis*, *Synacra atracta*, *S. giraudi*, *S. holconota*. Для вида *Synacra atracta* имеются непроверенные указания о его находке в Непале, однако нам удалось обнаружить этот вид в фауне России лишь в виде немногочисленных экземпляров из европейской части. Поэтому информация о его нахождении в фауне Непала требует специального подтверждения.
8. Условные эндемики Западной Европы (пока не обнаруженные на территории России и сопредельных с ней стран) – 2 вида: *Acanosema producta*, *Pantolyta stylata*.
9. Условные эндемики Дальнего Востока России – 10 видов: *Acanopsilus comadensis*, *A. minimus*, *Acanosema clawum*, *Pantolyta elegans*, *P. lazovia*, *P. simpliciora*, *P. tentoria*, *Psilomma calaris*, *Synacra azepilopria*, *S. gigantea*. В эту группу вошли в основном новые таксоны, описанные с юга Дальнего Востока России.
10. Условный эндемик севера Восточной Сибири – 1 вид: *Acanosema alekseevi*. Известно только два экземпляра вида, собранных в Центральной Якутии.
11. Условный эндемик юга Казахстана – 1 вид: *Synacra tobiasi*.

Таблица 3 – Список таксонов трибы Pantolytini

- Триба Pantolytini**
- I. \*Acanopsilus** Kieffer, 1908
1. \**A. heterocerus* (Haliday, 1857)
  2. \*\*\**A. comadensis* Chemyreva et Kolyada, 2020
  3. \*\*\**A. minimus* Chemyreva et Kolyada, 2020
- II. Acanosema** Kieffer, 1908
4. \*\*\**A. alekseevi* Chemyreva et Kolyada, 2020
  5. \*\*\**A. clawum* Chemyreva et Kolyada, 2020
  6. \*\*\**A. epicnemia* Chemyreva et Kolyada, 2020
  7. *A. nervosum* (Thomson, 1858)
  8. \**A. rufum* Kieffer, 1980
  9. \**A. tenuicornis* (Kieffer, 1909)
- III. \*Anommatium** Foerster, 1856
10. \**A. ashmeadi* Mayr, 1904
- IV. Opazon** Haliday, 1857
11. *O. apertum* (Kieffer, 1908)
  12. *O. frigidum* Macek, 1995
  13. \**O. incrassatum* (Thomson, 1859)
  14. *O. parvulum* (Haliday, 1857)
- V. \*Psilomma** Foerster, 1856
15. \*\*\**P. calaris* Chemyreva et Kolyada, 2020
  16. \**P. dubia* Kieffer, 1908
  17. \**P. fuscicornis* Kieffer, 1908
  18. \**P. fusciscapis* Foerster, 1861
- VI. Polypeza** Foerster, 1856
19. *P. ciliata* (Thomson, 1859)
- VII. Pantolyta** Foerster, 1856
20. *P. atracta* Foerster, 1861
  21. *P. flaviventris* (Thomson, 1859)
  22. \**P. flexinervis* (Macek, 1998)
  23. \**P. macrocera* (Thomson, 1859)
  24. \**P. micans* (Macek, 1998)
  25. \**P. nigrocincta* (Kieffer, 1909)
  26. \**P. nitida* (Thomson, 1859)
  27. \**P. pseudosciarivora* (Macek, 1998)
  28. \**P. radialis* (Hellén, 1964)
  29. *P. rufiventris* Kieffer, 1909
  30. \**P. sciarivora* (Kieffer, 1907)
  31. *P. semirufa* Kieffer, 1908
  32. \**P. seticornis* (Kieffer, 1910)
  33. \*\*\**P. simpliciora* Chemyreva et Kolyada, 2020
  34. \*\*\**P. tentoria* Chemyreva et Kolyada, 2020
  35. \*\*\**P. lazovia* Chemyreva et Kolyada, 2020
  36. \*\*\**P. elegans* Chemyreva et Kolyada, 2019
  37. \**P. hadrosoma* Macek, 1993
  38. \**P. marginalis* (Kieffer, 1909)
  39. \**P. nixonii* Macek, 1993
  40. *P. pallida* Kieffer, 1908
- VIII. Synacra** Foerster, 1856
41. \**S. atracta* Macek, 1995
  42. \*\*\**S. azepylopria* Chemyreva et Kolyada, 2019
  43. *S. brachialis* (Nees, 1834)
  44. \*\*\**S. compressigastra* Chemyreva et Kolyada, 2019

45. \*\*\**S. gigantea* Chemyreva et  
Kolyada, 2019  
46. \**S. giraudi* (Kieffer, 1910)

47. \**S. holconota* Kieffer, 1910  
48. \**S. pauper* Macek, 1995  
49. *S. sociabilis* (Kieffer, 1904)

**Примечание.** Виды впервые указанные для фауны России отмечены одной звёздочкой (\*), новые для фауны Палеарктики – двумя (\*\*), новые для науки – тремя (\*\*\*).

## 5 Морфология имаго наездников семейства Diapriidae

Для описания морфологических особенностей диаприид использовались термины в соответствии с их определениями, предложенными в интернет-проекте "Hymenoptera Anatomy Ontology" (Yoder et al., 2010).

### 5.1 Голова и ее придатки

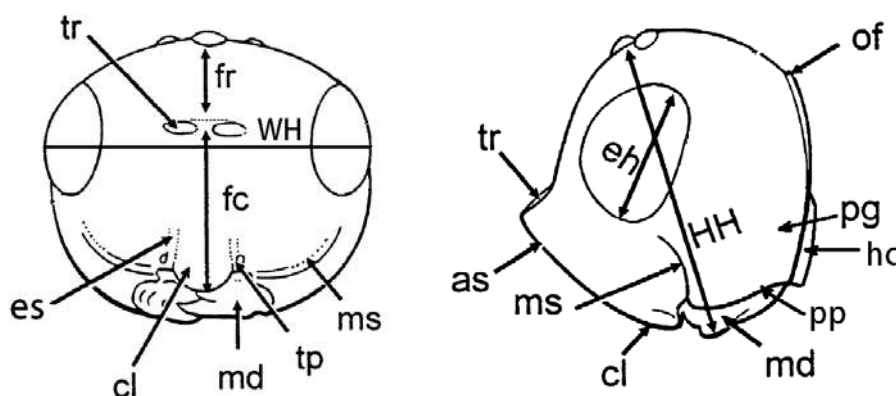


Рисунок 1 — Голова (вид спереди и вид сбоку) (по: Masner, García, 2002, с добавлениями). **As** – антеннальный выступ (antennal shelf), **cl** – клипеус (clypeus), **eh** – высота глаза (eye height), **es** – эпистомальный шов (epistomal sulcus), **fc** – лицо (face), **fr** – лоб (front), **hc** – гипостомальный киль (hypostomal carina), **md** – мандибулы (mandibula), **ms** – малярный шов (malar sulcus), **of** – затылочный выступ (occipital flange), **pg** – постгена (postgena), **pp** – плевростома (pleurostoma), **tp** – тенториальная ямка (tentorial pit), **tr** – антеннальная ямка (torulus), **HH** – высота головы, **WH** – ширина головы.

**Голова** диаприид может быть гипогнатного или опистогнатного типа. Сложные глаза обычно более или менее хорошо развиты, овальной формы. Характерной особенностью диаприид является расположение антенн (рисунок 1). Место прикрепления антенн к голове заметно выступает вперед на сформированном антеннальном выступе. Таким образом, антеннальные ямки располагаются выше середины глаз (вид спереди), а между ними и клипеусом формируется обширный участок – лицо. Клипеус обычно полукруглый и выпуклый, ограничен выраженным сверху и по бокам эпистомальным швом и тенториальными ямками. Ротовые придатки с боков и частично сзади окружены плевростомальным гребнем. Нижняя часть головной капсулы некоторых таксономических групп диаприид может вытягиваться, формируя ротовой конус (рисунок 15А, С). Участок

головы сбоку от клипеуса и ниже глаза принято называть скулой, а шов от глаза и до плевростомального гребня – скуловым или малярным (рисунок 1).

Верхняя губа у диаприид, как правило, небольшая, полукруглая или вытянутая и почти треугольная (если мандибулы пинцетовидные) (рисунок 15С). Форма мандибул, характер их прикрепления к головной капсуле и иногда число зубцов на мандибулах являются таксономически важными признаками диаприид. Так мандибулы могут быть сильно пересекающимися и серповидными или длинными, прямыми и пинцетовидными (рисунок 15С), но чаще всего они короткие и слабо-пересекающиеся (исходное состояние признака) (рисунок 1). Максиллярные щупики, как правило, 5-члениковые, лабиальные – 3-члениковые.

Лоб диаприид спереди ограничен антеннальным выступом и ямками, сзади же его граница проходит на уровне касательной к переднему краю переднего глазка. У большинства видов лоб ровный, но изредка он может иметь многочисленные выступы или снабжен выраженными дорсальными тенториальными ямками. Три глазка на темени располагаются в равнобедренном треугольнике, а у обитающих в подстилке бескрылых форм они редуцированы. Широко используемые для видовой систематики перепончатокрылых соотношения POL (постоцеллярная линия – минимальное расстояние между внутренними краями задних глазков) и OOL (окуляр-оцеллярная линия – минимальное расстояние от заднего глазка до края сложного глаза) крайне редко используются в систематике диаприид. Затылок у диаприид чаще всего гладкий. Затылочный валик всегда развит и в разной степени выступает, иногда он бывает скульптурирован. Нижняя часть щеки часто опушенная.

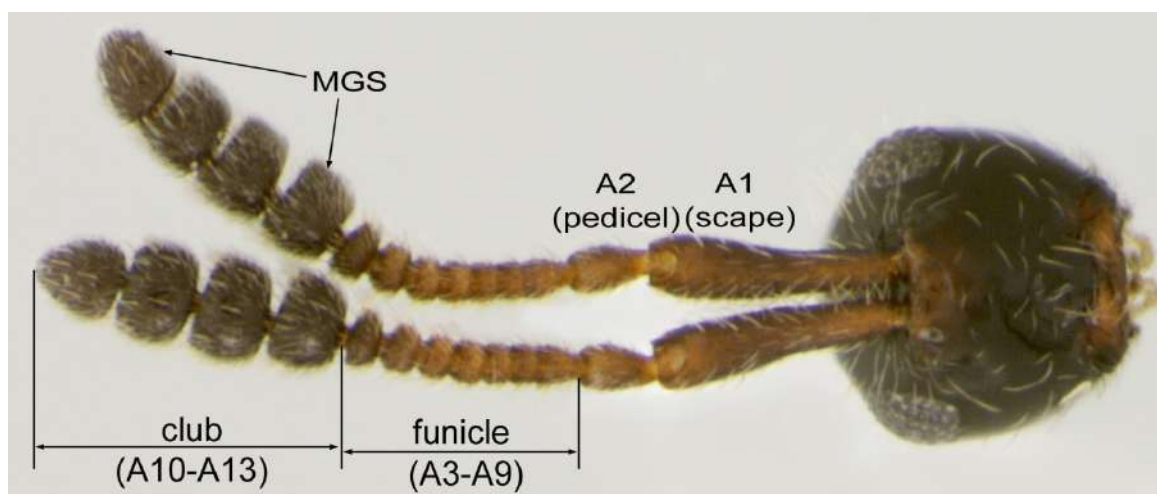


Рисунок 2 — Строение усика самки *Spilomicrus* sp. Обозначения: A1 – скапус, A2 – педицел, funicle – жгутик, club – булава, MGS – поля вкусовых сенсилл.

**Антенны** диаприид наиболее важны при диагностике таксонов как видового, так и надвидового уровня. Количество сегментов антенн обычно фиксированное и их антеннальная формула (число члеников усиков самок и самцов – ♀/♂) традиционно считалась основой для родовой систематики диаприид. Однако позднее стали известны случаи внутривидовой изменчивости числа сегментов антенн у самок (Masek, 1989b). Кроме того, уменьшение числа члеников антенн наблюдается во многих таксономических группах диаприид при переходе к стратобионтному образу жизни или обитанию в муравейниках. Эти данные дали основание не придавать антеннальной формуле безоговорочно основное таксономическое значение (Masek, 1989a; Masner, García, 2002).

Антенны самцов и самок диаприид сильно различаются. Членики флагеллума самок образуют более или менее выраженную булаву, которая может быть образована разным числом члеников. Если булава резко выражена, то флагеллум удобно делить на собственно булаву и жгутик (*funicle*) (рисунок 2). Членики булавы, по сравнению с другими сегментами флагеллума, в разной степени расширены, соединены между собой узкими стебельками и разделены заметными промежутками. При рассмотрении флагеллума сбоку, сочленения между сегментами булавы могут быть заметно смещены дорсально от срединной оси сегментов (рисунок 2). Сочленовные стебельки располагаются по центру сегментов булавы (при обзоре сверху) или снизу (рисунок 2). На вентральной стороне члеников булавы расположены сенсорные поля из вкусовых сенсилл (MGS) (рисунок 2, 4) (Yoder, 2004).

Несмотря на большое число таксономических признаков на сегментах булавы, ни один из них не может служить надежным маркером для диагностики пограничных сегментов, т. е. являются ли они частью булавы или жгутика. Поэтому реальное число сегментов булавы в описаниях не обозначается, если булава выражена нечетко, т. е. когда ее первый сегмент не сильно отличается от предыдущих.



Рисунок 3 — Антенна самца *Spilomicrus* sp. Масштаб – 1 мм.

Антенны самцов, как правило, более длинные, чем у самок, чаще нитевидные. Первый или второй, а иногда и оба сегмента флагеллума самца имеют сбоку кили и/или выемки (рисунок 3). Членики, снабженные киями, называются половыми, поскольку они



выполняют важную роль в половом поведении (Isidoro et al., 1996; Romani et al., 2008). Длина и другие морфологические особенности килей широко используются для видовой диагностики диаприид (Nixon, 1980; Masner, 1991; Macek, 2001, Chemyreva, 2015c, 2018; Chemyreva, Kolyada, 2018, 2020a; Chemyreva et al., 2020).

Кроме упомянутых выше полей из вкусовых сенсилл (MGS), на антеннах диаприид могут быть развиты тилоиды (tyloid), сенсиллы «колышек в ямке» (peg-in-pit) (st4) и многочисленные трихоидные сенсиллы (st3) (рисунок 4) (Yoder, 2004).

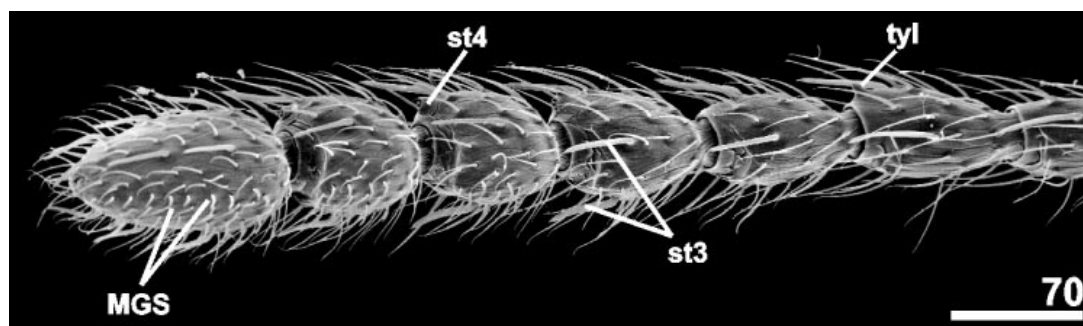


Рисунок 4 — Вершина антенны *Entomacis cepa* под сканирующим микроскопом (Yoder, 2004). Обозначения: **MGS** (multigustatory sensilla) – вкусовые сенсиллы; **st** – антеннальные сенсиллы; **tyl** – тилоид. Масштаб – 50  $\mu$ m.

## 5.2 Мезосома и ее придатки

**Мезосома** стебельчатобрюхих перепончатокрылых (Aprocrita) состоит из собственно груди и вошедшего в её состав первого сегмента брюшка – проподеума. Собственно же грудь включает в себя переднегрудь (prothorax), среднегрудь (mesothorax) и заднегрудь (metathorax).

Переднеспинка (pronotum) мезосомы – это неподвижно слитая с последующим сегментом структура, закрывающая переднегрудь сверху и с боков. У диаприид по бокам переднеспинки могут быть в разной степени выражены пронотальные плечи (pronotal shoulders) и эпомии (epomia) (рисунок 5). На дорсолатеральном выступе переднеспинки диаприид открывается первая пара грудных дыхалец. Центральная часть переднеспинки обозначается как цервикально-пронотальная площадка, которая продолжается и на шейные склериты (cervix). Опушение и скульптура цервикально-пронотальной площадки и шеи – таксономически важные признаки для многих групп диаприид. Для некоторых диаприид характерно наличие на боковых лопастях пронотума, вдоль его заднего края, борозды из заметных вдавлений – заднего пронотального шва. Вентральное пронотума

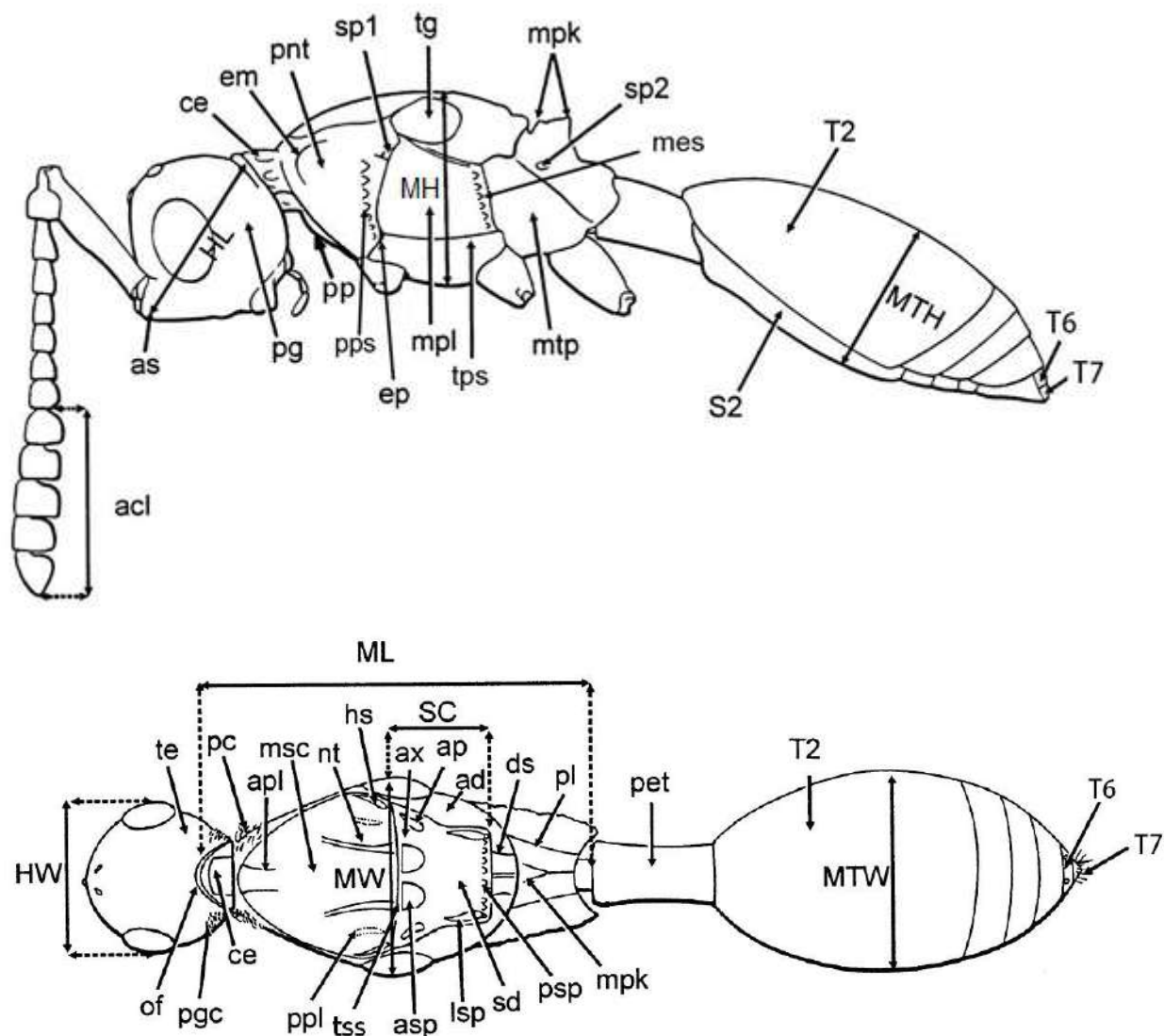


Рисунок 5 — Грудь и брюшко наездника из трибы Spilomicrini (по Masner, García, 2002).  
 Обозначения: **acf** – булава, **ad** – аксиллярные вдавления; **ep** – передняя выемка мезоплеуры, **ap** – аксиллярные ямки, **apl** – передние параллельные линии, **as** – антеннальный выступ, **asp** – передние скутеллярные ямки, **ax** – аксиллы, **ce** – шея, **ds** – заднеспинка, **em** – эпомии, **hs** – плечевые швы, **lsp** – боковые скутеллярные ямки, **mes** – мезэпимеральный шов, **mpk** – центральный киль пропозеума, **mpl** – мезоплеура, **msc** – среднеспинка, **mtp** – метоплеуры, **nt** – нотаули, **pc** – пронотальные волосяные подушки, **pet** – стебелек брюшка, **pgc** – защечное опушение, **pl** – боковые кили пропозеума; **pnt** – переднеспинка, **pp** – проплеуры, **ppl** – парасидальное вдавление, **pps** – задний пронотальный шов, **psp** – задние ямки скутеллума, **sd** – скутеллярный диск, **sp1**, **sp2** – дыхальца 1 и 2, **te** – затылок, **tg** – крыловые крышки или тегулы, **tps** – трансплеуральный шов, **tss** – транскутеллярный шов, **T2** – синтергит, **S2** – синстернит, **HL** – длина головы, **HW** – ширина головы, **MH** – высота груди; **ML** – длина груди; **MTH** – высота брюшка; **MTW** – ширина брюшка; **MW** – ширина груди, **SC** – скутеллум.

расположены подвижные проплевры, к которым сзади причленяются тазики передних ног. Стернит среднегруди у диаприид, как и у многих прочих *Aprocrita*, полностью редуцирован. Переднеспинка отделена поперечным швом от среднеспинки (*mesonotum*).

Среднеспинка разделена на скутум (*scutum*) и щитик или скутеллум (*scutellum*). Скутум – самый крупный склерит среднеспинки, который у диаприид может быть с глубокими нотаулями или без них. Сбоку вдоль края скутума располагаются плечевые борозды (*humeral sulcus*); между парапсидальной и плечевой бороздами может быть развито неглубокое вдавление – парапсидальное вдавление. Дистальнее скутума расположен более мелкий склерит – щитик (скутеллум). Проксимально на щитике расположена передняя скутеллярная ямка, которая может быть разделена одним или несколькими продольными киями. По бокам от передней скутеллярной ямки располагаются небольшие участки склерита, называемые аксиллами, а непосредственно к ним примыкают тегулы или крыловые крышечки, которые могут быть уменьшены, и в таком случае они не закрывают склериты основания крыльев. Бока и вентральная часть среднегруди образованы мезоплеврами. Стернит среднегруди полностью редуцирован. На латеральной части мезоплевр может быть развит стернальный шов, мезэпимеральный шов

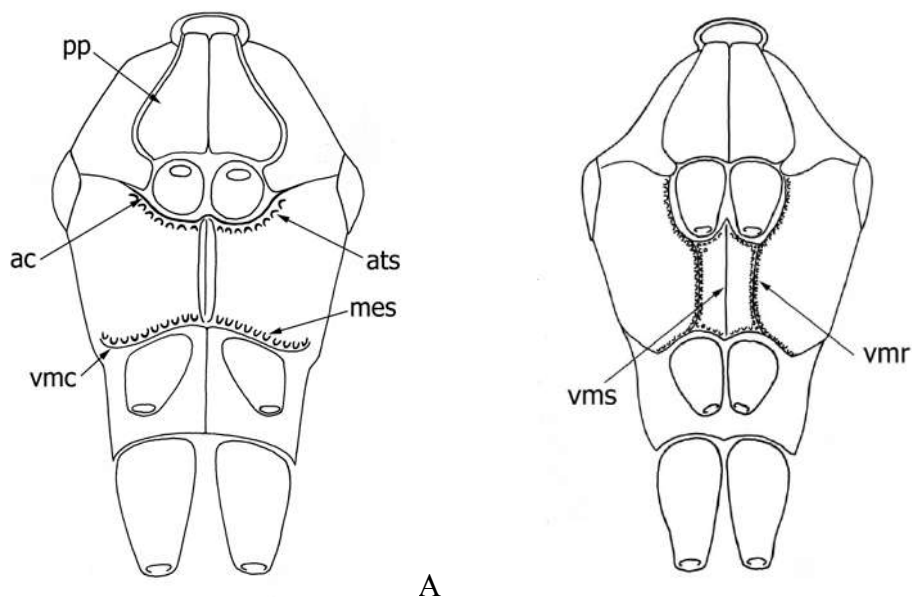


Рисунок 6 — Вид снизу: А – *Pentaptria ambiptera*, В – *Paramesius spiracularis*.

Обозначения: **ac** – ацетабулярный киль; **ats** – постацетабулярный шов; **mes** – мезоплеуральный эпикоксальный шов; **pp** – проплевра; **vmr** – вентромезоплеуральная скульптура; **vms** – вентромезоплеуральная борозда.

и мезоплевральная ямка (mesopleural pit (рисунок 4 и 6B); спереди мезоплевральный шов упирается в переднюю выемку мезоплевр (если последняя развита). Вентральная часть мезоплевр также вооружена скульптурой из килей и швов (как показано на рисунке 6).

Заднегрудь сильно уменьшена: заднеспинка (dorsellum) узкая, скульптурированная или почти гладкая, снабжена тремя киями, из которых центральный может вытягиваться вверх в высокий шип. Сзади к заднеспинке примыкает дорсальное поле проподеума, образованное тергитом первого сегмента брюшка. На проподеуме у диаприид часто имеется более или менее выраженный центральный и боковой кили – плика (plica), образующие выдающиеся назад лопасти, а также разнообразная скульптура и опушение (рисунок 5) (Yoder, 2004).

**Крылья.** Для отдельных видов, а иногда целых родов диаприид характерна редукция или укорочение крыльев. Короткокрылые или бескрылые формы известны в большинстве родов семейства. У крылатых видов жилкование как передних, так и задних крыльев весьма упрощенное (рисунок 7).

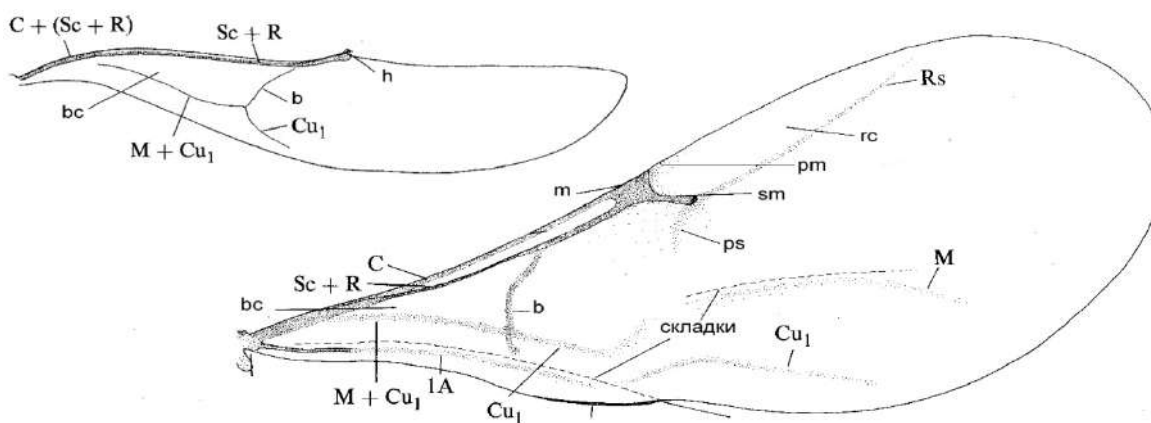


Рисунок 7 — Жилкование передних и задних крыльев диаприид (рисунок по Naumann, 1982; обозначения жилок по Eady, 1974 и Тобиас, 1978). Обозначения: **b** – базальная жилка, **bc** – базальная ячейка, **C** – костальная жилка, **Cu** – кубитальная жилка, **h** – хамули, **M** – медиальная жилка, **m** – маргинальная жилка, **pm** – постмаргинальная жилка, **ps** – постстигмальная жилка, **R** – радиальная жилка; **rc** – радиальная ячейка, **Sc** – субкостальная жилка, **sm** – стигмальная жилка.

**Ноги** большинства видов семейства Diapriidae стройные, состоят из тазика, двойного вертлуга (трохантера и трохантеллюса), бедра, голени и 5-члениковой лапки. Шпора голени и первый сегмент лапок передних ног, как и у прочих Apsocrita, образуют аппарат для чистки усиков; голени средних и задних ног без шпор. Бедра некоторых видов

могут быть в разной степени утолщенными, а иногда образуют заостренный гребень вдоль всей своей длины (Козлов, 1978). Трохантеллюс у отдельных видов диаприид редуцируется только на задних или на всех парах ног (Chemyreva, 2015a, 2018).

### 5.3 Брюшко и генитальный аппарат

Как отмечалось выше, тергит первого сегмента брюшка преобразован в проподоум, а соответствующий ему стернит редуцировался. Второй тергит и стернит (TII и SII) сливаются и формируют стебелек брюшка (*petiola*), который у большинства видов диаприид длинный, цилиндрический, покрыт продольными бороздами, почти голый сверху и опушенный с боков и снизу. Видимый первый после стебелька и самый большой тергит брюшка принято называть синтергитом, поскольку он образовался в результате слияния тергитов III и IV, и обозначать как T2 (Masner, 1961; Naumann, 1982). В основании синтергита, в зависимости от таксона, может быть несколько насечек, борозд (опушенных или голых) и/или щелей (рисунок 8А). За синтергитом следуют 3 узких тергита без дыхалец (TV–TVII по происхождению). Шестой и седьмой тергиты (TVIII и TIX по происхождению) изменчивой формы и снабжены дыхальцами.

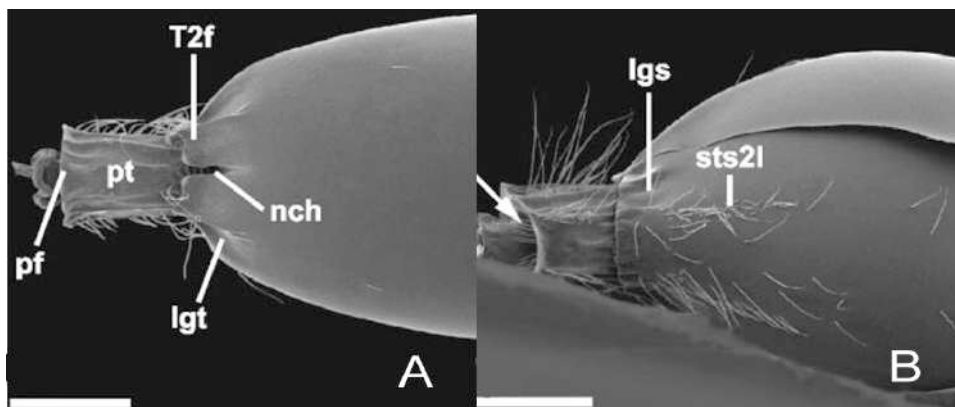


Рисунок 8 — Основание брюшка (по Yoder, 2004): А – синтергит, В – синстернит.

Обозначения: **lgs** – боковые выемки синстернита, **lgt** – боковые выемки синтергита, **nch** – центральная вырезка синтергита, **pf** – выступ стебелька брюшка, **pt** – стебелек брюшка, **T2f** – передний выступ синтергита, **sts2l** – линии волосков на синстерните. Масштаб – 100µm.

Самый большой стернит брюшка – синстернит (S2) – также образовался в результате слияния стернитов III и IV в подсемействах *Belytinae* и *Diapriinae*, однако эти стерниты не сливаются у видов семейства *Ambositrinae* (Masner, 1961). В своем основании

он, как и тергит, может иметь щели, вдавления и в разной степени выраженное опушение (рисунок 8B). У видов отдельных таксонов по его бокам продольно расположены полосы из волосков (sts2l) (Yoder, 2004). За вторым стернитом следует 5 узких стернитов (SV–SIX) у самцов, и 3 (SV–SVII) – у самок; последний стернит самки (SVIII) в разной степени вытянут, и образует гипопигий, поддерживающий яйцеклад.

В наиболее примитивных родах подсемейства *Belytinae* (триба *Belytini*) тергиты лишь слегка налегают на стерниты с боков, однако, в более специализированных родах (трибы *Cinetini* и *Pantolytini*) они заметно сильнее налегают. Еще более значительное перекрывание стернитов тергитами наблюдается в подсемействе *Diapriinae*. У видов подсемейства *Ambositrinae* брюшко дорсовентрально уплощенное: первые 4–5 тергитов загнуты по бокам и формируют карманы, а отогнутые их части называются латеротергитами. Боковые части стернитов входят в латеротергит как в карман (рисунок 9) (Masner, 1961; Naumann, 1982, 1988).

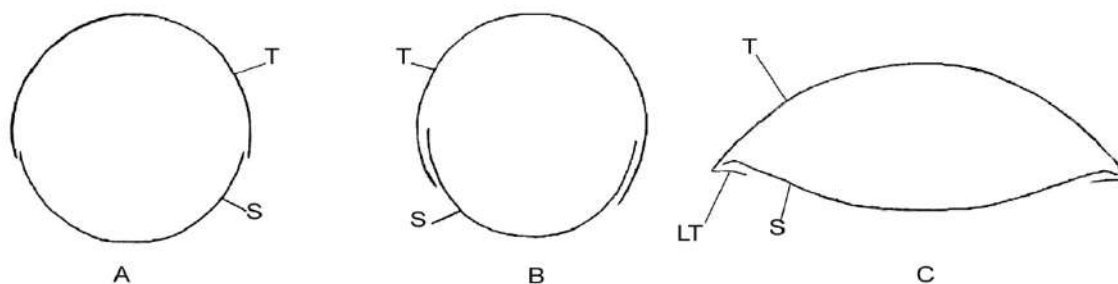


Рисунок 9 — Схема строения брюшка *Diapriidae*, поперечное сечение (по Маснеру, 1961). А – подсем. *Belytinae*, В – подсем. *Diapriinae*, С – подсем. *Ambositrinae*. Т – тергит, S – стернит, LT – латеротергит.

В **генитальном аппарате** самцов диаприид (рисунок 10) волселлы срастаются с эдеагусом, формируя единую структуру, в то время как парамеры остаются обособленными от него. Признаки генитального аппарата самцов иногда могут эффективно использоваться в диагностике видов семейства *Belytinae* (Nixon, 1957, Масек, 1996, 1997), однако строение гениталий видов других двух подсемейств (*Ambositrinae* и *Diapriinae*) малоинформативно. Только их некоторые признаки – форма и склеротизация базального кольца (br); форма, склеротизация и число щетинок на парамерах (pmrs); относительная длина аподем эдеагуса (ара) и наличие на них вентральных отростков; склеротизация волселлярного гребня (vr) и характеристики его отростков; форма дигитуса (dig) и особенности строения зубцов на нем – могут быть использованы для родовой

диагностики диаприин и амбоситрин (Naumann, 1982). Однако эти признаки никогда глубоко не изучались, и в систематике используются крайне редко.

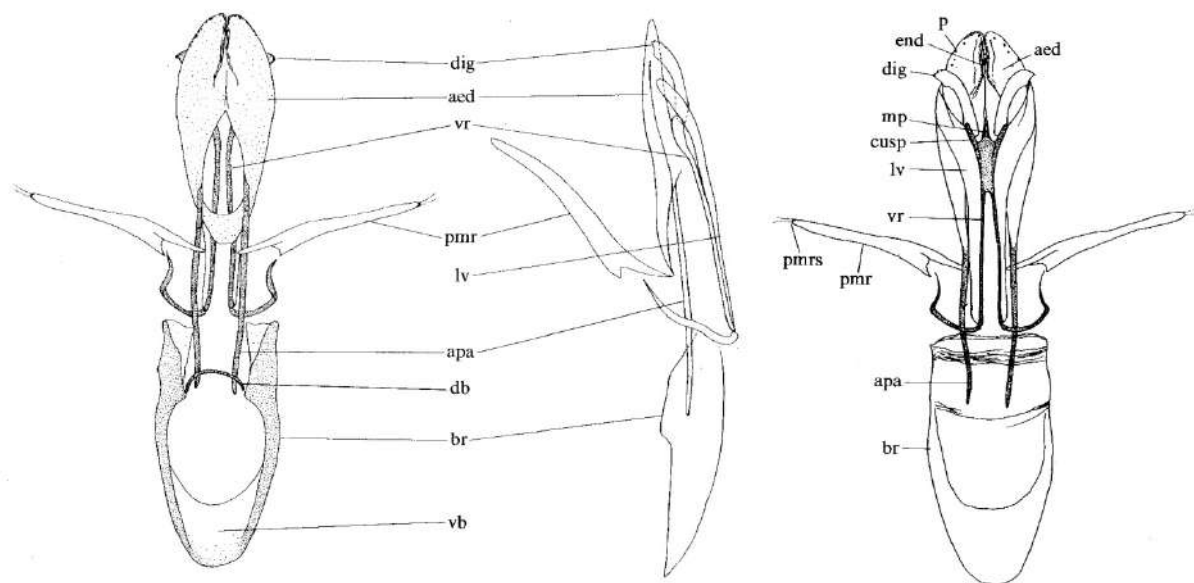


Рисунок 10 — Строение генитального аппарата самцов диаприид, вид сверху, снизу и сбоку (по Naumann, 1982). Обозначения: **aed** – эдеагус, **apa** – аподемы эдеагуса, **br** – базальное кольцо, **cusp** – куспис, **db** – дорсальный мост базального кольца, **dig** – дигитус, **end** – внутренний фаллос, **lv** – волселлярные пластинки, **mp** – медиальный отросток, **p** – ямки эдеагуса, **pmr** – парамеры, **pmrs** – щетинки парамер, **vb** – вентральный мост базального кольца, **vr** – волселлярный гребень.

**Яйцеклад** самок диаприид (рисунок 11) состоит из следующих основных элементов: (1) пары вертикальных пластинок (**vs**), каждая из которых сзади продолжается во внутренние пластинки яйцеклада (**ior**), а спереди соединяется с передним концом ножен яйцеклада (**sh**) и с ветвями полукруглой пластинки (**rs**); (2) ножен яйцеклада (**sh**), состоящих из двух слитых дистально створок; (3) собственно стилетов или вальв яйцеклада (**st**); (4) пары базальных пластинок (**fp**), каждая из которых соединена со стилетами яйцеклада через ветви дуговидной пластинки (**rs**), сзади – с наружной пластинкой яйцеклада (**oor**), а внизу – с внутренней пластинкой яйцеклада (**ior**); (5) пара наружных пластинок яйцеклада (**oor**).

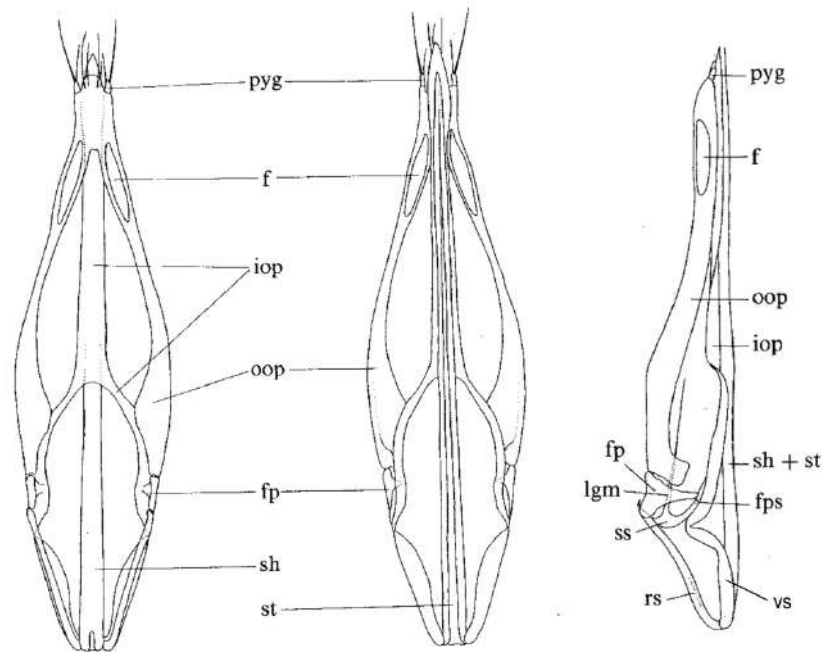


Рисунок 11 — Строение яйцеклада самок диаприид (по Naumann, 1982). **f** – мембрана, **fp** – базальная пластинка, **fps** – шипы базальной пластинки, **iop** – внутренняя пластинка яйцеклада, **lmg** – связка, **oop** – наружная пластинка яйцеклада, **pyg** – пигостиль, **rs** – ветви дуговидной пластинки, **sh** – ножны, **ss** – полукруглая пластинка, **st** – стилеты, **vs** – вертикальная пластинка.

Особенности строения яйцеклада самок (а именно длина ножен яйцеклада и стилетов) и брюшка самок в целом были использованы для обоснования выделения триб в подсемействе *Belytinae*; в свою очередь строение яйцеклада у представителей подсемейств *Diapriinae* и *Ambositrinae* однообразно и вальвы, как правило, короткие.

#### 5.4 Опушение и скульптура

Тело наездников-диаприид, как правило, слабоскульптурированное, гладкое и блестящее. Опушенные виды диаприид принадлежат главным образом к подсемейству *Belytinae*, и характер опушения в нем часто используется как видовой диагностический признак в этом таксоне (Масек, 1990, 1998), в то время как виды подсемейства *Diapriinae* опушены крайне слабо и его особенности значительно реже используются в диагностике этих паразитоидов.

На груди диаприид (подсем. *Belytinae* и *Ambositrinae*) развиты многочисленные бугорки с пучками прямых щетинок. Эти структуры морфологически достаточно разнообразны, но ни их функция, ни морфологическое разнообразие, ни таксономическое



значение до сих пор не изучены, поэтому мной на данном этапе используется сборный термин для всех структур такого рода – бугорки с пучками щетинок (*verriculate tubercle*) (рисунок 12C, D) или просто пучки щетинок (*verricule*) (рисунок 12A, B) (Yoder, 2004; Chemyreva, 2019). Наличие этих структур оказалось диагностически важным признаком в первую очередь в тех группах, где они малочисленны. Среди подсемейства *Belytinae* таковыми являются представители трибы *Pantolytini* (Chemyreva, 2019).

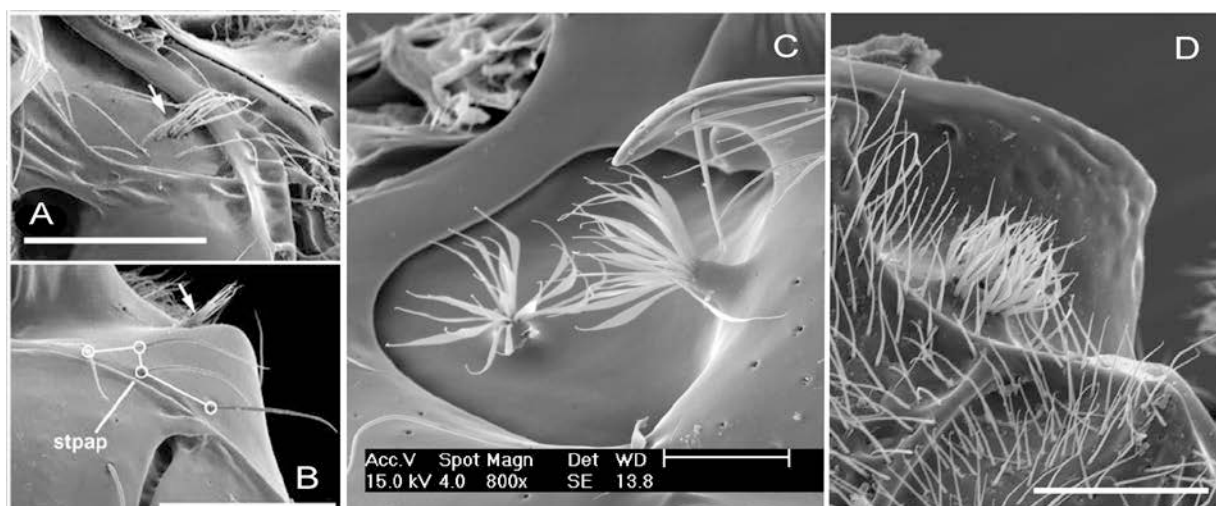


Рисунок 12 — Пучки щетинок на теле *Diapriidae*. A, B – пучки щетинок, C, D – бугорки с пучками щетинок (A, D, C по Yoder, 2004).

При описании скульптуры и опушения покровов нами использовались такие понятия как: *щетинконосный пунктир* (*setigerous punctures*) – участок кутикулы с пунктировкой, где в каждом точечном углублении располагается щетинка; *войлочное опушение* – длинные белые спутанные волоски (Приложение 2, рисунок 46A и B).

### 5.5 Особенности морфологии диаприид трибы *Pantolytini*

Виды трибы *Pantolytini* – наиболее специализированные наездники из подсемейства *Belytinae*. Разделение этого подсемейства на трибы еще не устоялось: нет разработанного ключа, надежных диагнозов, и поэтому положение многих родов до сих пор еще неопределенное. Ревизуя наездников этой трибы, Мазек приводит немало признаков, характерных для видов трибы, но почти все они свойственны только самкам или неудобны в целях оперативной диагностики (мелкие признаки гениталий самцов) (Мазек, 1989b). Проведенное нами специальное исследование группы, направленное на поиск уникальных и удобных диагностических признаков для определения

палеарктических представителей трибы Pantolytini, позволило не только найти надежные признаки для их определения, но и признаки, удобные для диагностики представителей других триб подсем. Belytinae.

Для наездников трибы Pantolytini характерно видоизменение мандибул: от коротких, слабо пересекающихся и слегка изогнутых до длинных прямых и пинцетовидных (рисунок 15С). Изменение строения мандибул сопряжено с сужением и вытягиванием головной капсулы вокруг ротовых придатков с формированием ротового конуса. Разные состояния этих признаков служили основанием выделения отдельных родов (Foerster, 1856; Kieffer, 1908; Macek, 1989), но, проведенные позднее морфологические исследования (Macek, 1995; Chemyreva, Kolyada, 2020a, 2020b) обнаружили постепенный переход от одного состояния признака к другому (см. главу 6).

Антеннальная формула внутри пантолитин изменчива из-за выявленного уменьшения числа сегментов флагеллума у самок (таблица 4). Для Pantolytini (как и для прочих Belytinae), нехарактерно наличие резкой булавы у самок – она обычно не выражена или лишь слабо выражена.

Таблица 4 – Антеннальная формула (♀/♂) родов трибы Pantolytini

Роды	Количество валидных видов	Антеннальная формула
Подтриба Pantolytina		
<i>Anommatium</i>	1	13/14 или 14/14
<i>Masnerosema</i>	1	14/14
<i>Pantolyta</i>	22	15/14
<i>Opazon</i>	4	15/14
Подтриба Psilommina		
<i>Acanopsilus</i>	3	14/14
<i>Acanosema</i>	10	15/14
<i>Polypeza</i>	2	14/14
<i>Psilommacra</i>	1	13/14
<i>Synacra</i>	10	12/14
<i>Psilomma</i>	4	15/14

Для диагностики видов *Pantolytini* крайне важны особенности скульптуры и опушения переднеспинки. Эпомии на переднеспинке могут быть в разной степени выраженными: развитыми по всей длине (рисунок 13С, D), или прерванными (рисунок 13А, В). В последнем случае по бокам переднеспинки формируются опушенные углубления, продолжающиеся вперед на шейные склериты. Эти признаки являются ключевыми для разделения трибы на 2 подтрибы (таблица 4) (Masek, 1989).



Рисунок 13 — Особенности строения переднеспинки представителей подтриб *Psilommia* (А, В) и *Pantolytina* (С, D). Красная стрелка – пронотальная ямка; зеленая стрелка – эпомия.

У крылатых форм пантолитин мезонотум выпуклый и с полными нотаулями (исключая отдельные виды крайне специализированного рода *Synacra*). В аксиллярных ямках могут быть развиты бугорки с пучками щетинок. Передняя скутеллярная ямка не разделена киями, а скутеллум всегда без скульптуры вдоль его заднего края и по бокам. Мезоплевры в отличие от большинства представителей других триб подсемейства гладкие или почти гладкие, без мезоплевральной ямки (рисунок 14D). Пропопеум сверху имеет центральный (простой или раздвоенный киль), боковые и поперечный кили вдоль дистального края пропопеума. Однако у ряда видов рода *Synacra* эти кили частично или полностью редуцируются.

Жилкование крыльев *Pantolytini* изменяется от типичного для диаприид подсемейства *Belytinae* (Приложение 2, рисунок 35), до сильно редуцированного (Приложение 2, рисунок 2E, 3G, 37E, 38G). Жилкование может существенно изменяться даже в пределах вида (на уровне внутривидовой изменчивости) (Chemyreva, 2019) (Приложение 2, рисунок 22F и G). Особенно изменчивы форма и размеры радиальной ячейки: сильно варьирует соотношение длины к ширине ячейки и их отношения к длине маргинальной жилки. Форма ячейки может быть от четко треугольной до округлой и от закрытой до явно открытой на вершине. Если ячейка редуцируется, то степень редукции

также вариабельна: постмаргинальная и радиальная жилка могут частично сохраняться или полностью редуцироваться.

В ряде специализированных таксонов (вероятнее всего это мирмекофильные виды, хотя биология подавляющего большинства из них неизвестна) наблюдаются морфологические изменения формы, опушения и скульптуры стебелька брюшка. Стебелек, из цилиндрического и скульптурированного, модифицируется в гладкий, сильно выпуклый и расширенный медиально (Приложение 2, рисунок 45 и 46).

Брюшко самцов и самок пантолитин прикрепляется к стебельку характерным для подсемейства *Belytinae* образом, проявляющимся в том, что синтергит и синстернит не налегают на дистальную часть стебелька (рисунок 14С). Основания синтергита и синстернита, как правило, опушены и скульптурированы продольными бороздками, из которых центральная может быть достаточно глубокой и длинной.

По бокам стернитов (S2–S6) у наездников подсемейства *Belytinae* развита белитоидная линия (рисунок 14А, С, зеленые стрелки), степень развития которой различна в разных трибах этого подсемейства, что является важной таксономической характеристикой последних. Белитоидная линия *Pantolytini* неполная – она, как правило, не развита на полукольцевых стернитах брюшка, следующих после синстернита (рисунок 14С). Но если (изредка у самцов) она все же здесь развита, то часть стернита выше белитоидной линии опушена и скульптурирована (так же как и ниже этой линии). Данное отличие оказалось таксономически очень важным, поскольку в близкой к пантолитинам трибе *Belytini* эта линия полная, а стерниты выше белитоидной линии всегда голые и гладкие (рисунок 14А).

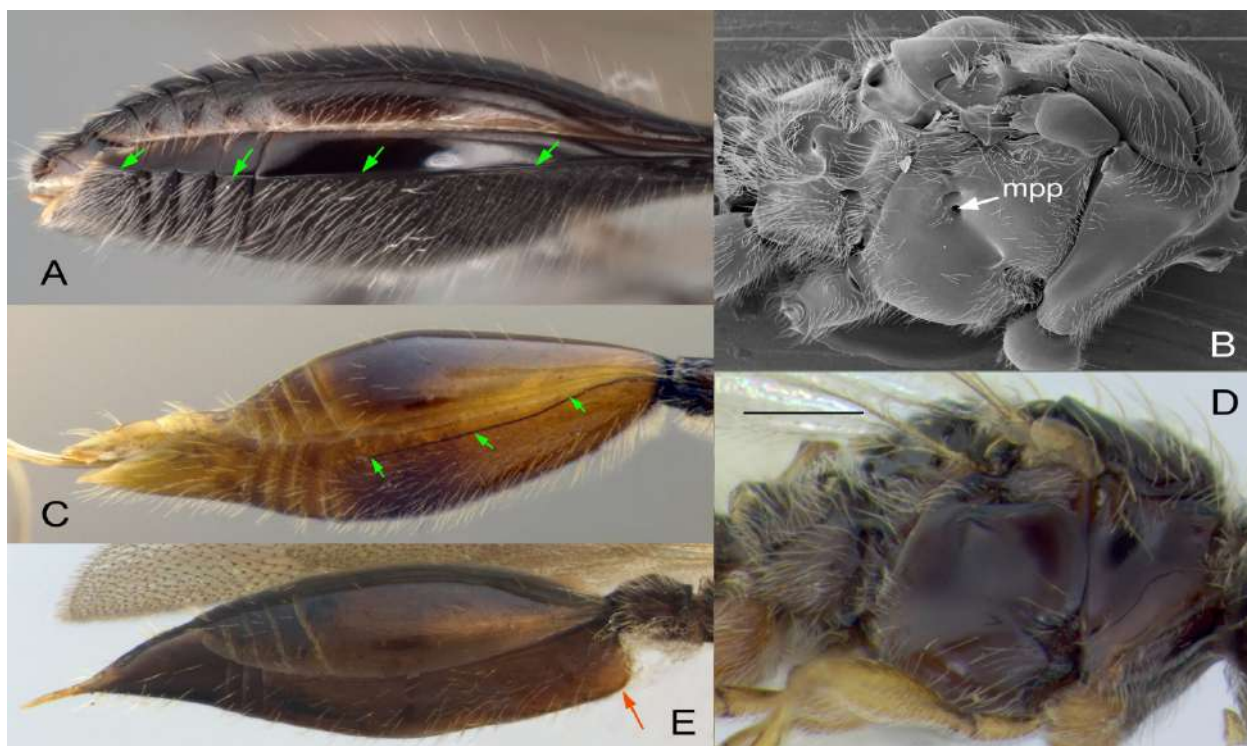


Рисунок 14 — Особенности строения мезосомы (B, D) и метасомы (A, C, E) диаприид. Зеленые стрелки – белитоидная линия (A, C); красная стрелка – карман синстернита (E); mpp – мезоплевральная ямка (B). A – *Belyta* sp., B – *Aclista* sp., C – *Pantolyta* sp., D – *Acanopsilus* sp., E – *Acanosema* sp.

Виды трибы *Pantolytini* характеризуются модифицированным брюшком самок, у которых последние 2 сегмента сильно вытянуты и сжаты с боков (рисунок 14C, E). Яйцеклад у них длинный, приблизительно равен длине брюшка, торчит наружу или почти полностью спрятан внутри брюшка. У самок подтрибы *Psilommina* основание яйцеклада сильно сдвинуто вперед к основанию брюшка, где помещается в карман. Карман у разных видов выражен в разной степени, но иногда сравнительно сильно выдается вперед (под стебелек брюшка) и вниз (рисунок 14E, красная стрелка). У самок подтрибы *Pantolytina* подобного кармана нет, и длинный яйцеклад торчит открыто.

## 6 Основные направления эволюционных преобразований морфологических диаприид трибы *Pantolytini*

В палеонтологической летописи находки наездников-диаприид достоверно известны из среднего мела: род *Gaugainia* из поздне-альбского яруса (Perrichot, Nel, 2008) и род *Iberopria* из альбского яруса (Engel et al., 2013). Если *Gaugainia* уже можно отнести к подсемейству Belytinae, то *Iberopria*, скорее всего, относится к какому-то вымершему подсемейству диаприид. Представители Diapriidae, описанные Лаком и Нелем (Lak, Nel, 2009) из сеноманского яруса, на наш взгляд, относятся к семейству Ismaridae. Эта находка может свидетельствовать о том, что Ismaridae не только рано отделились от прочих Diaprioidea, но и уже в раннем мелу имели сходный с современными представителями семейства облик. Таким образом, у исмарид многие признаки сохраняют свое исходное плезиоморфное состояние, поэтому при выявлении поляризации признаков диаприид также учитывалось их состояние у видов семейства Ismaridae. Помимо этого, имеются указания на находки Diapriidae в позднем мелу (туронский ярус: Расницын, 1980; Perrichot, Nel, 2008). Однако, к большому сожалению, в научной литературе нет информации о находках диаприид в отложениях между туронским ярусом (поздний мел) и началом эоцена, а эоценовая фауна диаприид уже широко представлена в янтарях и очень близка к современным представителям группы (Buhl, 1999, 2002; Poinar, Poinar, 1999; Kamp et al., 2018). На основании всех этих сведений можно предположить, что современные подсемейства и трибы диаприид сформировались уже в конце мела, но проследить это в палеонтологической летописи по имеющимся опубликованным данным пока не удастся.

Поскольку сведения по биологии диаприид, как и палеонтологические данные, весьма скудны, а личинка изучена лишь у очень небольшого числа видов из немногих родов, основой для представленного здесь анализа послужили только морфологические признаки рецентных таксонов имаго. Оценка преобразований морфологических структур и понимание направлений этих преобразований важны для последующего выяснения филогенетических отношений и построения естественной системы семейства в целом и трибы *Pantolytini* в частности. Однако необходимо учитывать, что в настоящее время такие построения являются небесспорными и в первую очередь из-за слабой изученности фаун как Неарктики, так и тропических областей земли.

В некоторых случаях выявление направлений преобразований признаков не вызывает трудностей, так как основывается на знании общих для паразитических наездников тенденций (к ним относятся редукция жилкования крыльев или сокращение

числа сегментов флагеллума антенн). Однако в других случаях такая оценка менее очевидна и требует детального обсуждения с привлечением данных по экологии, биологии и палеонтологической летописи группы.

В главе практически не рассматриваются внеголарктические роды по причине недоступности для исследования материала по ним. Однако литературные данные о морфологических особенностях внеголарктических диаприид максимально использовались нами при анализе направления эволюционных преобразований морфологических структур.

### Голова

В строении головы в качестве исходного состояния, вероятнее всего, следует считать более или менее округлую или овальную форму головной капсулы, которая немного поперечная при виде сверху и спереди, со слабо развитым антеннальным выступом, без ротового конуса и вытянутых плевростом. Подобный тип головной капсулы характерен для наиболее архаичной трибы *Belytini* и многих представителей трибы *Cinetini*. В трибе *Pantolytini* такой тип головной капсулы характерен для видов рода *Psilomma* и подавляющего большинства видов рода *Pantolyta*, ранее выделяемых в отдельный род *Acropiesta* Foerster.

Если принимать предложенное Мацеком (Macek, 1989b) разделение трибы *Pantolytini* на две подтрибы *Pantolytina* и *Psilommina*, то в обеих подтрибах можно наблюдать сходную эволюционную тенденцию удлинения головной капсулы в переднезаднем направлении и сильное выдвигание вперед антеннального выступа. В подтрибе *Pantolytina* такие признаки имеет часть видов рода *Pantolyta* (рисунок 15B), а в подтрибе *Psilommina* – виды родов *Acanopsilus* и *Psilommacra* и отдельные виды рода *Synacra*. Другая эволюционная тенденция изменения формы головной капсулы – это удлинение головы в дорсовентральном направлении, которая приводит к удлинению лица за счет удлинения щек и формирования ротового конуса. Такое преобразование также наблюдается в обеих подтрибах: в родах *Pantolyta* и *Opazon* (*Pantolytina*) (рисунок 15A, C) и в роде *Synacra* (*Psilommina*). Эти обе тенденции могут проявляться как синхронно, с удлинением головы одновременно в вертикальном и горизонтальном направлениях [виды родов *Pantolyta* (*Pantolytina*) и *Synacra* (*Psilommina*)] (рисунок 15A, B), так и асинхронно [виды *Opazon* (*Pantolytina*) и *Acanopsilus* и *Psilommacra* (*Psilommina*)] (рисунок 15C, B).



Рисунок 15 — Особенности строения головы Pantolytini. А, В – *Pantolyta semirufa*, С, D – *Orazon apertum*.

Кроме указанных преобразований головной капсулы существует еще один вариант изменения формы головной капсулы, который свойствен лишь одному виду – *Synacra giraudi* (Kieffer). У представителей этого вида голова вытянута в переднезаднем направлении и сильно сдавлена с боков. Такая форма тела (грудь у этих наездников тоже сильно сдавлена с боков) предположительно позволяет паразитоиду протискиваться под корой в поисках хозяина – личинок двукрылых, обитающих в ходах жуков-подкорников.

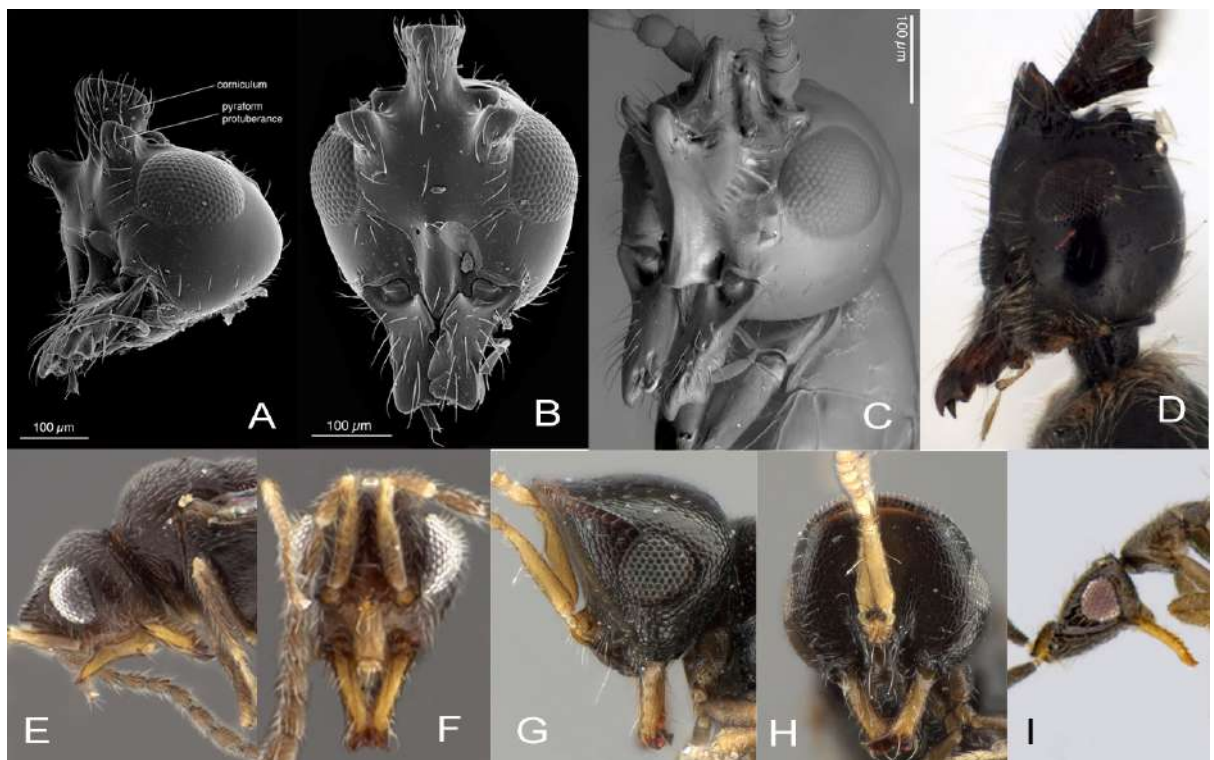


Рисунок 16 — Строение головы (А, С – вид спереди и сбоку; В, F, H – вид спереди; D, E, G, I – вид сбоку). А, В – *Stentorceps*; С – *Nanoctulhu*; D – *Psilus*; E, F –



*Gnathoceraphron*; G, H – *Encyrtoscelio*; I – *Eubroncus* (A–C по Nielsen, Buffington, 2011; E–H автор Simon van Noort; I по Kim et al., 2017).

Форма мандибул внутри триб может изменяться от почти плоских и прижатых к головной капсуле симметричных мандибул с зубцами приблизительно равной длины [часть видов *Pantolyta* (*Pantolytina*) и виды *Psilomma* (*Psilommina*)] через асимметричные изогнутые, но не прижатые к головной капсуле мандибулы [виды *Pantolyta* (*Pantolytina*) и отдельные виды рода *Synacra* (*Psilommina*)] до совсем прямых, симметричных и длинных мандибул, формирующих «клюв» [виды *Opazon* (*Pantolytina*) (рисунок 15C) и большинство видов *Synacra* (*Psilommina*)]. Клювовидные мандибулы имеет около 30% палеарктических видов пантолитин (14 из 47 выявленных в фауне России). Подобные клювовидные мандибулы аналогичного строения встречаются и в других группах диаприид: у всех видов родов *Psilus* Panzer (рисунок 16D), *Coptera* Say, *Calogalesus* Kieffer и некоторых других близких к ним родов из трибы Psilini (*Diapriinae*), а также части видов (главным образом тропические и субтропические таксоны) из рода *Basalys* Westwood (*Diapriinae*, *Diapriini*). Адаптивное значение столь характерного для диаприид признака почти не обсуждается в литературе, однако, эксперименты с *Coptera haywardi* (Ogloblin) показали, что эти наездники способны заражать пупарии мух-хозяев *Anastrepha* spp. (*Diptera*, *Tephritidae*) в земле на глубине до 5 см благодаря способности копать почву с помощью клювовидных мандибул, а также выростов на лбу и на антеннальном выступе (Guillén et al., 2002). Аналогичный и, вероятно, также копательный аппарат часто возникает у орехотворок подсемейства *Eucoilinae* (*Figitidae*), в частности у видов родов *Nanoctulhu* Buffington, *Muhaka* Buffington et Copeland, *Stentorceps* Quinlan и, возможно, некоторых других (рисунок 16A–C). К сожалению, данных о биологии и поведении этих эукоилин совсем мало, известно лишь, что они также являются паразитоидами пупариев мух (Nielsen, Buffington, 2011). Известны и другие группы паразитоидов с аналогичным строением головы и мандибул, например, виды рода *Gnathoceraphron* (*Ceraphronidae*) и *Encyrtoscelio* Dodd (*Scelionidae*) (рисунок 16E–H). Возможно, эти яйцееды также используют длинные мандибулы и выросты на голове для копания почвы в поисках спрятанных кладок яиц и для того, чтобы выбираться из-под земли после выхода из яиц хозяина. Иное предположение было высказано Тряпицыным и Березовским при анализе подобных особенностей у мимарид из рода *Eubroncus* Yoshimoto, Kozlov et Trjapitzin (рисунок 16I). Они предположили, что столь длинные и хорошо развитые мандибулы необходимы этим яйцеедам, чтобы выбираться из яиц с прочным хорионом (Triapitsyn, Berezovskiy, 2002). Однако на наш взгляд, этим сложно объяснить наличие у них сильно выраженного антеннального выступа с острым краем перед торулями (рисунок 16I).

Подводя итоги анализа адаптивного значения клювовидных мандибул у микропаразитических перепончатокрылых насекомых важно отметить, что некоторые изученные нами наездники с подобными мандибулами также имеют нехарактерный для группы сильно развитый антеннальный выступ (сем. Figitidae и Mymaridae) с дополнительными заостренными кутикулярными выростами на лице, темени или антеннальном выступе. В том случае, если антеннальный выступ не формируется (у представителей сем. Ceraphronidae и Scelionidae), выступ и гребни образуются на вершине головы. К сожалению, выявленные аналогии в строении головы и мандибул в разных группах наездников плохо сопоставимы с широко распространенным явлением клювовидных мандибул у Pantolytini, поскольку у последних нет на торулях, лбу и других частях головы никаких заостренных структур. Даже предположение, что сильно развитый антеннальный выступ без дополнительных килей мог бы служить достаточным инструментом для копания, не подтверждается, поскольку у пантолитин не наблюдается корреляции между степенью развития клювовидных мандибул и антеннального выступа.

Однако прямые наблюдения за поведением во время заражения проводились только для *Synaca rauper* Masek (Hellqvist, 1994), вида, у которого мандибулы прямые, но сильно укороченные по сравнению с другими представителями этого рода (Masek, 1995; Chemyreva, Kolyada, 2019). Активное копание не было задокументировано во время заражения, но учитывая особенности морфологии *S. rauper*, этот факт нельзя считать надежным опровержением использования клювовидных мандибул представителями трибы Pantolytini для копания.

### Антенна

В изменении антеннальной формулы представителей трибы Pantolytini очень четко прослеживается тенденция к сокращению числа сегментов антенн у самок, что нередко коррелирует с переходом к стратобионтному образу жизни или с обитанием в муравейниках [роды *Anommadium* (Pantolytini) и *Synacra* (Psilommina)]. Однако такой переход к обитанию в подстилке или муравейнике не обязательно сопровождается уменьшением числа сегментов антенн. Так виды рода *Acanosema* (Psilommina), имея все характерные особенности стратобионтных диаприид, сохранили 15-члениковые антенны у самок, что, безусловно, является наиболее архаичным состоянием антеннальной формулы диаприид в целом. Каких-либо других явных стратегий в изменении строения антенн у пантолитин не прослеживается.

### Мезосома

Мезосома *Pantolytini*, как правило, равной высоты и ширины или иногда немного выше ширины, однако у небольшого числа видов наблюдается четкое латеральное сжатие мезосомы. Последнее состояние максимально выражено у *Synacra giraudi*.

Особенности строения пронотума – один из диагностических признаков для разделения пантолитин на подтрибы *Pantolytina* и *Psilommina*. Можно предположить, что исходным для пантолитин является пронотум с выступающими округлыми пронотальными плечами, без эпомий и килей; пронотальный воротничок расположен вертикально (почти под прямым углом к мезонотуму) и равномерно редко опушенный; пронотальные ямки (углубления под пронотальными плечами) неглубокие и опушенные; шея без глубоких боковых борозд. Подобное строение пронотума характерно для видов рода *Psilomma*, *Polypeza* и многих видов рода *Pantolyta*, в том числе и описанных из балтийского янтаря (Buhl, 1999). Преобразование пронотума в подтрибах происходит в разных направлениях. В подтрибе *Psilommina* наблюдается изменение положения пронотального воротничка от вертикального до почти горизонтального, а также углубление и появление обильного опушения пронотальных ямок. На шее также формируются глубокие и сильно опушенные борозды, которые сзади сливаются с пронотальными ямками (рисунок 13А, В). Совсем иначе преобразуется пронотум в подтрибе *Pantolytina*: внутри пронотальной ямки опушение исчезает и формируется эпомия, а пронотальный воротничок становится все менее и менее опушенным и более грубо скульптурированным, но его положение остается вертикальным (рисунок 13С, D).

Мезоплевры диаприид подсемейства *Belytinae*, как правило, имеют четко выраженную эпикнемиальную ямку чуть выше передних тазиков ног и развитый постеродорсально от нее эпикнемиальный кутикулярный мост. Вверху и кзади на мезоплеврах развит субалярный мост, а немного ниже его – мезоплевральная ямка (рисунок 14В). У всех известных на сегодняшний день пантолитин мезоплевральная ямка редуцируется, а вот эпикнемиальная ямка всегда сохраняется. Две же другие мезоплевральные структуры – эпикнемиальный и субалярный мосты – могут быть как развиты, так и редуцированы, что является важными видовыми признаками в группе (Приложение 2, рисунок 4). Необходимо отметить, что оба моста редуцируются у наиболее специализированных (продвинутых) видов в роде *Synacra*, а также у наиболее миниатюризированных видов трибы.

## Крылья

Тенденция к редукции жилкования передних крыльев очень наглядно прослеживается внутри трибы *Pantolytini*. Однозначно исходным жилкованием для трибы является следующий набор полноценно развитых жилок: костальной, субкостальной, маргинальной, постмаргинальной, стигмальной, радиальной, базальной и медио-радиальной. Такое полное жилкование характерно для части видов рода *Pantolyta*. В обеих подтрибах редукция жилкования происходит аналогичным путем: редуцируются главным образом радиальная, постмаргинальная и медио-радиальная жилки. Подобное специализированное состояние наблюдается у большинства представителей трибы *Pantolytini*. Иногда, при более глубокой редукции, затрагиваются базальная и стигмальная жилки: такое наблюдается в наиболее специализированных таксонах и при миниатюризации.

## Метасома

Метасома пантолитин также эволюционирует в подтрибах в двух направлениях. Стебелек метасомы у представителей трибы *Pantolytini* или укорачивается, или удлиняется, но всегда остается цилиндрическим, скульптурированным и покрытым вентрально прямыми волосками или пучками щетинок. Стебелек метасомы у представителей *Psilommina* от исходно удлиненного, цилиндрического и скульптурированного через ряд промежуточных форм становится коротким, гладким и сильно вздутым, вероятно, имитируя этим стебелек муравьев. В таком случае опущение стебелька латерально и вентрально становится более густым, длинным и спутанным.

Исходно яйцеклад у диаприид очень короткий и не превышает трети длины самой метасомы. Однако представители трибы *Pantolytini* характеризуются сильно удлиненным яйцекладом и, как следствие, модифицированной метасомой самок, что в результате можно рассматривать как наиболее важную синапоморфию трибы в целом. Еще одной важной синапоморфией трибы, возникшей вследствие удлинения яйцеклада, следует рассматривать удлинение и сжатие с боков двух последних сегментов метасомы самок (рисунок 14С, Е).

Другие морфологические особенности строения метасомы и генитального аппарата самок эволюционировали различным образом в обеих подтрибах. В подтрибе *Pantolytina* вместе с удлинением яйцеклада происходит удлинение самой метасомы, причем в двух направлениях: проксимально, за счет укорочения стебелька метасомы (часть видов рода *Pantolyta* ранее рассматривающихся как отдельный род *Acropiesta*) и дистально, благодаря удлинению главным образом двух последних сегментов и гипопигия, а также тергитов

T3–T6 и стернитов S3–S5. В свою очередь, в подтрибе *Psilommina* тергиты и стерниты самок не удлиняются сильно, а вот стебелек метасомы при укорочении приобретает специфические черты, описанные выше для имитации внешнего вида муравьёв. В таком случае причиной укорочения стебелька метасомы может являться их мимикрия под облик муравьев, поскольку наблюдается в равной степени как у самцов, так и у самок (в подтрибе *Pantolytina* тенденция к укорачиванию стебелька известна только у самок). Помимо этого, у самок из подтрибы *Psilommina* есть еще одно уникальное для диаприид приспособление, позволяющее полностью спрятать яйцеклад внутри метасомы – кутикулярный карман под стебельком метасомы. Основание яйцеклада сильно сдвинуто вперед до самого проксимального края S2, и даже проксимальнее, где оно помещается в этот карман, сформированный основанием синстернита. Карман у разных видов в разной степени выражен, и иногда он очень сильно выдается вперед под стебелек метасомы (рисунок 14E). Самки подавляющего большинства видов подтрибы *Psilommina* имеют подобный карман, исключая немногочисленные случаи вторичного укорочения яйцеклада и исчезновения кармана.

Все обозначенные выше модификации метасомы в первую очередь присущи самкам, в то время как метасома самцов почти неотличима от большинства других видов подсемейства *Belytinae* (исключением является только преобразование стебелька внутри подтрибы *Psilommina*, связанное с мирмекофилией). Отличить самцов трибы *Pantolytini* от близкой трибы *Belytini* можно по состоянию белитоидной линии – продольному килю, расположенному на боках стернитов метасомы (рисунок 14A, C). Если у представителей *Belytini* белитоидная линия полная, то у таксонов *Pantolytini* она неполная: не развитая на кольцевых стернитах метасомы, следующих за синстернитом (рисунок 14C). Тенденция к исчезновению белитоидной линии наблюдается в обеих подтрибах пантолитин, и максимальной редукции она достигает в наиболее специализированных родах *Synacra* и *Polypeza* (*Psilommina*), а также в *Opazon* и части видов рода *Pantolyta* (*Pantolytini*).

#### Опушение и вооружение

Подавляющее большинство видов пантолитин сравнительно бедно опушенные, а отдельные виды почти совсем голые, однако исходным состоянием для группы, несомненно, является равномерное и сравнительно густое опушение всего тела, которое также свойственно видам из близкой и более примитивной трибы *Belytini*. Помимо этого, виды рода *Psilomma*, которые в фауне Палеарктики характеризуются наибольшим числом плезиоморфных состояний признаков, также густо опушены по всему телу.

Другой важный признак – наличие пучков щетинок на различных частях тела (рисунок 12). Как было сказано в главе, посвященной морфологии пантолитин, эти структуры весьма разнообразны, хотя их функциональное значение до сих пор неизвестно. Существует предположение, что в основании подобных пучков щетинок открываются протоки кутикулярных желез (В. Коляда, личное сообщение), поскольку у свежепойманных насекомых между этими волосками всегда можно видеть капельку (вероятно секрета железы). Можно также предположить, что наличие большого числа пучков щетинок на разных структурах головы, мезосомы и даже метасомы является исходным плезиоморфным состоянием, поскольку именно так этот признак выражен у многих видов наиболее архаичной трибы *Belytini*. Однако в равной мере нельзя исключить предположения, что такие пучки щетинок возникают по мере необходимости как апоморфное приспособление. Гипотетически секрет, выделяемый такими пучками щетинок, может служить диаприидам для отпугивания клещей. Такое предположение возникает по причине локализации пучков в наиболее излюбленных для прикрепления клещей местах, а также благодаря тому факту, что место обитания многих хозяев диаприид (лесная подстилка) – это изобилующее клещами место. Также следует отметить, что виды, имеющие явный мирмекофильный облик и достоверно найденные в муравейниках, лишены подобных структур независимо от размера паразитоида. Исходя из выдвинутого нами выше предложения, подобное можно объяснить тем, что обителям муравейников нет необходимости тратить на отпугивающие клещей секреты, так как об этом могут позаботиться сами муравьи.

Описывая далее характер расположения пучков щетинок на теле пантолитин, мы исходим из предположения, что наличие большого числа пучков щетинок на теле – это исходное состояние признака. У пантолитин большинство пучков щетинок (а в некоторых таксонах и почти все) редуцируются. При этом редукция наблюдается не только путем сокращения их числа, но также путем изменения их размеров и структуры. Так у части видов рода *Pantolyta* внутри аксиллярной ямки развиты 2 крупных и плотных пучка щетинок, каждый из которых располагается на кутикулярном бугорке (*Pantolyta elegans*) (рисунок 12С). Но в пределах этого рода, можно обнаружить различные варианты редукции обеих структур. Часть видов утрачивает проксимальный пучок, а дистальный распадается на несколько мелких пучков без кутикулярных бугорков в их основании (*P. atrata*, *P. marginalis*, *P. nixonii* и некоторые другие). У небольшого числа видов происходит полная редукция обоих пучков (*P. hadrosoma*, *P. semirufa*). Реже редуцируется дистальный пучок, в то время как проксимальный остается полноценно развитым (*P. pallida*). Кроме аксиллярной ямки небольшие пучки у пантолитин могут быть также развиты в передней

скутеллярной ямке, вдоль проксимального края пропodeума, в постмезококxальной ямке, на вентральной стороне стебелька метасомы и даже между торулями и головной капсулой. У мелких и наиболее специализированных представителей из обеих подтриб пучки волосков максимально редуцированы, однако, виды сравнительно примитивного рода *Psilomma* также лишены пучков.

## 7 Проблемы систематики и классификации наездников семейства Diapriidae

Система наездников семейства Diapriidae разработана крайне слабо. Несмотря на тот факт, что подразделение этого семейства на три подсемейства (*Ambositrinae* Masner, 1961, *Belytinae* Foerster, 1856 и *Diapriinae* Haliday, 1833) можно считать традиционным, принадлежность некоторых родов к подсемействам *Belytinae* и *Diapriinae* остается спорной. Наибольшее сомнение вызывает состав и таксономическое положение таксонов трибы *Psilini* Hellén, 1963. Само существование этой трибы [в объеме, предложенном Хеленом (Hellén, 1963)] остается недостаточно подтвержденным, поскольку используются только две редуционные синапоморфии для обособления таксона: очень редуцированное жилкование переднего крыла (причем ни одна из жилок не достигает его переднего края) и отсутствие четко обособленных трохантеллюсов (Notton, 2004). Однако оба признака являются редукциями, связанными со специализацией. Необходимо также отметить, что подобные тенденции имеются и в других специализированных таксонах диаприид. Например, отсутствие обособления трохантеллюсов известно у некоторых видов рода *Spilomicrus* Westwood и у видов рода *Pentapria* Kieffer (*Spilomicrini*, *Diapriinae*) (Chemyreva, Kolyada, 2013; Chemyreva, 2018), а подобное состояние жилкования, связанное со смещением жилок внутрь крыловой пластинки и их обособление (частичное или полное) от переднего края крыла наблюдается у отдельных видов рода *Pentapria* (Chemyreva, Kolyada, 2013) и видов рода *Entomacis* (Yoder, 2004). Кроме этого, триба *Psilini* традиционно помещается в подсемейство *Diapriinae*, несмотря на наличие у ее представителей плезиоморфных состояний таксономически важных признаков, отсутствующих у всех других видов *Diapriinae*. Так, в трибе *Psilini* не происходит слияния тергитов T2+T3 в единый синтергит (как у прочих *Diapriinae*) – они разделены и независимы у видов псилин. Есть и другие плезиоморфные признаки, свойственные, однако только отдельным родам *Psilini*, что не позволяет рассматривать их как симплезиоморфии. В частности, виды родов *Aneurhynchus* Westwood, 1832 и *Labolips* Foerster, 1856 имеют развитую белитоидную линию на синстерните, и это сближает их с таксонами подсемейства *Belytinae* (Masner, García, 2002). Но, как справедливо было отмечено Ноттоном (Notton, 2004), наличие белитоидной линия не может рассматриваться в качестве синапоморфии подсемейства *Belytinae* (Masner, 1993), поскольку последняя бывает также развита у представителей подсемейства *Ambositrinae* и у видов родственного семейства *Ismaridae* и, по-видимому, является исходным плезиоморфным признаком семейства (а, возможно, даже и надсемейства). Кластер родов этой трибы (*Psilus* Panzer, 1801, *Coptera* Say, 1836, *Aneuropria* Kieffer, 1905 и *Ortona* Masner et García, 2002)



характеризуется развитой выступающей и склеротизованной верхней губой. Этот признак также следует отнести к исходному для семейства, поскольку он широко встречается среди видов подсемейств *Ambositrinae* и *Belytinae* и изредка отмечен в подсемействе *Diapriinae* в узком смысле (без трибы *Psilini*) (Notton, 2004).

Единственное молекулярное исследование семейства (Yoder, 2007) показало, что триба *Psilini* чаще всего располагалась в основании филогенетического дерева *Diapriidae* и не является составляющей ни одного из известных подсемейств. Кроме этого, почти все полученные в работе филогенетические деревья указывают как на близкое родство групп родов [*Psilus*, *Coptera*, *Aneuropria* и *Ortona*] и [*Aneurhynchus* и *Labolips*], так и на монофилию трибы *Psilini* (Yoder, 2007). Однако в нашем исследовании не ставилась специальная задача по разрешению этих спорных вопросов, поэтому в предложенной нами оригинальной определительной таблице триб семейства *Diapriidae* мы традиционно помещаем *Psilini* в подсемейство *Diapriinae*.

В подсемействе *Diapriinae* помимо традиционных триб *Diapriini* Ashmead, 1893, *Psilini* Hellén, 1963 и *Spilomicrini* Ashmead, 1893, Козловым (1987) была выделена триба *Lepidopriini*, в которую он помещал крайне специализированных мирмекофильных паразитоидов из родов *Cyathopria* Kieffer, 1909, *Lepidopria* Kieffer, 1911, *Platymischus* Westwood, 1832 и *Solenopsia* Wasmann, 1899. Однако валидность этого таксона не была поддержана другими исследователями главным образом потому, что все основополагающие признаки, использовавшиеся при его выделении, являются типичными для всех мирмекофильных диаприид и нередко независимо возникают в самых разных таксонах семейства вследствие их сожительства с муравьями.

В подсемействе *Belytinae* деление родов на трибы еще менее разработано. Хелен (Hellén, 1963), изучая фауну белитин Финляндии, подразделял это подсемейство на три трибы: *Anommatini*, *Belytini* и *Pantolytini*. Козлов же, анализируя разнообразие всех диаприид Палеарктики, предложил выделять в подсемействе пять триб (без учета монотипной трибы *Ismarini* с родом *Ismarus*, который теперь обособляется в отдельное семейство *Ismaridae*): *Anommatini*, *Belytini*, *Oxylabini*, *Pantolytini* и *Synacrini* (Козлов, 1978). Трибу *Pantolytini* в современном ее понимании Козлов разделил на 3 отдельные трибы: *Anommatini* (с единственным родом *Anommatium* Foerster, 1856), *Pantolytini* (с родами *Acanopsilus* Kieffer, 1908, *Acanosema* Kieffer, 1908, *Cardiopsilus* Kieffer, 1908, *Opazon* Haliday 1857, *Pantolyta* Foerster, 1856, *Polypeza* Foerster, 1856 и *Psilomma* Foerster, 1856) и *Synacrini* (с единственным родом *Synacra* Foerster, 1856). Основой для такого деления стала их антеннальная формула в комплексе с признаками специализации при мирмекофилии и стратобионтном образе жизни, а также с приспособлениями для

обнаружения скрытоживущих хозяев. Все неспециализированные роды с антеннальной формулой 15/14 или изредка 14/14 попали в трибу *Pantolytini*. Обособленный в отдельную трибу единственный вид рода *Anommatium* имеет антеннальную формулу 14/14 или 13/14 и бескрылых самок, приспособленных к обитанию в лесной подстилке. Долгое время этот род был известен только по самкам, у которых (в связи с редукцией крыльев) грудь сильно уменьшилась, а нотаули – редуцировались; помимо этого у его самок сильно уменьшено число нижнечелюстных и нижнегубных щупиков (с формулой 1/1). Однако только после обнаружения и описания крылатого самца стала очевидна близость этого рода к другим представителям трибы *Pantolytini*. Выделенная Козловым монотипная триба *Synacriini* включает род *Synacra* с более чем 10 палеарктическими видами, имеющими антеннальную формулу 12/14 и крайнюю морфологическую специализацию ее отдельных видов.

Особо стоит отметить, что ранее выделяемый род *Acropiesta* Foerster, 1856 Хелен и Козлов не помещали в трибу *Pantolytini*, как это принято сейчас, а на основании сравнительно полного жилкования относили его к трибе *Belytini*.

Триба *Oxylabini*, согласно классификации Козлова, объединяет роды *Aprestes* Nixon, 1957, *Acanthopsilus* Kieffer, 1908, *Cinetus* Jurine, 1807 и *Paroxylabis* Kieffer, 1907 (*Oxylabis* Foerster, 1856 оказался младшим синонимом *Cinetus*). Хелен не выделял этой трибы и помещал все указанные для нее роды в трибу *Belytini*. Мы также в предложенной ниже классификации не выделяем этот таксон, поскольку его ключевые диагностические признаки характерны отдельным группам видов из других родов и триб.

Все остальные неупомянутые выше палеарктические роды были нами включены в трибу *Belytini*. Некоторые роды этой трибы были ревизованы или синонимизированы (Masner, 1964, 1967, Masner, Muesebeck, 1968; Macek, 1995, 1996a, 1996b, 1997a, 1997b, 1997c, 2005, 2006, 2007), однако немалое число систематических неясностей до сих пор не разрешены.

В своей первой работе, посвященной систематике подсемейства *Belytinae*, Мацек (Macek, 1989) без диагноза, специального обсуждения или ключа упомянул трибу *Cinetini* Macek, 1989, лишь уточняя, что эта триба объединяет роды *Aclista*, Foerster, 1856, *Cinetus* Jurine, 1807 и *Eumiota* Hellén, 1964. Поскольку он не давал более никаких обоснований выделения этой трибы, в приведенной ниже определительной таблице надродовых таксонов мной впервые приводятся диагностические характеристики последней, которая считается здесь валидной. Однако, судя по отрывочной и косвенной информации, наше понимание трибы *Cinetini* разнится с таковой автора. Так, в ревизии рода *Macrohinnis* Foerster, 1856, Мацек пишет, что данный род морфологически очень похож на роды

*Cinetus* и *Miota* Foerster, 1856, но это сходство (по его мнению) только внешнее, поскольку постмаргинальная жилка у *Macrohinnis* невыпуклая и нетрубчатая (Масек, 1997). Из этого замечания можно предположить, что наибольшее внимание в диагностике группы Мацек уделял признакам жилкования, к которым в первую очередь принадлежат замкнутая радиальная ячейка, трубчатая, и выпуклая постмаргинальная жилка, направленная почти под прямым углом к маргинальной стигмальной жилке. Признаки, связанные с особенностями строения брюшка самок (короткий яйцеклад, телескопически устроенная вершина брюшка и неполная белитоидная линия), рассматривались им как вторичные. Однако я в своем варианте классификации оцениваю важность признаков при построении системы семейства в противоположном порядке, оставляя приоритет за особенностями строения брюшка самок, на том основании, что в других установленных трибах и даже некоторых родах жилкование сильно изменяется и легко редуцируется.

В настоящее время наиболее четко описан диагноз только трибы *Pantolytini*, которая была ревизована в Западной Палеарктике Мацеком (Масек, 1989, 1993). Однако предложенные им ключевые признаки трибы неприменимы для диагностики самцов. Кроме того, отсутствие диагнозов для других триб дополнительно усложняет процесс определения принадлежности наездников этого подсемейства к той или иной трибе.

Ниже приведена разработанная нами оригинальная определительная таблица подсемейств и триб семейства *Diapriidae* Палеарктики.

### **Определительная таблица подсемейств и триб семейства *Diapriidae***

1. S2 короче S3 (рисунок 17А); тергиты брюшка сбоку образуют острые боковые края и загибаются на вентральную сторону брюшка (рисунок 9С).....подсем. *Ambositrinae*
- S2 длиннее S3 (рисунок 17В, С); тергиты брюшка сбоку округлые и не загибаются на вентральную сторону брюшка (рисунок 9А, В) .....2

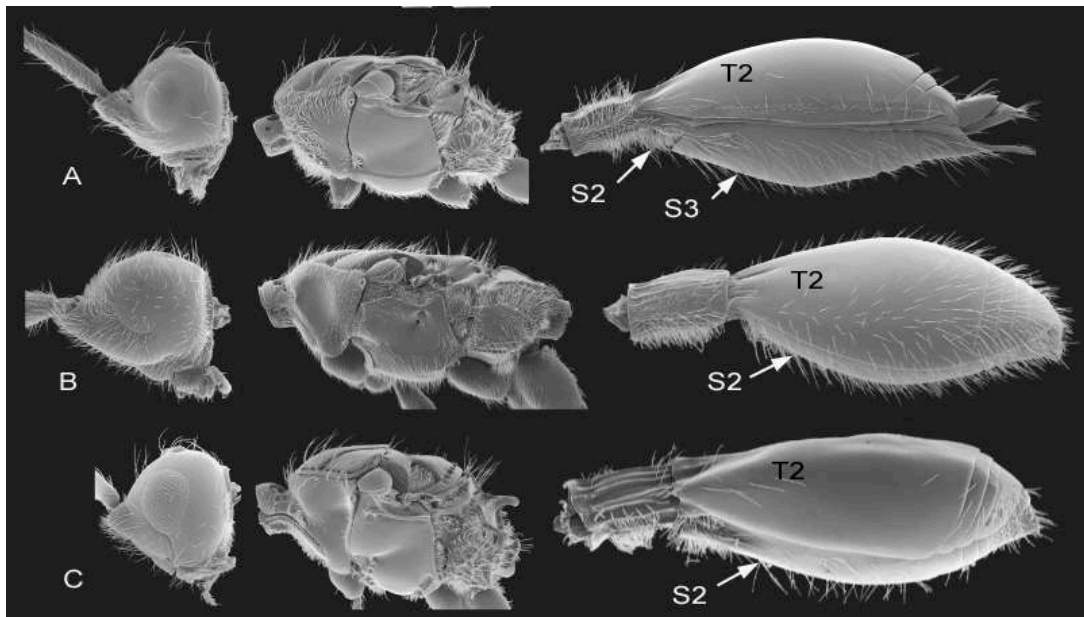


Рисунок 17 — Морфологические особенности подсемейств диаприид. А – Ambositrinae (*Diphoropria* sp.), В – Belytinae (*Belyta* sp.), С – Diapriinae (*Idiotype* sp.) (автор фото М. Yoder, источник <http://tolweb.org/Diapriidae>)

2. Метасома спереди уже, чем ее стебелек, если иногда шире, то Т2 не накрывает стебелек сверху (рисунок 17В); S2 с развитой белитоидной линией (рисунок 14А, С); у самцов модифицированный половой сегмент антенны А3; число сегментов антенн самки почти всегда равно 15 (подсем. Belytinae) .....3
  - Метасома спереди шире, чем ее стебелек, Т2 накрывает стебелек (рисунок 5, 8А, 17С); S2 без развитой белитоидной линии; у самцов модифицированный половой сегмент антенны А4; число сегментов антенн самки всегда меньше 15 (подсем. Diapriinae).....5
3. Мезоплевральная ямка отсутствует (рисунок 14D); яйцеклад длинный, не короче длины брюшка (рисунок 14С).....триба Pantolytini
  - Мезоплевральная ямка развита (рисунок 14В); яйцеклад обычно короткий, значительно короче брюшка (кроме некоторых видов рода *Pantoclis*).....4
4. Белитоидная линия полная, развита на всех стернитах брюшка, не прикрыта боковыми частями тергитов (рисунок 14А); у самок вершинные сегменты брюшка не телескопические (рисунок 14А)..... триба Belytini
  - Белитоидная линия неполная, как минимум не развита на S3–S5 (рисунок 19А, С), часто прикрыта боковыми частями тергитов (рисунок 19В); у самок вершинные сегменты брюшка телескопические (рисунок 19) ..... триба Cinetini
5. Маргинальная жилка не соприкасается с передним краем крыла или отсутствует (рисунок 18А, В). (Антенная формула самка/самец = 12/14)..... триба Psilini

– Мargинальная жилка соприкасается с передним краем крыла (рисунок 18С–Е).....6

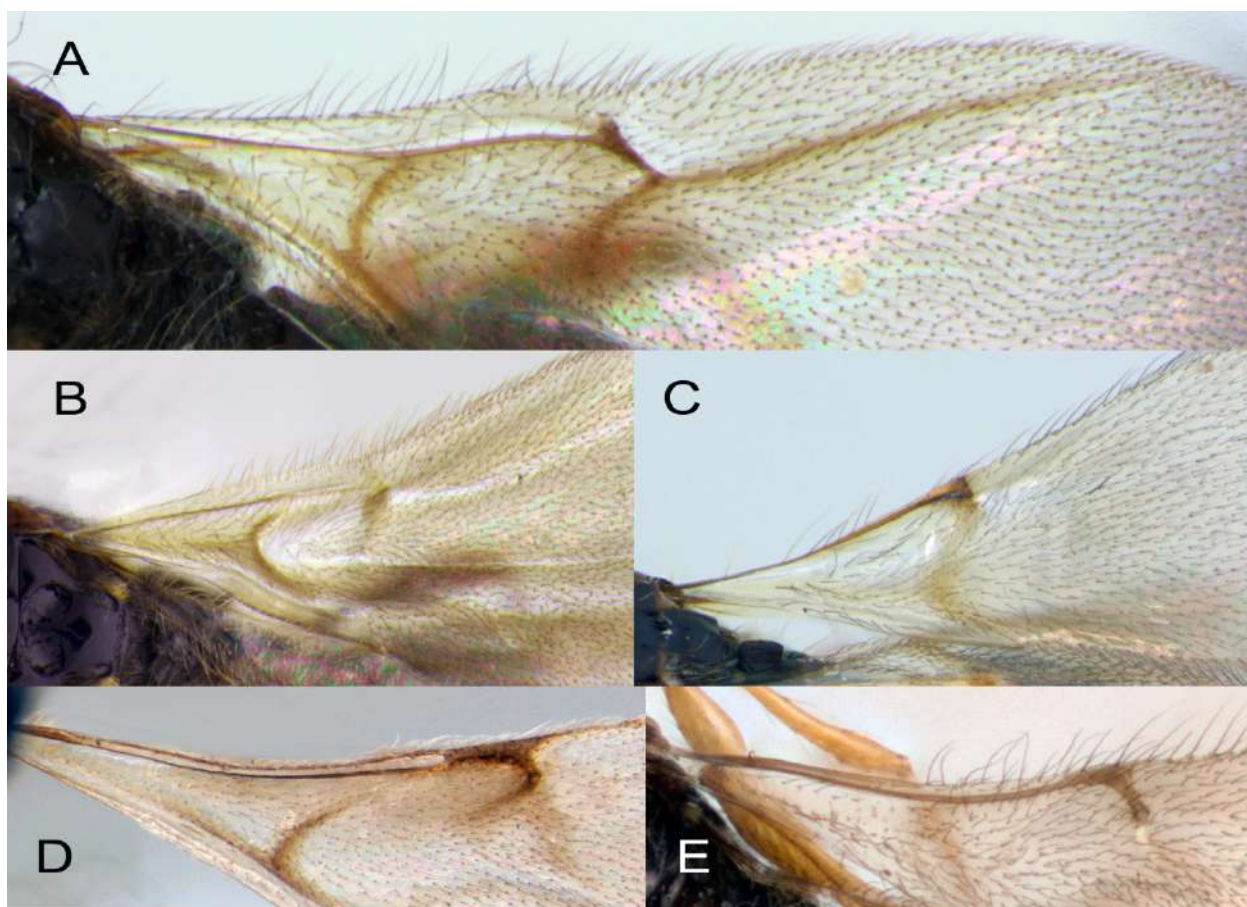


Рисунок 18 — Жилкование передних крыльев: А – *Aneurhynchus* sp. (Psilini), В – *Psilus* sp. (Psilini), С – *Trichopria* sp. (Diapriini), D – *Paramesius* sp. (Spilomicrini), Е – *Entomacis* sp. (Spilomicrini).

6. Передние крылья со слитой C+Sc жилкой (рисунок 18С); антенная формула самка/самец = 12/14 (кроме *Monelata* с антенной формулой 13/14).....триба Diapriini  
– Передние крылья с разделенными С и Sc жилками (рисунок 18D, 19Е); антенная формула самка/самец = 13/13 (кроме некоторых видов рода *Idiotype* с антенной формулой 12/13) ..... триба Spilomicrini

Учитывая многочисленные варианты разделения подсемейства Belytinae на трибы и их различного родового состава, ниже приведены диагнозы триб и списки палеарктических родов, которые мы включаем в каждую из них на основании тщательного изучения оригинальных описаний, типов и большого коллекционного материала. Современные диагнозы триб подсемейства Diapriinae и список включаемых в них родов были приведены Маснером и Гарсия (Masner, García, 2002).

**Триба Belytini** Hellén, 1963: *Aprestes* Nixon, 1957, *Belyta* Jurine, 1807, *Diphora* Foerster, 1856, *Lyteba* Thomson, 1859, *Pamis* Nixon, 1957, *Panbelista* Chambers, 1985, *Pantoclis* Foerster, 1856, *Synbelyta* Hellén, 1964, *Zygota* Foerster, 1856.

Диагноз. Мандибулы однозубые, короткие и прижатые к голове. Клипеус поперечный, крупный. Антеннальная формула 15/14 (самка/самец). Грудь равной высоты и ширины или значительно шире своей высоты. Скutelлярный диск с задними скutelлярными ямками или бороздой вдоль дистального края, иногда полностью гладкий. Центральный киль на заднеспинке часто заметно или сильно выступающий, у отдельных таксонов формирует длинный шип. Стебелек брюшка по форме от квадратного (равной длины и ширины) до умеренно удлинённого (самое большое в 3 раза длиннее ширины), не модифицирован. Мезоплевральная ямка развита. Эпикнемиальный и субалярный мосты всегда развиты. Белитоидная линия полная и развита по бокам S2–S5. Яйцеклад, не длиннее тергитов T3–T7, измеренных вместе, если изредка длиннее (*Pantoclis*), то лишь немного превышает их совместную длину. Тело имаго, как правило, полностью покрыто плотным опушением.



Рисунок 19 — Особенности строения метасомы трибы Cinetini. А – *Cinetus* sp., В – *Miota* sp., С – *Aclista* sp., D, Е – *Scorpioteleia* sp (автор фото М. Yoder, источник <http://www.diapriid.org/>).

**Триба Cinetini** Macek, 1989: *Aclista* Foerster, 1856, *Cinetus* Jurine, 1807, *Macrohynniss* Foerster, 1856, *Miota* Foerster, 1856, *Paroxylabis* Kieffer, 1907, *Scorpioteleia* Ashmead, 1897.

Диагноз. Мандибулы однозубые, короткие и прижатые к голове или длинные и саблевидные. Клипеус всегда крупный, поперечный. Антеннальная формула 15/14 или реже 14/14 (самка/самец). Грудь немного или значительно выше своей ширины. Скutelлярный диск без задних скutelлярных ямок или борозды вдоль дистального края. Центральный киль на заднеспинке слабо или сильно выступающий, у отдельных таксонов формируется шип. Стебелек брюшка, как правило, длинный, всегда более чем в 2 раза длиннее ширины (у наиболее специализированных видов во много раз превышает свою ширину). Мезоплевральная ямка имеется. Эпикнемиальный и субалярный мосты всегда развиты. Белитоидная линия неполная, развита по бокам S2 и часто редуцирована до короткой борозды в основании синстернита (рисунок 19А, С). Яйцеклад короткий (не длиннее тергитов T3–T7, измеренных вместе), спрятан внутри метасомы. Вершина метасомы формирует телескопический механизм (рисунок 19). Тело имаго чаще всего обильно опушенное, редко опушение скудное.

**Триба *Pantolytini*** Hellén, 1963: *Acanopsilus* Kieffer, 1908, *Acanosema* Kieffer, 1908 (= *Cardiopsilus* Kieffer, 1908), *Anommatium* Foerster, 1856, *Opazon* Haliday 1857, *Pantolyta* Foerster, 1856 (= *Acropiesta* Foerster, 1856), *Polypeza* Foerster, 1856, *Psilomma* Foerster, 1856, *Psilommacra* Macek, 1990, *Synacra* Foerster, 1856.

Диагноз. Мандибулы двузубые, короткие и прижатые к голове, иногда длинные, прямые и клювовидные. Клипеус крупный и немного поперечный или выше своей ширины. Антеннальная формула 15/14, 14/14, 13/14 или 12/14 (самка/самец). Грудь немного или значительно выше ширины. Скutelлярный диск без задних скutelлярных ямок или борозды вдоль дистального края. Центральный киль на заднеспинке слабо выступающий, никогда не формирует дорсальный шип. Мезоплевральная ямка отсутствует. Эпикнемиальный и субалярный мосты развиты или отсутствуют. Стебелек брюшка, как правило, короткий, менее чем в 3 раза длиннее своей ширины; иногда гладкий, короткий и вздутый посередине. Белитоидная линия неполная – развита по бокам S2 и часто редуцирована до короткой борозды в основании синстернита. Яйцеклад длинный (часто равен или даже значительно длиннее тергитов T2–T7, измеренных вместе), полностью располагается внутри метасомы или у некоторых таксонов частично торчит наружу; его основание сильно смещено проксимально к основанию S2. Тело имаго слабоопушенное, исключая отдельные виды рода *Psilomma*.

К сожалению, не все известные в Палеарктике роды удалось достоверно интерпретировать и выявить их принадлежность к какой-либо трибе по причине неполных и непроиллюстрированных оригинальных описаний, а также недоступности для изучения

их типового материала. Из Палеарктики к таковым относятся два монотипических рода: *Pappia* Szabó, 1974 и *Praeaclista* Szabó, 1977 (Szabó, 1974, 1977). Тщательные поиски типового материала этих родов оказались безрезультатны и есть основания полагать, что эти типы окончательно утеряны.

Помимо вышеописанных трудностей, отмеченных для трибальной систематики группы, не меньше, а скорее даже значительно больше, возникает вопросов, связанных с родовой систематикой пантолитин.

Большинство валидных в настоящее время родов трибы Pantolytini (*Anommatium* Foerster, 1856, *Pantolyta* Foerster, 1856, *Polypeza* Foerster, 1856, *Psilomma* Foerster, 1856, *Synacra* Foerster, 1856) было предложено Форстером (Foerster, 1856). Немного позднее *Opazon* был описан как подрод в роде *Belyta* ирландским энтомологом Халидеем (Haliday, 1857). Киффер описал еще 2 рода (*Acanopsilus* Kieffer, 1908 и *Acanosema* Kieffer, 1908) и уже рассматривал виды подрода *Opazon* в качестве самостоятельного рода (Kieffer, 1908). Ревизуя в конце XX века всю западнопалеарктическую фауну трибы Pantolytini, Мачек выделил и описал еще один род – *Psilommacra* Macek, 1990. Однако, за более чем 160-летнюю историю изучения группы исследовалась почти исключительно фауна Западной Палеарктики. Полученные новые сведения по фауне других регионов мира уже не вписываются в разработанную на европейском материале классификацию группы, что нельзя назвать неожиданностью. Уже на первом этапе изучения восточнопалеарктического материала были обнаружены виды из трибы Pantolytini, не соответствующие полностью ни одному родовому диагнозу и имеющие промежуточные межродовые состояния диагностических признаков.

На данном этапе изучения группы наибольшее внимание вызывает антеннальная формула, которая является основанием для выделения большинства родов трибы, в том числе монофилетических (таблица 4). Однако, олигомеризации сегментов антенн в пределах обсуждаемой трибы достаточно обыденное явление. Например, единственный вид рода *Anommatium* делится на 2 подвида, которые отличаются друг от друга только числом сегментов антенн самок в западной и восточной популяциях вида (Macek, 1989b). Другой пример – крайне близкие роды *Acanosema* и *Synacra*, отдельные виды которых настолько близки, что не имеют никаких надежных отличий кроме антеннальной формулы (Chemugeva, Kolyada, 2020b). Другие близкие и небогатые видами роды – это *Acanopsilus* и *Psilommacra*. Помимо того, что антеннальная формула является единственным надежным признаком для разграничения этих родов, она также применима только к самкам, поскольку число члеников самцов всех Belytinae одинаково.



Несмотря на то что, ревизуя трибу *Pantolytini*, Мазек не раз высказывал серьезные сомнения о значимости олигомеризации числа члеников антенн для родовой систематики (Мазек, 1989a, 1989b), уже годом позже им был описан новый монотипический род *Psilommaera* главным образом на основании его уникальной антеннальной формулы (Мазек, 1990). Вероятно, принимая решение описывать этот род, исследователь прекрасно понимал, что отказ от антеннальной формулы как основополагающего признака в родовой систематике требует полной перестройки устоявшейся классификации группы, а для этого нужно вовлекать в исследование большой дополнительный материал из других фаунистических регионов.

Однако вопреки критике существующей родовой систематики группы основанной на антеннальной формуле, иных, более надежных признаков для разграничения родов пока еще обнаружить не удается. Например, род *Cardiopsilus* выделенный не на основании иной антеннальной формулы, а по причине ярко выраженного опушения глаза и сильно выступающего вперед основания синстернита самки, был сведен нами в синонимы к роду *Acanosema*. Данная синонимия была предложена в связи с тем, что первый признак крайне изменчив (Chemyreva, Kolyada, 2020b), а второй признак в чуть менее выраженной форме характерен для целой группы родов, которую Мазек выделил в самостоятельную подтрибу *Psilommina* (Мазек, 1989a).

Также ненадежными оказались и ключевые диагностические признаки для сравнительно крупных родов трибы *Pantolytini* – *Acropiesta* и *Pantolyta* (антеннальная формула обоих 15/14), граница между которыми была практически стерта в результате изучения восточнопалеарктического материала (Chemyreva, Kolyada, 2020a).

Все рассмотренные выше сложности в систематике трибы *Pantolytini* усугубляются полным отсутствием данных о фауне и морфологических особенностях этих наездников из других зоогеографических регионов мира. Есть устные свидетельства (Мазек, устное сообщение), что представители трибы *Pantolytini* многочисленны и разнообразны во всех регионах земли и имеют всемирное распространение, но каково это многообразие и как оно себя проявляет – пока остается загадкой.

## 8 Таксономия и фаунистическое разнообразие диаприид трибы *Pantolytini*

Как было сказано в главе по морфологии трибы *Pantolytini*, Мазек подробно исследовал морфологические особенности и систему этих наездников (Masek, 1989a, 1989b, 1990, 1993a, 1993b, 1995a, 1995b, 1998). Основным недостатком предложенной им системы главным образом состоит в том, что она была разработана только на основе западнопалеарктических таксонов. В указанной трибе 3 из 11 валидных родов – *Acanopsilus*, *Cardiopsilus* и *Psilommacra* – монотипические, причем 2 из них (*Acanopsilus* и *Psilommacra*) были выделены только на основе антеннальной формулы. Противоречивость и дискуссионность этого признака уже обсуждалась выше в главе, посвященной основным направлениям эволюционных преобразований внутри трибы, однако для надежной переработки старой классификации, созданной главным образом на основании этого признака, требуется тщательное исследование пантолитин из внеголарктических регионов и уже с привлечением молекулярных методов.

Род *Cardiopsilus* очень близок к *Acanosema*, и он был выделен Киффером на основании 2 основных признаков: глаза опушенные (голые у *Acanosema*) и скапус длинный, узкий и без зубцов на вершине (короткий, широкий, с зубцами на вершине у *Acanosema*). Остальные признаки, упомянутые в диагнозе рода (среди которых опушение пронотума, глубина пронотальных ямок и вооружение проподоума) сильно изменчивы внутри большинства родов трибы и не могут рассматриваться как диагностические. Кроме этого, проведенные нами исследования на большом материале показали, что даже особенности опушения глаз и форма скапуса не являются надежными для родовой диагностики. Так, у наиболее архаичного рода *Psilomma* 4 его известных вида отличаются друг от друга длиной волосков в опушении глаз: они могут быть от достаточно длинных (превышающих по длине диаметр фасетки глаза) до совсем коротких (значительно короче диаметра фасетки глаза), причем в последнем случае глаза кажутся почти голыми. Среди представителей другого рода – *Synacra*, который очень близок к *Cardiopsilus* и *Acanosema*, часть видов обладают голыми глазами, хотя у большинства его видов они опушены. Похожая закономерность внутри рассматриваемого рода наблюдается и в отношении второго признака (особенностей строения скапуса), который у разных видов *Synacra* изменяется от короткого и широкого с выступающими зубцами, до длинного и узкого без зубцов на вершине (Chemyreva, Kolyada, 2019a).

Единственный ранее известный вид рода *Acanopsilus* (также близкий к роду *Acanosema*) отличается от *Acanosema* формой скапуса и антеннальной формулой. Этот вид имеет такие же голые глаза, как и виды *Acanosema*. Однако обнаруженные нами в фауне Дальнего Востока России 2 новых вида *Acanopsilus* свидетельствуют о выраженной внутривидовой изменчивости по степени опушенности глаз: несмотря на то, что оба новых вида морфологически близки друг к другу, один из них имеет опушенные глаза, а другой – голые.

Приведенные выше примеры могут свидетельствовать о том, что выделение рода *Cardiopsilus* только на основании строения скапуса и опушения глаз неоправданно. В результате нами была предложена новая синонимия *Acanosema* Kieffer, 1908 (= *Cardiopsilus* Kieffer, 1908) (Chemyreva, Kolyada, 2020b).

Таким образом, внутри подтрибы *Psilommina* почти все включенные сюда на данный момент роды отличаются друг от друга только антеннальной формулой, за исключением лишь распространенного в Африке рода *Masnerosema* (Sundholm, 1970). К настоящему времени описан только 1 (типовой) вид этого рода, но из неопубликованных данных (Коляда, личное сообщение) известно, что они нередки в Африке и как минимум еще 5 неописанных видов *Masnerosema* были обнаружены в Канадской национальной коллекции и частных сборах ряда энтомологов. Данный род очень близок к *Acanopsilus*, однако все известные его виды не имеют даже следа базальной жилки переднего крыла и совсем не имеют жилок в задних крыльях.

Еще более проблематична систематика очень близких родов *Acanopsilus* и *Psilommacra*. Описывая род *Psilommacra*, Мазек указывал на 5 основных отличий между этими родами (Мазек, 1990). У *Acanopsilus*: 1) глаза голые; 2) антенна самки 14-члениковая; 3) членики антенны цилиндрические; 4) скапус стройный и длинный; 5) стембелек в основании бедра длинный. В то время как у *Psilommacra* 1) глаза опушенные; 2) антенна самки 13-члениковая; 3) членики антенны квадратные; 4) скапус короткий; 5) стембелек в основании бедра короткий.

Изменчивость признаков 1 и 4 уже обсуждалась выше; соотношение длины и ширины члеников антенн (признак 3) крайне изменчив в подавляющем большинстве родов всего семейства *Diapriidae*; оставшиеся же признаки 2 и 5, к сожалению, применимы исключительно для самок. Таким образом, придерживаясь данной классификации, различать роды *Acanopsilus* и *Psilommacra* возможно только по числу члеников антенн у самок, а диагностирование самцов вообще крайне затруднительно. Другим доказательством неприемлемости используемых для диагноза этих родов рассматриваемых признаков является найденный в фауне Дальнего Востока России новый

вид *Acanopsilus minimus* Chemyreva et Kolyada, который оказался очень близким как к видам рода *Acanopsilus*, так и к единственному известному виду рода *Psilommacra*. Данный вид обладает набором следующих состояний признаков: (1) глаза опущенные; (2) антенна самки 14-члениковая; (3) членики антенны частично квадратные, частично удлиненные; (4) скапус короткий; (5) бедра с длинным стебельком в основании.

Аналогичные сложности имеют место и в случае диагностики родов *Acanosema*, *Synacra* и *Polypeza*. Согласно имеющимся на данный момент диагнозам роды *Acanosema* и *Synacra* отличаются только числом члеников в антеннах самок (15 и 12 члеников соответственно) и формой мандибул (слабоизогнутые и немного асимметричные у *Acanosema*, прямые и симметричные у *Synacra*) (Масек, 1990). Однако уже достоверно известно, что у многих видов рода *Synacra* мандибулы не прямые, а немного изогнутые (Масек, 1995; Chemyreva, Kolyada, 2019a). Одновременно с этим изучение изменчивости вида *Acanosema tenuicornis* на сравнительно большом материале достоверно показало, что в его пределах форма мандибул изменяется от абсолютно прямых до слабоизогнутых. Поэтому, как и в предыдущем случае, надежно отличить представителей этих 2 родов возможно только по числу члеников антенн у самок, а вот диагностика их самцов остается крайне сложной.

Не менее проблематичным представляется обоснование самостоятельности рода *Polypeza*. Виды этого рода отличаются от представителей родов *Acanosema* и *Synacra* главным образом числом члеников антенн самок и особенностями опушения пронотума (в частности внутри пронотальной ямки: редкое и слабое в роде *Polypeza* и густое в родах *Synacra* и *Acanosema*). Однако уже ряд новых видов, описанных из Западной Палеарктики (Масек, 1995), а также новые виды, обнаруженные недавно в Восточной Палеарктике и в Казахстане (Chemyreva, Kolyada, 2019a) демонстрируют значительную изменчивость признаков (исключая только антеннальную формулу), ранее используемых для обособления обсуждаемых родов (Масек, 1989; 1990). Учитывая все указанное выше можно сделать вывод, что внутри группы родов *Acanosema*, *Polypeza* и *Synacra* родовая диагностика самцов на основе морфологических признаков остается практически невозможной.

Диагностика родов подтрибы *Pantolytina* не менее затруднительна и неоднозначна. Так, недавно обнаруженные новые виды из Восточной Палеарктики, близки к видам из родов *Acropiesta* и *Pantolyta*, но не могут быть однозначно отнесены к кому-либо из них и являются переходными формами. Основные диагностические отличия между рассматриваемыми родами для материала из Западной Палеарктики были предложены Мацеком (Масек, 1998). Однако изучение обширного восточнопалеарктического

материала (особенно из Японии) показало наличие большого числа неописанных переходных форм в фауне этой страны. Полученные нами новые сведения стали основанием для предложения следующей синонимии *Pantolyta* Foerster, 1856 = *Acropiesta* Foerster, 1856 (Chemyreva, Kolyada, 2020a).

К родам *Acropiesta* и *Pantolyta* также близок монотипический европейский *Anommatium*. Самцов *Anommatium ashmeadi* очень трудно отличить от самцов из родов *Acropiesta* и *Pantolyta*, однако у самок этого вида наблюдается сильная редукция целого комплекса морфологических структур (в том числе полностью крыльев) в связи с его переходом к стратобионтному образу жизни. Среди прочих изменений переход к обитанию в лесной подстилке или муравейниках приводит к редукции числа члеников антенн у самок, что и позволяет легко их диагностировать.

На основе представленных ранее рассуждений можно считать вполне достоверной следующую родовую синонимию: *Pantolyta* Foerster, 1856 = *Acropiesta* Foerster, 1856 и *Acanosema* Kieffer, 1908 = *Cardiopsilus* Kieffer, 1908. Однако окончательное решение о синонимии других близких родов возможно только после более полного изучения морфологического разнообразия внутри группы на более обширном материале.

В настоящее время не представляется возможным предложить диагностические признаки для определения родовой принадлежности самцов из группы родов *Acanosema*, *Synacra* и *Polypeza*. В целях разрешения этой проблемы ниже приводится единая определительная таблица для самцов из этих родов. Аналогично решены затруднения в определении самцов из родов *Acanopsilus* и *Psilommacra*.

### Определительная таблица родов трибы *Pantolytini*

- |  |                      |
|--|----------------------|
| 1. Эпомии не прерванные, единые пронотальные ямки без опушения (рисунок 13С и D) (подтриба <i>Pantolytina</i> ) .....  | 2                    |
| – Эпомии прерванные и формируют пронотальные ямки с более или менее развитым опушением (рисунок 13А и В) (подтриба <i>Psilommina</i> ).....  | 4                    |
| 2. Мандибулы прямые, не перекрещиваются или слабо перекрещиваются на вершине (Приложение 2, рисунок 14).....   | <b><i>Orazon</i></b> |
| – Мандибулы серповидно изогнутые, четко перекрещивающиеся на вершине (Приложение 2, рисунок 25).....   | 3                    |
| 3. Самки с 13–14-члениковыми антеннами, без нотаулей, с сильно редуцированными максиллярными и лабиальными щупиками по 1 членику соответственно. Самки бескрылые (Приложение 2, рисунок 12А, D). Радиальная ячейка на передних крыльях |                      |

- открытая (Приложение 2, рисунок 12F), голова (вид спереди) без ротового конуса (Приложение 2, рисунок 12B) ..... *Anommatium*
- Самки с 15-члениковыми антеннами, нотаули полные, максиллярные и лабиальные щупики 3- и 5-члениковые соответственно. Самки бескрылые или крылатые. Радиальная ячейка на передних крыльях закрытая (Приложение 2, рисунок 35), если открытая, то голова (вид спереди) с ротовым конусом (Приложение 2, рисунок 22–24) .....  
 ..... *Pantolyta* (= *Acropiesta*)
- 4(1). Базальная жилка переднего крыла отсутствует, даже нет ее пигментированного следа (рисунок 20A); заднее крыло полностью без жилок ..... *Masnerosema*
- Базальная жилка переднего крыла развита, пигментированная или трубчатая (рисунок 20B); в заднем крыле как минимум развита костальная жилка ..... 5

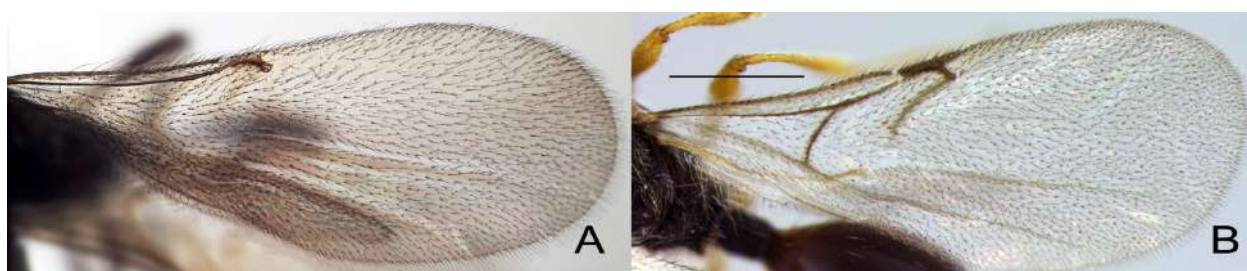


Рисунок 20 — Особенности жилкования переднего крыла: А – *Masnerosema* sp.; В – *Psilomma* sp.

5. Мандибулы серповидные, их вершины сильно пересекающиеся (Приложение 2, рисунок 36B, 37B и 38B) ..... 6
- Мандибулы прямые, их вершины направлены книзу и почти не пересекаются (Приложение 2, рисунок 40 и 41) ..... 9
6. Верхний зубец мандибул длинный, лишь немного короче нижнего зубца ..... *Psilomma*
- Верхний зубец мандибул короткий, значительно короче нижнего зубца ..... 7
7. Антенны самки 15-члениковые; оси прикрепления мандибул формируют тупой угол (Приложение 2, рисунок 5B); максимальное расстояние между плевростомами значительно больше расстояния между тенториальными ямками (Приложение 2, рисунок 6E, 7B и D, 9B) ..... *Acanosema* (= *Cardiopsilus*), часть
- Антенны самки 13–14-члениковые; оси прикрепления мандибул формируют острый угол (Приложение 2, рисунок 5A); максимальное расстояние между плевростомами лишь немного превышает или совсем не превышает расстояния между тенториальными ямками (Приложение 2, рисунок 1D, 2B) ..... 8
8. Антенны самки 13-члениковые ..... *Psilommacra*
- Антенны самки 14-члениковые ..... *Acanopsilus*
- 9(5). Антенны самки 15-члениковые ..... *Acanosema* (= *Cardiopsilus*), часть

– Антенны самки менее чем 15-члениковые .....	10
10. Антенны самки 12-члениковые.....	<i>Synacra</i>
– Антенны самки 14-члениковые.....	<i>Polypeza</i>

### Определительные таблицы видов из родов подтрибы *Psilommina*

#### Определительная таблица видов рода *Psilomma*

1. Голова сверху покрыта редким опушением, опушение щек и висков значительно гуще опушения затылка и темени (Приложение 2, рисунок 36D и 37A) .....	2
– Голова сверху покрыта плотным опушением, опушение щек и висков не гуще опушения затылка и темени (Приложение 2, рисунок 38D и 39A) .....	3
2. Пронотальные плечи слабо выступающие, округлые; центральная борозда в основании синтергита глубже, шире и длиннее боковых борозд; основания синстернита самки без выступа (Приложение 2, рисунок 36).....	<i>Psilomma calaris</i> Chemyreva et Kolyada
– Пронотальные плечи сильно выступающие, заостренные; центральная борозда в основании синтергита не глубже, не шире и лишь иногда немного длиннее боковых борозд; основания синстернита самки с выступом (Приложение 2, рисунок 37).....	
.....	<i>Psilomma dubia</i> Kieffer
3. Лицо округлое, немного шире своей высоты; плевростомы не оттянутые; А9–А14 самки примерно равной длины и ширины; антенны самца желтые или светло-коричневые, опушение А3–А14 короче, прижатое (Приложение 2, рисунок 38) .....	
.....	<i>Psilomma fuscicornis</i> Kieffer
– Лицо слегка продольно вытянутое, немного выше своей ширины; плевростомы оттянутые; А9–А14 самки заметно длиннее их ширины; антенны самца коричневые, опушение А3–А14 удлинненное и приподнятое (Приложение 2, рисунок 39).....	
.....	<i>Psilomma fusciscapis</i> Foerster

#### Определительная таблица видов родов *Acanopsilus* и *Psilommacra*

##### Самки.

1. Антенна 13-члениковая.....	<i>Psilommacra olygomera</i> Masek
– Антенна 14-члениковая.....	2

2. Глаза опушенные; маргинальная жилка переднего крыла равна по длине расстоянию от нее до базальной жилки; основание T2 по бокам лишь с несколькими длинными щетинками; опушение пронотальной ямки редкое (Приложение 2, рисунок 3).....  
 ..... *Acanopsilus minimus* Chemyreva et Kolyada  
 – Глаза голые; маргинальная жилка переднего крыла по длине заметно короче расстояния от нее до базальной жилки; основание T2 по бокам с плотными пучками волос; опушение пронотальной ямки плотное .....3
3. Мезоплевры в проксимальной половине выше эпикнемиальной ямки, густоопушенные (Приложение 2, рисунок 4C); затылочный выступ сверху посередине опушенный (Приложение 2, рисунок 2D) .....*Acanopsilus comadensis* Chemyreva et Kolyada  
 – Мезоплевры в проксимальной половине выше эпикнемиальной ямки голые (Приложение 2, рисунок 4A); затылочный выступ сверху посередине голый (Приложение 2, рисунок 1B) .....*Acanopsilus heterocerus* (Haliday)

#### **Самцы.**

1. Глаза голые; маргинальная жилка переднего крыла заметно короче расстояния от нее до базальной жилки (Приложение 2, рисунок 2E); основание T2 по бокам с плотными пучками волос (Приложение 2, рисунок 1C и 2C); опушение пронотальной ямки плотное (Приложение 2, рисунок 1B и 2D) .....2  
 – Глаза опушенные; маргинальная жилка переднего крыла равна расстоянию от нее до базальной жилки; основание T2 по бокам лишь с несколькими длинными щетинками (Приложение 2, рисунок 3G); опушение пронотальной ямки редкое (Приложение 2, рисунок 3A).....3
2. Мезоплевры в проксимальной половине выше эпикнемиальной ямки, густоопушенные (Приложение 2, рисунок 4C); затылочный выступ сверху посередине опушенный (Приложение 2, рисунок 2D) .....  
 .....*Acanopsilus comadensis* Chemyreva et Kolyada  
 – Мезоплевры в проксимальной половине выше эпикнемиальной ямки голые (Приложение 2, рисунок 4A); затылочный выступ сверху посередине голый (Приложение 2, рисунок 1B) .....*Acanopsilus heterocerus* (Haliday)
3. Центральный киль проподоума раздвоенный от основания (Приложение 2, рисунок 3G); субалярный мост на мезоплеврах редуцирован (Приложение 2, рисунок 4D); пронотальная ямка внутри с отдельно стоящими волосками (Приложение 2, рисунок 3A) .....  
 ..... *Acanopsilus minimus* Chemyreva et Kolyada



- Центральный киль проподоума единый, нераздвоенный; субалярный мост на мезоплеврах четко выражен; пронотальная ямка внутри с плотным спутанным опушением ..... *Psilommacra oligomera* Masek

### Определительная таблица самок видов рода *Acanosema*

1. Глаза голые (подрод *Acanosema*) .....2
- Глаза опушенные (подрод *Cardiopsilus*) .....4
2. Затылочное отверстие полностью окружено воротником из плотного белого опушения; нотаули мелкие, посередине частично стертые; передняя скутеллярная ямка сильно поперечная (Приложение 2, рисунок 10) ..... *Acanosema (Acanosema) rufum* Kieffer
- Затылочное отверстие не полностью окружено воротником, воротник образован неплотным опушением, состоит из серебристых волосков; нотаули глубокие, развиты по всей их длине; передняя скутеллярная ямка слабо поперечная, почти округлая .....3
3. Маргинальная жилка переднего крыла значительно короче расстояния от нее до базальной жилки; субалярный мост на мезоплеврах развит; мандибулы с широко пересекающимися вершинами; основание макростернита сильно выступает вперед под стебелек метасомы (Приложение 2, рисунок 9) .....  
..... *Acanosema (Acanosema) nervosum* (Thomson)
- Маргинальная жилка переднего крыла равна расстоянию от нее до базальной жилки или немного больше его; субалярный мост на мезоплеврах не развит; мандибулы со слабо пересекающимися вершинами; основание макростернита не выступает вперед под стебелек метасомы (Приложение 2, рисунок 11) .....  
..... *Acanosema (Acanosema) tenuicornis* (Kieffer)
- 4(1). Эпикнемиальный мост развит; пронотальный воротничок расположен почти горизонтально к оси тела (Приложение 2, рисунок 8).....  
..... *Acanosema (Cardiopsilus) epicnemia* Chemyreva et Kolyada
- Эпикнемиальный мост полностью редуцирован; пронотальный воротничок расположен вертикально к оси тела (Приложение 2, рисунок 6D и 7F) .....5
5. Бока пронотума вдоль заднего края ниже пронотального дыхальца опушенные; A15 немного шире, чем A14 (Приложение 2, рисунок 7) .....  
..... *Acanosema (Cardiopsilus) clawum* Chemyreva et Kolyada
- Бока пронотума вдоль заднего края ниже пронотального дыхальца голые; A15 не шире, чем A14 (Приложение 2, рисунок 6).....  
..... *Acanosema (Cardiopsilus) alekseevi* Chemyreva et Kolyada

## Определительная таблица самок видов рода *Synacra*

1. Нотаули отсутствуют или развиты не полностью.....2  
 – Нотаули полностью развиты .....4
2. Тело сильно сдавлено с боков; нотаули развиты в передней части мезонотума (Приложение 2, рисунок 44Е); торули с зубцом на их переднем крае (Приложение 2, рисунок 40D и 40Е); пропodeум с поперечным килем вдоль заднего края (Приложение 2, рисунок 46I) .....*Synacra giraudi* (Kieffer)  
 – Тело не сдавлено с боков; нотаули не развиты (Приложение 2, рисунок 44А); торули без зубца на их переднем крае (Приложение 2, рисунок 40В); пропodeум без поперечного кия вдоль заднего края (Приложение 2, рисунок 46D).....3
3. Нотаули полностью отсутствуют (Приложение 2, рисунок 44А); антенна четковидная, А4–А11 равной длины и ширины; А1 без зубцов на вершине (Приложение 2, рисунок 42В) .....*Synacra holconota* Kieffer  
 – Нотаули развиты, но неполные, дистально отсутствуют почти на 0.2 своей длины (Приложение 2, рисунок 44В); антенна нитевидная, А4–А11 заметно удлиненные; А1 с заостренными зубцами на вершине (Приложение 2, рисунок 42D). *Synacra incomplete* Buhl
- 4(2). Стебелек метасомы и основание Т2 в густом спутанном белом опушении (Приложение 2, рисунок 46А и 46В) .....5  
 – Стебелек метасомы и основание Т2 с прямым и неспутанным опушением (Приложение 2, рисунок 46Е–J).....6
5. Мандибулы длинные (Приложение 2, рисунок 40С); пропodeум без поперечного кия вдоль его заднего края (Приложение 2, рисунок 46А); А4–А11 квадратные (равной длины и ширины) или поперечные (Приложение 2, рисунок 42А).....*Synacra brachialis* (Nees)  
 – Мандибулы короткие (Приложение 2, рисунок 40А); пропodeум с поперечным килем вдоль его заднего края (Приложение 2, рисунок 46В); А4–А11 продолговатые, длиннее своей ширины (Приложение 2, рисунок 42С) .....*Synacra sociabilis* (Kieffer)
- 6(4). Антенны булавовидные, с 5-члениковой булавой (Приложение 2, рисунок 42Е); А8–А12 заметно сдавлены с боков (уже своей высоты); аксиллярная ямка с пучками волосков (Приложение 2, рисунок 45А).....*Synacra pauper* Masek  
 – Антенны не булавовидные; А8–А12 не сдавлены с боков (одинаковой ширины и высоты); аксиллярная ямка без пучков волосков (Приложение 2, рисунок 45С).....7
7. Глаза голые; затылочный выступ скульптурированный (Приложение 2, рисунок 45С); эпикнемиальный мост развит (Приложение 2, рисунок 45D).....  
 .....*Synacra gigantea* Chemyreva et Kolyada

– Глаза опушенные; затылочный выступ нескульптурирован (Приложение 2, рисунок 44F–G); эпикнемиальный мост не развит (Приложение 2, рисунок 45E–H) .....	8
8. Стебелек метасомы длиннее своей ширины, не вздутый, в продольной скульптуре (Приложение 2, рисунок 46H); субалярный мост на мезоплеврах хорошо развит (Приложение 2, рисунок 45E) .....	<i>Synacra azepylopria</i> Chemyreva et Kolyada
– Стебелек метасомы равной длины и ширины, вздутый, гладкий (Приложение 2, рисунок 46F); субалярный мост на мезоплеврах не развит (Приложение 2, рисунок 45F–G) .....	9
9. Мезосома сильно сжата с боков, значительно выше своей ширины; нижняя часть мезонотального шва с равномерным опушением из прямых волосков (Приложение 2, рисунок 45F).....	<i>Synacra compressigastra</i> Chemyreva et Kolyada
– Мезосома не сжата с боков, равной ширины и высоты; нижняя часть мезонотального шва с плотным белым спутанным опушением (Приложение 2, рисунок 45G).....	10
10. Мандибулы изогнутые (Приложение 2, рисунок 41C); основание T2 с короткими продольными бороздами; проподоум с полным высоким килем вдоль его заднего края (Приложение 2, рисунок 46G) .....	<i>Synacra atracta</i> Masek
– Мандибулы прямые (Приложение 2, рисунок 41D); основание T2 без продольных борозд, гладкое; проподоум с неполным и частично стертым килем вдоль его заднего края (Приложение 2, рисунок 46F).....	<i>Synacra tobiasi</i> Chemyreva et Kolyada

### **Определительная таблица самцов видов родов *Acanosema*, *Synacra* и *Polypeza***

1. Глаза голые.....	2
– Глаза опушенные .....	5
2. Эпикнемиальный мост полностью редуцирован (Приложение 2, рисунок 10A и 11D) ....	3
– Эпикнемиальный мост развит (Приложение 2, рисунок 4B) .....	4
3. Маргинальная жилка переднего крыла длиннее расстояния от нее до базальной жилки; передняя скутеллярная ямка округлая или слабо поперечная; основание T2 с четкой продольной морщинистой скульптурой; нотаули глубокие (Приложение 2, рисунок 11) .....	<i>Acanosema (Acanosema) tenuicornis</i> (Kieffer)
– Маргинальная жилка переднего крыла заметно короче расстояния от нее до базальной жилки; передняя скутеллярная ямка сильно поперечная; скульптура в основании T2 редуцирована; нотаули мелкие (Приложение 2, рисунок 10) .....	<i>Acanosema (Acanosema) rufum</i> Kieffer

4. Субаллярный мост развит; аксиллярная ямка с 2 небольшими пучками щетинок; мандибулы с сильно пересекающимися вершинами, значительно короче максимального расстояния между плевростомами (Приложение 2, рисунок 9) .....	
.....	<i>Acanosema (Acanosema) nervosum</i> (Thomson)
– Субаллярный мост редуцирован (Приложение 2, рисунок 45D); аксиллярная ямка без пучков щетинок ((Приложение 2, рисунок 45C); мандибулы со слабо пересекающимися вершинами, почти равны по длине максимальному расстоянию между плевростомами (Приложение 2, рисунок 41F).....	<i>Synacra gigantea</i> Chemyreva et Kolyada
5(1). Эпикнемиальный мост развит .....	6
– Эпикнемиальный мост полностью редуцирован.....	7
6. Пронотальный воротничок расположен вертикально к оси тела; виски за глазами выступающие (вид сверху) .....	<i>Polypeza ciliata</i> (Thomson)
– Пронотальный воротничок расположен почти горизонтально к оси тела; виски за глазами резко суженные (вид сверху) (Приложение 2, рисунок 8D) .....	
.....	<i>Acanosema (Cardiopsilus) epicnemia</i> Chemyreva et Kolyada
7. Нотаули не полностью развиты или отсутствуют.....	8
– Нотаули полностью развиты .....	9
8. Тело сильно сдавлено с боков; нотаули развиты в передней части мезонотума (Приложение 2, рисунок 44E); торули с зубцом на их переднем крае (Приложение 2, рисунок 40D и 40E); проподоум с поперечным килем вдоль заднего края (Приложение 2, рисунок 46I) .....	<i>Synacra giraudi</i> (Kieffer)
– Тело не сдавлено с боков; нотаули не развиты (Приложение 2, рисунок 44A); торули без зубца на их переднем крае (Приложение 2, рисунок 40B); проподоум без поперечного кила вдоль заднего края (Приложение 2, рисунок 46D).....	<i>Synacra holconota</i> Kieffer
9. A3–A14 антенн самца с мутовками длинных волосков (Приложение 2, рисунок 43D).....	
.....	<i>Synacra pauper</i> Masek
– A3–A14 антенн самца покрыты равномерным коротким опушением .....	10
10. Аксиллярные ямки с пучками волосков; маргинальная жилка переднего крыла равна или короче расстояния от нее до базальной жилки .....	11
– Аксиллярные ямки без пучков волосков; маргинальная жилка переднего крыла заметно длиннее расстояния от нее до базальной жилки .....	12
11. Виски за глазами суженные (вид сверху); щеки резко суженные к мандибулам (вид спереди); бока пронотума вдоль заднего края ниже пронотального дыхальца голые .....	
.....	<i>Acanosema (Cardiopsilus) clawum</i> Chemyreva et Kolyada

- Виски за глазами параллельные друг другу (вид сверху); щеки выпуклые, дуговидно сходятся к основаниям мандибул (вид спереди); бока пронотума вдоль заднего края ниже пронотального дыхальца опушенные (Приложение 2, рисунок 6) .....  
 ..... *Acanosema (Cardiopsilus) alekseevi* Chemyreva et Kolyada
12. Стебелек метасомы и основание T2 покрыты плотным спутанным белым опушением (Приложение 2, рисунок 46А и 46В) ..... 13
- Стебелек метасомы и основание T2 покрыто прямыми неспутанными серебристыми волосками (Приложение 2, рисунок 46Е–G) ..... 14
13. Мандибулы длинные (Приложение 2, рисунок 40С); пропodeум без поперечного кила вдоль его заднего края (Приложение 2, рисунок 46А); А5–А14 равной ширины или постепенно сужены к вершине (Приложение 2, рисунок 43С)..... *Synacra brachialis* (Nees)
- Мандибулы короткие (Приложение 2, рисунок 40А); пропodeум с поперечным килем вдоль его заднего края (Приложение 2, рисунок 46В); А5–А14 постепенно слабо расширены к вершине (Приложение 2, рисунок 43Н)..... *Synacra sociabilis* (Kieffer)
14. Стебелек метасомы удлинённый, не вздутый, продольно-морщинистый; мезоплевры с хорошо развитым субалярным мостом в дистальном верхнем углу (Приложение 2, рисунок 45Е) ..... *Synacra azepylopra* Chemyreva et Kolyada
- Стебелек метасомы равной длины и ширины, немного вздутый, гладкий; мезоплевры без субалярного моста в дистальном верхнем углу (Приложение 2, рисунок 45F и 45G) ..... 15.
15. Нижняя часть мезонотального шва с равномерным опушением из прямых волосков (Приложение 2, рисунок 45F); мезосома сильно сдавлена с боков, выше своей ширины.....  
 ..... *Synacra compressigastra* Chemyreva et Kolyada
- Нижняя часть мезонотального шва с густым белым спутанным опушением (Приложение 2, рисунок 45G); мезосома не сдавлена с боков, примерно равной ширины и высоты ..... 16.
16. Мандибулы изогнутые (Приложение 2, рисунок 41С); основание T2 с короткими продольными бороздами; пропodeум с полным высоким килем вдоль его заднего края (Приложение 2, рисунок 46G) ..... *Synacra atracta* Masek
- Мандибулы прямые (Приложение 2, рисунок 41D); основание T2 гладкое; пропodeум с неполным стертым килем вдоль его заднего края (Приложение 2, рисунок 46F) .....  
 ..... *Synacra tobiasi* Chemyreva et Kolyada

## Определительные таблицы видов из родов подтрибы *Pantolytina*

### Определительная таблица видов рода *Orazon*

1. A1 на вершинах у самцов и самок с очень слабо выступающими лопастями или без них, длинные и узкие, более чем в 6.0 раз длиннее ширины у самок и в 5.0 раз у самцов (Приложение 2, рисунок 14С, D); длина мандибул равна 0.60–0.75 от плевростомальной дистанции; голова при виде спереди равной ширины и высоты; затылок при виде сверху не удлинённый (Приложение 2, рисунок 16 D).....2
- A1 на вершинах у самцов и самок с сильно выступающими лопастями, короткие и широкие, 3.6–4.5 раза длиннее ширины у самок и 3.2–3.8 раза у самцов (Приложение 2, рисунок 14А, В); длина мандибул равна 0.82–1.20 от плевростомальной дистанции; голова (вид спереди) и затылок (вид сверху) удлинённые (Приложение 2, рисунок 16F) .....3
2. A11 и A12 самок равной длины и ширины или продолговатые (Приложение 2, рисунок 13В); антенна самки удлинённая; A3 самца без выемки и киля (Приложение 2, рисунок 15D).....*Opazon parvulum* (Haliday)
- A11 и A12 самок заметно поперечные (Приложение 2, рисунок 13С); антенна самки укороченная; A3 самца с выемкой и килем (Приложение 2, рисунок 15С) .....  
.....*Opazon frigidum* Masek
3. Глаза выступают за внешние границы головной капсулы (вид сверху); мандибулы очень длинные, длиннее плевростомального расстояния (Приложение 2, рисунок 14А) .....  
.....*Opazon apertum* (Kieffer)
- Глаза не выступают за внешние границы головной капсулы (вид сверху) (Приложение 2, рисунок 16F); мандибулы равны плевростомальному расстоянию или немного короче его (Приложение 2, рисунок 14В) .....*Opazon incrassatum* (Thomson)

### Определительная таблица видов рода *Pantolyta*

#### Самки.

1. Радиальная ячейка переднего крыла открытая дистально .....2
- Радиальная ячейка переднего крыла замкнутая .....5
2. Аксиллярная ямка с бугорком и пучком щетинок на передней стенке ямки (Приложение 2, рисунок 22Е); антеннальный выступ слабо выдается вперед, голова сверху не носовидная (Приложение 2, рисунок 23А) .....*Pantolyta pallida* Kieffer
- Аксиллярная ямка без бугорка пучков щетинок (Приложение 2, рисунок 23D, 24В), если пучки присутствуют, то они расположены в центре ямки или на ее задней стенке; антеннальный выступ сильно выдается вперед, голова сверху носовидная (Приложение 2, рисунок 23В, 24В) .....3

3. Глазки маленькие, слабозаметные (у короткокрылых и полнокрылых форм) (Приложение 2, рисунок 24В); А4–А8 самок длинее своей ширины (Приложение 2, рисунок 24С) ..... *Pantolyta stylata* Kieffer
- Глазки крупнее, хорошо видимые (Приложение 2, рисунок 23В); А4–А8 самок поперечные или квадратные (Приложение 2, рисунок 23G) ..... 4
4. Виски (вид сверху) за глазами параллельные (Приложение 2, рисунок 17D) .....  
..... *Pantolyta atrata* Foerster
- Виски (вид сверху) за глазами суженные (Приложение 2, рисунок 23В).....  
..... *Pantolyta semirufa* Kieffer
- 5(1). Мезоплевры без субалярного моста; антеннальный выступ сильно выдается вперед ..6
- Мезоплевры с развитым субалярным мостом (Приложение 2, рисунок 33); антеннальный выступ слабо выдается вперед (Приложение 2, рисунок 18С, 30) ..... 8
6. Пронотальный воротник и пронотальные плечи гладкие, эпомии не выражены (Приложение 2, рисунок 21С, D); А1 с заостренными выступами на вершине (Приложение 2, рисунок 21F)..... *Pantolyta nixonii* Masek
- Пронотальный воротник скульптурирован, с четким поперечным килем; пронотальные плечи заостренные, эпомии развиты (Приложение 2, рисунок 19D, 20E); А1 без выступов на вершине (Приложение 2, рисунок 19А, 20А) ..... 7
7. Щеки (вид спереди) выступающие (Приложение 2, рисунок 19А); плика сильно выступает назад ..... *Pantolyta hadrosoma* Masek
- Щеки (вид спереди) резко сходящиеся (Приложение 2, рисунок 20А); плика слабо выступает назад (Приложение 2, рисунок 20F)..... *Pantolyta marginalis* (Kieffer)
- 8(5). Пронотальный воротничок голый, с поперечным килем, расположенным от одного плеча к другому (Приложение 2, рисунок 18С); основания мандибул расположены под прямым углом друг к другу; ширина клипеуса равна его высоте (Приложение 2, рисунок 18А)..... *Pantolyta elegans* Chemyreva et Kolyada
- Пронотальный воротничок опушенный, без поперечного кия (Приложение 2, рисунок 30 и 31); основания мандибул расположены под острым углом друг к другу или почти параллельны; клипеус поперечный (Приложение 2, рисунок 25) ..... 9
9. Жгутик антенн расширен к вершине (Приложение 2, рисунок 27)..... 10
- Жгутик антенн нитевидный, не расширен к вершине (Приложение 2, рисунок 26)..... 15
10. Пронотальная ямка голая, внутри с вертикальным килем (Приложение 2, рисунок 31 D–F); у крылатых особей радиальная ячейка переднего крыла равна по длине маргинальной жилки или короче ее (Приложение 2, рисунок 35А–D); пропододеум (вид

сбоку) с 2 большими и сильно выступающими кзади зубцами (Приложение 2, рисунок 33В, D) .....	11
– Пронотальная ямка опушенная, без кия (Приложение 2, рисунок 31А, В); у крылатых особей радиальная ячейка переднего крыла заметно длиннее маргинальной жилки (Приложение 2, рисунок 35 Е–J); пропodeум (вид сбоку) с 2 маленькими и слабо выступающими кзади зубцами или зубцов нет (Приложение 2, рисунок 33А, С) .....	14
11. Крылья сильно редуцированные, передние крылья едва достигают заднеспинки (Приложение 2, рисунок 34Е) .....	<i>Pantolyta macrocera</i> (Thomson)
– Крылья нормальной длины или слабо укороченные, но всегда достигают основания Т2 (Приложение 2, рисунок 34А) .....	12
12. Центральный киль пропodeума состоит из 2 параллельных и близкорасположенных килей или они раздваиваются в дистальной части; виски за глазами (вид сверху) резко суженные (Приложение 2, рисунок 30А); стебелек метасомы почти квадратный (Приложение 2, рисунок 28F).....	<i>Pantolyta lazovia</i> Chemyreva et Kolyada
– Центральный киль пропodeума простой, нераздвоенный; виски за глазами (вид сверху) выпуклые и округлые (Приложение 2, рисунок 30В, Е); стебелек метасомы поперечный (Приложение 2, рисунок 28В, 29F) .....	13
13. Щеки сильно выступающие (вид спереди) (Приложение 2, рисунок 25С); борозды в основании Т2 глубокие; А15 и А14 равной ширины (вид сверху) (Приложение 2, рисунок 27D).....	<i>Pantolyta nigrocincta</i> (Kieffer)
– Щеки слабо выступающие (вид спереди) (Приложение 2, рисунок 25F); борозда в основании Т2 глубокие; А15 заметно шире А14 (вид сверху) (Приложение 2, рисунок 27С) .....	<i>Pantolyta tentoria</i> Chemyreva et Kolyada
14. Антенна утолщенная (Приложение 2, рисунок 27А); виски за глазами (вид сверху) и щеки (вид спереди) заметно суженные; центральный киль пропodeума четкий и высокий (Приложение 2, рисунок 29С) .....	<i>Pantolyta rufiventris</i> Kieffer
– Антенна тонкая (Приложение 2, рисунок 27Е); виски за глазами (вид сверху) и щеки (вид спереди) сильновыпуклые; центральный киль пропodeума стертый (Приложение 2, рисунок 29С) .....	<i>Pantolyta simpliciora</i> Chemyreva et Kolyada
15(9). Центральная часть пропodeума состоит из 2 параллельных и близкорасположенных килей или один киль раздваивается в его дистальной части .....	16
– Центральный киль пропodeума простой, нераздвоенный.....	19
16. Метасома за стебельком удлинненная и сильно сдавлена с боков (Приложение 2, рисунок 34А).....	<i>Pantolyta flaviventris</i> (Thomson)



- Метасома за стебельком короткая, округлая, только в дистальной трети сильно сжата с боков ..... 17
17. Пронотальная ямка голая, с килем внутри (Приложение 2, рисунок 31D–F); виски за глазами (вид сверху) и щеки (вид спереди) сильновыпуклые (Приложение 2, рисунок 25A, 30D)..... *Pantolyta radialis* Hellén
- Пронотальная ямка опушенная, без кия внутри (Приложение 2, рисунок 31A, B); виски за глазами (вид сверху) и щеки (вид спереди) не выступающие..... 18
18. Радиальная ячейка переднего крыла очень длинная, как минимум в 1.75 раза длиннее маргинальной жилки (Приложение 2, рисунок 35J); центральный киль пропodeума раздвоенный от основания или немного дистальнее, без скульптуры между ветвями кия (Приложение 2, рисунок 29E); A15 более чем в 1.8 раза длиннее A14 (Приложение 2, рисунок 26G)..... *Pantolyta sciarivora* (Kieffer)
- Радиальная ячейка переднего крыла короткая, самое большое в полтора раза длиннее маргинальной жилки (Приложение 2, рисунок 35H); центральный киль пропodeума широко раздвоенный от своей середины, между ветвями кия в грубой скульптировке (Приложение 2, рисунок 29B); A15 менее чем в 1.5 раза длиннее A14 (Приложение 2, рисунок 26E) ..... *Pantolyta pseudosciarivora* Masek
- 19(15). Пронотальная ямка голая, с килем внутри..... 20
- Пронотальная ямка опушенная, без кия внутри..... 21
20. Антенна утолщенная, A4–A6 самое большое в 1.5 раза длиннее своей ширины (Приложение 2, рисунок 26C); метасома за стебельком овальная, со слабо выступающим пигидиумом; щеки (вид спереди) выступающие (Приложение 2, рисунок 25B); стебелек удлиненный (Приложение 2, рисунок 28E) ..... *Pantolyta micans* Masek
- Антенна стройная, A4–A6 как минимум в 2.0 раза длиннее своей ширины (Приложение 2, рисунок 26H); метасома за стебельком веретенообразная, с длинным заостренным пигидиумом; щеки (вид спереди) не выступающие (Приложение 2, рисунок 25D); стебелек поперечный (Приложение 2, рисунок 28A) ..... *Pantolyta seticornis* (Kieffer)
21. Основание T2 с группой волосков по бокам от медиальной борозды (Приложение 2, рисунок 28D); A4 заметно длиннее ширины (Приложение 2, рисунок 32G); маргинальная жилка переднего крыла длиннее, чем дистанция от нее до базальной жилки (Приложение 2, рисунок 35E) ..... *Pantolyta flexinervis* Masek
- Основание T2 без волосков или с редкими разбросанными волосками по бокам от медиальной борозды (Приложение 2, рисунок 28C); A4 не длиннее ширины, квадратный (Приложение 2, рисунок 32B); маргинальная жилка переднего крыла короче, чем дистанция от нее до базальной жилки (Приложение 2, рисунок 35G).....

**Самцы.**

1. Радиальная ячейка переднего крыла открытая.....2  
– Радиальная ячейка переднего крыла замкнутая .....5
2. Аксиллярная ямка с бугорком и пучком щетинок на передней стенке ямки (Приложение 2, рисунок 22Е); антеннальный выступ не сильно выдается вперед, голова сверху не носовидная (Приложение 2, рисунок 23А) ..... *Pantolyta pallida* Kieffer  
– Аксиллярная ямка без бугорка и пучка щетинок на передней стенке ямки, если с пучками, то они расположены в центре ямки или на ее задней стенке (Приложение 2, рисунок 23D, 24В); антеннальный выступ сильно выдается вперед, голова сверху носовидная (Приложение 2, рисунок 23В, 24В, G).....3
3. Глаза маленькие (Приложение 2, рисунок 24G), диаметр глаза самое большее равен 0.7 длины скулы.....*Pantolyta stylata* Kieffer  
– Глаза большие, диаметр глаза самое меньшее равен 0.9 длины скулы .....4
4. Виски за глазами параллельные (вид сверху) (Приложение 2, рисунок 17D); передние голени изогнутые, с 1 рядом длинных крепких щетинок; А3 утолщенный, с глубокой выемкой (Приложение 2, рисунок 17F).....*Pantolyta atrata* Foerster  
– Виски за глазами сходящиеся (вид сверху) (Приложение 2, рисунок 23В); передние голени прямые, равномерно покрыты одинаковыми щетинками; А3 тонкий, с неглубокой выемкой (Приложение 2, рисунок 23F).....*Pantolyta semirufa* Kieffer
- 5(1). Мезоплевры без субалярного моста; антеннальный выступ сильно выдается вперед..6  
– Мезоплевры с развитым субалярным мостом (Приложение 2, рисунок 33); антеннальный выступ слабо выдается вперед (Приложение 2, рисунок 30).....8
6. Пронотальный воротник и пронотальные плечи гладкие; эпомии стертые (Приложение 2, рисунок 21С, D); А1 с заостренными выступами на вершине (Приложение 2, рисунок 21F)..... *Pantolyta nixonii* Masek  
– Пронотальный воротник скульптурирован, с ясным поперечным килем; пронотальные плечи заостренные, скульптурированы; эпомии развиты (Приложение 2, рисунок 19D, 20Е); А1 без выступов на вершине (Приложение 2, рисунок 19F, 20С).....7
7. Щеки (вид спереди) выступающие (Приложение 2, рисунок 19А); антенны утолщенные и укороченные, А13 в 2.0–2.7 раза длиннее ширины (Приложение 2, рисунок 19G) .....  
.....*Pantolyta hadrosoma* Masek  
– Щеки (вид спереди) резко сходящиеся (Приложение 2, рисунок 20А); антенны тонкие и удлиненные, А13 в 3.3–3.7 раза длиннее ширины (Приложение 2, рисунок 19Н).....

.....	<i>Pantolyta marginalis</i> (Kieffer)	
8(5). Основания мандибул расположены под прямым углом по отношению друг к другу; ширина клипеуса равна его высоте (Приложение 2, рисунок 18А); пронотальный воротничок голый, с поперечным килем от одного плеча до другого (Приложение 2, рисунок 18С) .....	<i>Pantolyta elegans</i> Chemyreva et Kolyada	
– Основания мандибул расположены под острым углом по отношению друг к другу или почти параллельные; клипеус поперечный (Приложение 2, рисунок 25); пронотальный воротничок опушенный, без поперечного кия (Приложение 2, рисунок 30 и 31).....		9
9. Пронотальная ямка голая с килем внутри (Приложение 2, рисунок 31D–F) .....		10
– Пронотальная ямка опушенная, без кия внутри (Приложение 2, рисунок 31А, В).....		16
10. А3 с глубокой выемкой и килем, достигающим почти половины длины членика (Приложение 2, рисунок 32D) .....	<i>Pantolyta tentoria</i> Chemyreva et Kolyada	
- А3 с неглубокой выемкой или без нее и с килем, который короче половины длины членика (Приложение 2, рисунок 32С, F, I, K, L).....		11
11. Центральный киль проподеума раздвоенный или двойной, состоящий из 2 параллельных ветвей.....		12
– Центральный киль проподеума простой, нераздвоенный.....		13
12. Щеки (вид спереди) и виски (вид сверху) заметно выступающие (Приложение 2, рисунок 25А); центральный киль проподеума широко раздвоенный от середины, проподеум грубо скульптурированный между ветвями центрального кия (Приложение 2, рисунок 29А).....	<i>Pantolyta radialis</i> Hellén	
– Щеки (вид спереди) и виски (вид сверху) сходящиеся (Приложение 2, рисунок 25Е); центральный киль проподеума раздвоенный от основания, его ветви расположены близко друг к другу, проподеум между киями нескульптурирован (Приложение 2, рисунок 28F).....		
.....	<i>Pantolyta lazovia</i> Chemyreva et Kolyada	
13. Щеки (вид спереди) сильно выступающие (Приложение 2, рисунок 25В, С) .....		14
– Щеки (вид спереди) резко сходящиеся (Приложение 2, рисунок 25D, I).....		15
14. Задний край проподеума с 4 сильно выступающими назад зубцами (Приложение 2, рисунок 29F и 33В); волселлы и зубцы гениталий слиты .....	<i>Pantolyta nigrocincta</i> Kieffer	
– Зубцы на заднем крае проподеума маленькие или совсем не развиты (Приложение 2, рисунок 28Е и 33А); волселлы и зубцы не слиты .....	<i>Pantolyta micans</i> Masek	
15(13). Опушение А3–А15 длинное, отстоящее, его волоски длиннее половина ширины члеников (Приложение 2, рисунок 34F); стебелек более чем в 2.0 раза длиннее своей ширины.....	<i>Pantolyta macrocera</i> (Thomson)	

– Опушение А3–А15 короткое, прижатое, его волоски короче половины ширины члеников (Приложение 2, рисунок 32L); стебелек менее чем в 2.0 раза длиннее своей ширины .....	
.....	<i>Pantolyta seticornis</i> (Kieffer)
16(9). А3 прямой, без выемки в основании (Приложение 2, рисунок 32J).....	
.....	<i>Pantolyta pseudosciarivora</i> Masek
– А3 изогнутый, с выемкой в основании.....	17
17. Щеки (вид спереди) четко выступающие (Приложение 2, рисунок 25А) .....	18
– Щеки (вид спереди) не выступающие, резко сходящиеся (Приложение 2, рисунок 25Н) ...	
.....	20
18. Радиальная ячейка переднего крыла недлинная, равна по длине маргинальной жилке (Приложение 2, рисунок 35I); пронотальная ямка голая (Приложение 2, рисунок 31Е, F).....	
.....	<i>Pantolyta radialis</i> Hellén
– Радиальная ячейка переднего крыла очень длинная, значительно длиннее маргинальной жилки (Приложение 2, рисунок 35G); пронотальная ямка опушенная.....	19
19. Антенна длинная, А4–А14 приблизительно в 5.0 раз длиннее своей ширины (Приложение 2, рисунок 34В); центральный киль проподеума раздвоенный .....	
.....	<i>Pantolyta flaviventris</i> (Thomson)
– Антенна укороченная, А4–А14 в 2.0 раза длиннее своей ширины (Приложение 2, рисунок 32В); центральный киль проподеума простой, нераздвоенный .....	
.....	<i>Pantolyta nitida</i> (Thomson)
20(17). Передние голени расширенные, их внутренняя сторона с утолщенными щетинками; метасома за стебельком узкая, сдавлена с боков (Приложение 2, рисунок 34В, С).....	<i>Pantolyta flaviventris</i> (Thomson)
– Передние голени не расширенные, без утолщенных щетинок; метасома за стебельком широкая, сдавлена дорсовентрально (Приложение 2, рисунок 34D).....	21
21. Затылок за глазками в густом приподнятом опушении.....	<i>Pantolyta rufiventris</i> Kieffer
– Затылок за глазками в отдельных приподнятых волосках (Приложение 2, рисунок 30С)...	
.....	22
22. Маргинальная жилка переднего крыла длиннее расстояния от нее до базальной жилки (Приложение 2, рисунок 35Е); длина стебелька метасомы менее чем в 1.5 раза превышает его ширину .....	<i>Pantolyta flexinervis</i> Masek
– Маргинальная жилка переднего крыла короче расстояния от нее до базальной жилки (Приложение 2, рисунок 35J); длина стебелька метасомы приблизительно в 2.0 раза превышает его ширину .....	<i>Pantolyta sciarivora</i> (Kieffer)

## Заключение

До начала наших исследований сведения о составе и распространении наездников семейства Diapriidae в фауне России были крайне скудны: только 11 вида диаприид из трибы Pantolytini были указаны для страны. Подготовленный и представленный в настоящей работе наиболее полный оригинальный аннотированный список наездников-пантолитин России уже включает 49 вида этих наездников, что вносит существенный вклад в познание таксономического разнообразия энтомофагов-диаприид не только изученного региона, но и Палеарктики (особенно ее восточной части) в целом. В результате проведенных исследований впервые в фауне России отмечено 25 видов, и 13 видов описаны как новые для науки.

Несмотря на большой объем материала, обработанного за время нашего исследования, фауна пантолитин Восточной и (особенно) Западной Сибири к настоящему времени остается наиболее слабо изученной из-за крайне малых сборов диаприид на их территориях: из данных регионов известно только 12 и 6 видов соответственно, против 33 видов, отмеченных в европейской части России. Все еще недостаточно охвачена изучением фауна трибы Pantolytini Дальнего Востока России, поскольку наездники этой группы крайне редки в сборах, сделанных кошением энтомологическим сачком. Гораздо обильнее пантолитины собираются желтыми тарелками Мерики, но такие сборы на Дальнем Востоке России проводились недостаточно.

На сегодняшний день не существует родовой определительной таблицы подсемейства Belytinae, соответствующей современному состоянию систематики группы. Родовые определительные таблицы, предложенные Никсоном и Козловым (Nixon, 1957, Козлов, 1978), сильно устарели и содержат большое количество неточностей. Поэтому для нашего исследования было крайне важно (как и для дальнейшего изучения представителей Belytinae) совершенствование трибальной системы подсемейства, составление диагнозов и определительной таблицы валидных триб. Полученные оригинальные результаты в дальнейшем должны помочь в подготовке современной родовой определительной таблицы Belytinae и выяснению филогенетических связей внутри подсемейства.

Не менее важной частью нашего исследования стала подготовка подробных фотоиллюстраций для всех обнаруженных в России (и Палеарктики в целом) видов диаприид трибы Pantolytini. Обильные и качественные иллюстрации вместе с подробными описаниями изменчивости для каждого таксона (изменчивость таксонов представлена во всех публикациях, подготовленных по результатам проведенных нами исследований)

позволят проверять правильность определения таксонов диаприид и тем самым увеличить надежность проводимых фаунистических, таксономических или биологических исследований наездников-диаприид.

## Выводы

1. Диаприиды трибы *Pantolytini* насчитывают в фауне России 49 вида из 8 родов; из них 13 видов описаны как новые для науки, а 25 видов – для фауны страны. Три рода из этих триб впервые отмечены в фауне России.

2. По результатам анализа географического распространения всех палеарктических видов пантолитин выявлено 3 группы и 11 типов их ареалов. Для основной части этих видов характерны ареалы Палеарктической группы (92.16% от общего числа видов), а ареалы Мультирегиональной и Голарктической групп включают 1.96% и 5.88% видов соответственно. Среди видов из Палеарктической группы преобладают виды с транс- или амфиевразийскими (вместе 34.04% от всех ареалов палеарктической группы) и европейскими ареалами (29.78%), а также условные эндемики Восточной Палеарктики (21.28%).

3. Для современного понимания таксономического состава подсемейства *Belytinae* на основе морфологического сходства его палеарктические роды диаприид объединены в 3 трибы: *Belytini*, *Cinetini* и *Pantolytini*. Показано, что особенности строения мезоплевр и характер их белитоидной линии являются наиболее важными признаками при обосновании трибальной принадлежности палеарктических белитин. Впервые подготовлены подробные диагнозы и определительные ключи всех триб подсемейства. Выявлено, что основные отличия представителей данных триб базируются на особенностях строения мандибул, мезоплевр и метасомы, в то время как жилкование их крыльев крайне изменчиво, а строение мезосомы в основном очень однообразное.

4. Основными направлениями в морфологической эволюции наездников трибы *Pantolytini* являются уменьшение размеров тела (пумилизация), латеральное сжатие отделов тела, редукция жилкования крыльев и опущения тела, олигомеризация числа члеников антенн самок, формирование клювовидных мандибул, появление признаков сходства с муравьями у видов-мирмекофилов. В трибе также реализуются 2 стратегии морфологической специализации метасомы при максимально полном погружении в него яйцеклада: удлинение тергитов и стернитов и укорочение стебелька в подтрибе *Pantolytina*; удлинение склеритов и формирование в основании синстернита выступающего под стебелек кармана для основания яйцеклада в подтрибе *Psilommina*.

## Список литературы

1. Алексеев, В. Н. Новые сведения о наездниках семейства Diapriidae фауны СССР / В. Н. Алексеев // Зоологический журнал. – 1979. – Т. 58. № 4. – С. 617–619.
2. Козлов, М. А. Новые виды проктотруpid (Hymenoptera, Proctotrupoidea) фауны СССР / М. А. Козлов // Новые виды насекомых фауны СССР и сопредельных стран. – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1966. – Т. 37. – С. 137–147.
3. Козлов, М. А. Проктотруpidные наездники (Hymenoptera, Proctotrupoidea) фауны СССР / М. А. Козлов // Труды Всесоюзного энтомологического общества. – СПб., 1971. – № 54. – С. 3–67.
4. Козлов, М. А. Основные типы специализации наездников (Hymenoptera Parasitica) к хозяевам / М. А. Козлов // Хозяино–паразитные отношения у насекомых. – Санкт–Петербург, 1972. – С. 5–17.
5. Козлов, М. А. Мирмекофильные наездники семейства Diapriidae (Hymenoptera, Proctotrupoidea) / М. А. Козлов // Проблемы почвенной зоологии. Материалы V Всесоюзного совещания. – Вильнюс, 1975. – С. 178–180.
6. Козлов, М. А. Сем. Diapriidae – диаприиды / М. А. Козлов // Определитель насекомых Европейской части СССР. – Т. 3. Перепончатокрылые. Ч. 2. – Л.: Наука, 1978. – С. 548–608.
7. Козлов, М. А. Сем. Diapriidae – диаприиды / М. А. Козлов // Определитель насекомых Дальнего Востока России. – Т. 4. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 2. Перепончатокрылые. – Владивосток: Дальнаука, 1995. – С. 45–56.
8. Городков, К. Б. Типы ареалов насекомых тундры и лесных зон европейской части СССР / К. Б. Городков // Ареалы насекомых европейской части СССР. – Л.: Наука, 1984. – С. 3–20.
9. Емельянов, А. Ф. Предложения по классификации и номенклатуре ареалов / А. Ф. Емельянов // Энтомологическое обозрение. – 1974. – Т. 53, вып 3. – С. 497–522.
10. Песенко, Ю. А. Принципы и метода количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 288 с.
11. Расницын, А. П. Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых / А. П. Расницын // Труды ПИН АН СССР. — М.: Наука, 1980. – Т. 174. – 190 с.
12. Семенов–Тян–Шанский, А. П. Пределы и зоогеографические подразделения Палеарктической области для наземных сухопутных животных на основании географического распределения жесткокрылых насекомых / А. П. Семенов–Тян–Шанский



- // Труды Зоологического института. – 1935. – Т. 2, вып. 2–3. – С. 397–410 + карта.
13. Тобиас, В. И. Введение / В. И. Тобиас // Определитель насекомых Европейской части СССР. – Т. 3. Перепончатокрылые. Ч. 1. – Л.: Наука, 1978. – С. 7–42.
  14. Ashmead, W. H. A monograph of the North American Proctotrypidae / W. H. Ashmead // Bulletin United States National Museum. – 1893. – Vol. 45. – P. 1–472.
  15. Ashmead, W. H. Descriptions of new Hymenoptera from Japan / W. H. Ashmead // Journal of the New York Entomological Society. – 1904. – Vol. 12. – P. 65–84.
  16. Buhl, P.N. On some new or little known species of Belytinae from Norway (Hymenoptera: Diapriidae) / P.N. Buhl // Folia Entomologica Hungarica. – 1997. – Vol. 58. – P. 45–55.
  17. Buhl, P.N. On a collection of Hymenoptera in Baltic amber, with description of a new species of *Pantolyta* Förster, 1856 (Hymenoptera, Diapriidae) / P.N. Buhl // Entomologica Fennica. – 1999. – Vol. 10. – P. 187–189.
  18. Buhl, P.N. On a Baltic amber collection of Platygastriidae and Diapriidae (Hymenoptera) / P.N. Buhl // Ent. Meddr. – 2002. – No. 70. – P. 57–61.
  19. Cameron, P. A decade of new Hymenoptera / P. Cameron // Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society. – 1889. – Vol. 4, No. 2. – P. 11–19.
  20. Chemyreva, V. G. First record of the new world genus *Pentapria* Kieffer, 1905 (Hymenoptera: Diapriidae: Spilomicrini) from Palaearctic Region / V. G. Chemyreva, V. A. Kolyada // Zoosystematica Rossica. – 2013. – Vol. 22, No. 2. – P. 286–296.
  21. Chemyreva, V. G. Genus *Entomacis* Foerster, 1856 (Hymenoptera: Diapriidae) in the fauna of Russia, with description of two new species / V. G. Chemyreva // Proceedings of the Russian Entomological Society. – 2014. – Vol. 85, No. 1. – P. 191–198.
  22. Chemyreva, V.G. New and little known species of the genus *Spilomicrus* (Hymenoptera: Diapriidae) from the Eastern Palaearctic / V. G. Chemyreva // Zoosystematica Rossica. – 2015a. – Vol. 24, iss. 2. – P. 266–278.
  23. Chemyreva, V.G. The genus *Entomacis* Foerster, 1856 (Hymenoptera, Diapriidae) in the Eastern Palaearctic / V. G. Chemyreva // Far Eastern Entomologist. – 2015b. – No. 294. – P. 1–22.
  24. Chemyreva, V. G. Three new species of the parasitic wasps genus *Spilomicrus* Westwood (Hymenoptera: Diapriidae) from the East Palaearctic Region / V. G. Chemyreva // Zootaxa – 2015c. – Vol. 4059, No. 1. – P. 191–200.
  25. Chemyreva, V. G. Review of the genus *Paramesius* Westwood, 1832 (Hymenoptera: Diapriidae, Spilomicrini) from Russia, with description of four new species / V. G. Chemyreva, V. A. Kolyada // Zootaxa. – 2018. – Vol. 4524, No. 4. – P. 453–472.

26. Chemyreva, V. G. The Eastern Palaearctic parasitic wasps of the genus *Spilomicrus* Westwood, 1832 (Hymenoptera: Diapriidae) / V. G. Chemyreva // Far Eastern Entomologist. – 2018. – No. 357. – P. 1–20.
27. Chemyreva, V. G. Review of the Genus *Synacra* Foerster (Hymenoptera, Diapriidae: Pantolytini) in the Palaearctic Region, with Description of New Species / V. G. Chemyreva, V. A. Kolyada // Entomological Review. – 2019a. – Vol. 99, No. 9. – P. 1–20.
28. Chemyreva, V. G. Review of the *Pantolyta* genus (Hymenoptera: Diapriidae: Pantolytini) from Russia, with description of a new species. / V. G. Chemyreva, V. A. Kolyada // Zoosystematica Rossica. – 2019b. – Vol. 28, iss. 1. – P. 183–176.
29. Chemyreva, V. G. On the taxonomical status of the genus *Acropiesta* Foerster (Diapriidae, Belytinae) with review of its species in the fauna of Russia / V.G. Chemyreva, V.A. Kolyada // Zoosystematica Rossica. – 2020a. –.... – P....
30. Chemyreva, V. G. Review of Russian *Psilommina* (Hymenoptera, Diapriidae, Pantolytini), *Psilomma* and *Acanosema* complex / V.G. Chemyreva, V.A. Kolyada // Far Eastern Entomologist. – 2020b. –.... – P....
31. Chemyreva, V. G. Review of the genus *Opazon* Haliday (Diapriidae, Belytinae) in the fauna of Russia / V.G. Chemyreva // Russian Entomological Journal. – 2020c. –.... – P....
32. Chemyreva, V. G. Revision of Palaearctic *Idiotypa* (Hymenoptera, Diapriidae, Diapriinae, Spilomicrini) / V.G. Chemyreva, D.G. Notton, A. Zaldívar–Riverón // Zootaxa. – 2020d. –.... – P....
33. Coon, B. R. Fly Parasitic wasp *Trichopria columbiana* Ashmead (Insecta: Hymenoptera: Diapriidae) / B. R. Coon, M. J. Grodowitz, E. N. I. Weeks, J. P. Cuda // UF/IFAS Extension Service, University of Florida. – 2014. – P. EENY597
34. Crawford, J. C. New Hymenoptera from the Philippine Islands / J. C. Crawford // Proceedings of the United States National Museum. – 1910. – Vol. 38. – P. 119–133.
35. Creasson, E. T. Synopsis of the families and genera of the Hymenoptera of America, north of Mexico, together with a catalogue of the described species, and bibliography / E. T. Creasson // Transactions of the American Entomological Society, Supplement. – 1887. – 351p.
36. Dalla Torre C. G. *Catagogus hymenopterorum hucusque descriptiorm sistematicus et synonymicus*. Vol. V: Chalcididae et Proctotrupidae / C. G. Dalla Torre. – Lipsiae: Sumptibus Guilelmi Engelmann, 1898. – 598 p.
37. Dodd, A.P. Australian Hymenoptera Proctotrupeoidea No. 3. / A.P. Dodd // Transactions and Proceedings of the Royal Society of South Australia. – 1915. – Vol. 39. – P. 384–454.
38. Dodd, A.P. Australian Hymenoptera Proctotrypoidea. No. 4. / A.P. Dodd // Transactions and Proceedings of the Royal Society of South Australia. – 1916. – Vol. 40. – P. 9–32.

39. Dodd, A. P. Notes on the exotic Proctotrupeidea in the British and Oxford University Museum, with description of new genera and species / A.P. Dodd // Transactions of the Entomological Society of London. – 1920a. – No. 1919. – P. 321–382.
40. Dodd, A. P. Two new Hymenoptera of the superfamily Proctotrupeidea from Australia / A.P. Dodd // Proceedings of the Linnean Society of New South Wales. – 1920b. – Vol. 45. – P. 443–446.
41. Eady, R. D. The present state of nomenclature of wing venation in the Braconidae (Hymenoptera): its origins and comparison with related groups / R. D. Eady // Journal of Entomology. Series B, Taxonomy. – 1974. – Vol. 43. – P. 63–72.
42. Early, J. W. Establishment of two *Neurogalesus* Kieffer, 1907 species (Hymenoptera: Diapriidae: Diapriinae) in New Zealand / J. W. Early // Records of the Auckland Museum. – 2014. – Vol. 49. – P. 15–20
43. Foerster, A. Hymenopterologische Studien. II. Heft. Chalcidiae und Proctotrupii / A. Foerster. – Aachen: Ernstter Meer, 1856. – 152 p.
44. Guillén, L. Performance of Two Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) Pupal Parasitoids (*Coptera haywardi* [Hymenoptera: Diapriidae] and *Pachycrepoideus vindemiae* [Hymenoptera: Pteromalidae]) under Different Environmental Soil Conditions / L. Guillén, M. Aluja, M. Equihua, J. Sivinski // Biological Control. – 2002. – Vol. 23. – P. 219–227.
45. Haliday, A. H. An essay on the classification of the parasitic Hymenoptera of Britain, which correspond with the Ichneumonones minuti of Linæus / A.H. Haliday // Entomological Magazine. – 1833. – Vol.1. – P. 259–276.
46. Hellen, W. Die Diapriinen Finnlands (Hymenoptera: Proctotrupeidea) / W. Hellen // Fauna Fennica. – 1963. – Vol. 14. – P. 1–35.
47. Hellen, W. Die Ismarinen und Belytinen Finnlands (Hymenoptera: Proctotrupeidea) / W. Hellen // Fauna Fennica. – 1964. – Vol. 18. – P. 1–68.
48. Hellqvist, S. Biology of *Synacra* sp. (Hym., Diapriidae) a parasitoid of *Bradysia pauper* (Dipt., Scieridae) in Swedish greenhouses / S. Hellqvist // Journal of Applied Entomology. – 1994. – No. 117. – P. 491–497.
49. Honda, M. Descriptions of two new species of Diapriidae (Hymenoptera) parasitic on *Eristalis* sp. and *Lathyrphthalmus ocularis* Coquillett (Diptera: Syrphidae) / M. Honda // Mushi. – 1969. – No. 42. – P.155–162.
50. Jansson, A. Neue Proctotrupiden aus Schweden / A. Jansson // Entomologisk Tidskrift. – 1942. – Vol. 63. No. 1. – P. 210–216.
51. Jonsson, A. Studier over svenska proctotrupider. I. For faunan nya slakten / A. Jonsson // Entomologisk Tidskrift. – 1939. – Vol. 60. – P. 155–175.

52. Johnson, N. F. Catalog of World species of Proctotrupeoidea, exclusive of Platygasteridae (Hymenoptera) / N. F. Johnson // *Memoirs of the American Entomological Institute*. – 1992. – Vol. 51. – 825p.
53. Kamp, T. Parasitoid biology preserved in mineralized fossils / T. Kamp, A. H. Schwermann, T. S. Rolo, P. D. Lösel, T. Engler, W. Etter, T. Faragó, J. Göttlicher, V. Heuveline, A. Kopmann, B. Mähler, T. Mörs, J. Odar, J. Rust, N. T. Jerome, M. Vogelgesang, T. Baumbach, L. Krogmann // *Nature Communications*. – 2018. – No. 9:3325.
54. Kieffer, J.-J. Proctotrypidae / J. J. Kieffer // *Species des Hymenoptères d'Europe et d'Algerie* / Ed. André, E. // Paris: Librairie Scientifique, A. Hermann & Fils, 1908. – Vol. 10 – P. 289–448.
55. Kieffer, J.-J. Proctotrypidae / J. J. Kieffer // *Species des Hymenoptères d'Europe et d'Algerie* / Ed. André, E. // Paris: Librairie Scientifique, A. Hermann & Fils, 1910. – Vol. 10 – P. 593–752.
56. Kieffer, J.-J. Proctotrypidae / J. J. Kieffer // *Species des Hymenoptères d'Europe et d'Algerie* / Ed. André, E. // Paris: Librairie Scientifique, A. Hermann & Fils, 1911. – Vol. 10 – P. 753–912.
57. Kieffer, J.-J. Serphides des Iles Philippines / J. J. Kieffer // *Insecta*. – 1913. – Vol. 3. P. 428–443, 454–462.
58. Kieffer, J.-J. Das Tierreich. Diapriidae. / J. J. Kieffer. – Berlin: Walter de Gruyter & Co. – 1916. – 627 p.
59. Kim, C.-J. First record of the genus *Psilomma* Förster (Hymenoptera: Diapriidae) from the Eastern Palaearctic Region / C.-J. Kim, J.-W. Lee // *Korean Journal of Applied Entomology*. – 2016. – Vol. 55. No. 3. – P. 293–296.
60. Kim, C.-J. First record of the monotypic genus *Acanopsilus* Kieffer, 1908 (Hymenoptera: Diaprioidea: Diapriidae) from the Eastern Palaearctic region / C.-J. Kim, J.-W. Lee // *Biodiversity Data Journal*. – 2016. – Vol. 4. No. e9572.
61. Kim, C.-J. First record of *Eubroncus* Yoshimoto, Kozlov and Trjapitzin (Hymenoptera: Chalcidoidea: Mymaridae) from South Korea / C.-J. Kim, I.-K. Kim, J. Lim, J.-W. Lee // *Korean Journal of Applied Entomology*. – 2017. – Vol. 56. No. 3. – P. 249–252.
62. Lak, M. An enigmatic diapriid wasp (Insecta, Hymenoptera) from French Cretaceous amber / M. Lak, A. Nel // *Geodiversitas* – 2009. – Vol. 31. No. 1. – P. 137–144.
63. Langeland, K. A. *Hydrilla verticillata* (L.f.) Royle (Hydrocharitaceae), the perfect weed / K. A. Langeland // *Castanea*. – 1996. – Vol. 61. – P. 293–305.

64. Loiacono, M. S. Revision of the myrmecophilous diapiiid genus *Bruchopria* Kieffer (Hymenoptera, Proctotrupoidea, Diapriidae) / M. S. Loiacono, C. B. Margaria, E. Quiran, B. Corro Molas // *Revista Brasileira de Entomologia*. – 2002. – Vol. 46, No. 3. – P. 231–235.
65. Macek, J. Studies on Diapriidae (Hymenoptera, Proctotrupoidea). Part 1. Taxonomic remarks on the subfamily Belytinae with particular reference to the tribus Pantolytini / J. Macek // *Annales zoologici*. – 1989a. – Vol. 43. No. 7. – P. 127–132.
66. Macek, J. Studies on Diapriidae (Hymenoptera, Proctotrupoidea). Part 2. A revision on the genus *Anommatium* Foerster / J. Macek // *Annales zoologici*. – 1989b. – Vol. 43. No. 7. – P. 127–132.
67. Macek, J. Revision of European Psilommina (Hymenoptera, Diapriidae) 1. *Psilomma* and *Acanosema* complex / J. Macek // *Acta entomologica musei nationalis Pragae*. – 1990. – Vol. 43. – P. 335–360.
68. Macek, J. Revision of Holarctic Polypeza (Hymenoptera, Diapriidae) / J. Macek // *Folia Heyrovskyana*. – 1993a. – Vol. 1. No. 2. – P. 19–24.
69. Macek, J. Revision of European *Pantolyta* Foerster (Hymenoptera, Diapriidae) / J. Macek // *Folia Heyrovskyana*. – 1993b. – Vol. 1. No. 5. – P. 41–51.
70. Macek, J. Revision of genus *Opazon* Haliday in Europe / J. Macek // *Folia Heyrovskyana*. 1995a. – Vol. 3. No. 7–8. – P. 80–87.
71. Macek, J. A taxonomic revision of European Psilommina (Hymenoptera: Diapriidae). Part 2. The *Synacra* complex / J. Macek // *European Journal of Entomology*. – 1995b. – Vol. 92. – P. 469–482.
72. Macek, J. Revision of the West Palaearctic *Lyteba* Th. (*Oxylabis* auct.) (Hymenoptera: Proctotrupoidea, Diapriidae) / J. Macek // *Folia Heyrovskyana*. – 1995c. – Vol. 3. No. 3. – P. 29–39.
73. Macek, J. Description of new species of *Synbelyta* Hellén (Hymenoptera, Diapriidae) with taxonomical remarks on the genus / J. Macek // *Řada přírodovědná*. – 1996a. – Vol. 165. – P. 63–74.
74. Macek, J. Revision of the European species of *Belyta* Jurine / J. Macek // *Acta musei Nationalis Pragae, Series B, Historia Naturalis*. – 1996b. – Vol. 51. – P. 1–22.
75. Macek, J. Description of new species of *Aprestes* (Diapriidae, Hymenoptera) with taxonomic remarks on genus / J. Macek // *Řada přírodovědná*. – 1997a. – Vol. 166. – P. 39–45.
76. Macek, J. Revision of the genus *Macrohynniss* (Hymenoptera: Diapriidae) with description of new species / J. Macek // *Folia Heyrovskyana*. – 1997b. – Vol. 5. No. 3. – P. 139–146.

77. Macek, J. Revision of Central European species of *Zygota* (Hymenoptera: Diapriidae) / J. Macek // Folia Heyrovskyana. – 1997c. – Vol. 5. No. 1. – P. 31–57.
78. Macek, J. Revision of the European species of *Acropiasta* (Hymenoptera: Diapriidae) / J. Macek // Folia Heyrovskyana. – 1998. – Vol. 6. No. 2. – P. 21–42.
79. Macek, J. Revision of the European species of *Scorpioteleia* (Hymenoptera: Diapriidae) / J. Macek // Acta entomologica musei nationalis Pragae. – 2005. – Vol. 46. – P. 197–210.
80. Macek, J. Revision of Central European species of the *Aclista scutellaris* complex (Hymenoptera: Diapriidae) / J. Macek // Acta entomologica musei nationalis Pragae. – 2007. – Vol. 47. – P. 211–228.
81. Macek, J. Revision of the genus *Entomacis* in Europe (Hymenoptera: Diapriidae) / J. Macek // Folia Heyrovskyana. – 2000. – Vol. 8. No. 2. – P. 119–126.
82. Macek, J. Taxonomic notes on central European species of *Paramesius* Westwood (Hymenoptera, Diapriidae) / J. Macek // Casopis Narodního muzea. Řada přírodovědná. – 2001. – No. 170. – P. 19–26.
83. Marshall, T. A. On some British Diapriidae / T. A. Marshall // Entomologist's Monthly Magazine. – 1868. – Vol. 4. – P. 201–203, 227–230.
84. Marshall, T. A. A catalogue of British Hymenoptera; Oxyura / T. A. Marshall. – London: Entomological Society of London, 1873. – 27 p.
85. Masner, L. Superfamily Proctotrupeoidea. / L. Masner // Hymenoptera of the world: an identification guide to families / Eds H. Goulet, J. T. Huber // Ottawa: Research Branch Agriculture Canada Publication. – 1993. – P. 537–557.
86. Masner, L. Ambositrinae, a new subfamily of Diapriidae from Madagascar and central Africa (Hymenoptera Proctotrupeoidea) / L. Masner // Memoires de l'Institut Scientifique de Madagascar, Série E. – 1961. – Vol. 12. – P. 289–95.
87. Masner, L. Revision of *Spilomicrus* Westwood in America North of Mexico (Hymenoptera: Proctotrupeoidea, Diapriidae) / L. Masner // The Canadian Entomologist. – 1991. – Vol.123. – P.107–177.
88. Masner, L., García, J. L. The genera of Diapriinae (Hymenoptera, Diapriidae) in the New World / L. Masner, J. L. García // Bulletin of the American Museum of Natural History. – 2002. – Vol. 268. – P.1–138.
89. Naumann, J. Systematics of Australian Ambositrinae (Hymenoptera, Diapriidae), with synopsis on non-Australian genera of the subfamily / J. Naumann // Australian Journal of Zoology. – 1982. – Vol. 85. – P.1–239.
90. Naumann, I. D. Ambositrinae (Insecta: Hymenoptera: Diapriidae) / I. D. Naumann // Fauna of New Zealand. – 1988. – Vol. 15. – 168 p.

91. Nielsen, M. Redescription of *Stentorceps* Quinlan, 1984 (Hymenoptera: Figitidae), with a Description of Five New Species / M. Nielsen, M. Buffington // African Entomology. – 2011. – Vol. 19, No. 2. – P. 597–613.
92. Nixon, G. E. J. Hymenoptera, Proctotrupoidea, Diapriidae, subfamily Belytinae / G.E.J. Nixon // Handbooks for Identification of British Insects. – 1957. – Vol. 8. Part 3diii. – 107p.
93. Nixon, G. E. J. Diapriidae (Diapriinae). Hymenoptera, Proctotrupoidea / G.E.J. Nixon // Handbooks for the Identification of British Insects. – 1980. – Vol. 8. Part 3di. – 55p.
94. Notton, D. G. *Synacra paupera* Macek (Hym., Diapriidae) New to Britain: A Parasitoid of the Greenhouse Pest *Bradysia paupera* Tuomikoski (Dipt., Sciaridae) / D. G. Notton // Entomologist's Monthly Magazine. – 1997. – No. 133. – P. 257–259.
95. Notton, D. G. A catalogue of types of Diapriinae (Hymenoptera, Diapriidae) at the National Museum of Natural History, Paris, with notes on the classification of Diapriinae and a brief history of the types of Jean–Jacques Kieffer (1856–1925) / D. G. Notton // Zoosystema. – 2004. – Vol. 26. No. 2. – P. 315–352.
96. Notton, D. G. A catalogue of the types of Diapriinae (Hymenoptera: Diapriidae) at the Natural History Museum, London / D. G. Notton // European Journal of Taxonomy. – 2014. No.75. – P. 1–123.
97. Perrichot, V. A new belytine wasp in Cretaceous amber from France (Hymenoptera: Diapriidae) / V. Perrichot, A. Nel // Alavesia. – 2008. – No. 2. – P. 203–209.
98. Poinar, G. O. J. The amber forest: a reconstruction of a vanished world / G. O. J. Poinar, R. Poinar. – Princeton: Princeton University Press, – 1999. – 239 p.
99. Provancher L. Petite faune entomologique du Canada et particulièrement de la province de Quebec. Quatrieme Ordre, les Hymenopteres / L. Provancher. – Quebec: C. Darveau, 1883. – 831 p.
100. Romanil, R. The role of the antennae during courtship behaviour in the parasitic wasp *Trichopria drosophilae* / R. Romanil, M. C. Rosi, N. Isidoro, F. Bin // The Journal of Experimental Biology. – 2008. – Vol. 211. – P. 2486–2491.
101. Sanders, G. E. Notes on the breeding of *Tropidopria cónica* Fabr. / G. E. Sanders // Canadian Entomologist. – 1911. – Vol. 43. – P. 48–50.
102. Sundholm, A. Hymenoptera: Proctotrupoidea / A. Sundholm // South African Animal Life. – 1970. – Chapter XIV. – P. 306–401.
103. Szabó, J. B. Neue paläarktische Gattungen und Arten der Diapriiden in der Sammlung des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums (Hymenoptera, Proctotrupoidea, Diapriidae) / J. B. Szabó // Annales Historico–Naturales Musei Nationalis Hungarici. – 1961. – Vol. 53. – P. 491–494.

104. Szabó, J. B. Neue Arten und Gattungen der Diapriidei aus der Mongolei (Hymenoptera, Diapriidae) / J. B. Szabó // *Annales Historico–Naturales Musei Nationalis Hungarici*. – 1974 – Vol. 66. – P. 353–358.
105. Szabó, J. B. Durch Lichtfalle erbeutete Proctotrupiden aus dem Matra- und Buekk-Gebirge (Nordungarn) / J. B. Szabo // *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis*. – 1977. – Vol. 4. – P. 71–79.
106. Thomson, C. G. Sverges Proctotruper. IV. Tribus Diapriini. Tribus V. Ismarini. Tribus VI. Helorini / C. G. Thomson // *Öfversigt af Kongliga Svenska Vetenskaps–Akademiens Forhandlingar*. – 1859. – Vol.15. – P. 359–380.
107. Triapitsyn, S. V. Review of the Mymaridae (Hymenoptera, Chalcidoidea) of Primorskii Krai: genera *Anagroidea* Girault and *Eubroncus* Yoshimoto, Kozlov et Trjapitzin / S. V. Triapitsyn, V. V. Berezovskiy // *Far East Entomologist*. – 2002. – No. 114. – P. 1–17.
108. Westwood, J. O. Description of several new British forms amongst the parasitic hymenopterous insectas / J. O. Westwood // *Philosophical Magazine and Journal of Science*. – 1832. – Vol.1. – P. 127–129.
109. Yoder, M. J. Revision of the north American species of the genus *Entomacis* (Hymenoptera: Diapriidae) / M. J. Yoder // *Canadian Entomologist*. – 2004. – No. 136. – P. 323–405.
110. Yoder, M. J. Advances in diapiid (Hymenoptera: Diapriidae) systematics, with contributions to cybertaxonomy and the analysis of rRNA sequence data: dissertation ... doctor of philosophy / Matthew Jon Yoder. – Texas A&M University, 2007. – 185 p.
111. Yoder, M. J. A gross anatomy ontology for Hymenoptera / M. J. Yoder, I. Mikó, K. C. Seltmann, M. A. Bertone, A. R. Deans // *PLoS ONE*. – 2010. – No. 5: e15991.



## **ПРИЛОЖЕНИЯ**

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Аннотированный список видов диаприид трибы Pantolytini России

**ACANOPSILUS** Kieffer, 1908

Типовой вид – *Acanopsilus clavatus* Kieffer, 1908.

*Acanopsilus heterocerus* (Haliday, 1857) [Belyta] (*Acanopsilus clavatus* Kieffer, 1908, *Psilomma radiata* Kieffer, 1908). \*Россия: **ЕЧ** (Крым, Краснодарский край). – Европа (ЗЕ, СЕ, ЮЕ, ВЕ), \*Грузия, \*Азербайджан, \*Туркменистан, \*Узбекистан.

*Acanopsilus comadensis* Chemyreva et Kolyada, 2020. \*Россия: **ДВ** (Приморский край).

*Acanopsilus minimus* Chemyreva et Kolyada, 2020. \*Россия: **ДВ** [Приморский край, Сахалинская обл. (Курильские о-ва)].

**ACANOSEMA** Kieffer, 1908 (*Cardiopsilus* Kieffer, 1908; *Brunnicophilus* Nixon, 1931).

Типовой вид – *Acanosema rufum* Kieffer, 1908.

*Acanosema (Cardiopsilus) alekseevi* Chemyreva et Kolyada, 2020. \*Россия: **ВС** (Якутия).

*Acanosema (Cardiopsilus) clawum* Chemyreva et Kolyada, 2020. \*Россия: **ДВ** (Приморский край).

*Acanosema (Cardiopsilus) epicnemia* Chemyreva et Kolyada, 2020. \*Россия: **ДВ** (Приморский край).

*Acanosema (Acanosema) nervosum* (Thomson, 1858) [Cinetus] (*Psilomma cordata* Cameron, 1881; *Acanosema alpestre* Kieffer, 1908; *A. brevipenne* Kieffer, 1908; *A. reitteri* Kieffer, 1909; *Acanopsilus arcuatus* Kieffer, 1909; *A. laticeps* Kieffer, 1909; *Aclista microcera* Kieffer, 1909; *Cardiopsilus refiventris* Kieffer, 1909; *Aclista curvinervis* Kieffer, 1913). \*Россия: **ЕЧ** (Крым, Калининградская обл., Ленинградская обл., Новгородская обл., Белгородская обл., Краснодарский край, Ставропольский край, Московская обл., Адыгея, Кировская обл.), **УР** (Свердловская обл.), **ВС** (Бурятия), **ДВ** [Приморский край, Сахалинская обл. (о. Сахалин, Курильские о-ва)]. – Европа (ЗЕ, СЕ, ЮЕ, ВЕ), \*Абхазия, \*Азербайджан.

*Acanosema (Acanosema) rufum* Kieffer, 1908 (*Brunnicophilus donisthorpei* Nixon, 1931).

\*Россия: **ЕЧ** (Ленинградская обл., Краснодарский край). – Европа (ЗЕ, ВЕ).

*Acanosema (Acanosema) tenuicornis* (Kieffer, 1908) [Psilomma]. \*Россия: **ЕЧ** (Ярославская обл.), **ДВ** (Хабаровский край, Приморский край). – Европа (ЗЕ, ЮЕ, ВЕ).

**ANOMMATIUM** Foerster, 1856 (*Somaroa* Jansson, 1956, #*Erasikea* Szabó, 1961).

Типовой вид – *Anommatium ashmeadi* Mayr, 1904.

*Anommatium ashmeadi* Mayr, 1904 (*Anommatium stramineum* Kieffer, 1908; *Somaroa myrmecarium* Jansson, 1956; #*Erasikea nutrix* Szabó, 1961). \*Россия: **ЕЧ** (Калининградская обл., Карелия, Красноярский край, Ярославская обл., Московская обл., Владимирская обл., Чувашия, Кировская обл.). – Европа (ЗЕ, ЮЕ, ВЕ), \*Абхазия.

*OPAZON* Haliday, 1857 (*Rhynchopsilus* Kieffer, 1908; *Meuselia* Kieffer, 1909; *Promeuselia* Kieffer, 1910).

Типовой вид – *Belyta (Opazon) parvula* Haliday, 1857.

*Opazon apertum* (Kieffer, 1908) [Belyta] (*Rhynchopsilus clausus* Kieffer, 1908, *Opazon princeps* Nixon, 1957). Россия: **ЕЧ** (Ленинградская обл., Московская обл.). – Европа (ЗЕ, СЕ, ЮЕ, ВЕ).

*Opazon frigidum* Масек, 1995. Россия: **ЕЧ** (Калининградская обл., Ленинградская обл., Мурманская обл., Коми, Московская обл., Владимирская обл., Самарская обл.), **ВС** (Красноярский край [Таймыр], Бурятия, Якутия), \***ДВ** [Амурская обл., Хабаровский край, Сахалинская обл. (о. Сахалин)]. – Европа (СЕ, ВЕ), \*Казахстан, \*Монголия.

*Opazon incrassatum* (Thomson, 1859) [Belyta]. \*Россия: **ЕЧ** (Коми, Пермский край). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ).

*Opazon parvulum* (Haliday, 1857) [Rhynchopsilus] (*Meuselia fuscicornis* Kieffer, 1909). Россия: **ЕЧ** (Калининградская обл., Белгородская обл., Московская обл., Самарская обл.), \***УР** (Челябинская обл.), \***ВС** [Красноярский край (Таймыр), Якутия]. – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ), \*Армения, Япония.

**PSILOMMA** Foerster, 1856

Типовой вид – *Psilomma fusciscapis* Foerster, 1861.

*Psilomma calaris* Chemugeva et Kolyada, 2020. \*Россия: **ДВ** (Приморский край).

*Psilomma dubia* Kieffer, 1908 (*Psilomma alticeps* Kieffer, 1908; *P. crassicornis* Kieffer, 1908; *P. flavipes* Kieffer, 1908). \*Россия: **ЕЧ** (Новгородская обл., Московская обл., Кировская обл.). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ).

*Psilomma fuscicornis* Kieffer, 1908. \*Россия: **ДВ** (Приморский край). – Европа (ЗЕ, ВЕ), \*Грузия, \*Казахстан, \*Туркменистан.

*Psilomma fusciscapis* Foerster, 1861 (*Psilomma nigra* Kieffer, 1908). \*Россия: **ЕЧ** (Калининградская обл., Краснодарский край). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ), \*Азербайджан.

**POLYPEZA** Foerster, 1856 (*Atelopsilus* Kieffer, 1908; *Propantolyta* Kieffer, 1909; *Pappia* Szabó, 1974).

Типовой вид – *Polypeza pergandei* Ashmead, 1893.

*Polypeza ciliata* (Thomson, 1859) [Belyta] (*Pantolyta brunnea* Ashmead, 1893; *Polypeza pergandei* Ashmead, 1893; *Atelopsilus borealis* Petersen, 1956; *Pappia puppii* Szabó, 1974). Россия: \***ЕЧ** (Ленинградская обл., Новгородская обл., Московская обл., Архангельская обл., Коми), \***УР** (Свердловская обл.), \***ЗС** (Алтайский край), **ВС** (Красноярский край, Тыва, Иркутская обл., Якутия), \***ДВ** [Амурская обл., Приморский край, Сахалинская обл. (о. Сахалин)]. – Европа (ЗЕ, СЕ, ЮЕ, ВЕ), \*Казахстан, \*Монголия, \*Корея, Япония, Канада, США.

**PANTOLYTA** Foerster, 1856 (*Acropiesta* Foerster, 1856; *Pantopiesta* Moneral, 1939).

Типовой вид – *Pantolyta atracta* Foerster, 1861.

*Pantolyta atracta* Foerster, 1861 (*Pantolyta incrassata* Kieffer, 1908). Россия: **ЕЧ** (Новгородская обл., Брянская обл.), \***ВС** (Красноярский край, Бурятия, Якутия), \***ДВ** (Амурская обл., Магаданская обл.). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ).

*Pantolyta elegans* Chemyreva et Kolyada, 2019. \*Россия: **ДВ** [Сахалинская обл. (Курильские о-ва)]. – Япония (Хоккайдо).

*Pantolyta flaviventris* (Thomson, 1859) [Cinetus] (*Anectata dispar* Brischke, 1891; *Xenotoma gracilicornis* Kieffer, 1910). Россия: **ЕЧ** (Калининградская обл., Крым, Ленинградская обл., Карачаево-Черкесия, Московская обл., Коми), \***ЗС** (Тюменская обл.), \***ВС** (Красноярский край), \***ДВ** [Приморский край, Сахалинская обл. (о. Сахалин)]. – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ), \*Грузия.

*Pantolyta flexinervis* (Masek, 1998) [Acropiesta]. \*Россия: **ДВ** [Сахалинская обл. (о. Сахалин, Курильские о-ва)]. – Европа (ВЕ).

*Pantolyta hadrosoma* Masek, 1993. \*Россия: **ЕЧ** (Мурманская обл., Московская обл., Кировская обл.), **ЗС** (Алтайский край), **ДВ** [Хабаровский край, Сахалинская обл. (о. Сахалин, Курильские о-ва)]. – Европа (ЗЕ, СЕ, \*ЮЕ, ВЕ), \*Грузия.

*Pantolyta lazovia* Chemyreva et Kolyada, 2020. \*Россия: **ДВ** [Приморский край, Сахалинская обл. (Курильские о-ва)].

- Pantolyta macrocera* (Thomson, 1859) [Cinetus] (*Acropiesta aptera* Kieffer, 1909; *Xenotoma dolichocera* Kieffer, 1910; *Acropiesta sterope* Nixon, 1957). \*Россия: **ЕЧ** (Калининградская обл.). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ), \*Армения, \*Азербайджан.
- Pantolyta marginalis* (Kieffer, 1909) [Acropiesta]. \*Россия: **ЕЧ** (Крым, Новгородская обл., Самарская обл.), **ДВ** (Хабаровский край, Приморский край). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ), \*Япония (Хонсю).
- Pantolyta micans* (Масек, 1998) [Acropiesta]. \*Россия: **ЕЧ** (Краснодарский край), **УР** (Свердловская обл.). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ), \*Абхазия.
- Pantolyta nigrocincta* (Kieffer, 1909) [Acropiesta] (*Acropiesta lysicles* Nixon, 1957). \*Россия: **ЕЧ** (Новгородская обл., Краснодарский край), **ДВ** (Приморский край). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ).
- Pantolyta nitida* (Thomson, 1859) [Cinetus]. \*Россия: **ЕЧ** (Новгородская обл., Московская обл.). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ).
- Pantolyta nixonii* Масек, 1993. \*Россия: **ЕЧ** (Ленинградская обл., Московская обл.), **ДВ** (Хабаровский край). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ), \*Азербайджан.
- Pantolyta pallida* Kieffer, 1908 (*Pantolyta fuscipes* Kieffer, 1908; *P. subtilis* Kieffer, 1908; *Psilomma incerta* Kieffer, 1908; *Pantolyta anysis* Nixon, 1957). Россия: **ЕЧ** (Московская обл., Владимирская обл., Кировская обл.), \*ЗС (Алтайский край), \*ВС (Красноярский край, Бурятия, Якутия), \*ДВ (Приморский край). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ), \*Грузия, \*Армения, \*Казахстан, \*Туркменистан, \*Таджикистан, \*Монголия, \*Корея, \*Япония (Хонсю, Кюсю).
- Pantolyta pseudosciarivora* (Масек, 1998) [Acropiesta]. \*Россия: **ЕЧ** (Крым). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ).
- Pantolyta radialis* (Hellén, 1964) [Acropiesta]. \*Россия: **ЕЧ** (Ленинградская обл.). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ).
- Pantolyta rufiventris* (Kieffer, 1909) [Acropiesta] (*Pantoclis haesitans* Kieffer, 1909; *Acropiesta xanthura* Kieffer, 1912). Россия: **ЕЧ** (Калининградская обл., Новгородская обл., Краснодарский край, Московская обл., Ульяновская обл., Самарская обл., Кировская обл.), \*ДВ (Приморский край). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ).
- Pantolyta sciarivora* (Kieffer, 1907) [Zelotypa] (*Acropiesta filicornis* Kieffer, 1909; *A. flavipes* Kieffer, 1909). \*Россия: **ЕЧ** (Ленинградская обл., Московская обл., Рязанская обл., Ставропольский край, Владимирская обл., Кировская обл.), **УР** (Челябинская обл.), **ЗС** (Свердловский край), **ДВ** [Приморский край, Сахалинская обл. (о. Сахалин, Курильские о-ва)]. – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ), \*Азербайджан, Канада, США.
- Pantolyta semirufa* Kieffer, 1908. Россия: **ДВ** (Амурская обл., Хабаровский край). – Европа (ЗЕ, ВЕ), Канада.

*Pantolyta seticornis* (Kieffer, 1910) [Xenotoma]. \*Россия: **ЕЧ** (Калининградская обл., Московская обл.). – Европа (ЗЕ, ЮЕ, ВЕ).

*Pantolyta simpliciora* Chemyreva et Kolyada, 2020. \*Россия: **ДВ** [Сахалинская обл. (Курильские о-ва)].

*Pantolyta tentoria* Chemyreva et Kolyada, 2020. \*Россия: **ДВ** [Сахалинская обл. (Курильские о-ва)]. – \*Ю. Корея.

**SYNACRA** Foerster, 1856 (*Antibolus* Haliday, 1857; *Neuropria* Kieffer, 1904; *Prosynacra* Kieffer, 1905; #*Foeldia* Szabó, 1974; *Sunholmiella* Hedqvist, 1975).

Типовой вид – *Diapria brachialis* Nees, 1834.

*Synacra atracta* Masek, 1995. \*Россия: **ЕЧ** (Мурманская обл., Карелия). – Европа (ЗЕ, ВЕ), Непал.

*Synacra azepylopria* Chemyreva et Kolyada, 2019. \*Россия: **ДВ** [(Сахалинская обл. (Курильские о-ва)]. – Япония (Хонсю).

*Synacra brachialis* (Nees, 1834) [Diapria] (*Synacra acutipennis* Kieffer, 1910; *S. brevipennis* Kieffer, 1910; *S. flavistilus* Kieffer, 1910). Россия: **ЕЧ** (Крым, Воронежская обл., Владимирская обл., Ставропольский край), \***ВС** (Якутия), \***ДВ** [Приморский край, Сахалинская обл. (Курильские о-ва)]. – Европа (ЗЕ, СЕ, ЮЕ, ВЕ), \*Азербайджан, \*Казахстан, \*Монголия.

*Synacra compressigastra* Chemyreva et Kolyada, 2019. \*Россия: **ЕЧ** (Коми), **ВС** (Якутия), **ДВ** (Хабаровский край). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ).

*Synacra gigantea* Chemyreva et Kolyada, 2019. \*Россия: **ДВ** (Приморский край).

*Synacra giraudi* (Kieffer, 1910) [Prosynacra]. \*Россия: **ЕЧ** (Новгородская обл., Московская обл.). – Европа (ЗЕ, ВЕ).

*Synacra holconota* Kieffer, 1910 (*Prosynacra nigriceps* Kieffer, 1910). \*Россия: **ЕЧ** (Калининградская обл., Краснодарский край, Кировская обл.). – Европа (ЗЕ, ЮЕ, ВЕ).

*Synacra pauper* Masek, 1995. \*Россия: **ДВ** [Приморский край, Сахалинская обл. (о. Сахалин)]. – Европа (ЗЕ, СЕ), \*Корея, Япония (Хонсю), Малайзия, Канада, США.

*Synacra sociabilis* (Kieffer, 1904) [Neuropria] (*Neuropria inquiline* Kieffer, 1905; *N. proxima* Kieffer, 1910; *Synacra picea* Kieffer, 1910; *Labolips anommati* Morley, 1931; #*Foeldia triclavicanthiger* Szabó, 1974; *Neuropria astigmata* Szabó, 1978; *N. rannonica* Szabó, 1978). Россия: **ЕЧ** (Ленинградская обл., Московская обл.), \***ЗС** (Алтайский край), \***ДВ** (Приморский край). – Европа (ЗЕ, СЕ, ВЕ), \*Монголия.

РОД ACANOPSILUS

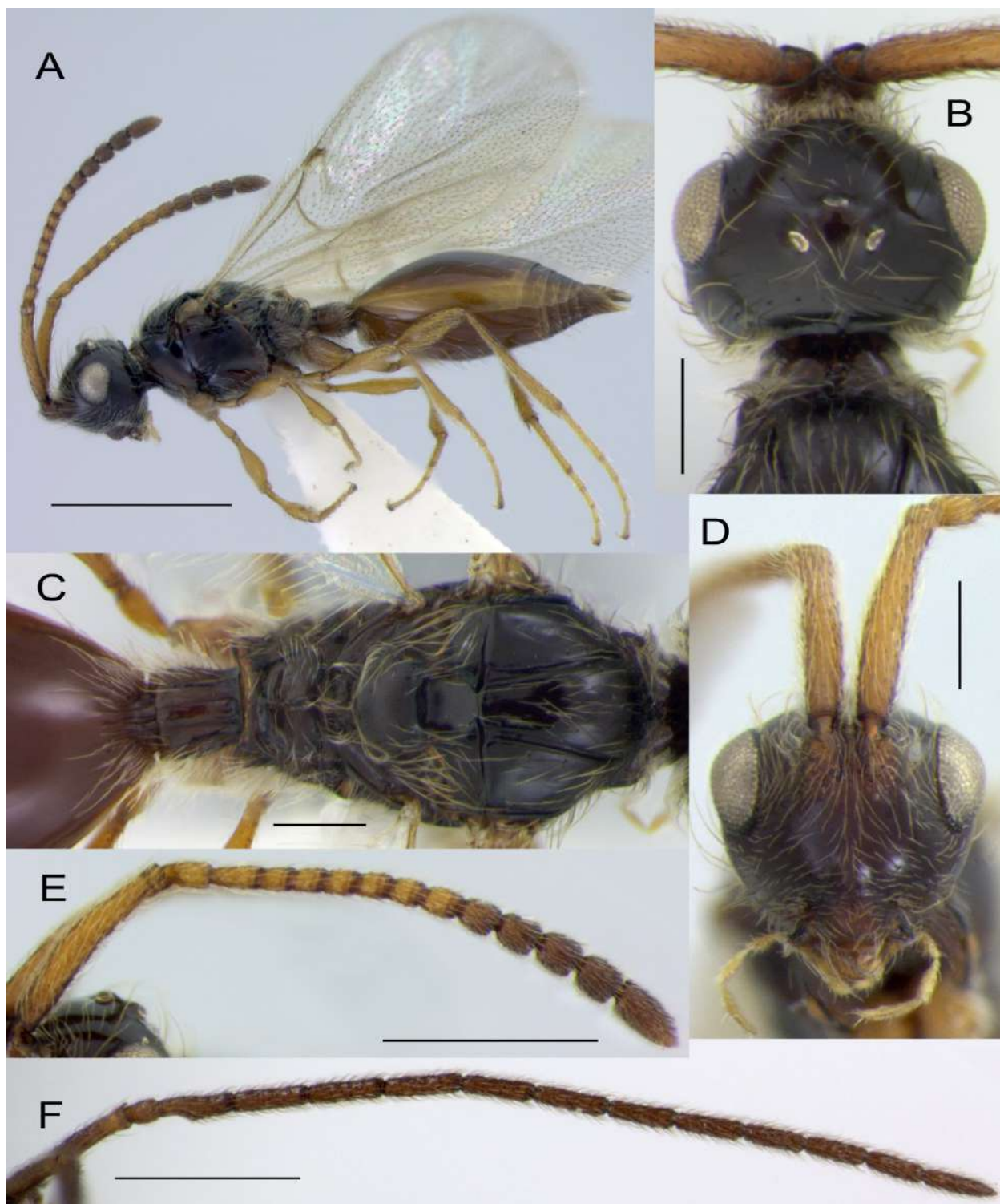


Рисунок 1 — *Acanopsilus heterocerus* (Haliday) самка (A–E) и самец (F): A – общий вид сбоку; B – голова сверху; C – мезосома и основание метасомы сверху; D – лицо; E и F – антенна. Масштабная линейка: A – 1 мм; B–D – 200  $\mu$ м; E, F – 500  $\mu$ м.

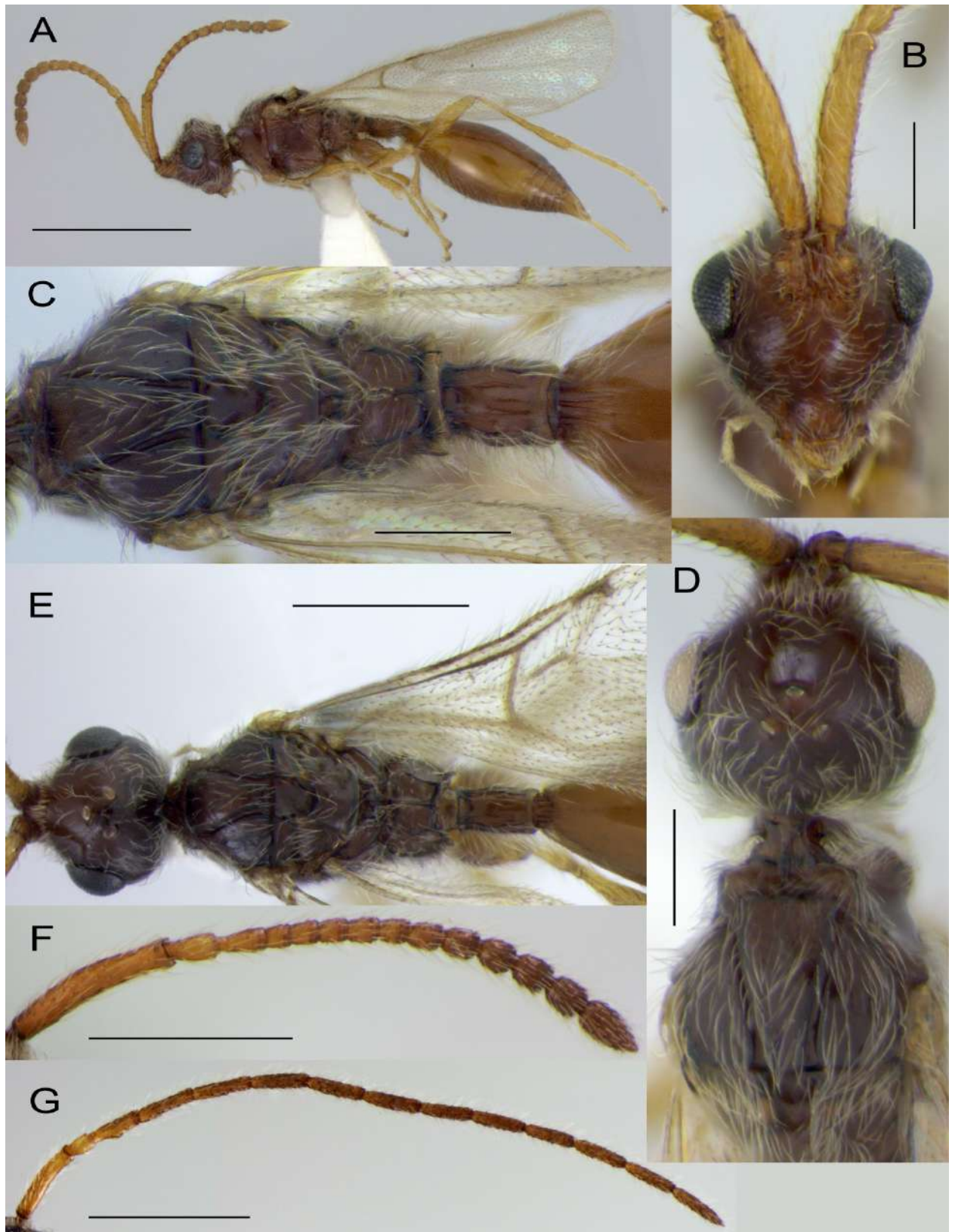


Рисунок 2 — *Acanopsilus comadensis* Chemyreva et Kolyada самка (A–D, F) и самец (E, G): A – общий вид сбоку; B – лицо; C – мезосома сверху; D – голова и мезосома сверху; E – общий вид сверху и жилкование переднего крыла; F, G – антенна. Масштабная линейка: A – 1 мм; B–D – 200 мкм; E–G – 500 мкм.



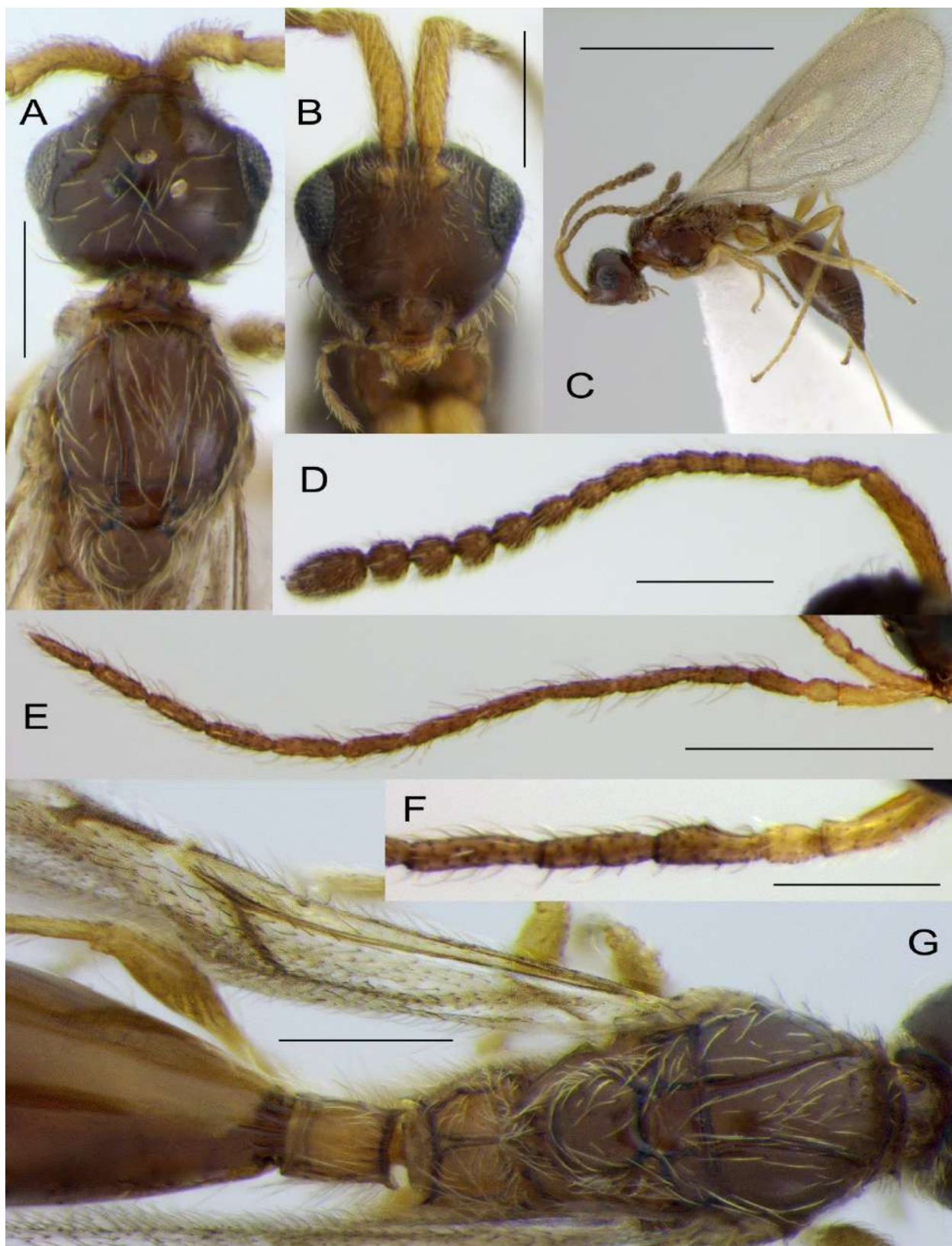


Рисунок 3 — *Acanopsilus minimus* Chernyagina et Kolyada, самка (A–D, G) и самец (E, F): A – голова и мезосома сверху; B – лицо; C – общий вид сбоку; D, E – антенна; F – антенна, проксимальная часть; G – мезосома, проксимальная часть метасомы и жилкование переднего крыла. Масштабная линейка: C – 1 мм; A–B, D, F–G – 200 мкм; E – 500 мкм.

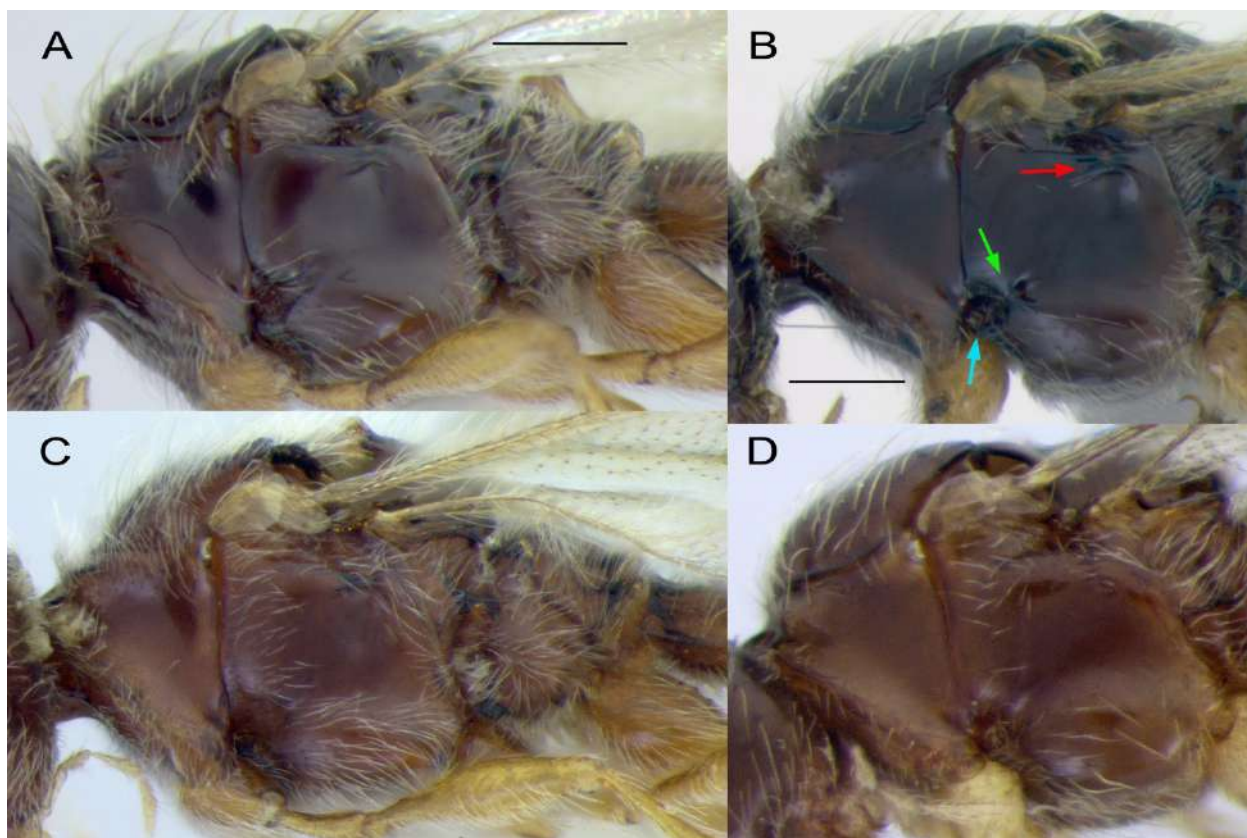


Рисунок 4 — Детали строения мезосомы (вид сбоку) представителей родов *Acanopsilus* (A, C–D) и *Acanosema* (B): A – *A. heterocerus* (Haliday); B – *A. (Acanosema) nervosum* (Thomson); C – *comadensis* Chemyreva et Kolyada; D – *minimus* Chemyreva et Kolyada; красная стрелка – субаларный мост; зеленая стрелка – эпикнемиальный мост; голубая стрелка – эпикнемиальная ямка.

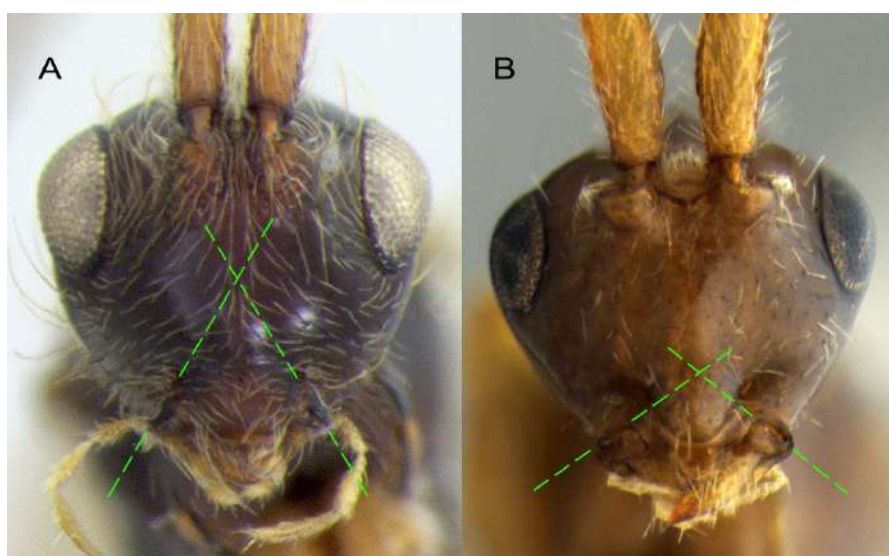


Рисунок 5 — Особенности прикрепления мандибул к головной капсуле для рода *Acanopsilus* (A) и *Acanosema* (B). Зеленая пунктирная линия – ось прикрепления мандибулы к головной капсуле.

РОД ACANOSEMA

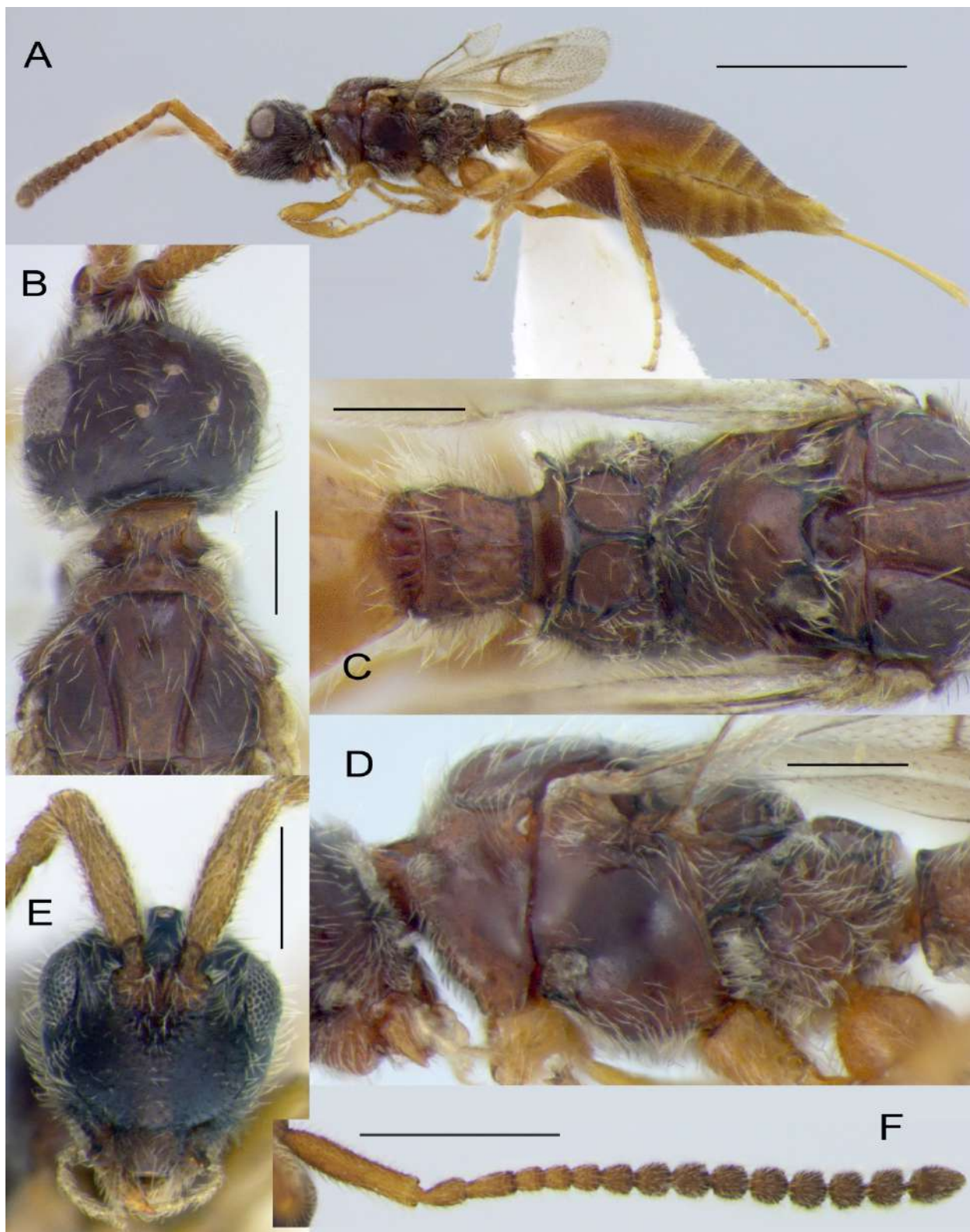


Рисунок 6 — *Acanosema (Cardiopsilus) alekseevi* Chemyreva et Kolyada, самка: А – общий вид сбоку; В – голова и пропodeум сверху; С – мезосома и основание метасомы сверху; D – мезосома сбоку; E – лицо; F – антенна. Масштабная линейка: А – 1 мм; F – 500 μм; B–E – 200 μм.

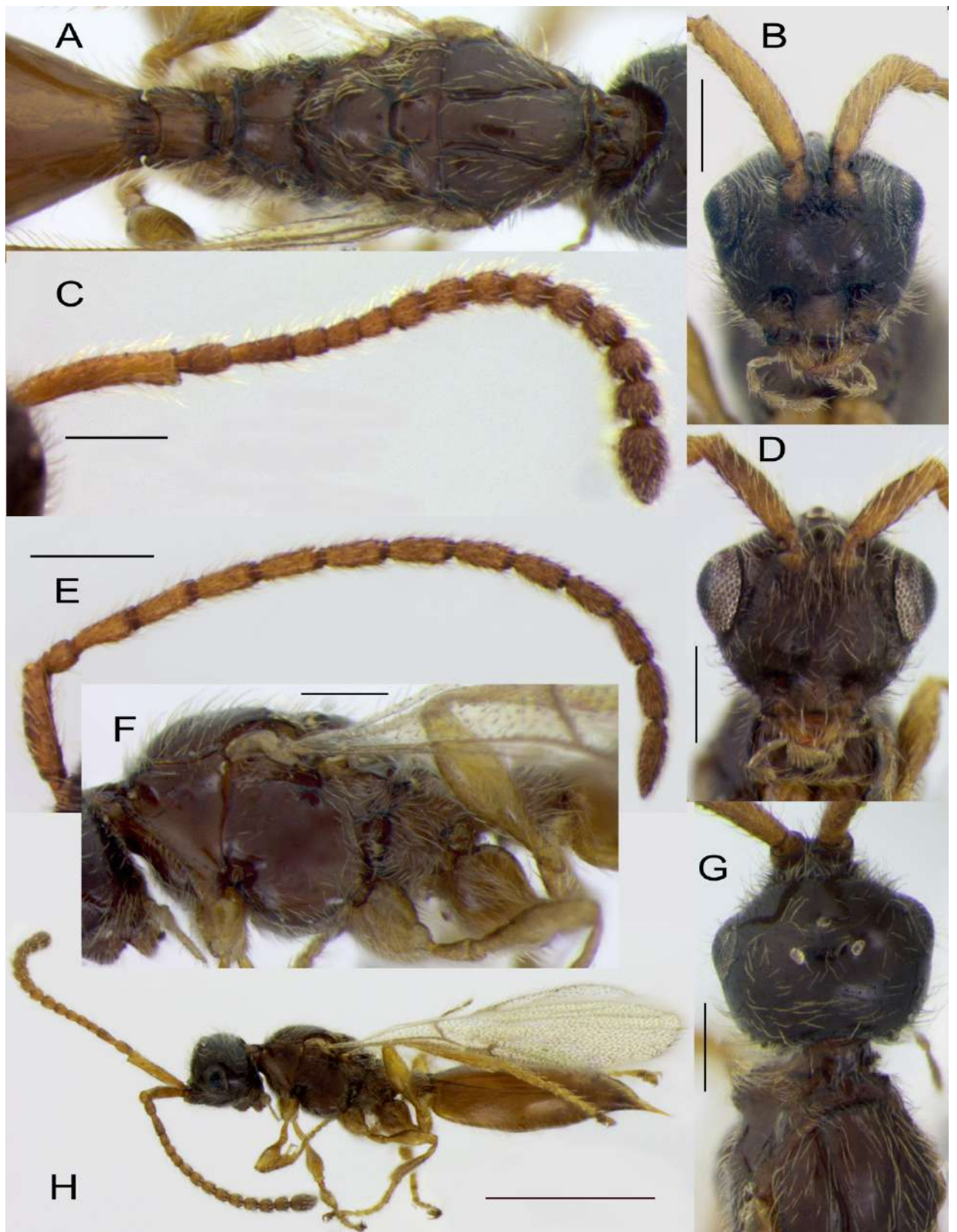


Рисунок 7 — *Acanosema (Cardiopsilus) clawum* Chernyeva et Kolyada, самка (А–С, F–H) и самец (D–E): А – мезосома и основание метасомы сверху; D, B – лицо; C, E – антенна; F – мезосома сбоку; G – голова сверху; H – общий вид сбоку. Масштабная линейка: H – 1 мм; B–G – 200 мкм.

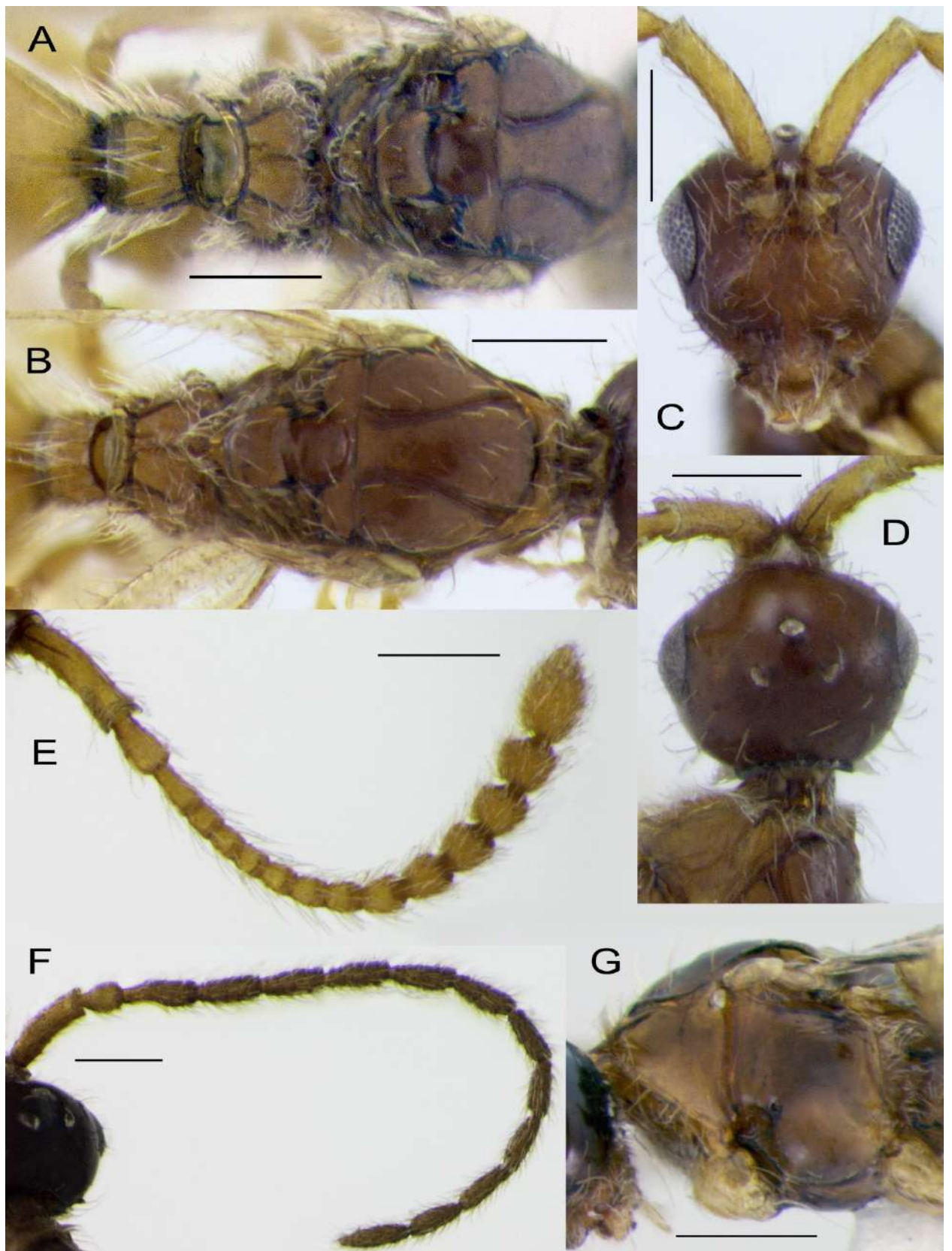


Рисунок 8 — *Acanosema (Cardiopsilus) epicnemta* Chernyeva et Kolyada, самка (А–Е) и самец (F–G): А – мезосома и основание метасомы сверху; В – мезосома сверху; С – лицо; D – голова сверху; Е, F – антенна; G – мезосома сбоку. Масштабная линейка – 200 мкм.

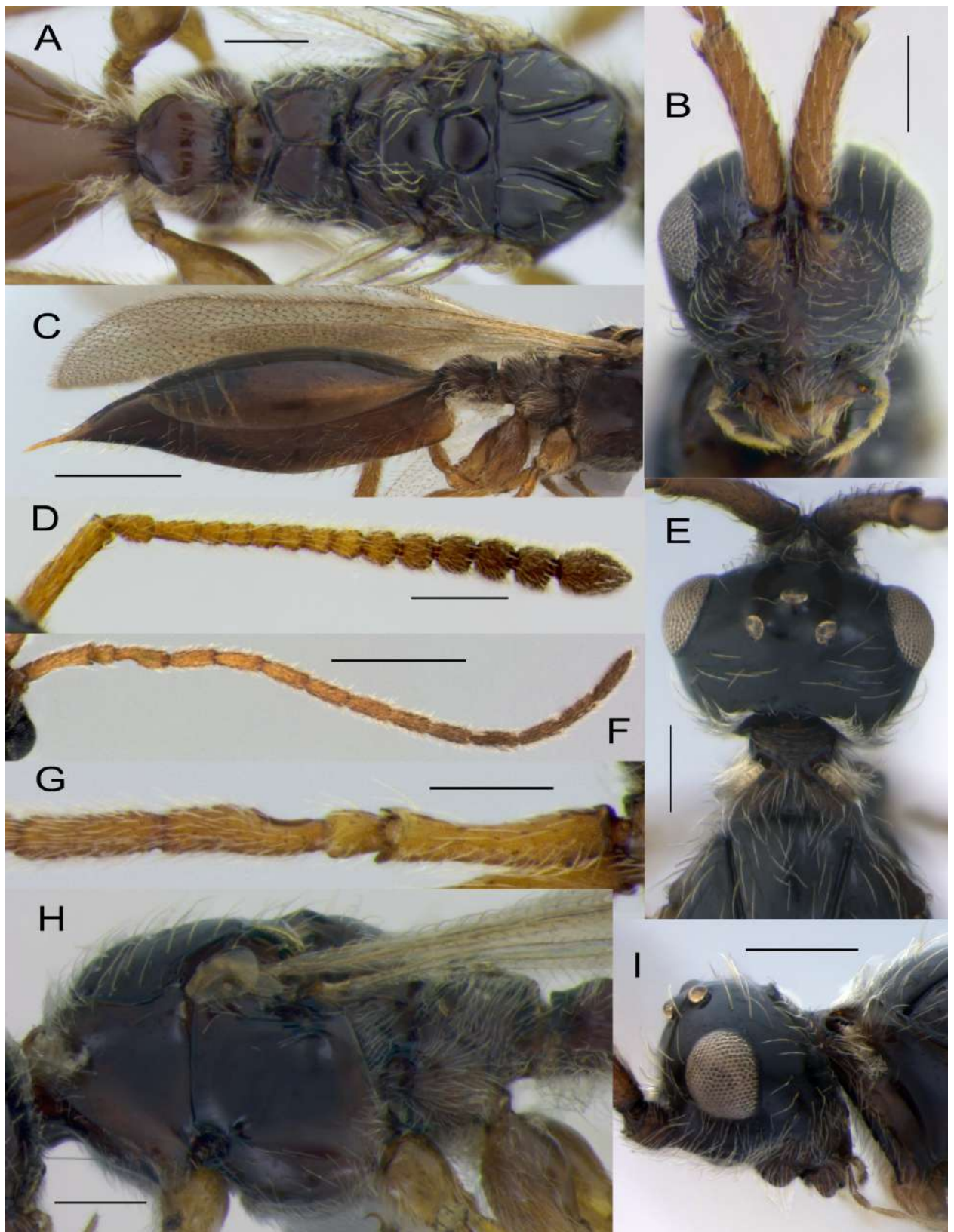


Рисунок 9 — *Acanosema (Acanosema) nervosum* (Thomson) самка (A–E, H–I) и самец (F–G):  
 А – мезосома и основание метасомы сверху; В – лицо; С – метасома сбоку; D, F – антенна;  
 Е, I – голова и проподеум сверху (Е) и сбоку (I); G – антенна, проксимальная часть; H –  
 мезосома сбоку. Масштабная линейка: С, F – 500  $\mu\text{m}$ ; А, В, D, Е, G–I – 200  $\mu\text{m}$ .

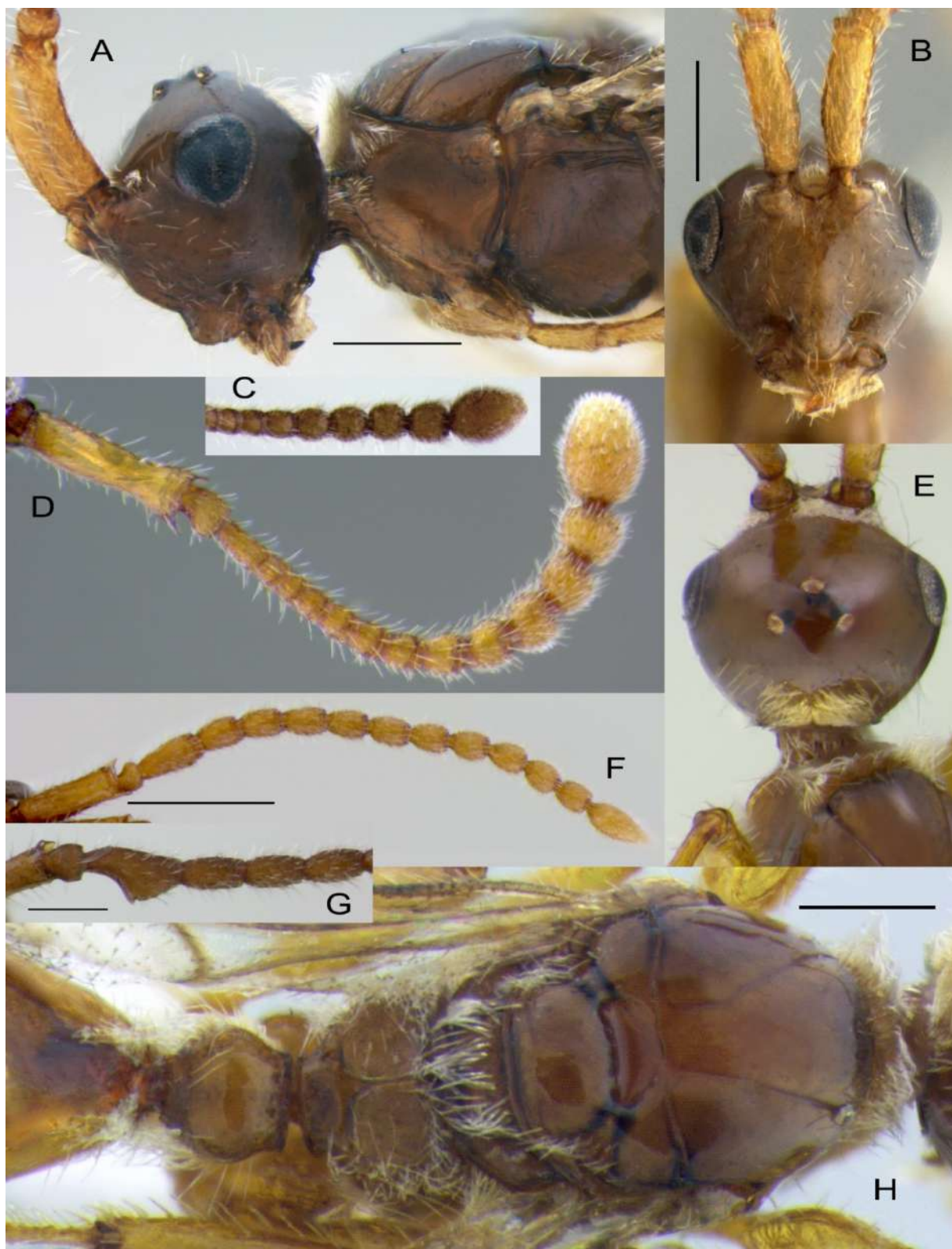


Рисунок 10 — *Acanosema (Acanosema) rufum* Kieffer, самка (A–F, I) и самец (F–G): А – голова и мезосома сбоку; В – лицо; С – дистальная часть антенны самки сверху; D – антенна сбоку; Е – голова сверху; F – антенна сверху; G – антенна, проксимальная часть; H – мезосома и основание метасомы сверху. Масштабная линейка: F– 500  $\mu\text{m}$ ; A, B, G, H – 200  $\mu\text{m}$ .

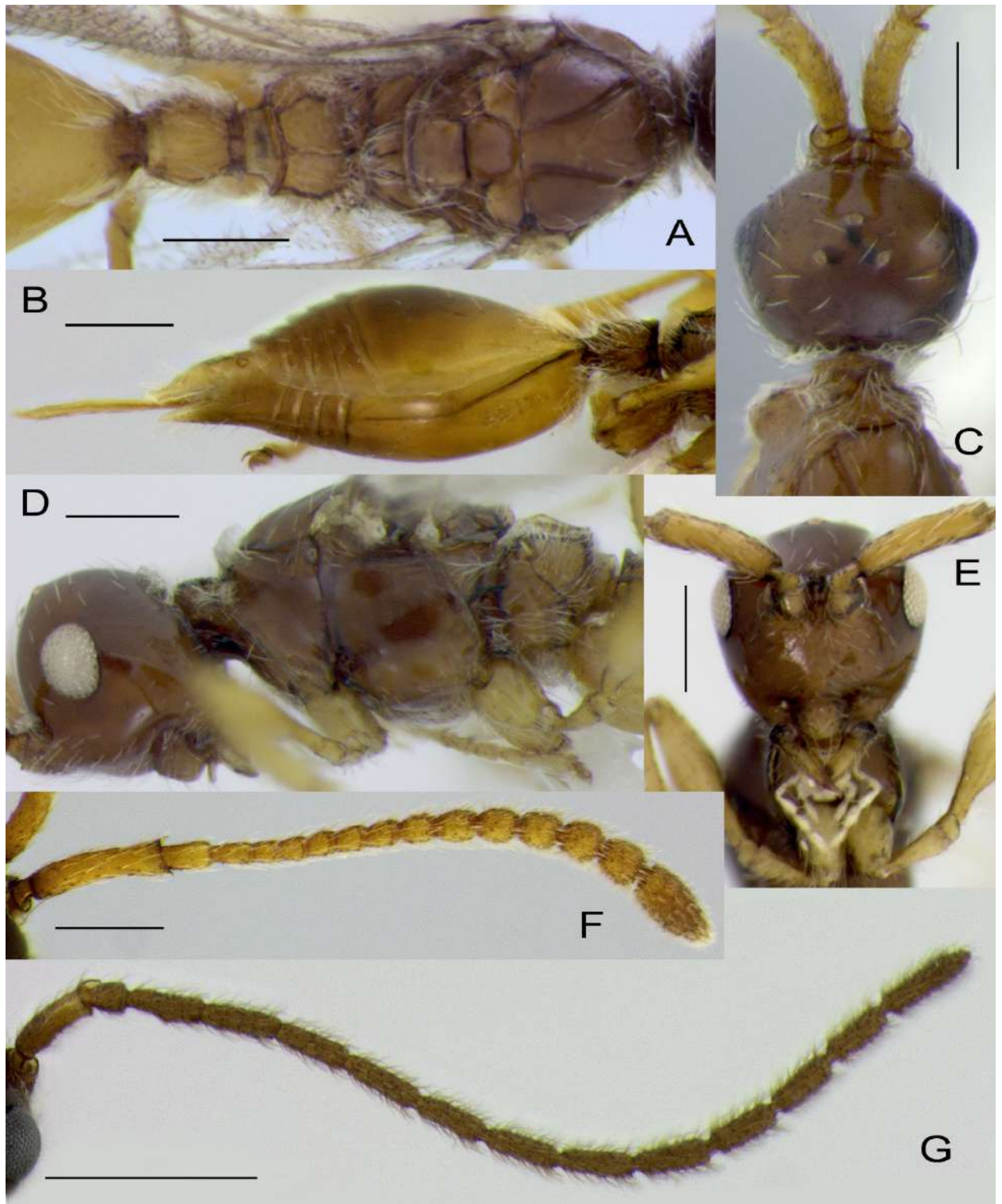


Рисунок 11 — *Acanosema (Acanosema) tenuicornis* (Kieffer), самка (A–F) и самец (G): А – мезосома и основание метасомы сверху; В – метасома сбоку; С – голова сверху; D – голова и мезосома сбоку; Е – лицо; F, G – антенна. Масштабная линейка: G – 500  $\mu\text{m}$ ; A–F – 200  $\mu\text{m}$ .



РОД ANOMMATIUM

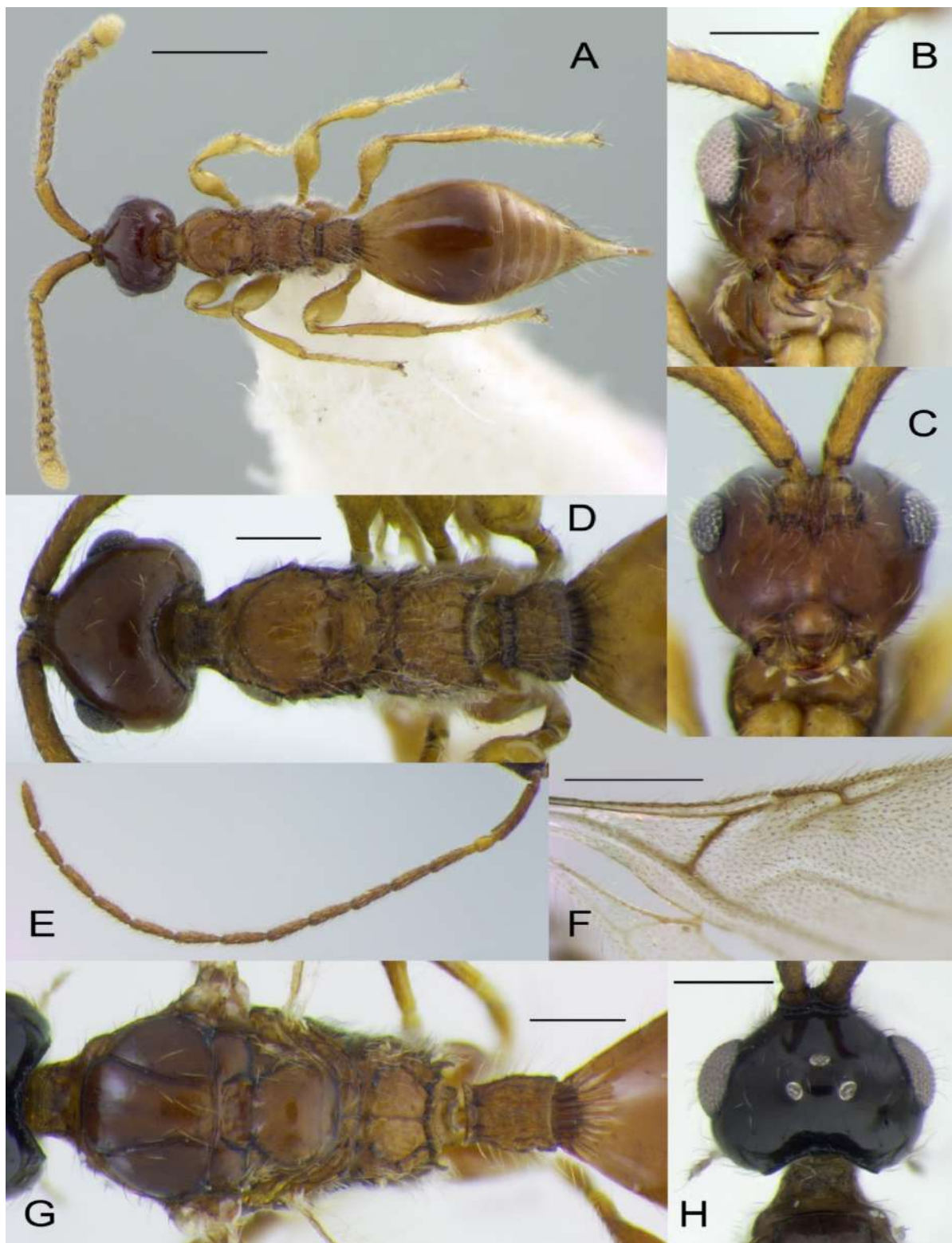


Рисунок 12 — *Anommatium ashmeadi ashmeadi* Mayr, самка (A, D–C) и самец (B, E–H): A – общий вид; B, C – лицо; D – голова и мезосома сверху; E – антенна; F – жилкование переднего крыла; G – мезосома и основание метасомы сверху; H – голова сверху. Масштабная линейка: A, F – 500  $\mu\text{m}$ ; B–D, G, H – 200  $\mu\text{m}$ .

## РОД ОРАЗОН

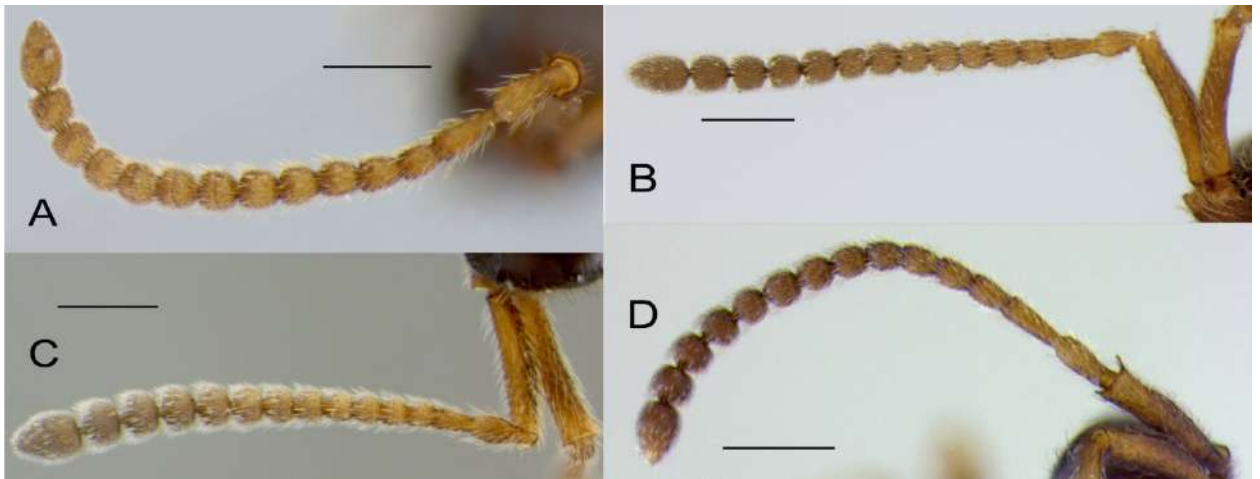


Рисунок 13 — Антенны самок рода *Orazon*: А – *O. apertum* (Kieffer), В – *O. parvulum* (Haliday), С – *O. frigidum* Масек, D – *O. incrassatum* (Thomson). Масштабная линейка – 200 мкм.



Рисунок 14 — Голова самок рода *Orazon*, вид спереди: А – *O. apertum* (Kieffer), В – *O. incrassatum* (Thomson), С – *O. parvulum* (Haliday), D – *O. frigidum* Масек. Масштабная линейка – 200 мкм.

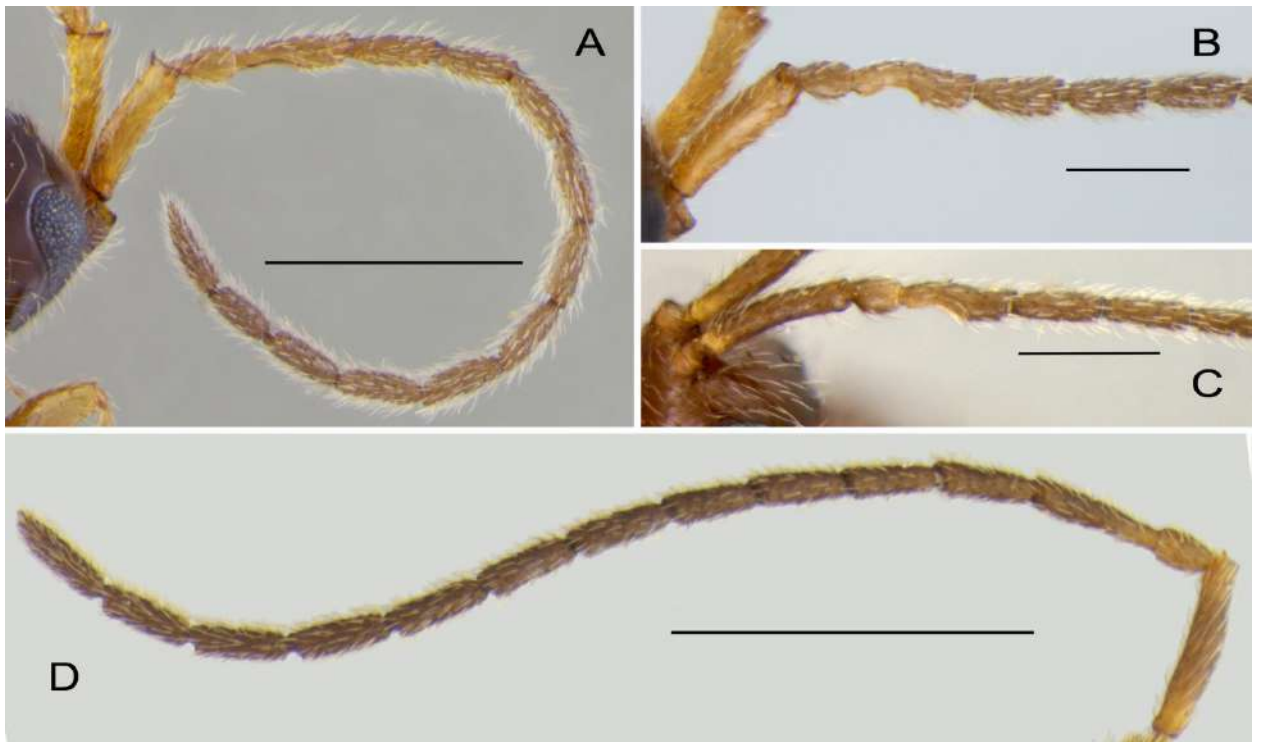


Рисунок 15 — Антенны самцов рода *Orazon*: A – *O. apertum* (Kieffer), B – *O. incrassatum* (Thomson), C – *O. frigidum* Masek, D – *O. parvulum* (Haliday). Масштабная линейка: A, D – 500 µм; B, C – 200 µм.

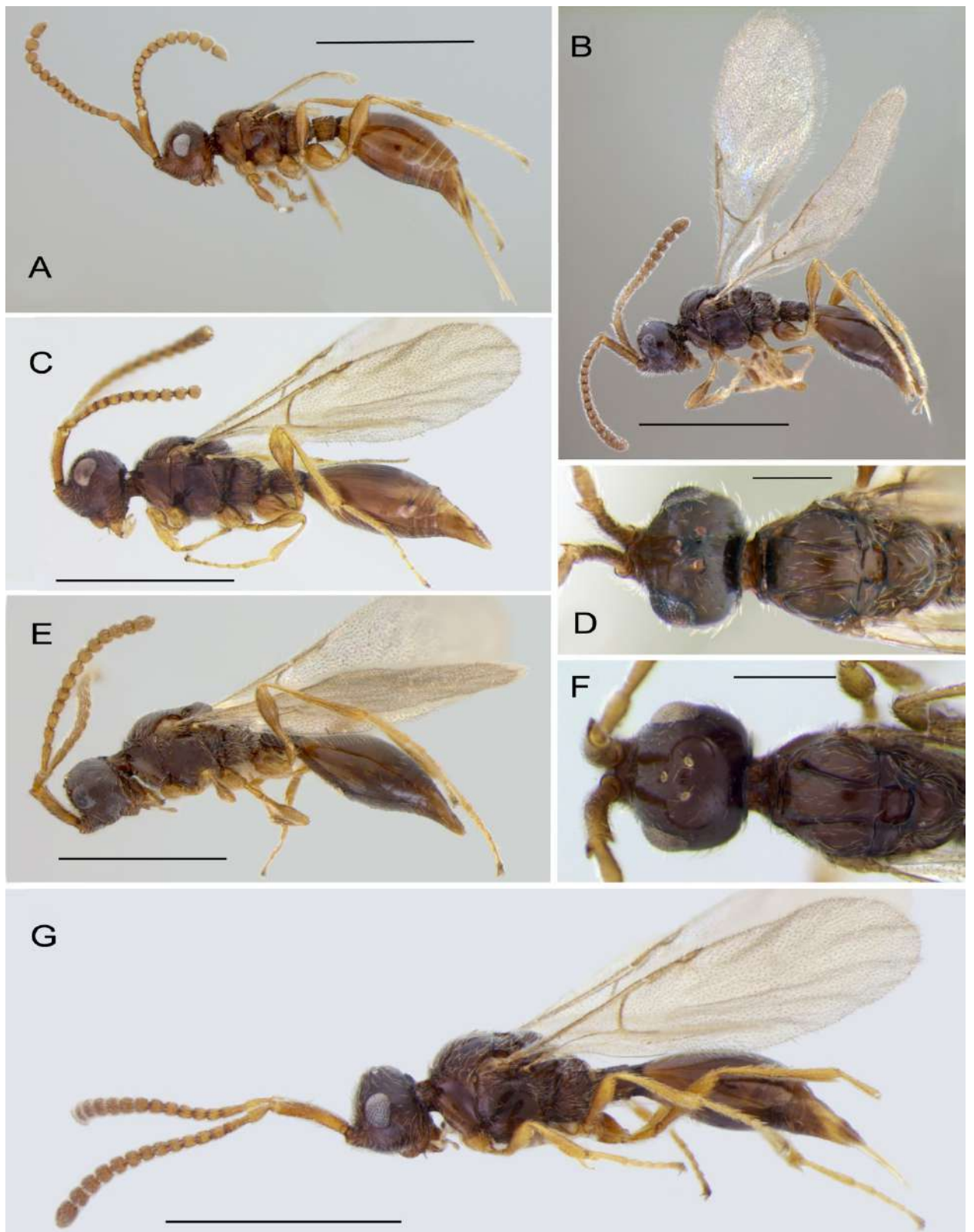


Рисунок 16 — Особенности строения самок видов рода *Orazon*: общий вид сбоку (А–С, Е, G); голова и мезосома сверху (D, F). А, В – *O. frigidum* Masek, бескрылая (А) и крылатая (В) формы; С, F – *O. incrassatum* (Thomson); D, G – *O. parvulum* (Haliday); Е – *O. apertum* (Kieffer). Масштабная линейка: А–С, Е, G – 1 мм; D, F – 200 мкм.

РОД PANTOLYTA

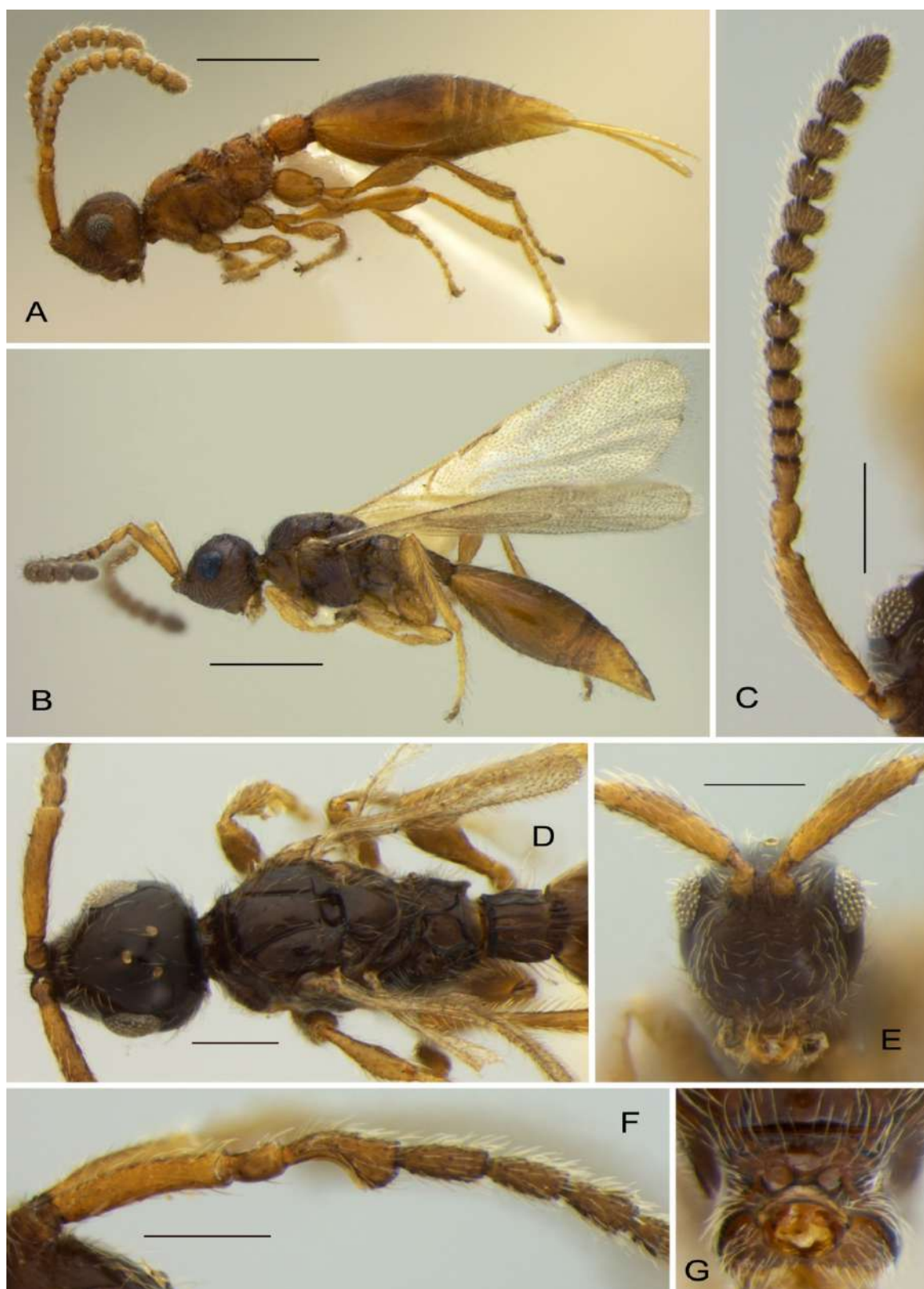


Рисунок 17 — *Pantolyta atrata* (Foerster): А, В – самка (вид сбоку), бескрылая (А) и крылатая (В) формы, С – антенна самки сбоку, D – голова и мезосома сверху, Е – лицо, F – антенна самца (проксимальная часть), G – пронотум (вид спереди). Масштабная линейка: А, С – 500  $\mu\text{m}$ ; В, D–G – 200  $\mu\text{m}$ .

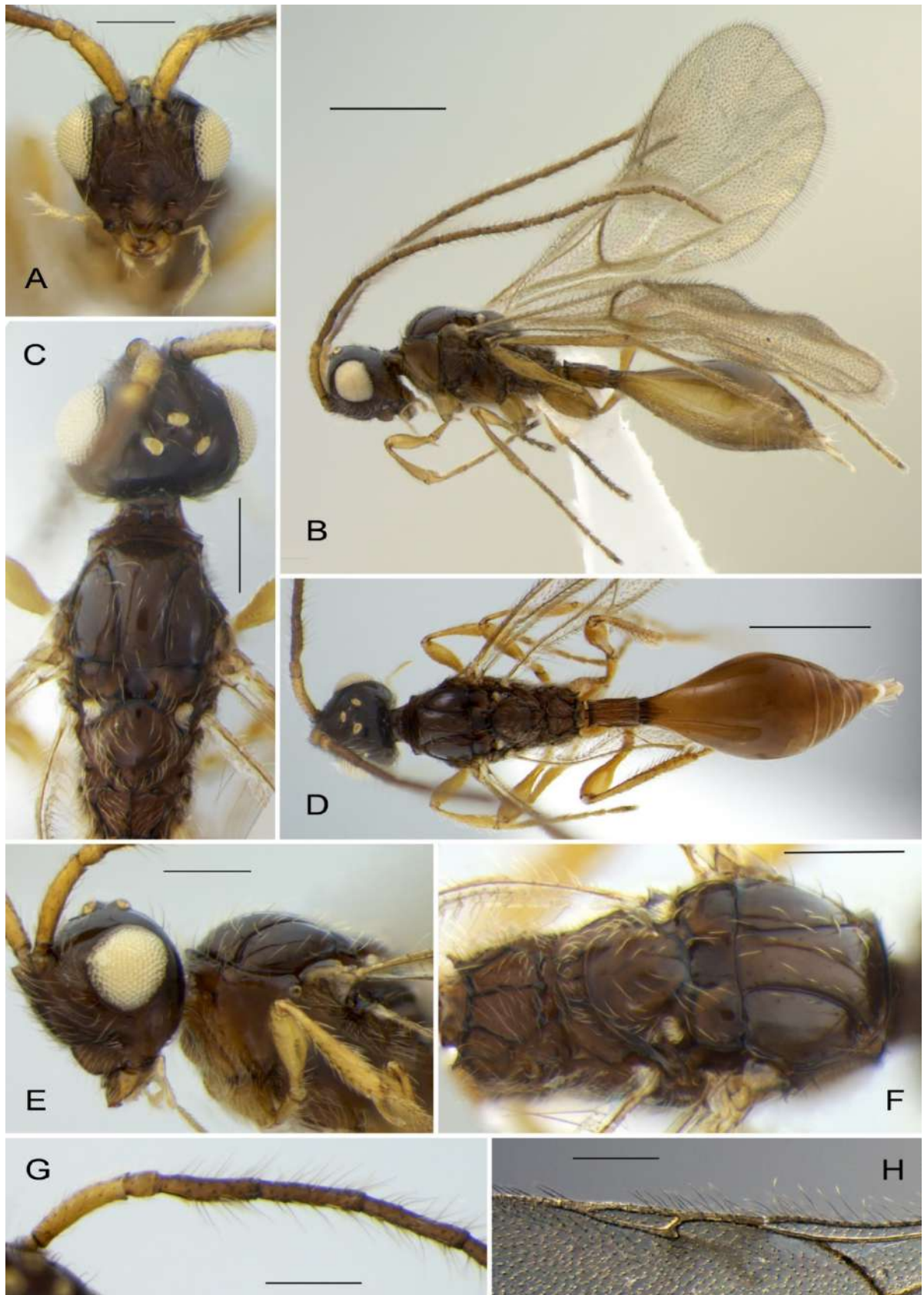


Рисунок 18 — *Pantolyta elegans* Chernyeva et Kolyada (самец): А – лицо, В, D – общий вид сбоку (В) и сверху (D), С – мезосома и голова сверху, Е – голова и пронотум сбоку, F – мезосома сверху, G – антенна (проксимальная часть), H – жилкование переднего крыла. Масштабная линейка: В, D – 500  $\mu\text{m}$ ; А, С, Е–H – 200  $\mu\text{m}$ .

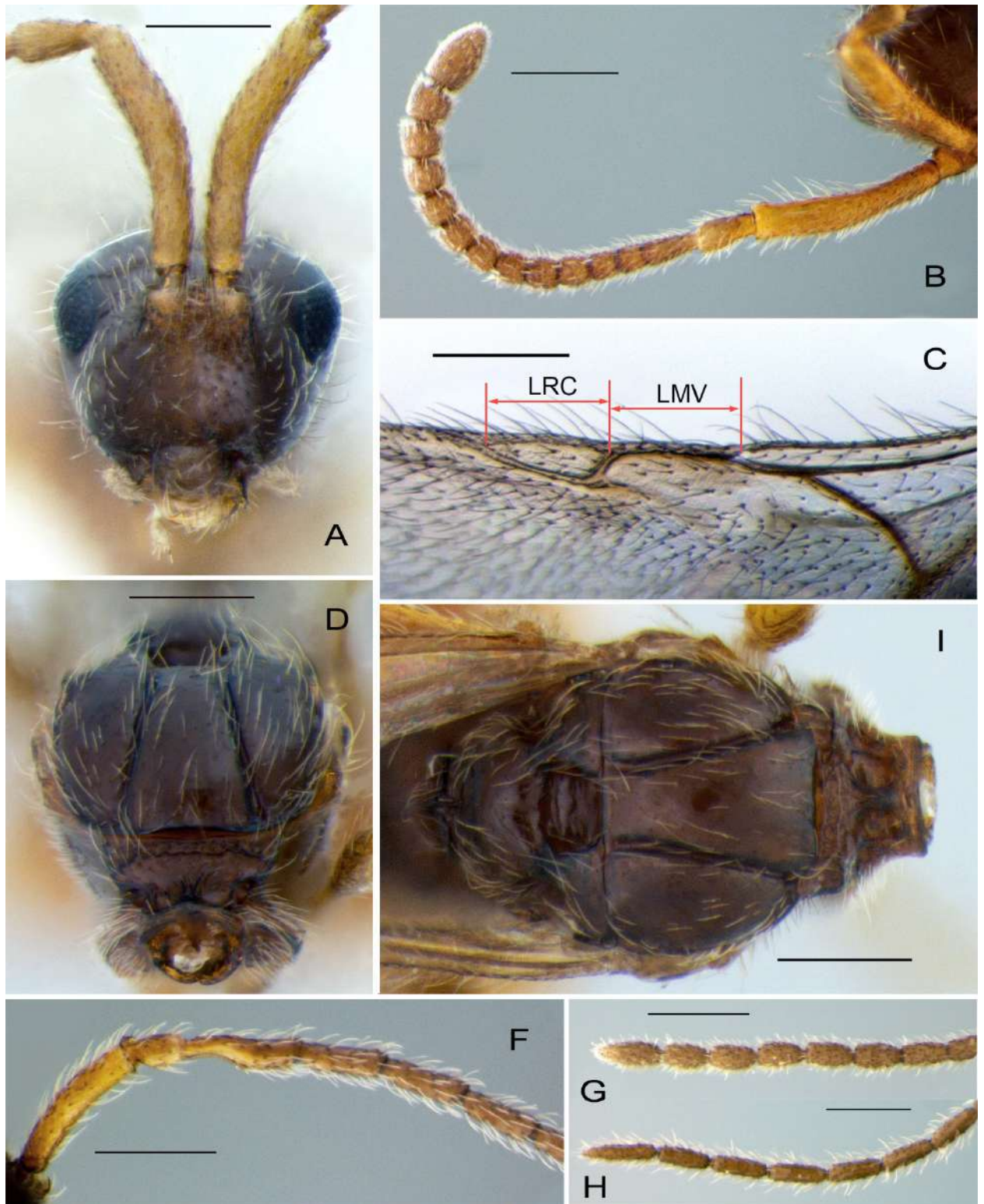


Рисунок 19 — *Pantolyta handrosoma* Macek (A–G) и *P. marginalis* (Kieffer) (H): A – лицо самки, B – антенна самки, C – жилкование переднего крыла (LRC – длина радиальной ячейки, LMV – длина маргинальной жилки), D – мезосома (вид спереди), E – мезосома сверху, F – антенна самца (проксимальная часть), G, H – антенна самца (дистальная часть). Масштабная линейка – 200  $\mu\text{m}$ .

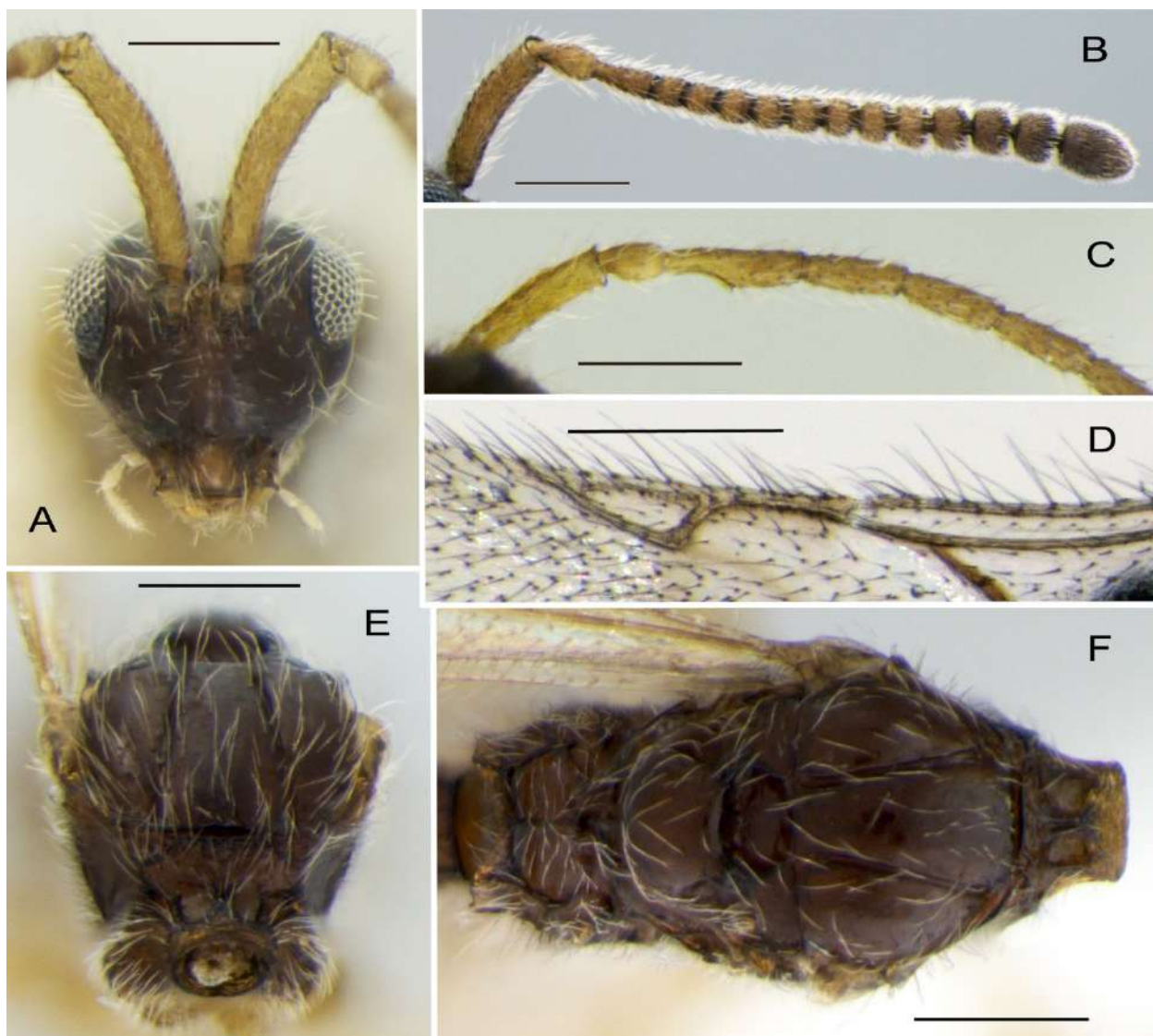


Рисунок 20 — *Pantolyta marginalis* (Kieffer): А – лицо самки, В – антенна самки, С – антенна самца (проксимальная часть), D – жилкование, Е – мезосома (вид спереди), F – мезосома сверху. Масштабная линейка – 200 мкм.



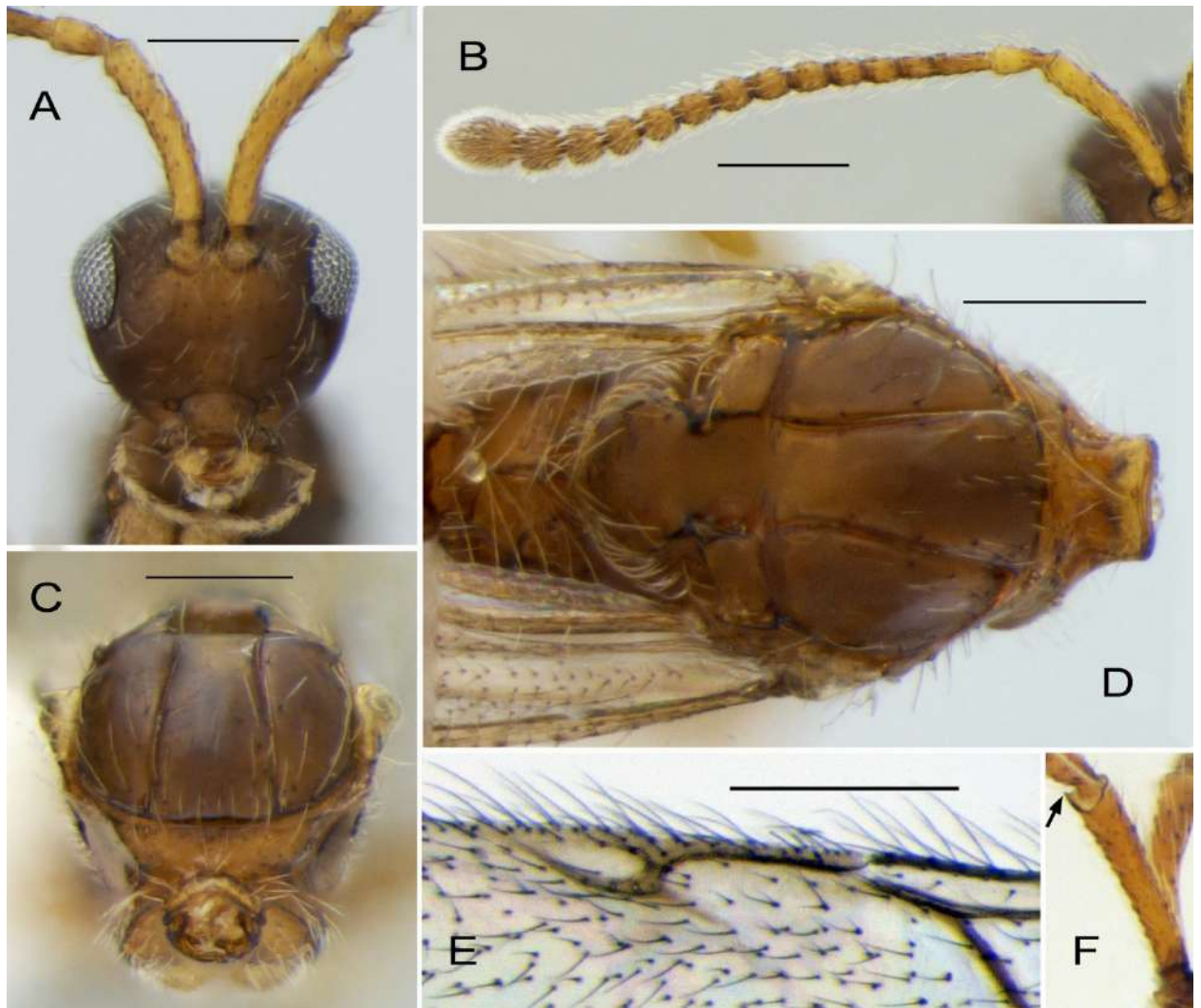


Рисунок 21 — *Pantolyta nixonii* Масек: А – лицо самки, В – антенна самки, С – мезосома сверху, D – мезосома (вид спереди), E – жилкование, F – скапус (A1) самца. Масштабная линейка – 200 мкм.

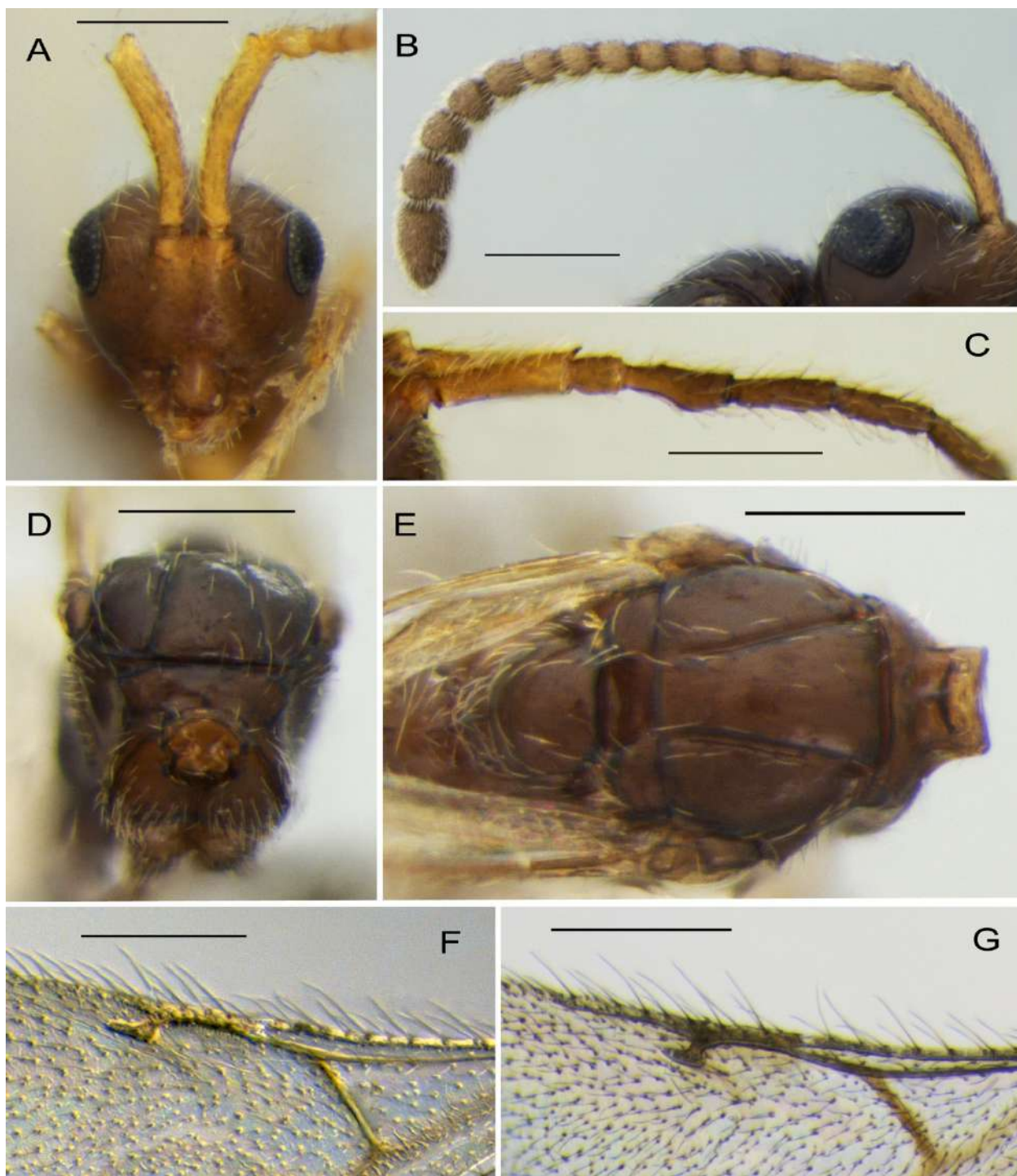


Рисунок 22 — *Pantolyta pallida* Kieffer: А – лицо самки, В – антенна самки, С – антенна самца (проксимальная часть), D – мезосома (вид спереди), E – мезосома сверху, F, G – жилкование передних крыльев. Масштабная линейка – 200  $\mu\text{m}$ .

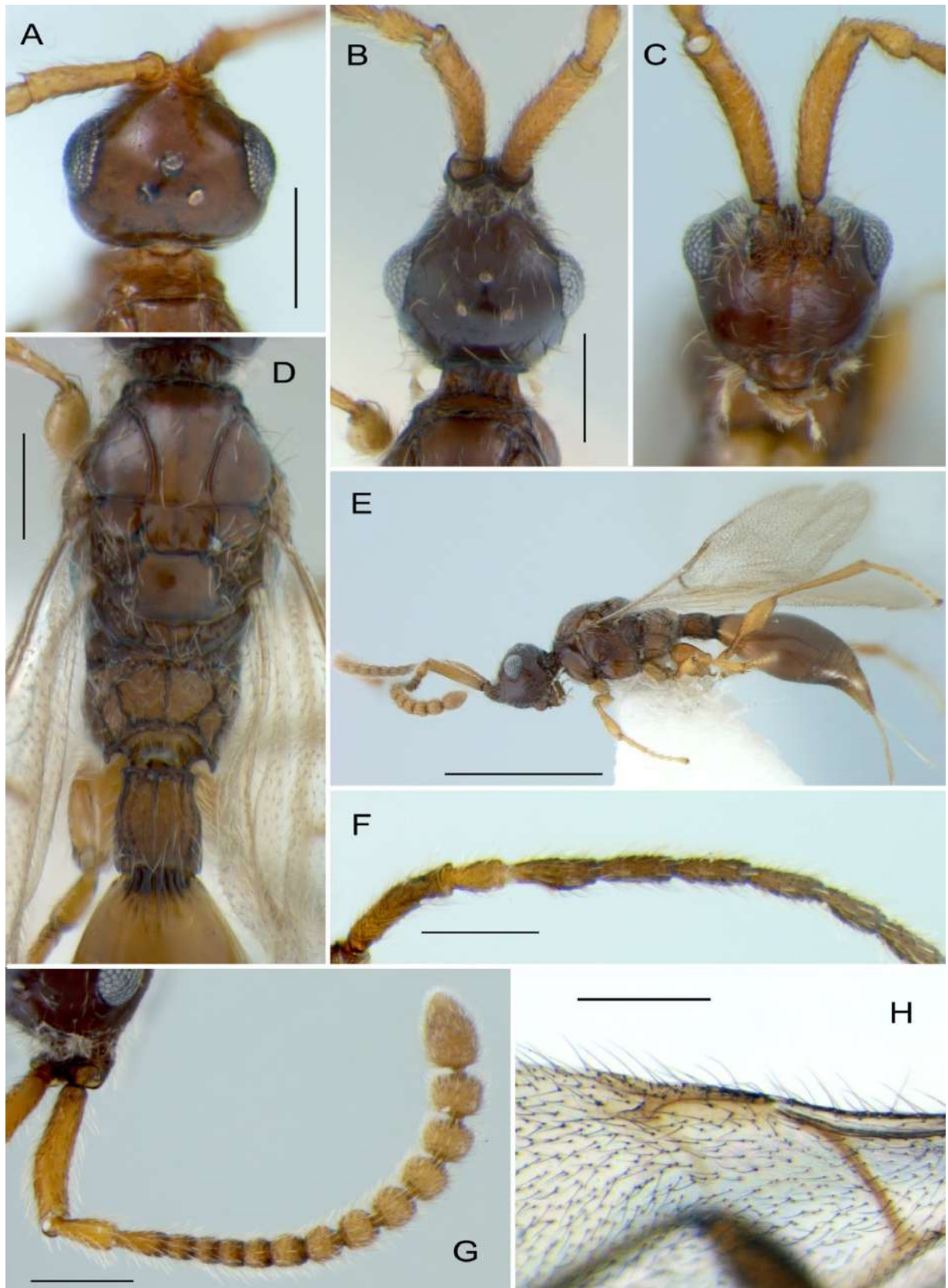


Рисунок 23 — *Pantolyta pallida* Kieffer, 1908 (A) и *P. semirufa* Kieffer, 1908 (B–H): A, B – голова самки сверху, C – голова самки спереди, D – мезосома и основание метсомы сверху, E – общий вид самки сбоку, F – антенна самца (проксимальная часть), G – антенна самки, H – жилкование. Масштабная линейка: A–D и F–H – 200  $\mu$ m; E – 1 мм.

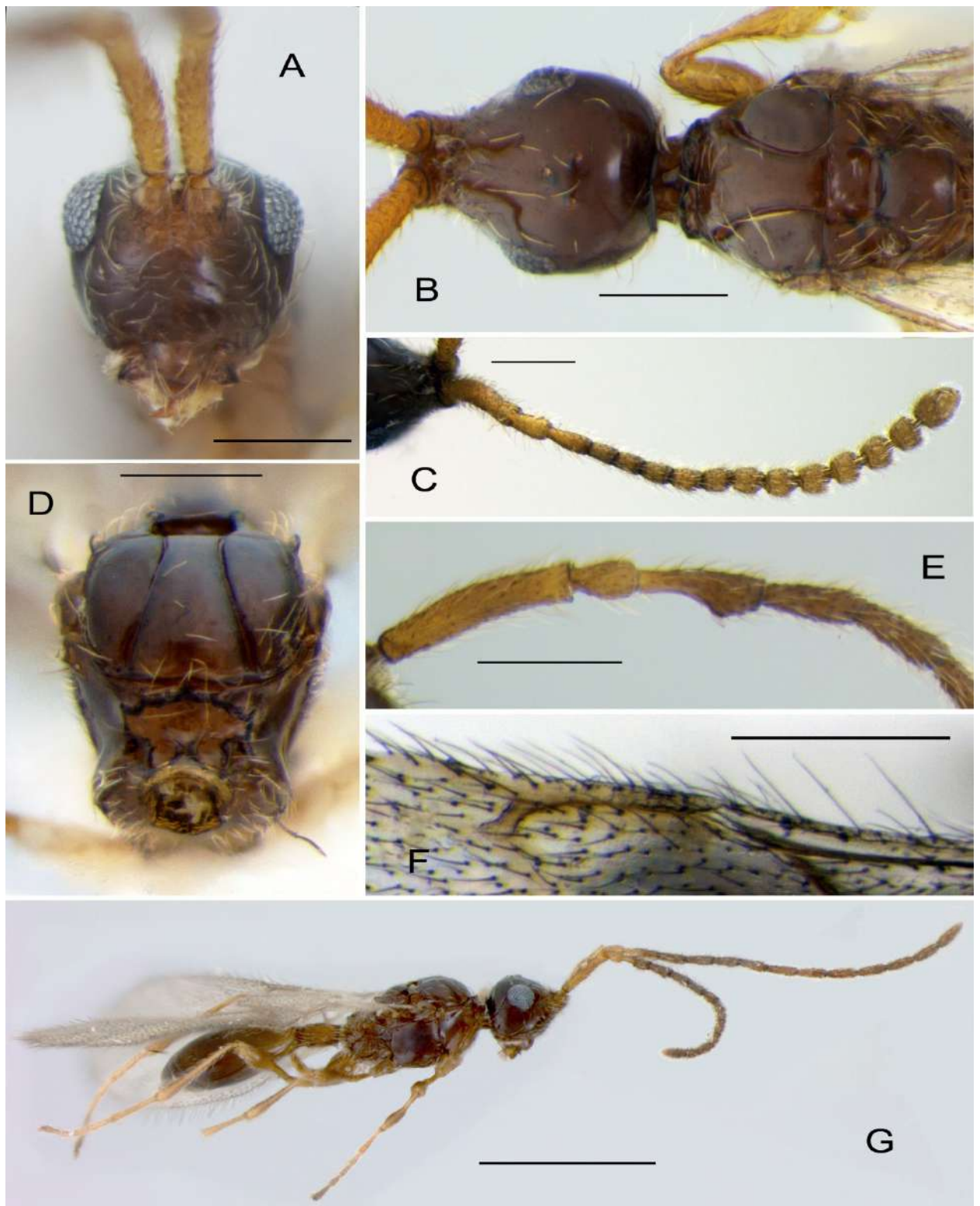


Рисунок 24 — *Pantolyta stylata* Kieffer, самка (A–D) и самец (F–G): A – лицо, B – голова и мезосома сверху, C – антенна, D – мезосома спереди, E – проксимальная часть антенны, F – жилкование передних крыльев, G – общий вид сбоку. Масштабная линейка: A–F – 200 мкм; G – 1 мм.

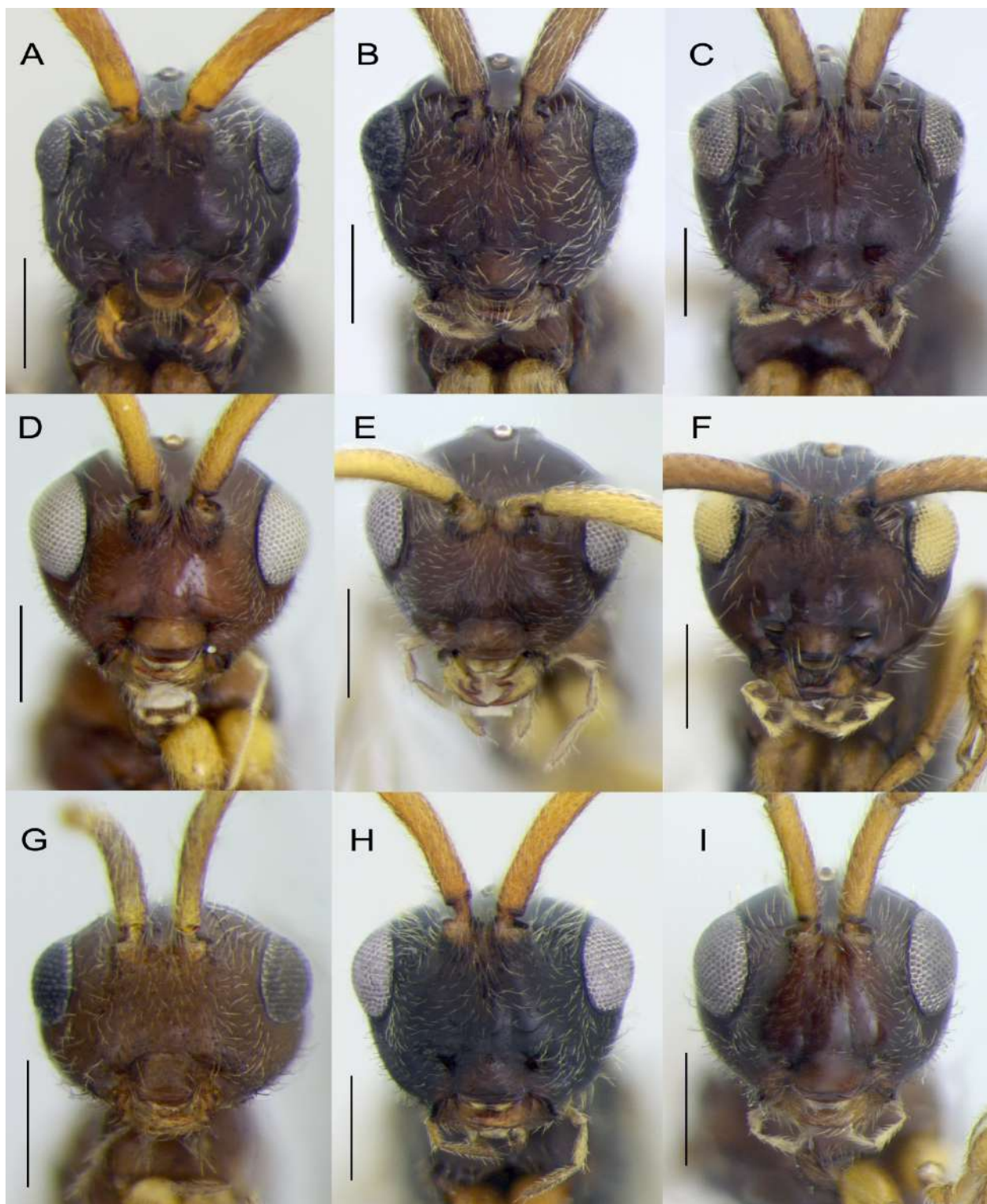


Рисунок 25 — Голова (вид спереди) отдельных видов рода *Pantolyta*: А – *P. radialis* (Hellén), В – *P. micans* (Macek), С – *P. nigrocincta* (Kieffer), D – *P. seticornis* (Kieffer), E – *P. lazovia* Chemyreva et Kolyada, F – *P. tentoria* Chemyreva et Kolyada, G – *P. simpliciora* Chemyreva et Kolyada, H – *P. sciarivora* (Kieffer), I – *P. macrocera* (Thomson).

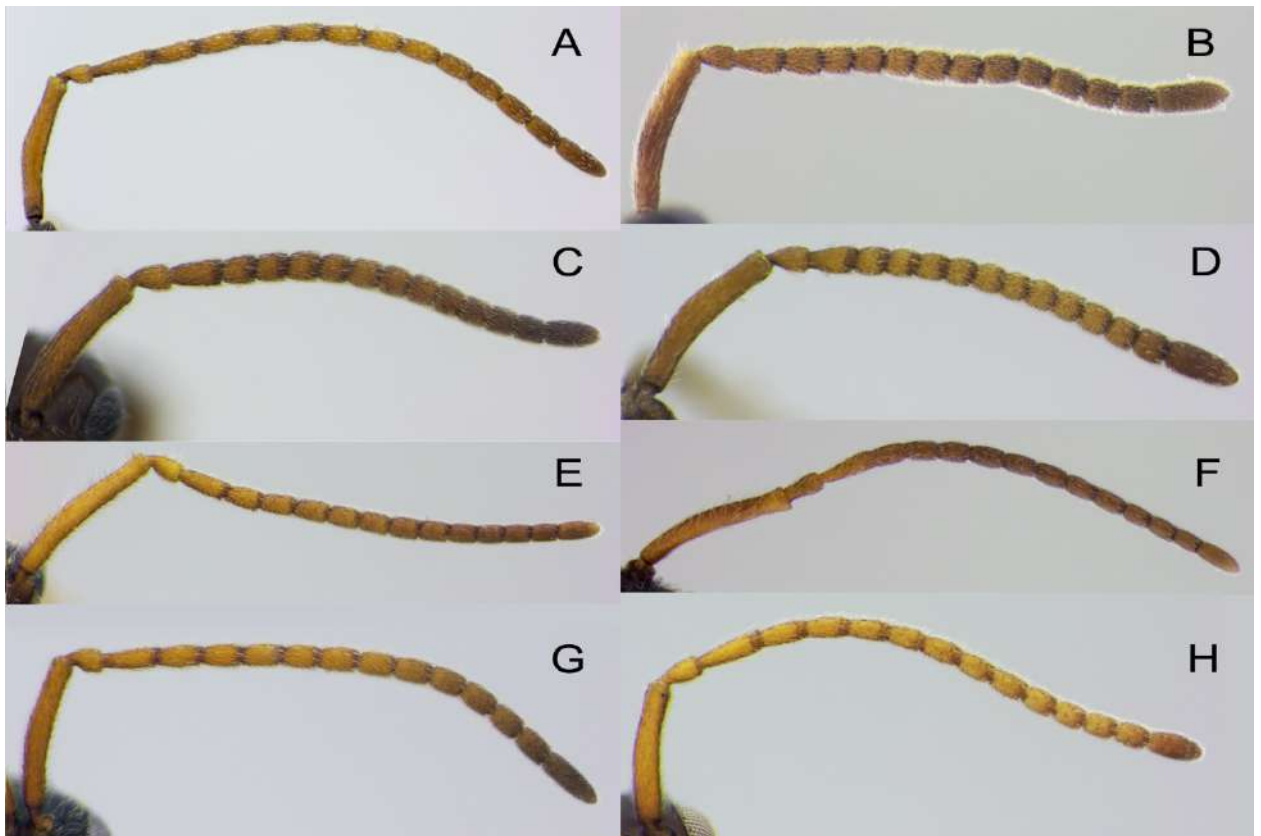


Рисунок 26 — Антенна самки (нитевидная): А – *Pantolyta flaviventris* (Thomson), В – *P. flexinervis* (Macek), С – *P. micans* (Macek), D – *P. nitida* (Thomson), E – *P. pseudosciarivora* (Macek), F – *P. radialis* (Hellén), G – *P. sciarivora* (Kieffer), H – *P. seticornis* (Kieffer).



Рисунок 27 — Антенна самки (булавовидная): А – *Pantolyta rufiventris* (Kieffer), В – *P. lazovia* Chemyreva et Kolyada, С – *P. tentoria* Chemyreva et Kolyada, D – *P. nigrocincta* (Kieffer), E – *P. simpliciora* Chemyreva et Kolyada, F – *P. macrocera* (Thomson).

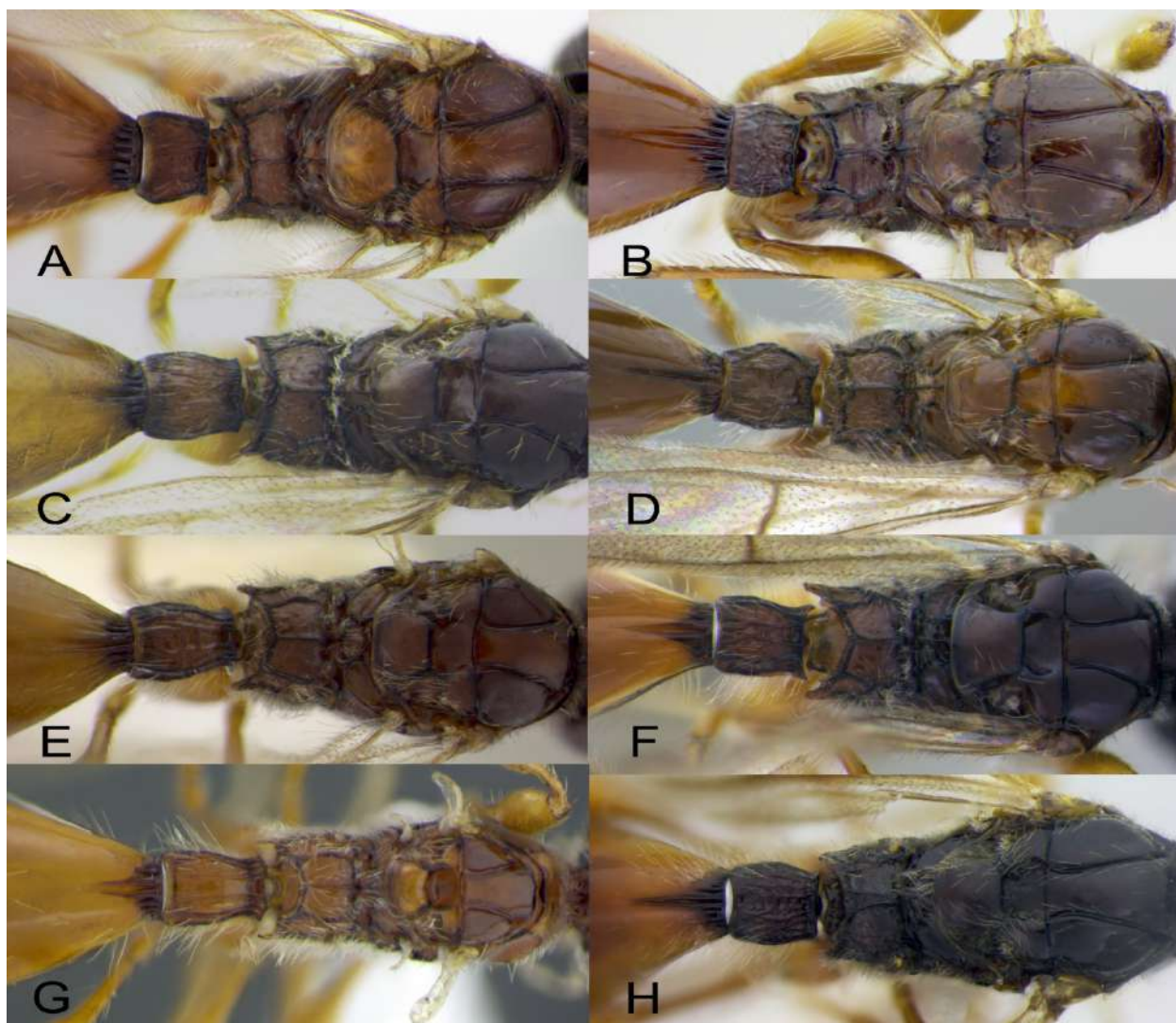


Рисунок 28 — Детали строения мезосомы и основания метасомы самок рода *Pantolyta*: А – *P. seticornis* (Kieffer), В – *P. tentoria* Chemyreva et Kolyada, С – *P. nitida* (Thomson), D – *P. flexinervis* (Macek), E – *P. micans* (Macek), F – *P. lazovia* Chemyreva et Kolyada, G – *P. macrocera* (Thomson), H – *P. flaviventris* (Thomson).



Рисунок 29 — Детали строения мезосомы и основания метасомы самок рода *Pantolyta*: А – *P. radialis* (Hellén), В – *P. pseudosciarivora* (Macek), С – *P. rufiventris* (Kieffer), D – *P. simpliciora* Chemyreva et Kolyada, E – *P. sciarivora* (Kieffer), F – *P. nigrocincta* (Kieffer).

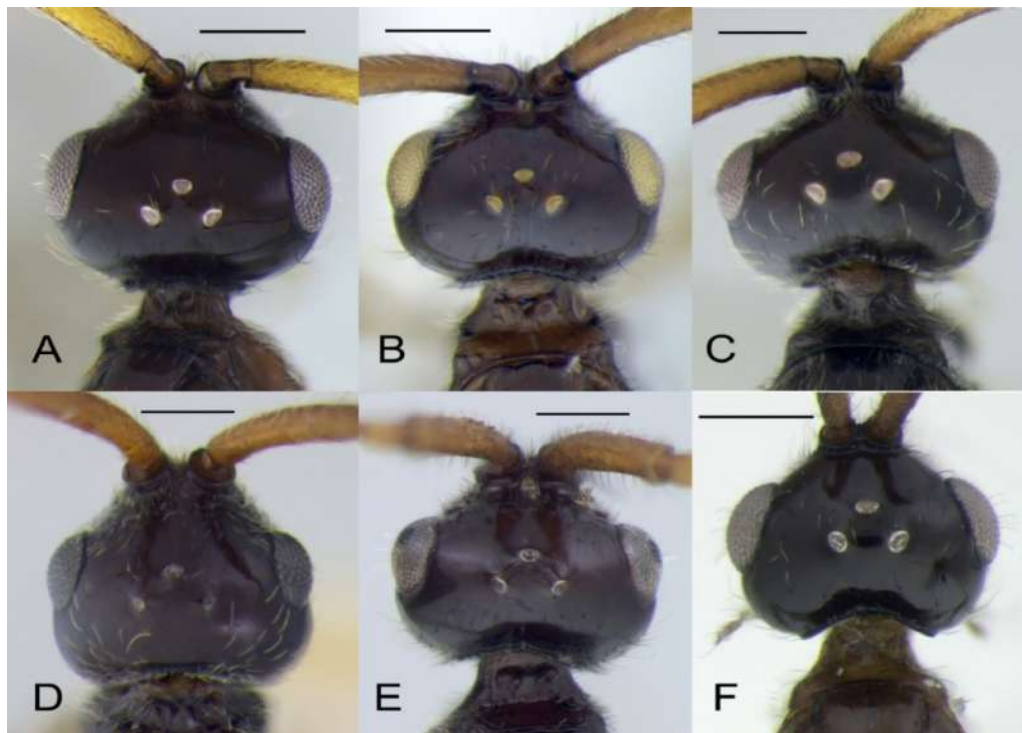


Рисунок 30 — Голова, вид сверху: А – *Pantolyta lazovia* Chemyreva et Kolyada, В – *P. tentoria* Chemyreva et Kolyada, С – *P. sciarivora* (Kieffer), D – *P. radialis* (Hellén), E – *P. nigrocincta* (Kieffer), F – *Anommatium ashmeadi ashmeadi* Mayr.





Рисунок 31 — Особенности скульптуры и опушения пронотума отдельных видов рода *Pantolyta*: А – *P. flexinervis* (Macek), В – *P. sciarivora* (Kieffer), С – *P. seticornis* (Kieffer), D – *P. tentoria* Chemyreva et Kolyada, E, F – *P. radialis* (Hellén).



Рисунок 32 — Проксимальная часть антенны самца некоторых видов рода *Pantolyta*: А – *P. flaviventris* (Thomson), В – *P. nitida* (Thomson), С – *P. lazovia* Chemyreva et Kolyada, D – *P. tentoria* Chemyreva et Kolyada, E – *P. rufiventris* (Kieffer), F – *P. radialis* (Hellén), G – *P. flexinervis* (Macek), H – *P. sciarivora* (Kieffer), I – *P. nigrocincta* (Kieffer), J – *P. pseudosciarivora* (Macek), K – *P. micans* (Macek), L – *P. seticornis* (Kieffer).

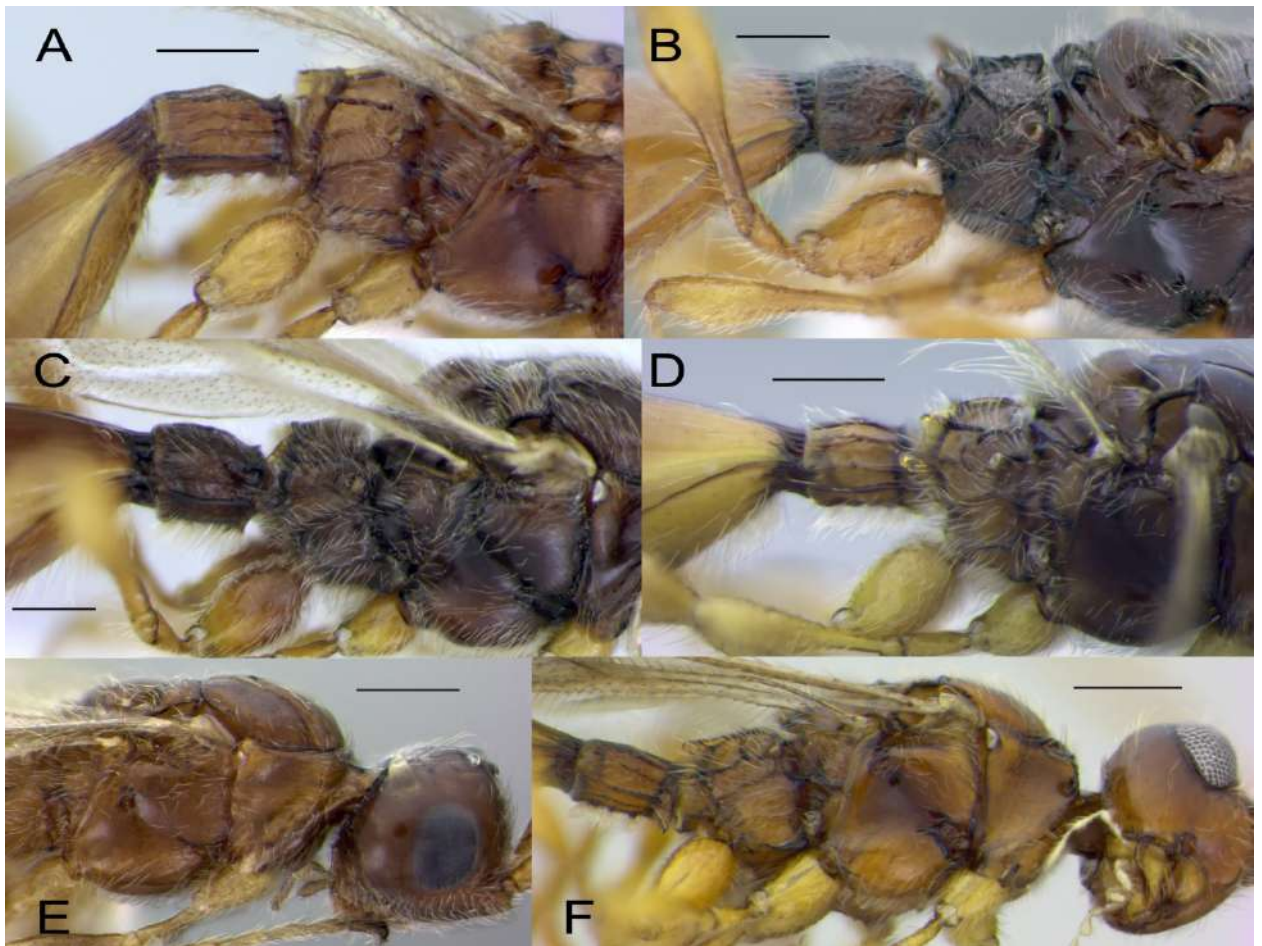


Рисунок 33 — Детали строения мезосомы (вид сбоку) отдельных видов рода *Pantolyta*: А – *P. micans* (Macek), В – *P. nigrocincta* (Kieffer), С – *P. rufiventris* (Kieffer), D – *P. lazovia* Chemyreva et Kolyada, E – *P. simpliciora* Chemyreva et Kolyada, F – *P. tentoria* Chemyreva et Kolyada.

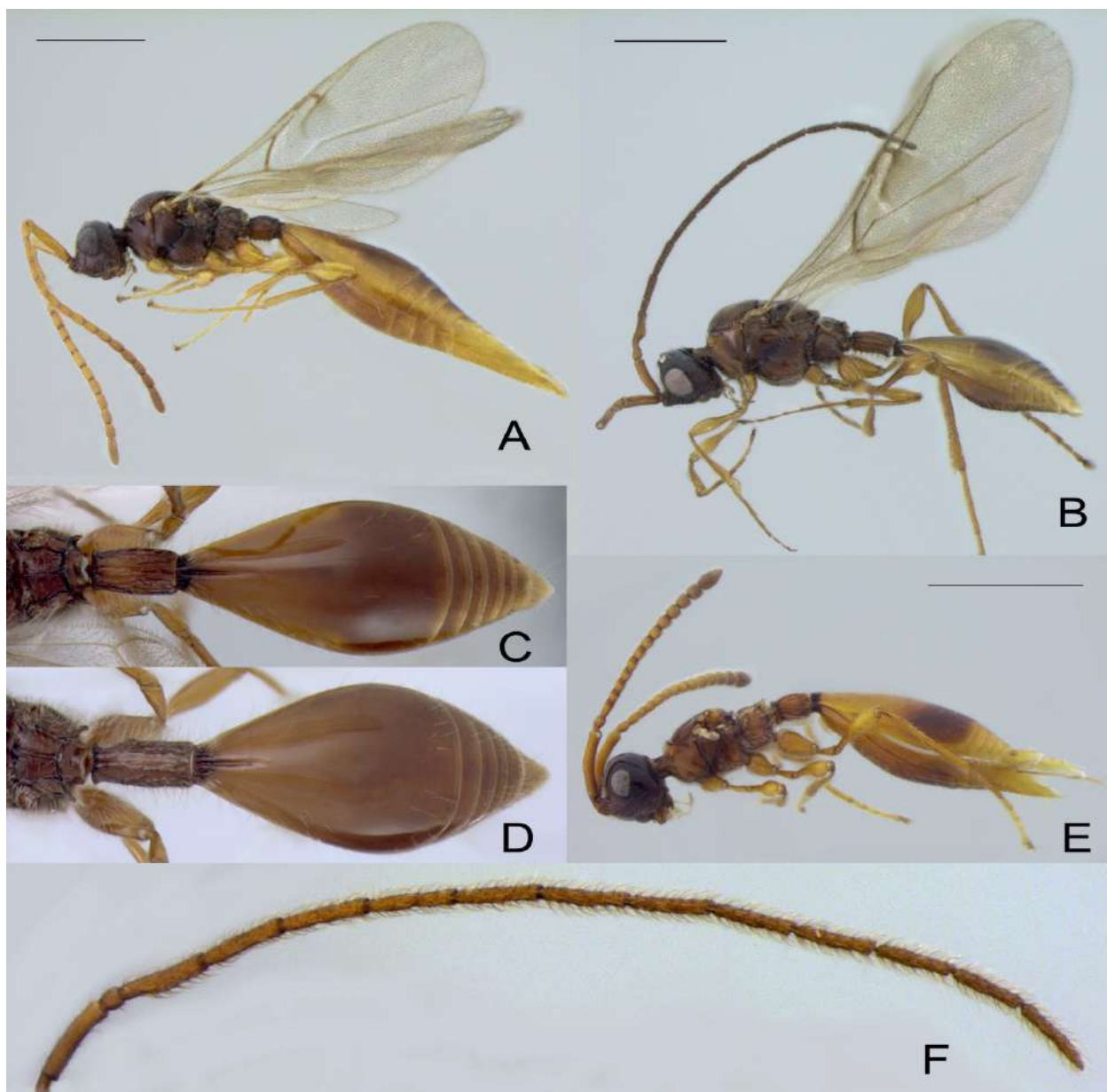


Рисунок 34 — Особенности строения самцов (B–D, F) и самок (A, E) отдельных видов рода *Pantolyta*: A, B, E – общий вид сбоку; C, D – мезосома сверху. A–C – *P. flaviventris* (Thomson); D – *P. sciarivora* (Kieffer); E, F – *P. macrocera* (Thomson). Масштабная линейка – 1 мм.

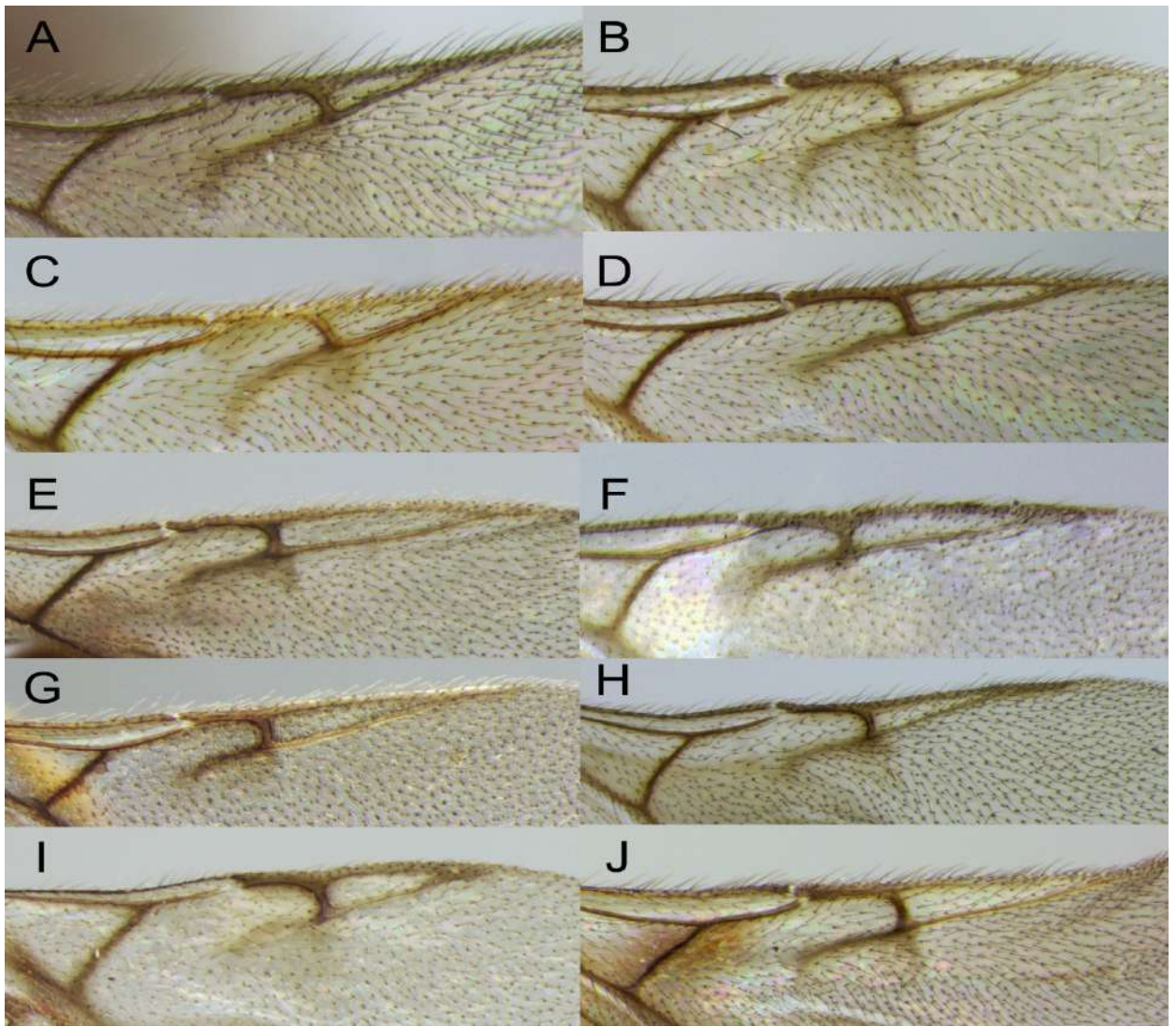


Рисунок 35 — Жилкование переднего крыла: А – *Pantolyta lazovia* Chemyreva et Kolyada, В – *P. nigrocincta* (Kieffer), С – *P. tentoria* Chemyreva et Kolyada, D – *P. macrocera* (Thomson), Е – *P. flexinervis* (Macek), F – *P. simpliciora* Chemyreva et Kolyada, G – *P. nitida* (Thomson), H – *P. pseudosciarivora* (Macek), I – *P. radialis* (Hellén), J – *P. sciarivora* (Kieffer).

РОД PSILOMMA

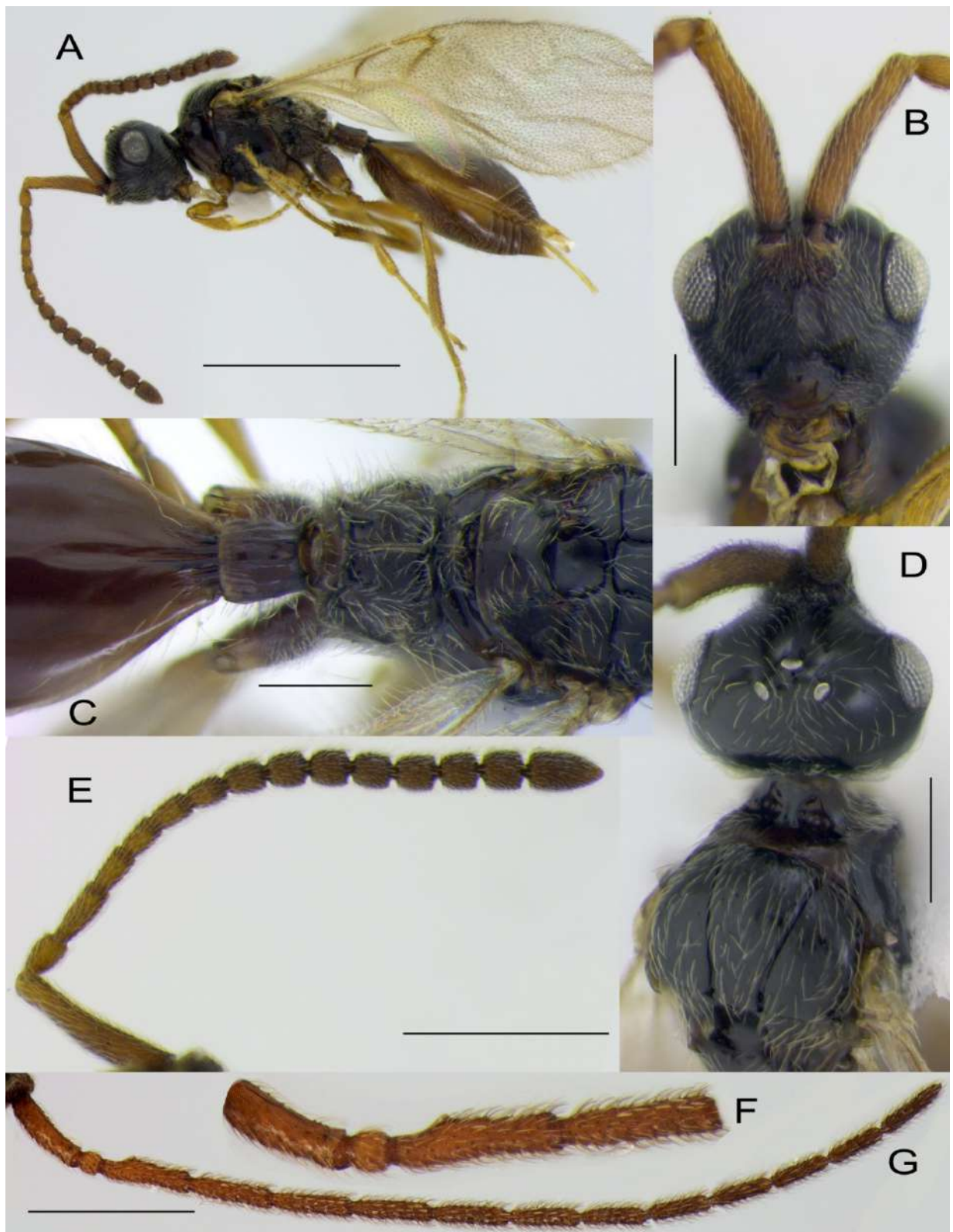


Рисунок 36 — *Psilomma calaris* Chemyreva et Kolyada, самка (A–E) и самец (F–G): A – общий вид сбоку; B – лицо; C – мезосома и основание метасомы сверху; D – голова и мезосома сверху; E и G – антенна; F – антенна, проксимальная часть. Масштабная линейка: A – 1 мм; E, G – 500  $\mu$ м; B–D – 200  $\mu$ м.

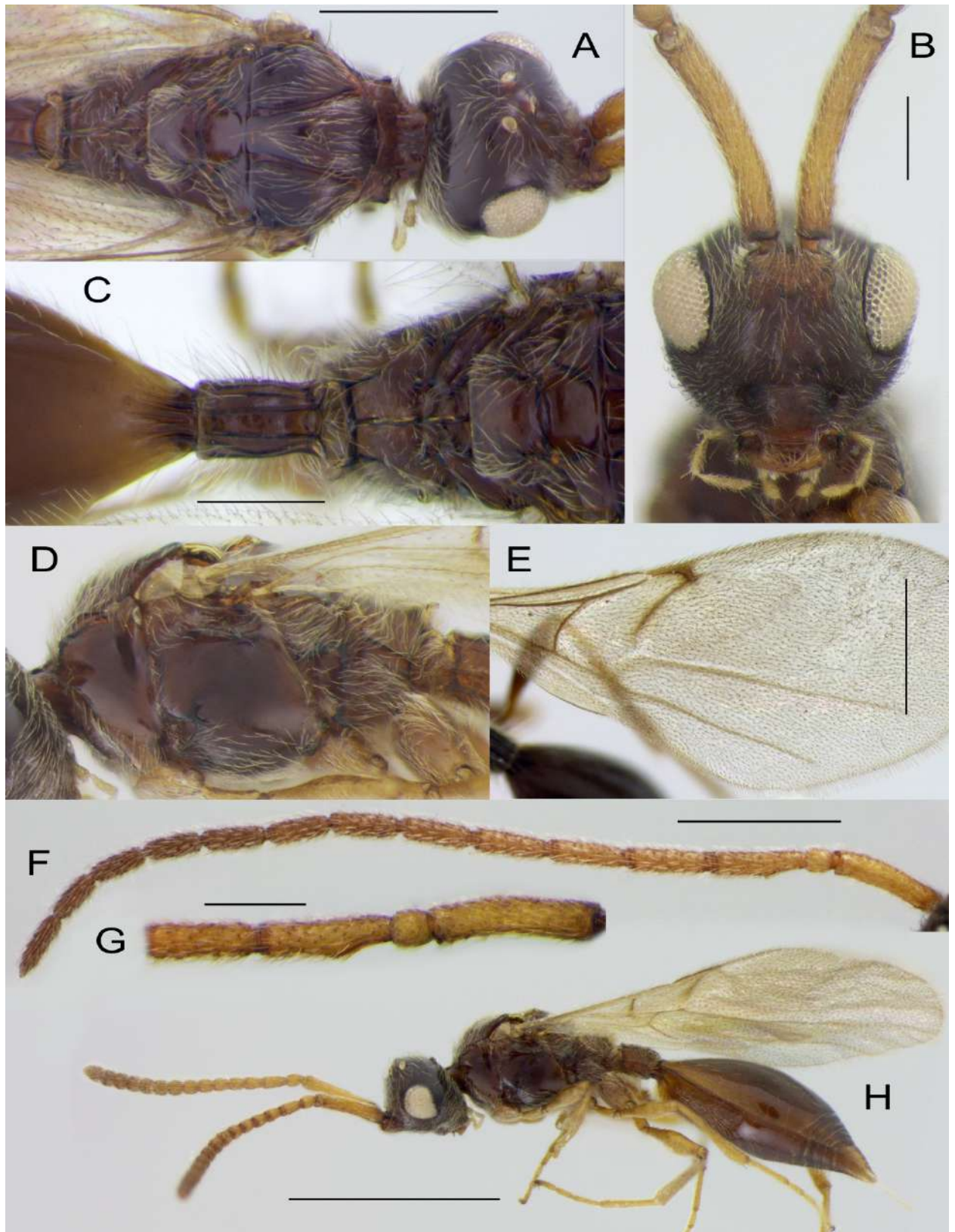


Рисунок 37 — *Psilomma dubia* Kieffer, самка (А–Е, Н) и самец (F–G): А – голова и мезосома сверху; В – лицо; С – мезосома и основание метасомы сверху; D – мезосома сбоку; Е – жилкование переднего крыла; F – антенна; G – антенна, проксимальная часть; Н – общий вид сбоку. Масштабная линейка: Н – 1 мм; А, Е, F – 500 мкм; В, С, G – 200 мкм.

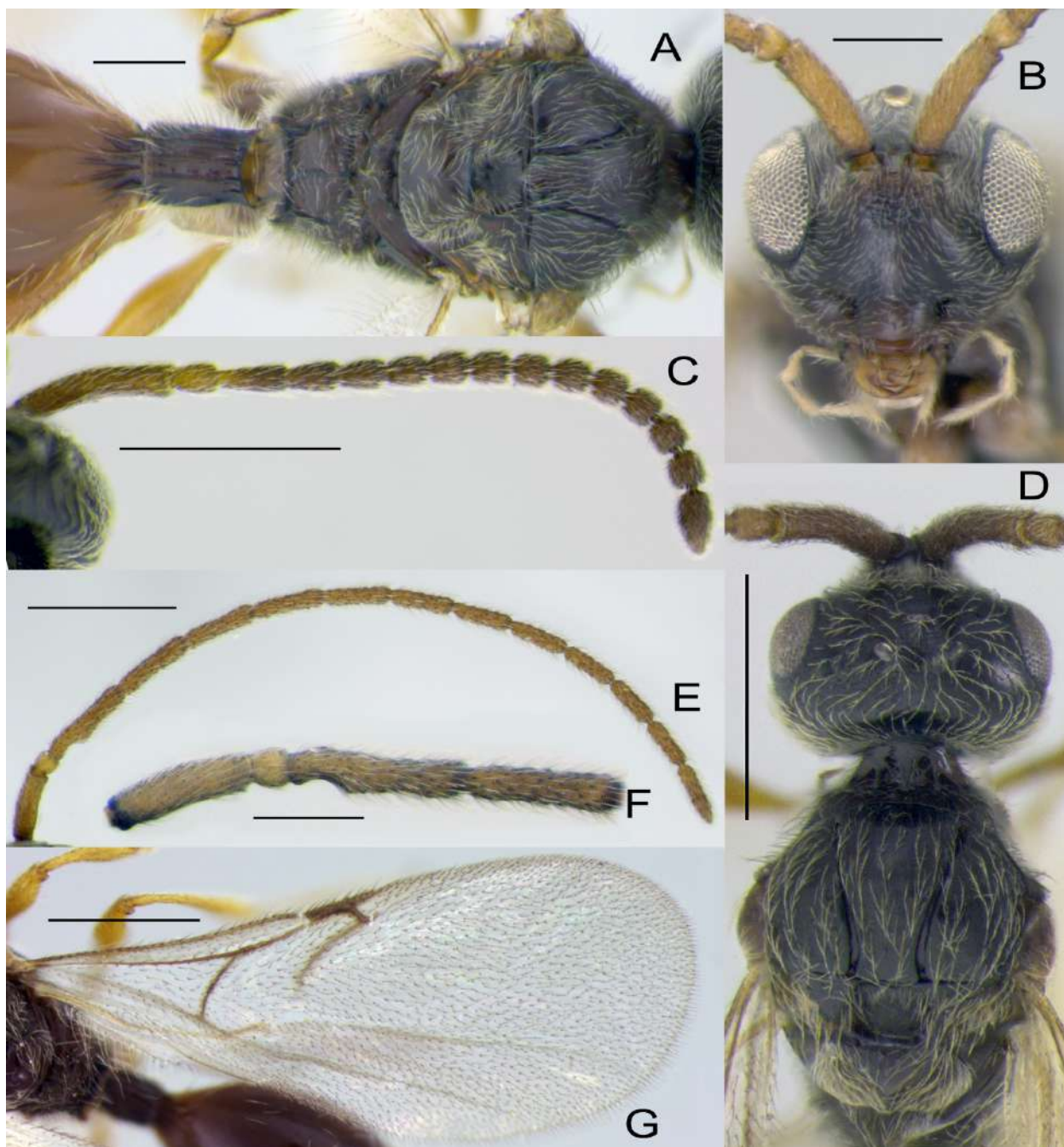


Рисунок 38 — *Psilomma fuscicornis* Kieffer, самка (A–D, G) и самец (E–F): A – мезосома и метасома сверху; B – лицо; C и E – антенна; D – голова и мезосома сверху; F – антенна, проксимальная часть; G – жилкование переднего крыла. Масштабная линейка: A–B, F – 200  $\mu\text{m}$ ; C–E, G – 500  $\mu\text{m}$ .



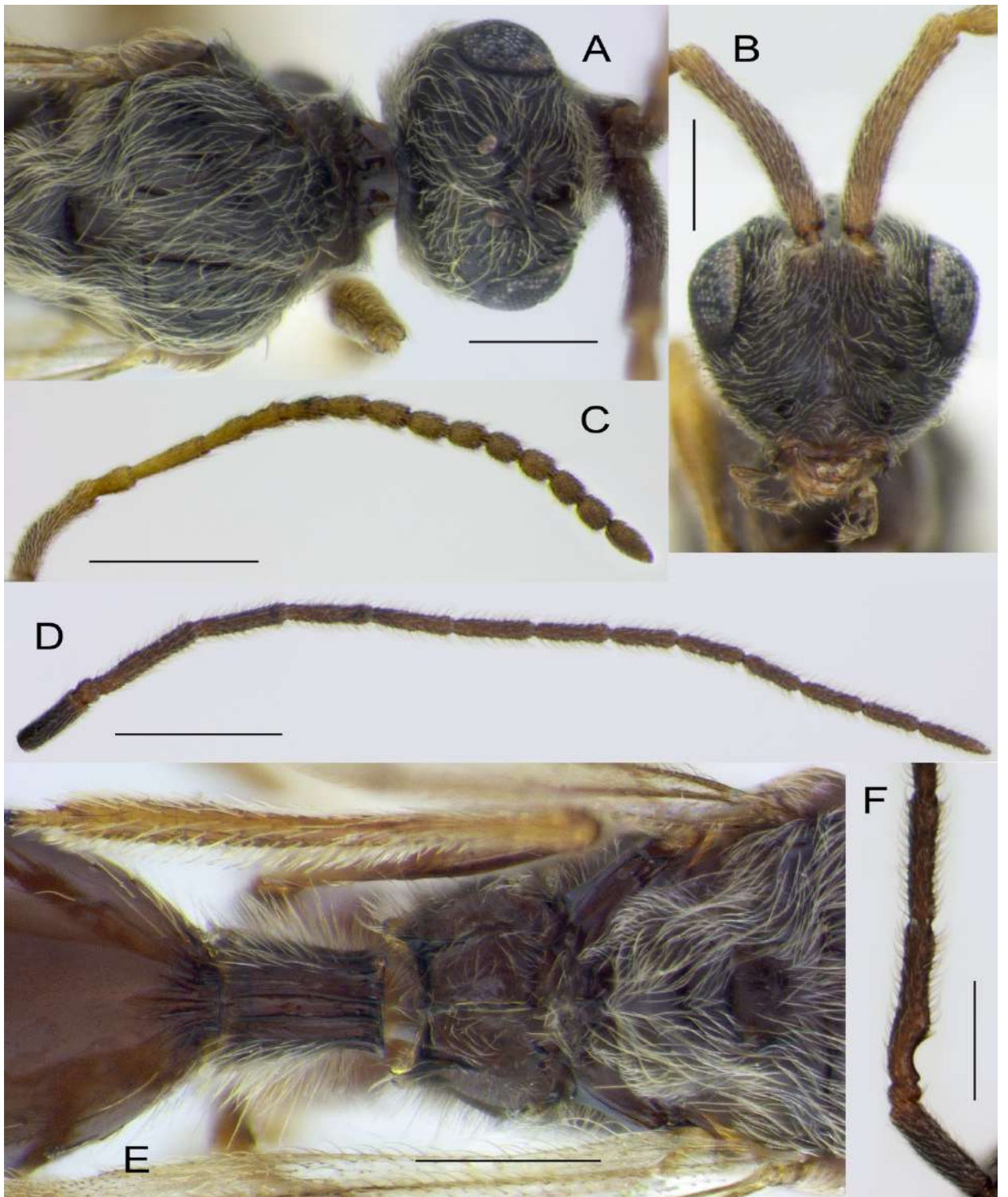


Рисунок 39 — *Psilomma fusciscapis* Foerster, самка (A–C, E) и самец (D, F): A – голова и мезосома сверху; B – лицо; C и D – антенна; E – мезосома и основание метасомы сверху; F – антенна, проксимальная часть. Масштабная линейка: A–B, E–F – 200  $\mu$ m; C, D – 500  $\mu$ m.

РОД SYNACRA

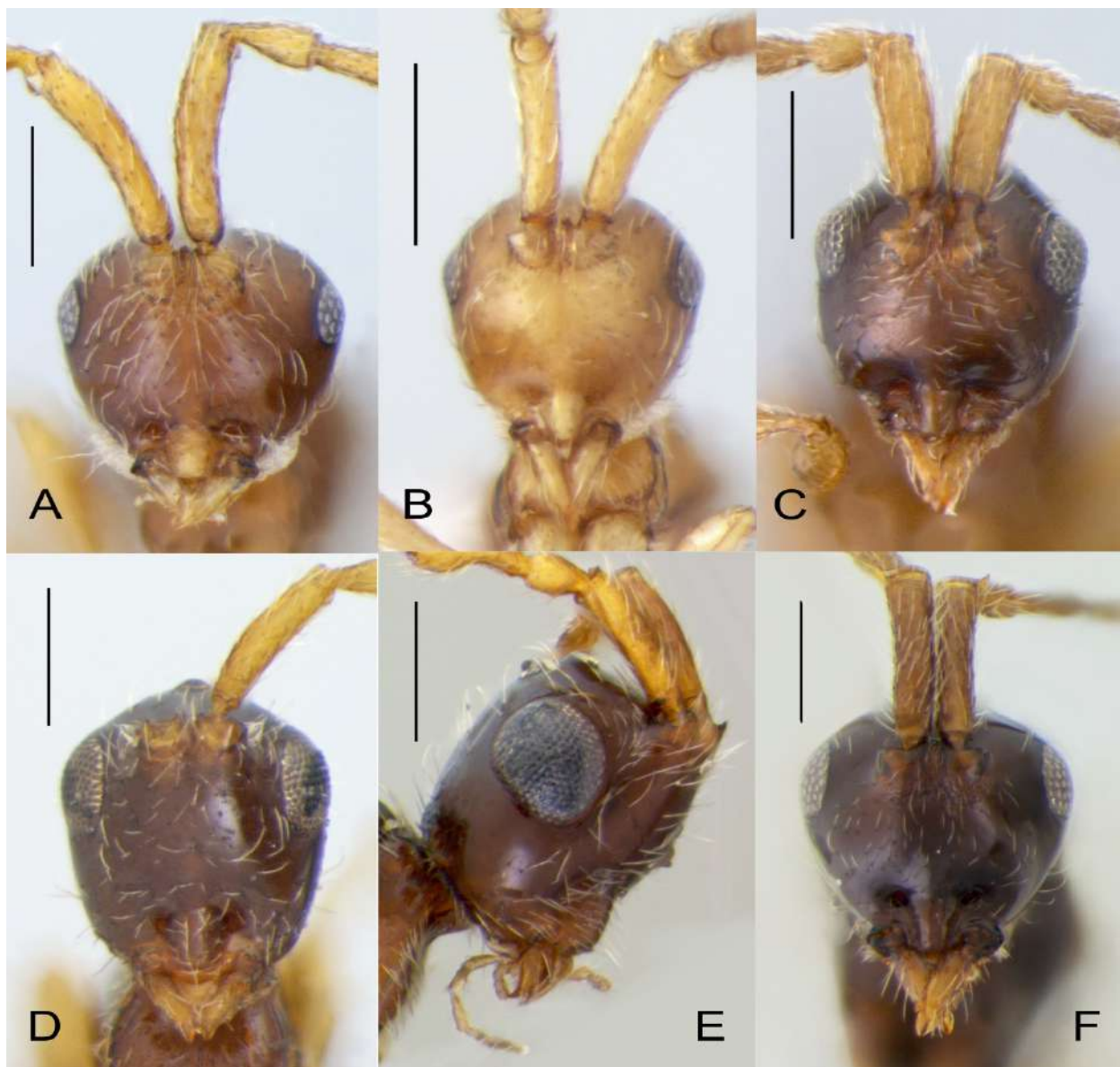


Рисунок 40 — Голова, вид спереди (A–D, F) и вид сбоку (E): A – *Synacra sociabilis* (Kieffer), B – *S. holconota* Kieffer, C – *S. brachialis* (Nees), D, E – *S. giraudi* Kieffer, F – *S. incompleta* Buhl. Масштабная линейка – 200  $\mu$ m.

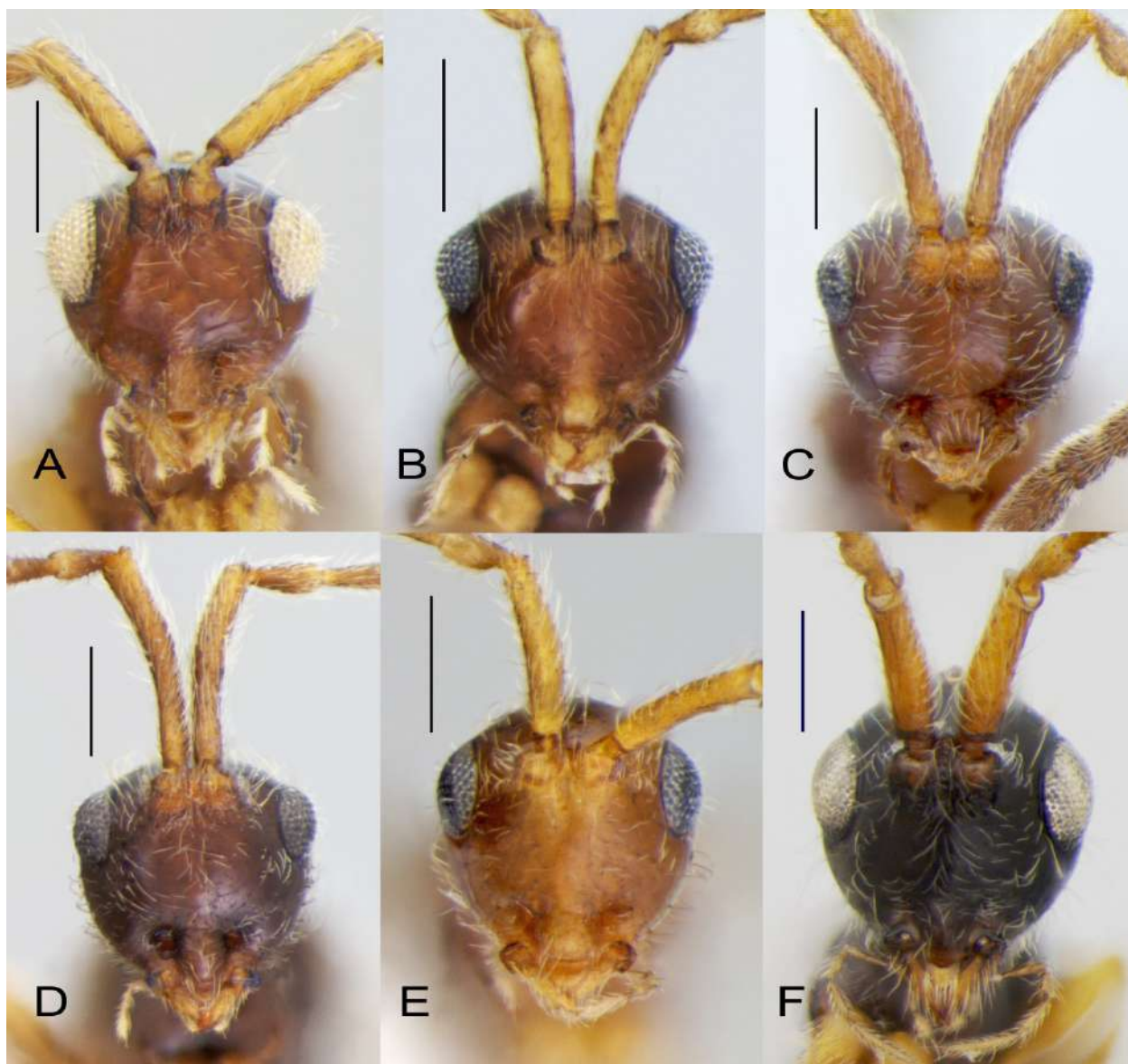


Рисунок 41 — Голова, вид спереди: А – *Synacra azerylopria* sp. n., В – *S. paupera* Macek, С – *S. atracta* Macek, D – *S. tobiasi* Chemyreva et Kolyada, E – *S. compressigastra* Chemyreva et Kolyada, F – *S. gigantea* Chemyreva et Kolyada. Масштабная линейка – 200  $\mu$ м.

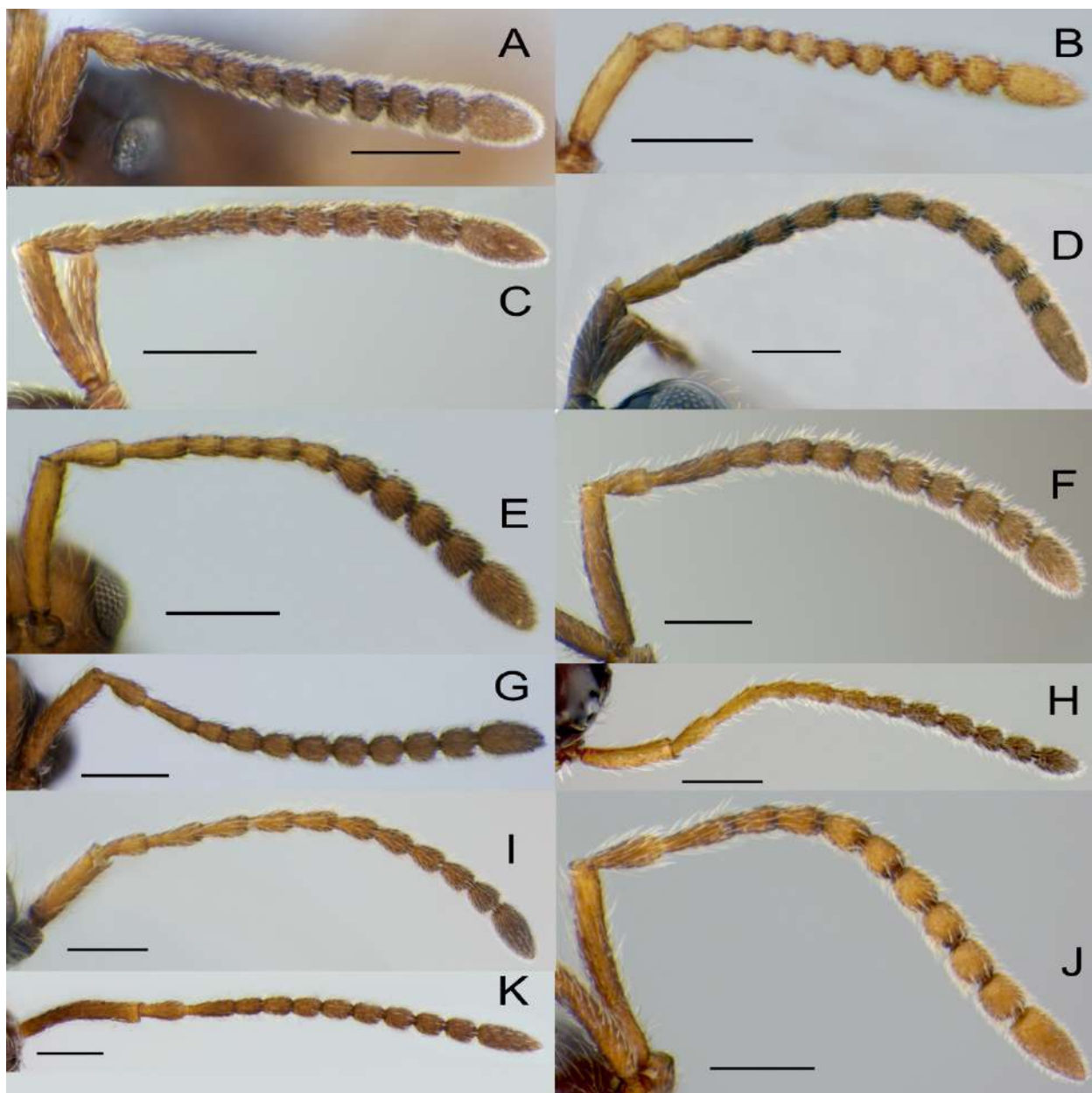


Рисунок 42 — Антенны самок рода *Synacra*: А – *S. brachialis* (Nees), В – *S. holconota* Kieffer, С – *S. sociabilis* (Kieffer), D – *S. incompleta* Buhl, E – *S. paupera* Macek, F – *S. azepylopria* Chemyreva et Kolyada, G – *S. compressigastra* Chemyreva et Kolyada, H – *S. giraudi* Kieffer, I – *S. gigantea* Chemyreva et Kolyada, J – *S. tobiasi* Chemyreva et Kolyada, K – *S. atracta* Macek. Масштабная линейка – 200  $\mu\text{m}$ .

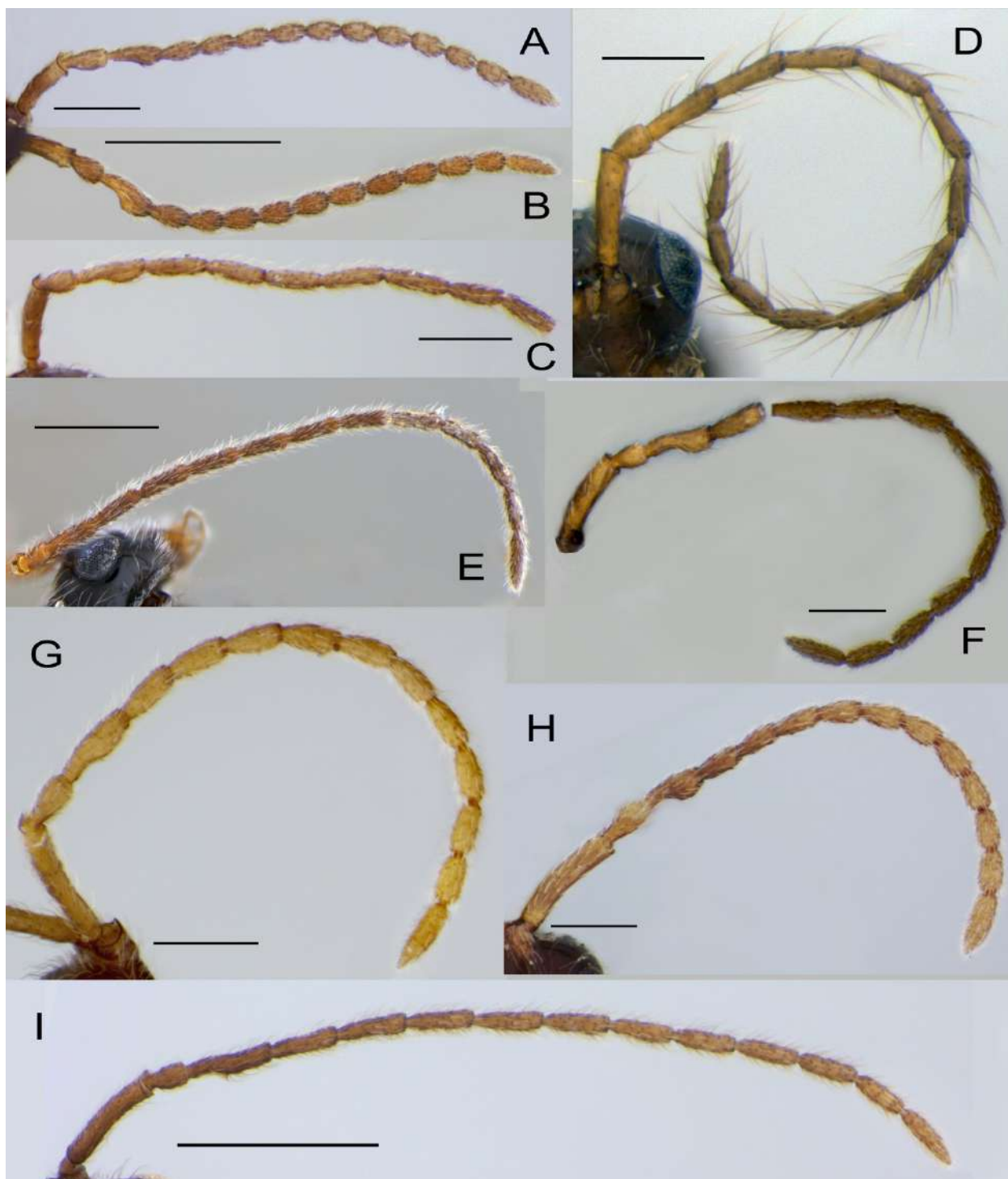


Рисунок 43 — Антенны самцов рода *Synacra*: А – *S. holconota* Kieffer, В – *S. paupera* Macek, С – *S. brachialis* (Nees), D – *S. compressigastra* Chemyreva et Kolyada, E – *S. gigantea* Chemyreva et Kolyada, F – *S. giraudi* Kieffer, G – *S. tobiasi* Chemyreva et Kolyada, H – *S. sociabilis* (Kieffer), I – *S. azerylopria* Chemyreva et Kolyada. Масштабная линейка – 200  $\mu$ м.

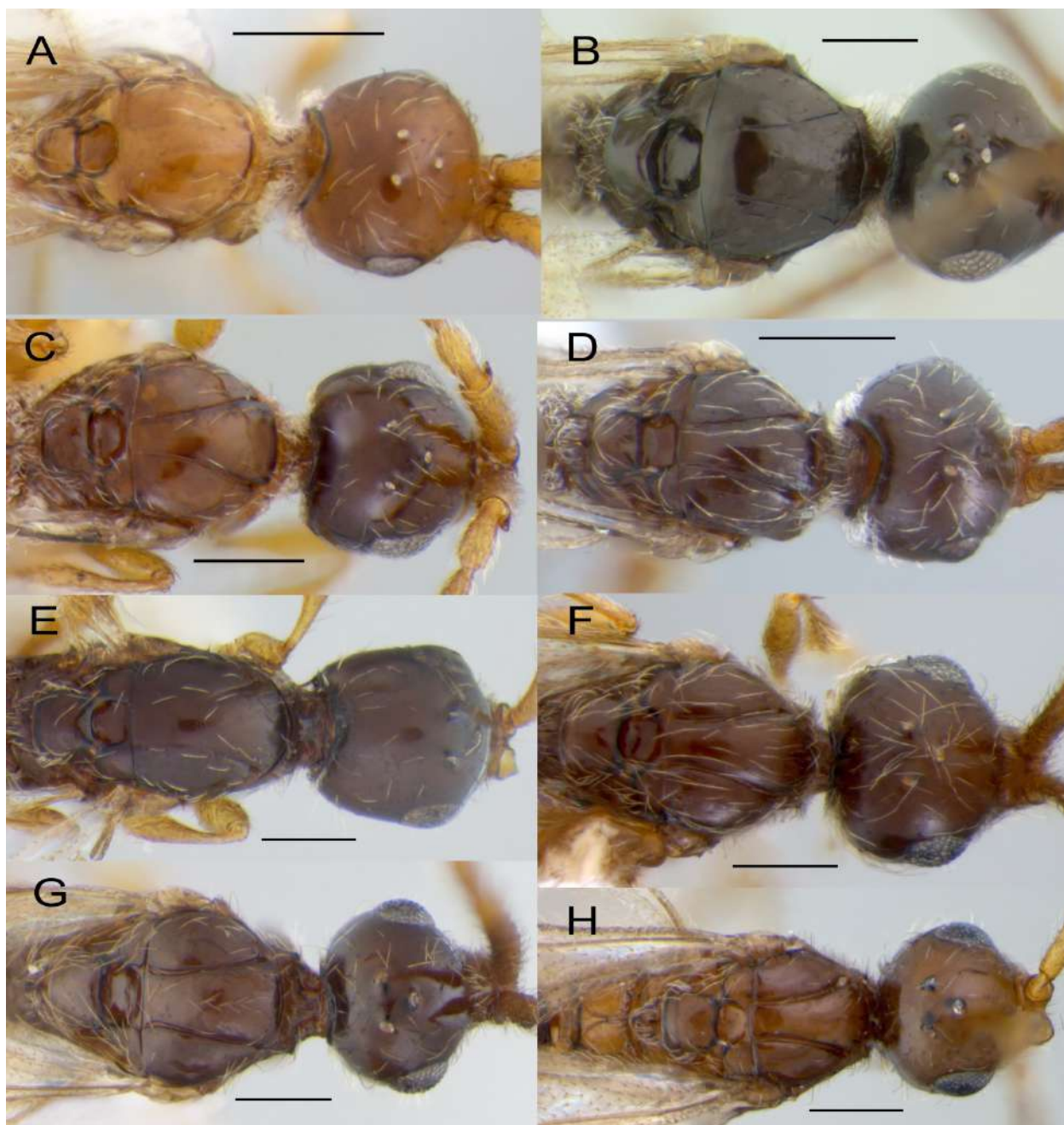


Рисунок 44 — Голова и мезосома видов рода *Synacra*: А – *S. holconota* Kieffer, В – *S. incompleta* Buhl, С – *S. brachialis* (Nees), D – *S. sociabilis* (Kieffer), E – *S. giraudi* Kieffer, F – *S. tobiasi* Chemyreva et Kolyada, G – *S. azepyporia* Chemyreva et Kolyada, H – *S. compressigastra* Chemyreva et Kolyada. Масштабная линейка – 200 мкм.

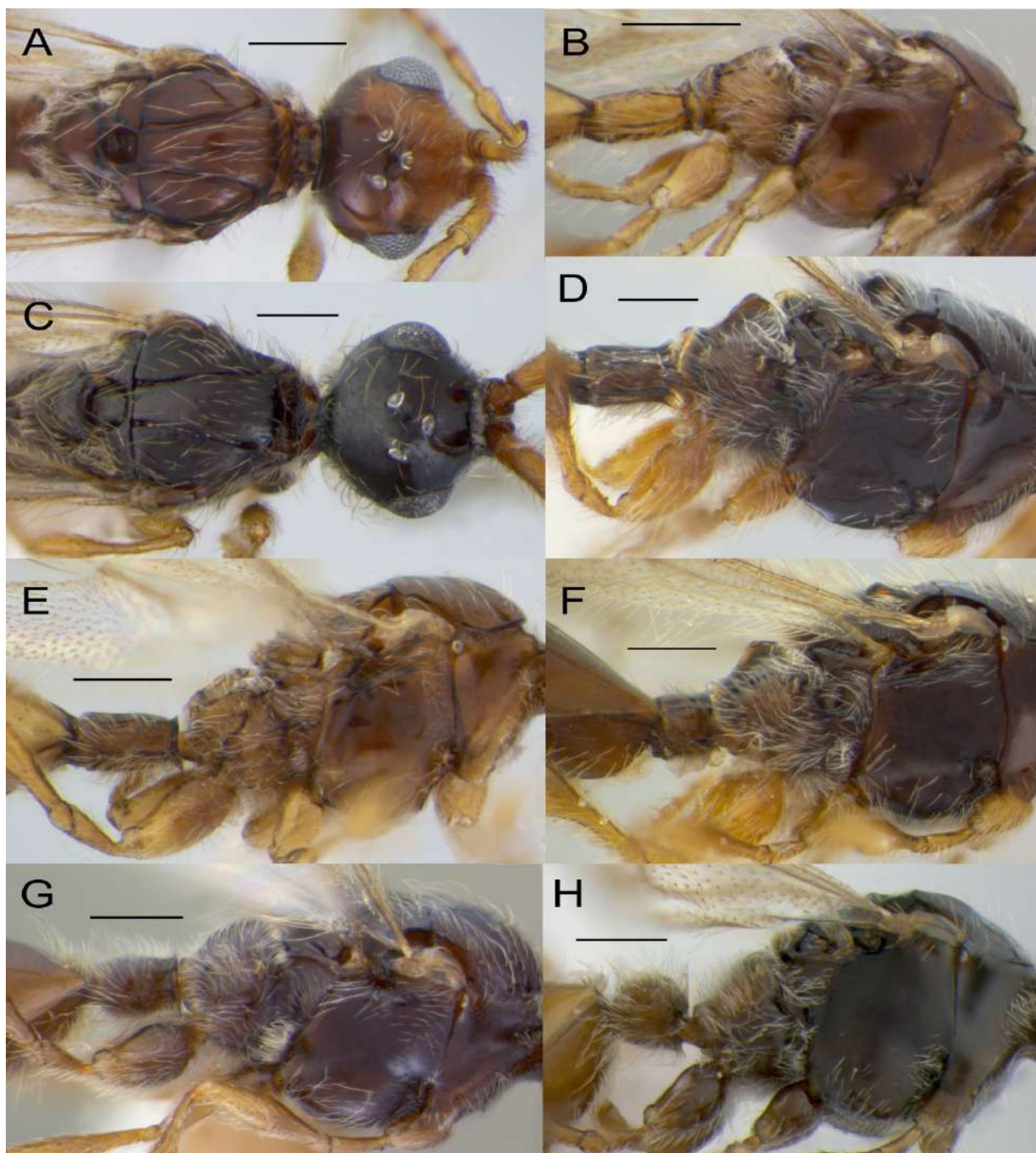


Рисунок 45 — Морфологические особенности видов рода *Synacra*: голова и мезосома сверху (А–С), мезосома и основание метасомы сбоку; А, В – *S. paupera* Macek, С, D – *S. gigantea* Chemyreva et Kolyada, Е – *S. azepylpria* Chemyreva et Kolyada, F – *S. compressigastra* Chemyreva et Kolyada, G – *S. tobiassi* Chemyreva et Kolyada, H – *S. incompleta* Buhl. Масштабная линейка – 200 мкм.

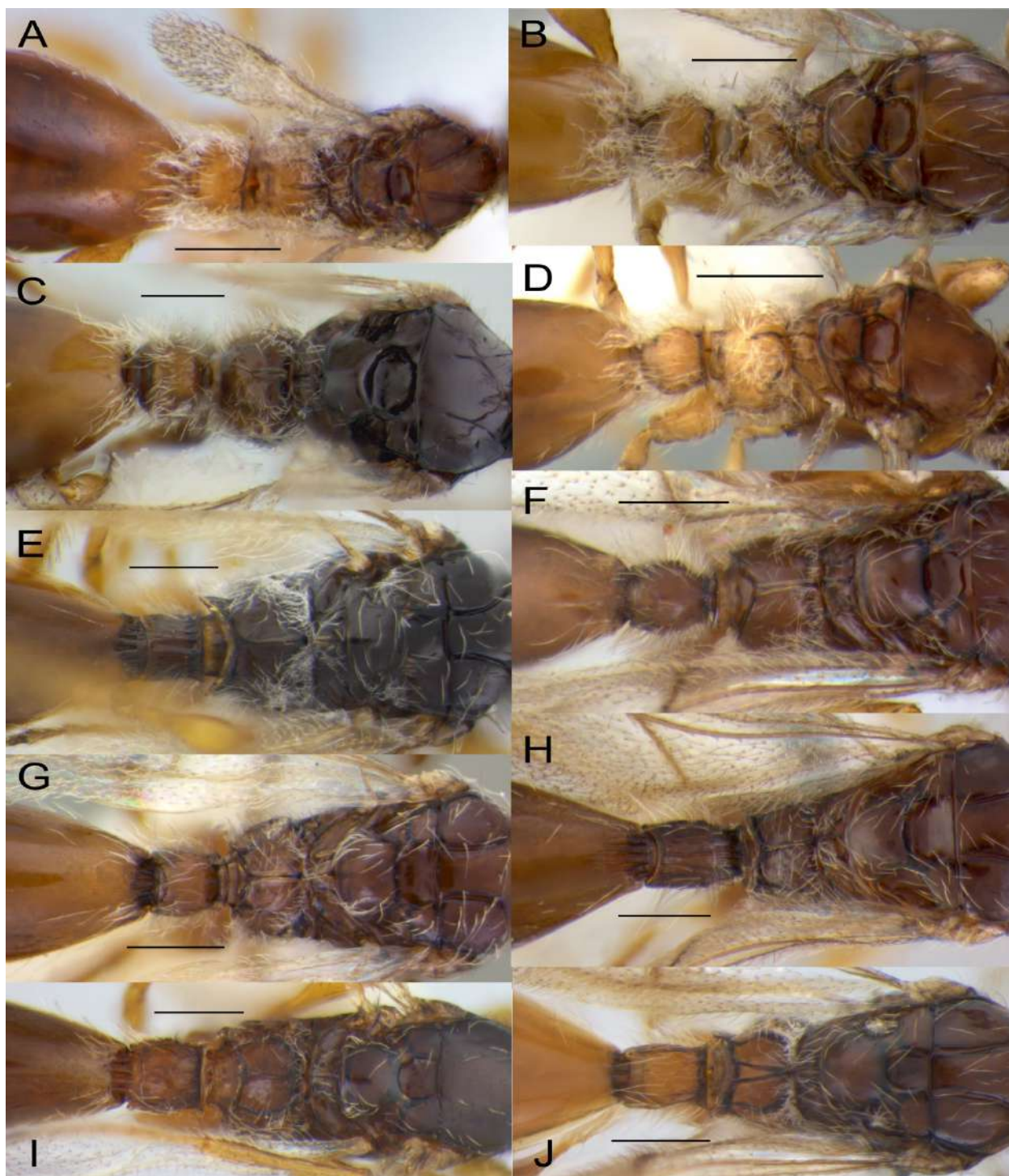


Рисунок 46 — Мезосома и основание метасомы (сверху) видов рода *Synacra*: А – *S. brachialis* (Nees), В – *S. sociabilis* (Kieffer), С – *S. incompleta* Buhl, D – *S. holconota* Kieffer, Е – *S. gigantea* Chemyreva et Kolyada, F – *S. tobiassi* Chemyreva et Kolyada, G – *S. atracta* Macek, H – *S. azepylpria* Chemyreva et Kolyada, I – *S. giraudi* Kieffer, J – *S. paupera* Macek. Масштабная линейка – 200  $\mu$ м.



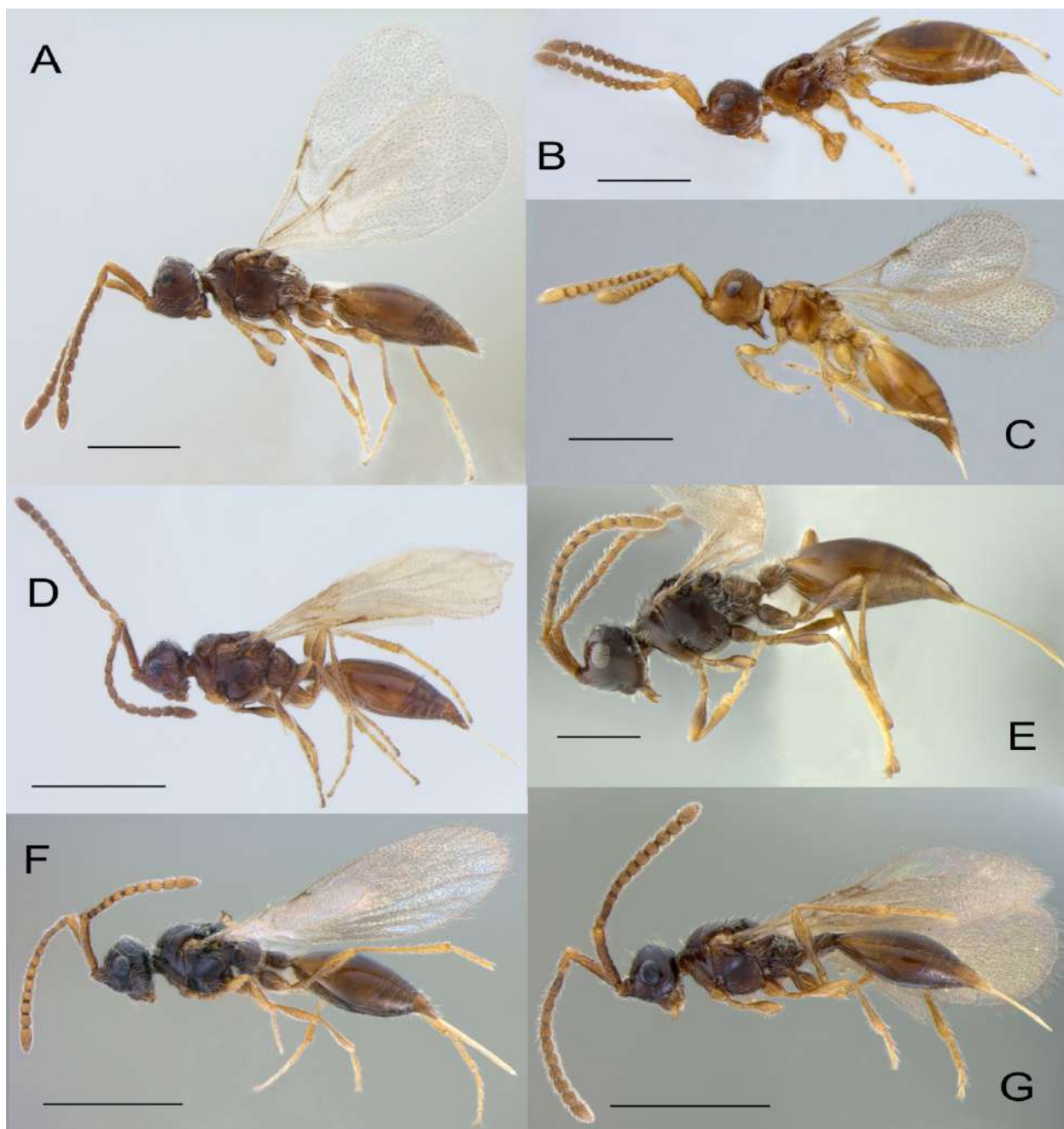


Рисунок 47 — Общий вид самок рода *Synacra*: А – *S. sociabilis* (Kieffer), В – *S. brachialis* (Nees), С – *S. holconota* Kieffer, D – *S. atracta* Macek, E – *S. incompleta* Buhl, F – *S. tobiasi* Chemyreva et Kolyada, G – *S. azerylopria* Chemyreva et Kolyada. Масштабная линейка: (А–С, Е) 500 мкм; (D, F, G) 1 мм.



Рисунок 48 — Общий вид самок рода *Synacra*, сверху (A) и сбоку (B–D): A – *S. giraudi* Kieffer, B – *S. compressigastra* Chemyreva et Kolyada, C – *S. pauper* Macek, D – *S. gigantea* Chemyreva et Kolyada. Масштабная линейка: (B, C) 500 µм; (A, D) 1 мм.

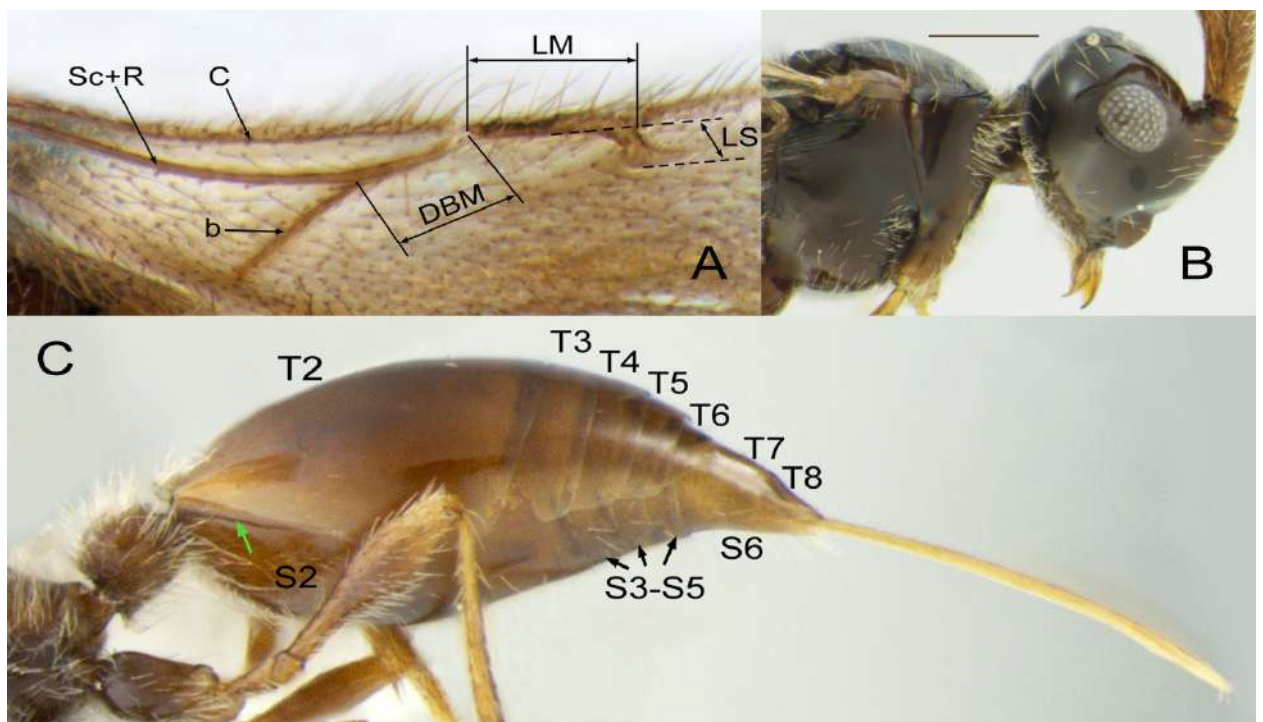


Рисунок 49 — *Synacra incompleta* Vuhl, самка: A – жилкование переднего крыла; B – голова и мезосома сбоку; C – метасома сбоку. Обозначения: b – базальная жилка, C – костальная жилка, DBM – дистанция между медиальной и базальной жилками, LM – длина медиальной жилки, LS – длина стигмальной жилки, Sc+R – субкостальная жилка, S2–S6 – стерниты, T2–T6 – тергиты, зеленая стрелка – белитоидная линия.