

На правах рукописи

**Чемырева
Василиса Григорьевна**

**ФАУНА И СИСТЕМАТИКА НАЕЗДНИКОВ ТРИБ SPILOMICRINI И PANTOLYTINI
(HYMENOPTERA: DIAPRIIDAE) РОССИИ**

1.5.14. Энтомология (биологические науки)

**АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Санкт-Петербург – 2021

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки
Зоологический институт Российской академии наук

Научный руководитель: доктор биологических наук
Белокобыльский Сергей Александрович

Официальные оппоненты: **Расницын Александр Павлович,**
доктор биологических наук, профессор, Федеральное
государственное бюджетное учреждение науки
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Российской академии наук, главный научный
сотрудник

Дубовиков Дмитрий Александрович,
кандидат биологических наук, Федеральное
государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего профессионального образования
Санкт-Петербургский государственный университет,
биологический факультет, доцент

Ведущая организация: Федеральный научный центр Биоразнообразия
наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного
отделения Российской академии наук

Защита состоится ... февраля 2022 г. в « ___ » часов на заседании диссертационного совета
24.1.026.01 на базе Зоологического института РАН по адресу: 199034, Санкт-Петербург,
Университетская наб., д. 1

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального
государственного бюджетного учреждения науки Зоологический институт Рос-
сийской академии наук <http://www.zin.ru/boards/24.1.026.01/theses.html>

Автореферат разослан « ___ » 2021 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

Овчинникова Ольга Георгиевна

Общая характеристика работы

Актуальность работы. Настоящее исследование посвящено изучению систематики, морфологии и видового разнообразия паразитических наездников триб *Spilomicrini* и *Pantolytini* фауны России и Палеарктики в целом. 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* – преимущественно мелкого размера паразитоиды с длиной тела от 1 до 4 мм. Большинство диаприид являются паразитами личинок (подсемейство *Belytinae*) и пупариев (подсемейство *Diapriinae*) двукрылых насекомых 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 *Muscetophilidae*, *Sciaridae* и, возможно, некоторыми другими близкородственными длинноусыми двукрылыми (*Diptera*, *Nematocera*).

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 мух – опасных вредителей сельского хозяйства [*Anastrepha* spp. (*Tephritidae*), *Hydrellia* spp. (*Ephidridae*), *Inopus rubriceps* (Macquart) (*Stratiomyidae*)]; некоторые паразитоиды (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).

Степень разработанности темы исследования. Триба *Spilomicrini* распространена всеветно и ее видовое разнообразие в Палеарктике по сравнению с другими регионами сравнительно невелико (по предположительным оценкам оно составляет немногим менее 100 видов), однако наибольшее число ее таксонов было описано именно из Палеарктики (Johnson, 1992). В тропических регионах, где спиломикрины наиболее многочисленны, они изучены крайне слабо и известные здесь виды были в основном описаны еще Ж.–Ж. Киффером (J.–J. Kieffer, 1857–1925) и А. Доддом (A.P. Dodd, 1896–1981) более 100 лет назад.

Триба *Pantolytini* изучена еще хуже. Достоверно известно, что кроме Палеарктики 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 всеветно. 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 у них четких диагностических признаков.

К настоящему времени лишь западноевропейская фауна большинства родов триб *Spilomicrini* и *Pantolytini* была ревизована Я. Мацеком (J. Macek) и может считаться удовлетворительно изученной. Для европейской части России опубликованы определительные таблицы родов и видов обсуждаемых триб (Козлов, 1978), в которых для фауны России были отмечены только 10 видов из трибы *Pantolytini* и 11 видов из трибы *Spilomicrini*. Лишь отдельные роды трибы *Spilomicrini* были изучены в Неарктике (Masner, 1991; Yoder, 2004), а в остальных регионах планеты эти группы целенаправленно не изучались и для них имеются лишь описания отдельных видов.

Цель и задачи работы. Цель настоящего исследования заключается в выяснении родового и видового разнообразия триб *Spilomicrini* и *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 триб *Spilomicrini* и *Pantolytini* фауны России, описание новых таксонов.

4. Выяснение особенностей географического распространения диаприид изучаемых триб в пределах Палеарктики.

Научная новизна исследования. Подготовлен самый полный список наездников-диаприид триб *Spilomicrini* и *Pantolytini* фауны Палеарктики с учетом впервые выявленного очень оригинального и обширного его восточнопалеарктического фаунистического комплекса. Всего в фауне России выявлено 103 вида, из них 38 видов выделены как новые для науки, из которых 33 уже описаны; кроме этого, для фауны России впервые приводится еще 39 видов, а для фауны Палеарктики — 2 вида. Предложена следующая новая родовая синонимия для 6 названий: *Spilomicrus* Westwood, 1832 = *Szelenioprionides* Szabó, 1974, **syn. n.**; *Idiotype* Förster, 1856 = *Eunuchopria* Szabó, 1961, **syn. n.**; *Synacra* Förster, 1856 = *Foeldia* Szabó, 1974, **syn. n.**; *Pantolyta* Förster, 1856 = *Acropiesta* Förster, 1856, **syn. n.**; *Acanosema* Kieffer, 1908 = *Cardiopsilus* Kieffer, 1908, **syn. n.**; *Anommatium* Förster, 1856 = *Erasikea* Szabó, 1961, **syn. n.** Впервые проведена ревизия родов *Spilomicrus* и *Idiotype* в объеме фауны Палеарктики. Выявлены 25 видовых синонимов, из которых 14 обнаружены в процессе ревизии рода *Spilomicrus* – самого крупного в трибе *Spilomicrini*. Подготовлены оригинальные иллюстрированные определительные таблицы триб подсемейства *Belytinae* и всех палеарктических родов и видов диаприид из триб *Pantolytini* и *Spilomicrini*; для каждого из выявленных в фауне России видов составлены подробные таблицы фотографий, иллюстрирующих все основные морфологические признаки. Впервые показаны главные эволюционные тенденции изменений основных морфологических структур диаприид изученных триб. Обоснована важность использования при диагностике родов трибы *Spilomicrini* особенностей сочленения стебелька брюшка с T2 и S2, а в диагностике триб подсемейства *Belytinae* – особенностей строения мезоплевр и метасомы имаго. В роде *Spilomicrus* достоверно показаны существенные различия между его дальневосточным и европейским фаунистическими комплексами: индекс сходства Чекановского-Сьеренсена и Шимкевича-Симпсона между этими комплексами равны соответственно 0.23 / 0.24.

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, таксономического состава и распространения. Приведенный самый полный к настоящему времени фаунистический список палеарктических диаприид из триб *Pantolytini* и *Spilomicrini* может использоваться в исследованиях, посвященных биоразнообразию России и Палеарктики в целом. Представленный в работе анализ преобразований основных морфологических структур и выявление эволюционных тенденций диаприид из изучаемых групп могут послужить основой для дальнейших филогенетических реконструкций в трибах *Pantolytini* и *Spilomicrini*, всего семейства *Diapriidae*, а также других групп наездников. Большую практическую ценность представляют впервые подготовленные полные оригинальные определительные таблицы палеарктических родов и видов с подробными иллюстрациями ко всем таксонам изученных триб. Такие таблицы, базирующиеся на современной классификации семейства, позволяют максимально точно диагностировать наездников данных таксономических групп и способствуют более

быстрому накоплению достоверной информации по их фауне, биологии и экологии. Данные о хозяевах, образе жизни и распространении диаприид могут быть полезны при использовании этих групп наездников для контроля вредителей и совершенствования биологических методов борьбы.

Положения, выносимые на защиту.

1. Наездники-диаприиды триб *Spilomicrini* и *Pantolytini* представляют собой одну из своеобразных и таксономически богатых групп палеарктических насекомых-энтомофагов. В самом крупном изученном роде *Spilomicrus* ярко проявляются существенные различия между его дальневосточным и европейским фаунистическими комплексами.

2. Анализ морфологических особенностей диаприид позволил обнаружить ряд надежных диагностических признаков для разделения подсемейства *Belytinae* на трибы и для разработки оригинальных определительных таблиц всех обнаруженных в фауне России родов и видов из триб *Spilomicrini* и *Pantolytini*.

3. Выявленные типы сочленения стебелька метасомы с синтергитом и синстернитом диаприид трибы *Spilomicrini* позволяют по новому взглянуть на направления эволюции метасомы у спиломикрин и оценить их значимость в построении родовой системы группы.

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 из большого числа литературных источников, в том числе оригинальные описания таксонов, ссылки на которые присутствуют в тексте. Достоверность всех опубликованных результатов исследования 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 Евроазиатских 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.).

Основные научные результаты диссертации опубликованы в 18 статьях, 16 из которых в изданиях, входящих в базы данных Scopus, Web of Science и рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 253 страницах и включает введение, 8 глав, заключение, выводы, список литературы и 3 приложения. Объем основного текста диссертации составляет 113 страниц, включая 25 таблиц рисунков и 9 таблиц данных; приложение № 1 включает аннотированный список всех (127) палеарктических видов изучаемых триб; приложение № 2 содержит определительные таблицы для диагностики всех видов *Pantolytini* и *Spilomicrini* России; приложение № 3 включает в себя 100 таблиц фотографий и рисунков, подробно иллюстрирующих почти все обнаруженные в фауне России виды. Список литературы включает 141 источник, из них 13 – на русском языке.

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 автором в лаборатории артропод Палеонтологического института РАН (Москва); я крайне признательна за такую уникальную возможность и содействие сотрудникам лаборатории артропод ПИН РАН. 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, А. И. Халаиму, К. И. Фадееву, Е. В. Целих, К. Г. Самарцеву и Д. Р. Каспаряну.

Автор очень благодарен доктору Любомиру Маснеру (Lubomir Masner) (Оттава) и доктору Яну Мацеку (Jan Macek) (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 Vaš) (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).

Содержание работы

1 Материалы и методы

Нами был проанализирован обширный материал – всего около 5300 экземпляров диаприид из трибы *Spilomicrini* и более 1500 из трибы *Pantolytini*, собранных в разных регионах России и сопредельных стран, а также, для ревизованных в объеме Палеарктики родов *Idiotype* и *Spilomicrus*, из многих стран Европы. 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, NHM), 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 коллег и обширные сборы автора с 2008 по 2019 гг. (около 1000 экз., из Белгородской, Самарской, Оренбургской и Челябинской областей, Краснодарского, Красноярского и Приморского краев, а также республики Бурятия). В качестве справочного и сравнительного материала использовались диаприиды из коллекции Музея естественной Истории (Лондон, Великобритания) и типовые материалы из целого ряда музеев Европы и Америки: всего их изучено более чем для 60 таксонов.

Сбор материала автором преобладающе производился кошением энтомологическим сачком и с помощью желтых тарелок (ловушек Мерике), которые ставились в районах исследования в количестве 50–200 штук. Материалы других коллекторов 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 по методике, разработанной В. А. Колядой.

Определение насекомых проводилось с помощью бинокулярного микроскопа Микромед–МС-2 Zoom. Фотографии были подготовлены на стереомикроскопе Leica M125 с 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 РАН и Зоологического музея МГУ, в Канадской национальной коллекции насекомых в Оттаве, Национальном музее истории университета в Тарту (Эстония, TUZ), Сельскохозяйственном университете Южного Китая (Гуандун, Китай), Музеях естественной истории в Лондоне и Будапеште, Народном музее в Праге и Музее естественной истории префектуры Канагава (Япония).

2 История изучения триб *Pantolytini* и *Spilomicrini*

В этой главе дан обзор истории изучения всего семейства Diapriidae от наиболее ранних упоминаний отдельных видов семейства (и исследованных триб), датированных началом XIX века (Westwood, 1832; Haliday, 1833), до самых последних исследований, посвященных этой группе. Подробно описан вклад в изучение диаприид, сделанный А. Фёрстером (A. Förster), В. Эшмедом (W. H. Ashmead), Ж.-Ж. Киффером (J.-J. Kieffer), А. П. Доддом (A. P. Dodd), Д. Никсоном (G. E. J. Nixon), В. Хелленом (W. Hellén), Б. Томшиком (B. Tomsik), М. А. Козловым, Л. Маснером (L. Masner), Я. Мацеком (J. Macek), Д. Ноттоном (D. Notton), П. Н. Булем (P. N. Buhl) и другими авторами.

На территории России семейство Diapriidae ранее изучалось лишь двумя специалистами (Козлов, 1966, 1971, 1975, 1978, 1994; Алексеев, 1979). В Определителе европейской части СССР М. А. Козлов приводит с территории России (с учетом позднее выявленной синонимии ряда таксонов видового ранга) 11 видов из 4 родов из трибы *Spilomicrini*: 2 вида *Entomacis*, 3 вида *Paramesius*, 5 видов *Spilomicrus* и 1 вид *Idiotypa*. В трибе *Pantolytini* им было указано в фауне России 10 видов из 5 родов: для рода *Acropiesta* – 2 вида; для *Pantolyta* – 3 вида; для *Acanosema* – 1 вид; для *Opazon* – 2 вида; для *Synacra* – 2 вида; представители родов *Acanopsilus*, *Anommatium*, *Cardiopsilus* и *Psilomma* в фауне России вообще не указывались. Позднее только 2 вида (один из рода *Spilomicrus*, другой из рода *Opazon*) были указаны для России другими исследователями (Macek, 1995; Notton, 1999).

До начала наших исследований очень слабо были затронуты изучением диаприиды Восточной Палеарктики. В определителе насекомых Дальнего Востока для этого семейства М. А. Козлов приводит только определительную таблицу родов, ссылаясь на слабую изученность здесь этой группы (Козлов, 1994). В то же время для фауны Японии и Приморского края России из триб *Pantolytini* и *Spilomicrini* указывалось только 3 вида рода *Spilomicrus* (Honda, 1969; Notton, 1999) и по 1 виду из родов *Paramesius* (Ashmead, 1904), *Synacra* (Macek, 1995) и *Pantolyta* (Козлов, 1978).

3 Образ жизни и трофические связи

Более 450 данных о хозяино-паразитных связях наездников-диаприид известно по литературным источникам, однако только в трети из них приведено видовое название паразитоида. В связи с этим достоверное указание хозяев диаприид имеется менее чем для 4% от общего числа описанных видов (Yoder, 2007). Лишь 7 указаний хозяев имеется для представителей трибы *Pantolytini*, два из которых (ассоциации с жуками семейства Scolytinae и заражение мухи *Musca domestica*), однозначно требуют подтверждения. Все же остальные указания относятся к длинноусым двукрылым. Кроме того, для 3 видов пантолитин отмечена их связь с муравьями, причем предпочтительными являются гнезда видов из родов *Lasius* F. (особенно *Lasius brunneus* Latr.) и *Formica* L. (Nixon, 1957; Hoffmeister, 1989; Macek, 1990, 1995; Chemyreva, Kolyada, 2020).

В отличие от *Pantolytini*, которые обычно заражают личинок своих хозяев, *Spilomicrini* являются эндопаразитоидами куколок мух, откладывая яйца непосредственно

в пупарии хозяев (Magnarelli, Anderson, 1980). Подавляющее большинство видов спиломикрин (из 15 с известными хозяино-паразитными связями) паразитируют на высших круглошовных мухах (*Schizophora*), и лишь изредка – на низших короткоусых (*Brachycera*). Среди длинноусых двукрылых (*Nematocera*) хозяевами спиломикрин (в частности видов рода *Entomacis*) считаются только относительно высокоспециализированные мокрецы (*Ceratorogonidae*).

Имеющиеся данные о стратегии паразитирования диаприид изучаемых триб свидетельствуют, что они являются одиночными первичными эндопаразитоидами. Однако, поскольку биология большинства видов не изучена, можно ожидать, что среди спиломикрин и пантолитин есть гregarные паразитоиды или факультативные гиперпаразитоиды, что достоверно известно для диаприид из других таксономических групп.

Преимагинальные стадии пантолитин и спиломикрин были изучены только для *Spilomicrus hemipterus* Marshall (кукольного паразитоида мух-пестрокрылок [*Tephritidae*]). Этот вид имеет яйца гименоцероидного типа и мандибулярный тип личинки первого возраста. Личинки второго и третьего возрастов похожи друг на друга, 12-сегментные и снабжены маленькими острыми мандибулами.

Только для одного вида из трибы *Spilomicrini* – *Spilomicrus hemipterus*, имеется подробное описание жизненного цикла (Hoffmeister, 1989). Среди *Pantolytini* подробно изучен только вид *Synacra pauper* Macek [личиночно-кукольный паразитоид *Bradysia difformis* Frey, 1948 (*Diptera: Sciaridae*)], однако для него морфология личинок не была изучена (Hellqvist, 1994).

4 Географическое распространение

Диаприиды имеют всесветное 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 стациям.

Географическое распространение видов триб *Spilomicrini* и *Pantolytini* имеют свои особенности. Для представителей трибы *Spilomicrini* в северном полушарии четко прослеживается резкое увеличение видового и родового разнообразия с севера на юг. Для представителей же трибы *Pantolytini* подобная закономерность не наблюдается; более того, некоторые роды трибы (*Opazon*, *Pantolyta*) наиболее типичны для северных регионов умеренной зоны, и их разнообразие не увеличивается или лишь незначительно увеличивается к более низким широтам.

В связи с тем, что диаприиды часто являются олигофагами или даже полифагами, при выделении типов ареалов в Палеарктике за основу были взяты крупные ареалогические подразделения, предложенные Городковым (1984) с небольшими модификациями.

4.1 Географическое распространение видов трибы *Pantolytini*

На данный момент только один внеголарктический род *Masnerosema* Sundholm, 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 *Anommatium* и *Psilomma*, а также небольшие роды *Acanopsilus* и *Psilomma*), либо являются голарктическими (*Acanosema*, *Opazon*, *Polypeza*, *Pantolyta* и *Synacra*). Однако в роде *Synacra* известен один вид *S. pauper* Macek, вероятно, являющийся синантропным и, скорее всего, имеющий всесветное (вслед за человеком) распространение.

Анализ распространения 55 известных из Палеарктики видов пантолитин позволил выявить 3 группы и 10 типов ареалов (рисунок 1).

4.2 Географическое распространение видов трибы Spilomicrini

Почти 24 рода и более 250 видов спиломикрин описаны из всех зоогеографических областей, однако реальное их число в трибе явно занижено, поскольку тропические регионы Земли изучены крайне слабо. Нами проанализировано распространение 72 известных в Палеарктике видов спиломикрин, в результате чего также выделены 3 группы и 12 типов ареалов (рисунок 1).

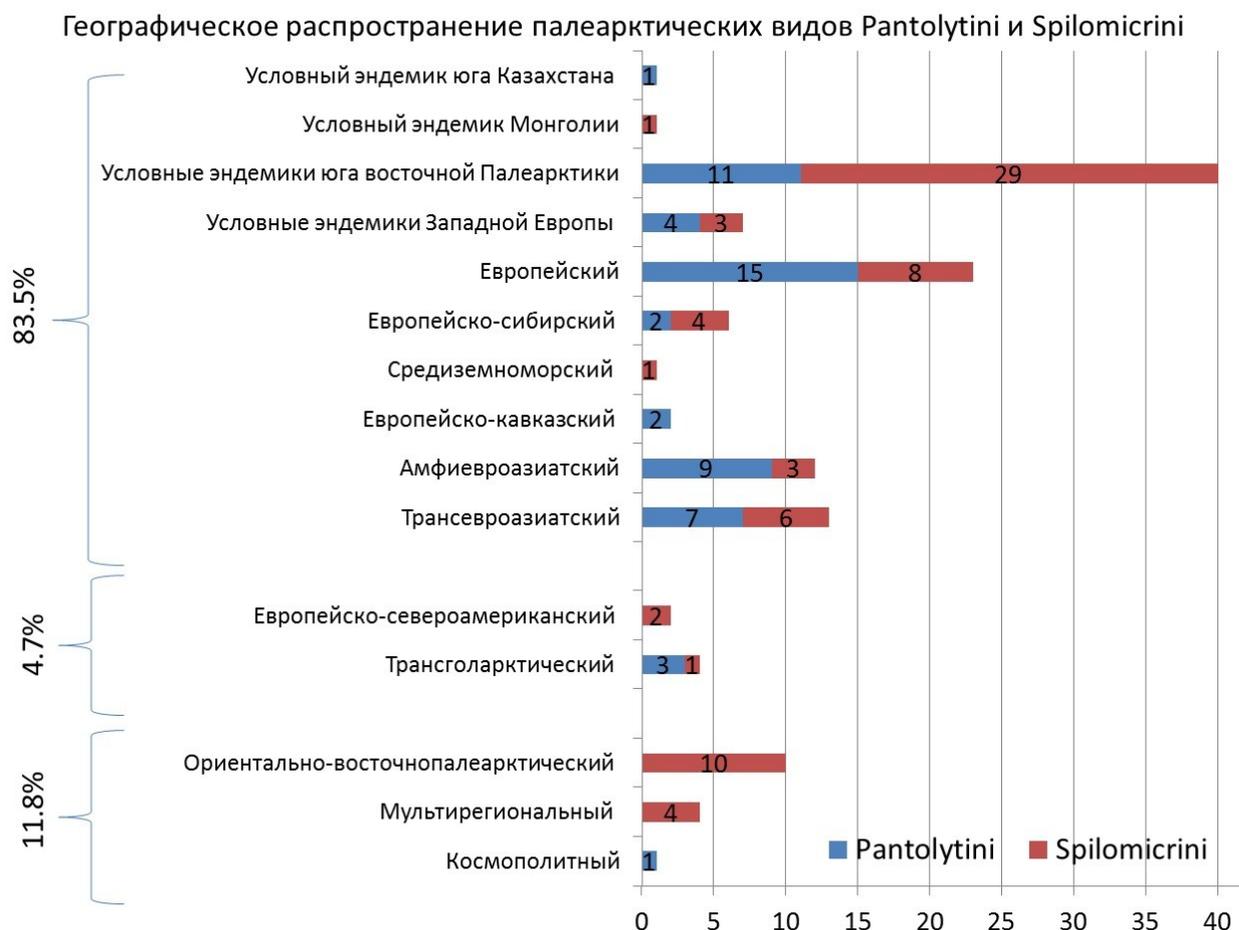


Рисунок 1 — Географическое распространение палеарктических видов триб Spilomicrini и Pantolytini.

На основании приведенных в этом разделе данных о географическом распространении всех палеарктических видов диаприид из триб Pantolytini и Spilomicrini (55 и 72 вида соответственно), можно сделать вывод о преобладании в Палеарктике видов с европейскими (23 вида), трансевразийскими (13) и амфиевразийскими (12) ареалами, однако подавляющее большинство видов (40) – пока еще являются условными эндемиками юга Восточной Палеарктики или даже юга Дальнего Востока России (рисунок 1).

Таблица 1 – Список таксонов триб Spilomicrini и Pantolytini фауны России

- | | | |
|---|---------------------------------------|---|
| Триба Spilomicrini | | 3. * <i>E. hajeki</i> Macek, 2000 |
| I. Entomacis Förster, 1856 | | 4. *** <i>E. kasparyani</i> Chemyreva, 2014 |
| 1. ** <i>E. balloona</i> Rajmohana et Narendran, 2006 | 5. * <i>E. penelope</i> Nixon, 1980 | |
| 2. * <i>E. graeffei</i> Kieffer, 1909 | 6. <i>E. perplexa</i> (Haliday, 1857) | |

7. *E. platyptera* (Haliday, 1857)
II. Idiotypa Förster, 1856
8. **I. maritima* (Haliday, 1833)
9. **I. mariae* Gregor, 1939
10. *I. nitens* (Szabó, 1961)
III. Paramesius Westwood, 1832
11. *P. belytoides* Marshall, 1867
12. **P. brachypterus* Thomson, 1858
13. *P. crassicornis* Thomson, 1858
14. ****P. janmaceki* Chemyreva et Kolyada, 2018
15. ****P. ocampus* Chemyreva et Kolyada, 2018
16. ****P. primorus* Chemyreva et Kolyada, 2018
17. *P. rufipes* (Fonscolombe, 1832)
18. ****P. spiracularis* Chemyreva et Kolyada, 2018
IV. **Pentapria Kieffer, 1905
19. ****P. ambiptera* Chemyreva et Kolyada, 2013
20. ****P. grebennikovi* Chemyreva et Kolyada, 2013
V. Spilomicrus Westwood, 1832
21. **S. abnormis* Marshall, 1868
22. **S. annulicornis* Kieffer, 1911
23. ****S. carinaduplis* Chemyreva, 2021
24. *S. bipunctatus* Kieffer, 1911
25. ****S. comatus* Chemyreva, 2015
26. *S. compressus* Thomson, 1858
27. **S. crassiclavus* Kieffer, 1911
28. ****S. diversus* Chemyreva, 2021
29. **S. flavipes* Thomson, 1858
30. *S. formosus* Jansson, 1942
31. **S. hemipterus* Marshall, 1868
32. *S. integer* Thomson, 1858
33. ***S. kumaonensis* Rajmohana et Narendran, 2006
34. ****S. latus* Chemyreva, 2021
35. ****S. leleji* Chemyreva, 2016
36. ****S. lubomasneri* Chemyreva, 2015
37. **S. lusitanicus* (Kieffer, 1910)
38. **S. magnus* Kim et Lee, 2016
39. ****S. metopotrypus* Chemyreva, 2018
40. **S. modestus* Tomsik, 1947
41. *S. nigriclavus* Marshall, 1868
42. ****S. notaulus* Chemyreva, 2015
43. ****S. nottoni* Chemyreva, 2015
44. ****S. pilosiventris* Chemyreva, 2015
45. ****S. sergeyi* Chemyreva, 2015
46. *S. stigmatalis* Westwood, 1832
47. ****S. tentorialis* Chemyreva, 2018
48. ****S. transversus* Chemyreva, 2018
49. ****Spilomicrus* sp. 1.
50. ****Spilomicrus* sp. 2.
51. ****Spilomicrus* sp. 3.
52. ****Spilomicrus* sp. 4.
53. ****Spilomicrus* sp. 5.
- Труба Pantolytini**
VI. *Acanosilus Kieffer, 1908
54. **A. heterocerus* (Haliday, 1857)
55. ****A. comadensis* Chemyreva et Kolyada, 2021
56. ****A. minimus* Chemyreva et Kolyada, 2021
VII. Acanosema Kieffer, 1908
57. ****A. dentigastrum* Chemyreva et Kolyada, 2020
58. ****A. epicnemium* Chemyreva et Kolyada, 2021
59. *A. nervosum* (Thomson, 1858)
60. **A. rufum* Kieffer, 1980
61. ****A. setigerum* Chemyreva et Kolyada, 2021
62. **A. tenuicornis* (Kieffer, 1909)
VIII. *Anommatium Förster, 1856
- **A. ashmeadi* Mayr, 1904
- IX. Opazon** Haliday, 1857
64. *O. apertum* (Kieffer, 1908)
65. *O. frigidum* Macek, 1995
66. **O. incrassatum* (Thomson, 1858)
67. *O. parvulum* (Haliday, 1857)
X. *Psilomma Förster, 1856
68. ****P. calaris* Chemyreva et Kolyada, 2021
69. **P. dubia* Kieffer, 1908
70. **P. fuscicornis* Kieffer, 1908
71. **P. fusciscapis* Förster, 1861
XI. Polypeza Förster, 1856
72. *P. ciliata* (Thomson, 1858)
73. **P. dalgaardii* Buhl, 1992
XII. Pantolyta Förster, 1856
74. *P. atracta* Förster, 1861
75. ****P. dichromia* Chemyreva et Kolyada, 2021
76. ****P. elegans* Chemyreva et Kolyada, 2019
77. *P. flaviventris* (Thomson, 1858)
78. **P. flexinervis* (Macek, 1998)
79. **P. hadrosoma* Macek, 1993
80. **P. macrocera* (Thomson, 1858)
81. **P. marginalis* (Kieffer, 1909)
82. ****P. melniki* Chemyreva et Kolyada, 2021
83. **P. micans* (Macek, 1998)
84. **P. nigrocincta* (Kieffer, 1909)
85. **P. nitida* (Thomson, 1858)
86. **P. nixonii* Macek, 1993
87. *P. pallida* Kieffer, 1908
88. **P. pseudosciarivora* (Macek, 1998)
89. **P. radialis* (Hellén, 1964)
90. *P. rufiventris* Kieffer, 1909
91. **P. sciarivora* (Kieffer, 1907)
92. *P. semirufa* Kieffer, 1908
93. **P. seticornis* (Kieffer, 1910)
94. ****P. simplicior* Chemyreva et Kolyada, 2021
XIII. Synacra Förster, 1856
95. **S. atracta* Macek, 1995
96. ****S. azepylopria* Chemyreva et Kolyada, 2020
97. *S. brachialis* (Nees, 1834)
98. ****S. compressigastri* Chemyreva et Kolyada, 2020

99. ****S. gigantea* Chemyreva et Kolyada, 2020 102. **S. pauper* Macek, 1995
 100. **S. giraudi* (Kieffer, 1910) 103. *S. sociabilis* (Kieffer, 1904)
 101. **S. holconota* Kieffer, 1910

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

4.3 Сравнение фаун наиболее изученных родов трибы *Spilomicrini*

Поскольку фауна родов *Spilomicrus* и *Entomacis* на данный момент ревизована в Неарктике (Masner, 1991; Yoder, 2004) и для большинства регионов Палеарктики, включая Японию (Chemyreva, 2015a, 2015b, 2015c, 2018) и отдельные регионы Китая (Chemyreva, Xu, 2018), нам представляется возможным проанализировать и сравнить их с использованием коэффициентов фаунистического сходства Чекановского-Сьеренсена [K_{cs}] и Шимкевича-Симпсона [K_s] (таблицы 2 и 3).

Таблица 2 – Сходство видового состава рода *Entomacis* (левая нижняя часть таблицы – коэффициенты K_{cs} / K_s ; правая верхняя часть – число общих видов)

	Европа	ДВ России	Япония	Ю. Китай	Неарктика
Европа		4	4	4	1
ДВ России	0.73 / 0.80		6	6	1
Япония	0.50 / 0.80	0.71 / 1.00		11	1
Ю. Китай	0.47 / 0.80	0.67 / 1.00	0.96 / 1.00		1
Неарктика	0.08 / 0.20	0.08 / 0.17	0.07 / 0.09	0.07 / 0.08	

Для рода *Entomacis* фауны Европы и Дальнего Востока России имеют высокие коэффициенты сходства ($K_{cs}=0.73$), в то время как фауны Японии и Южного Китая отличаются сильнее от европейской по причине бóльшего их видового разнообразия, однако 4 из 5 известных европейских видов рода распространены во всех вышеуказанных регионах от Европы до Южного Китая.

Таблица 3 – Сходство видового состава *Spilomicrus* (левая нижняя часть таблицы – коэффициенты K_{cs} / K_s ; правая верхняя часть – число общих видов)

	Европа	ДВ России	Япония	Неарктика
Европа		5	2	3
ДВ России	0.22 / 0.24		12	1
Япония	0.10 / 0.11	0.55 / 0.63		1
Неарктика	0.14 / 0.14	0.04 / 0.05	0.05 / 0.05	

Выявляется существенное отличие дальневосточной и японской фаун *Spilomicrus* от европейской, коэффициент их сходства K_{cs} равен 0.22, а коэффициент сходства японской и европейской фауны даже ниже чем европейской и неарктической. Такое явное отличие между его западнопалеарктическим и восточнопалеарктическим фаунистическими комплексами можно объяснить их сравнительно независимым происхождением от представителей тропических и субтропических регионов, поскольку большинство видов этого рода приурочены к теплым и влажным местам обитания.

5 Морфология имаго наездников семейства Diapriidae

В разделе на основе литературных сведений (Eady, 1974; Тобиас, 1978; Naumann, 1982, 1988; Masner, 1961; 1991; Yoder, 2004; Yoder et al., 2010) и собственных данных (Chemyreva, 2015a, 2018, 2021a, 2021b; Chemyreva, Kolyada, 2013, 2019, 2020, 2021a, 2021b) рассмотрены основные особенности строения диаприид: головы и ее придатков, мезосомы и ее придатков, метасомы и генитального аппарата, скульптуры и опушения, а также окраски. Отдельно рассмотрены особенности морфологии диаприид триб Pantolytini и Spilomicrini.

6 Основные направления эволюционных преобразований морфологических структур диаприид

6.1 Эволюционные преобразования в трибе Pantolytini

У видов трибы Pantolytini четко прослеживаются изменения формы головной капсулы. В качестве исходного состояния, вероятнее всего, следует считать округлую или овальную форму головы (вид сверху или 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 обеих подтрибах (Pantolytina и Psilommina) можно наблюдать сходные тенденции изменения формы головной капсулы – ее удлинение в переднезаднем направлении и сильное выдвигание вперед антеннального выступа, а также удлинение головы в дорсовентральном направлении, которое приводит к удлинению лица из-за удлинения щек и формирования ротового конуса (рисунок 2).



Рисунок 2 — Строение головы Pantolytini (вид спереди): А – *Pantolyta sciarivora*; В – *P. elegans*; С – *Opazon frigidum*; D – *O. apertum*.

Форма мандибул может изменяться от почти плоских и прижатых к головной капсуле, через изогнутые и неприжатые к головной капсуле до совсем прямых и длинных мандибул, формирующих «клюв» (рисунок 2). Клювовидные мандибулы имеют более трети палеарктических видов пантолитин. Подобные мандибулы встречаются и в других группах диаприид: у видов из родов *Psilus* Panzer (рисунок 3D), *Coptera* Say и *Calogalesus* Kieffer (Diapriinae, Psilini), а также у части видов из родов *Basalys* Westwood и *Trichopria* Ashmead (Diapriinae, Diapriini). Адаптивное значение этого признака почти не обсуждается в литературе, однако эксперименты с *Coptera haywardi* (Ogloblin) показали, что эти наездники способны заражать пупарии мух-хозяев *Anastrepha* spp. (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) (рисунок 3A–D) – паразитоидов пупариев мух (Nielsen, Buffington, 2011). Известны и другие группы наездников с аналогичным строением головы

и мандибул, например виды рода *Gnathoceraphron* (Ceraphronidae) и *Encyrtoscelio* Dodd (Scelionidae) (рисунок 3Е–Н). Возможно, эти яйцееды также используют длинные мандибулы и выросты на голове для копания почвы в поисках спрятанных кладок яиц, а также для того, чтобы выбираться из-под земли после их выхода из яиц хозяина. Интересно, что при анализе подобных особенностей у мимарид рода *Eubroncus* Yoshimoto, Kozlov et Trjapitzin было предположено, что мандибулы такой формы необходимы этим яйцеедам для их выхода из яиц с прочным хорионом (Trjapitsyn, Berezovskiy, 2002). Однако, по нашему мнению, этим сложно объяснить появление у них сильно выраженного антеннального выступа с острым краем перед торулями (рисунок 3И). Некоторые наездники с клювовидными мандибулами имеют нехарактерный для группы сильно развитый антеннальный выступ (Figitidae и Mymaridae) с дополнительными заостренными кутикулярными выростами на лице, темени или антеннальном выступе. В том же случае, когда антеннальный выступ не формируется (у представителей сем. Ceraphronidae и Scelionidae), такие выступ и гребни образуются на вершине головы.

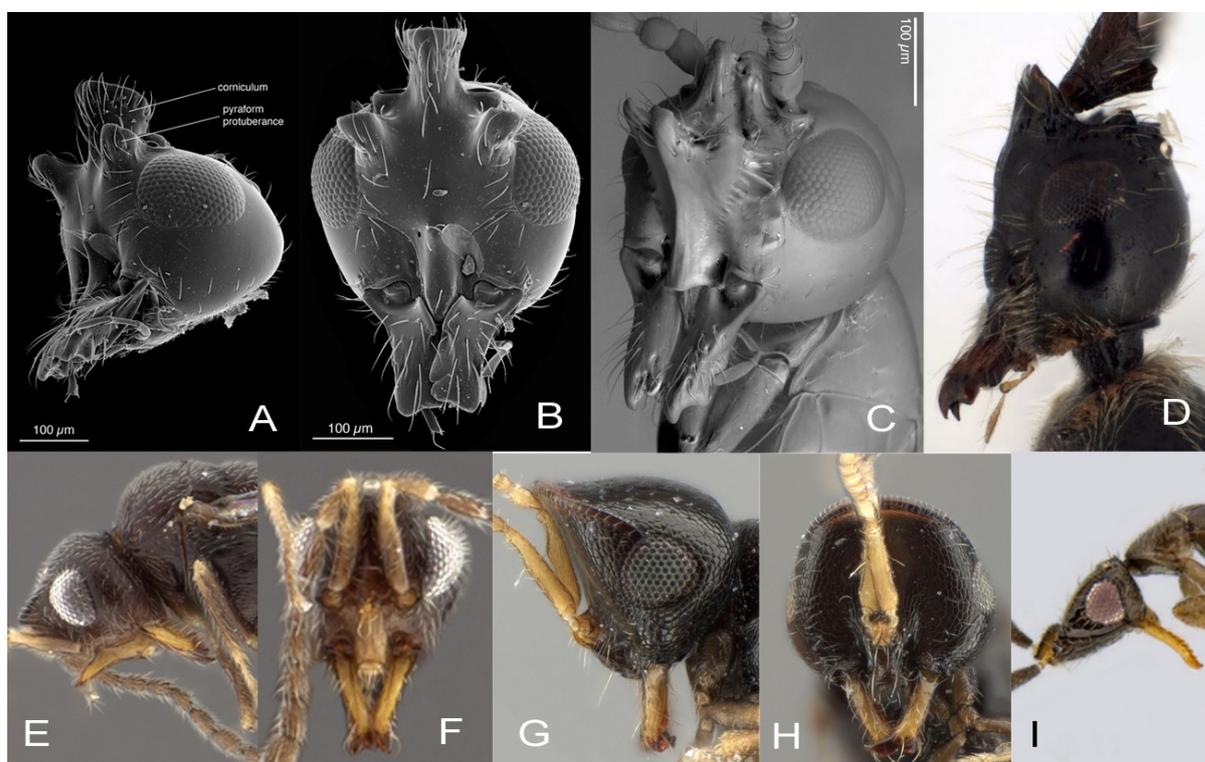


Рисунок 3 — Строение головы (А, С – вид спереди и сбоку; В, F, H – вид спереди; D, E, G, I – вид сбоку). А, В – *Stentorceps*; С – *Nanoctulhu*; D – *Psilus*; E, F – *Gnathoceraphron*; G, H – *Encyrtoscelio*; I – *Eubroncus* (А и В по Nielsen, Buffington, 2011; С по Buffington, 2012; E–H автор Simon van Noort, источник <http://www.waspweb.org>; I по Kim et al., 2017).

Однако обсужденные аналогии в строении головы и мандибул в разных группах наездников не полностью сопоставимы с широко распространенным явлением формирования клювовидных мандибул у представителей трибы Pantolytini, поскольку у последних, как правило, 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.

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 *Anommatium* (Pantolytini) и *Synacra* (Psilommina)]. Однако такой переход к обитанию в подстилке или муравейнике не обязательно сопровождается уменьшением числа сегментов антенн [род *Acanosema* (Psilommina)].

Жилкование крыльев Pantolytini изменяется от типичного для диаприид подсемейства Belytinae (рисунок 4А), до сильно редуцированного (рисунок 4В).

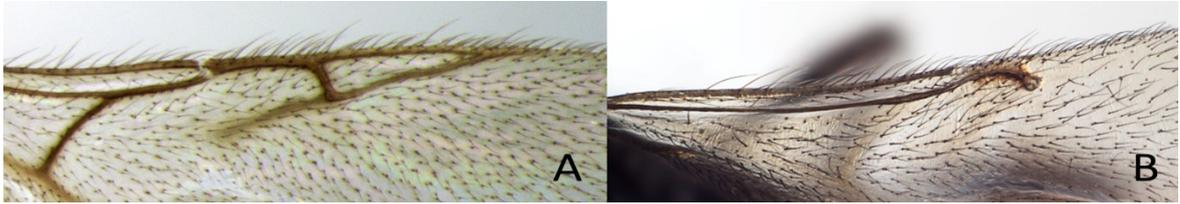


Рисунок 4 — Особенности жилкования *Acropiesta* sp. (А) и *Masnerosema* sp. (В).

В ряде таксонов подтрибы Psilommina (вероятнее всего это мирмекофильные виды) наблюдаются морфологические изменения формы, опушения и скульптуры стебелька брюшка. Стебелек из цилиндрического и скульптурированного модифицируется в сторону гладкого, сильно выпуклого и медиально расширенного. В таком случае опушение стебелька латерально и вентрально становится более густым, длинным и спутанным.

У большинства диаприид яйцеклад очень короткий и не превышает трети длины самой метасомы (без стебелька). Однако представители трибы Pantolytini характеризуются сильно удлинненным яйцекладом и, как следствие, модифицированной метасомой самок, что можно рассматривать как таксономически очень важную, вероятнее всего, синапоморфию трибы в целом. Важной особенностью трибы, возникшей вследствие наличия длинного яйцеклада, следует рассматривать удлинение и сжатие с боков последних сегментов метасомы самок (рисунок 5С, Е). У самок подтрибы Psilommina основание яйцеклада сильно сдвинуто вперед к основанию брюшка, где оно помещается в карман синстернита (рисунок 5Е, красная стрелка). У самок подтрибы Pantolytina подобного кармана нет, и длинный яйцеклад частично расположен открыто (рисунок 5С).



Рисунок 5 — Особенности строения мезосомы (В, D) и метасомы (А, С, Е) диаприид: А – *Belyta* sp.; В – *Aclista* sp.; С – *Pantolyta* sp.; D – *Synacra* sp.; Е – *Acanosema* sp. Обозначения: зеленые стрелки – белитоидная линия (А, С); красная стрелка – карман синстернита (Е); **mpp** – мезоплевральная ямка (В).

Подавляющее большинство видов пантолитин сравнительно слабо 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*.

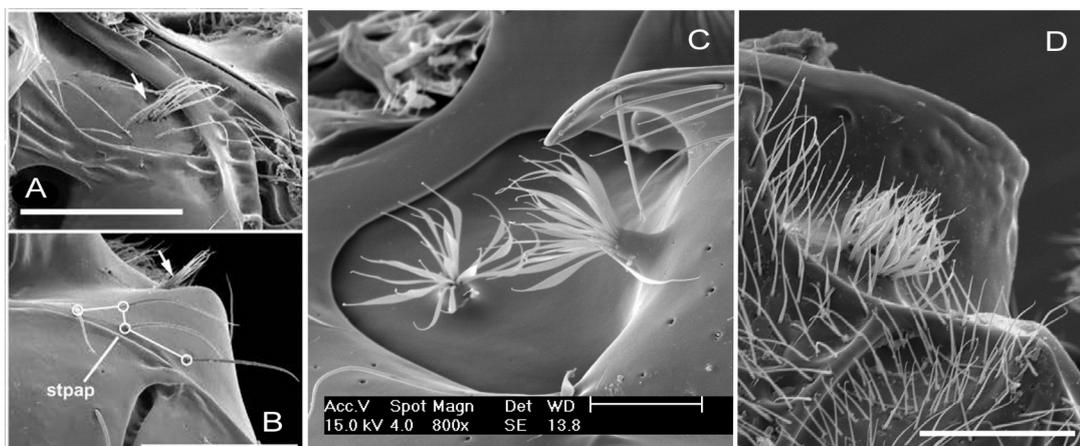


Рисунок 6 — Пучки щетинок на теле Diapriidae. А, В – пучки щетинок; С, D – бугорки с пучками щетинок (А, В, D по Yoder, 2004; С – по В. Коляде).

Важный признак в опушении пантолитин – наличие пучков щетинок на различных частях тела (рисунок 6). Существует предположение, что в основании подобных пучков щетинок открываются протоки кутикулярных желез, поскольку у свежепойманных насекомых между этими волосками можно видеть капельку жидкости (вероятно секрета железы) (В. Коляда, личное сообщение). Вероятно секрет, выделяемый такими пучками щетинок, может служить диаприидам для отпугивания клещей. Такое предположение возникает по причине расположения пучков в наиболее излюбленных для прикрепления клещей участках тела, а места обитания многих хозяев диаприид (лесная подстилка) изобилуют клещами. Также следует отметить, что виды, имеющие мирмекофильный облик и достоверно найденные в муравейниках, лишены подобных структур независимо от размера паразитоида. Исходя из выдвинутого нами выше предположения, подобное можно объяснить тем, что обитателям муравейников нет необходимости тратить на отпугивающие клещей секреты, так как об этом могут позаботиться сами муравьи.

Кроме перечисленных выше направлений в изменениях морфологии пантолитин прослеживаются и некоторые другие, в том числе латеральное сжатие отделов тела и общая пумилизация размеров тела наездников.

6.2 Эволюционные преобразования в трибе *Spilomicrini*

В трибе *Spilomicrini* можно проследить несколько направлений преобразований структур головы. Наиболее типично для спиломикрин в целом является строение головы сходное с таковой у видовой группы *Spilomicrus stigmatalis* [округлая и немного поперечная при виде сверху голова, с умеренно выступающим антеннальным выступом, развитыми тенториальными ямками, неглубокими и полными скуловыми швами и небольшим и слабовыпуклым клипеусом примерно равным по ширине и высоте и немного удлиненными, почти равнозубыми, прямыми мандибулами, прижатыми к голове] (рисунок 7B). У видов рода *Idiotype* и видовой группы *Spilomicrus formosus* происходит уменьшение размеров клипеуса и сглаживание эпистомального шва до его полного исчезновения, их плевростомы сближаются, а мандибулы сильно укорачиваются и становятся у отдельных видов короче собственной высоты (рисунок 7A). Виды рода *Spilomicrus* близкие к *S. compressus* имеют сильно поперечную (вид спереди) голову с широким клипеусом, сильно раздвинутыми плевростомами и длинными прямыми мандибулами, которые прижаты к голове (рисунок 7C). Похожие преобразования

(расширение во фронтальной плоскости головы, удлинение и уплощение мандибул и расширение плевростом) также наблюдаются и в другой группе очень близких на наш взгляд видов – *Spilomicrus sergeyi* и *Nigropria compressa*, однако клипеус у видов данной группы остается слабопоперечным (рисунок 7D), а у *N. compressa* даже значительно уменьшается в размерах. Сходные особенности в строении головы можно наблюдать у видов рода *Pentapria* (рисунок 7E). Почти все виды этого рода обладают уплощенной и поперечной головой, расширенными плевростомами и прямыми, удлиненными и равнозубыми мандибулами.

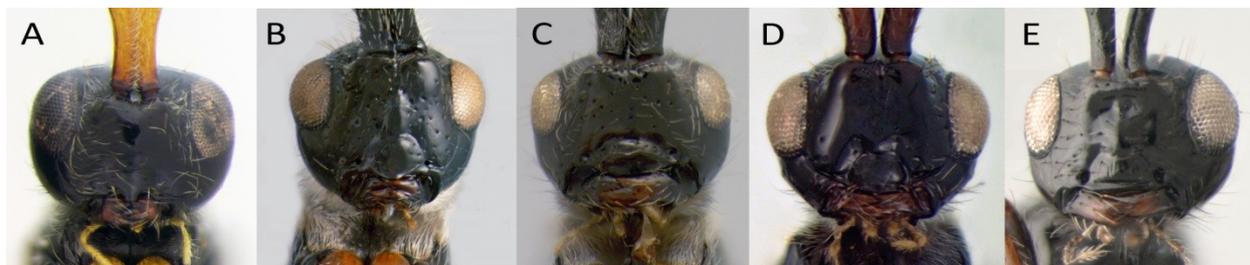


Рисунок 7 — Особенности строения головы Spilomicrini: А – *Spilomicrus formosus*; В – группа *S. stigmatalis*; С – *S. compressus*; D – *S. sergeyi*; E – *Pentapria* sp.

Аналогичные изменения в строении головы у двух вышеупомянутых групп видов рода *Spilomicrus* и у видов рода *Pentapria* объясняются общими тенденциями к сильному уплощению всего тела, что, несомненно, является экологической адаптацией, хотя никаких сведений по биологии и экологии этих групп все еще нет. Не возникает особых сомнений в том, что сходные эволюционные состояния признаков в этих группах являются примерами гомоплазий, возникших по причине адаптации к аналогичным экологическим условиям.

Одним из направлений преобразования антенн спиломикрин является формирование четко выраженной булавы и видоизменение её члеников – они становятся сильно уплощенными снизу, где появляются большие поля коротких вкусовых сенсилл и намечается дорсальное смещение сочленений между сегментами.

В Палеарктике максимально полное жилкование сохраняется у видов *Idiotype* (рисунок 8А). В свою очередь, у большинства палеарктических видов спиломикрин базальная, кубитальная и постмаргинальная жилки полностью исчезают (рисунок 8В). В случае более глубокой редукции изменяется костальная жилка – она бывает развита наполовину (рисунок 8В), может быть не полой внутри или совсем отсутствовать (многие виды рода *Entomacis*).

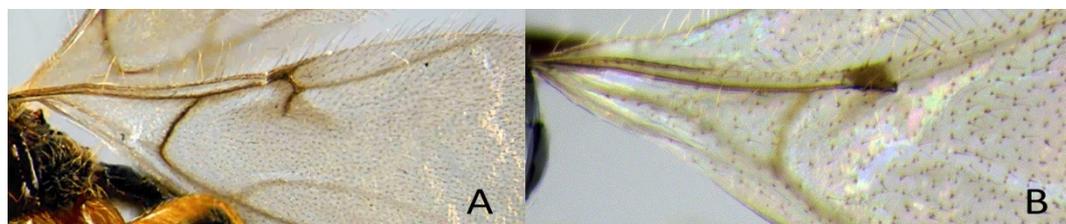


Рисунок 8 — Особенности жилкования передних крыльев Spilomicrini: А – *Idiotype* sp.; В – *Spilomicrus* sp.

Ноги подавляющего большинства спиломикрин стройные и без заметных отличий от таковых в других группах паразитических перепончатокрылых. Только у части видов рода *Spilomicrus* вторично исчезает отчленение вертлужков на задних ногах, а у видов *S. comatus*, *S. sergeyi* и всех видов рода *Pantapria* они не отчленены полностью на всех парах ног. Значительные преобразования ног наблюдаются у видов близких к *Spilomicrus compressus*: у них бедра самок (а иногда и самцов) сильно расширены от самого

основания, а на их внутренней поверхности имеется гладкое и голое углубление, или даже глубокий желоб. Когда насекомое подгибает ноги, то их голени укладываются в эти ямки и желобки на бедрах. Снаружи бедра снабжены крепкими, отстоящими и направленными назад щетинками. Вероятно, с такими поджатыми ногами самки могут более успешно проникать в узкие щели и ходы при поиске хозяев.

Особенности строения оснований T2 и S2 наиболее важны и удобны в родовой диагностике спиломикрин. Только для 2 групп (род *Idiotype* и группа видов рода *Spilomicrus* близких к *S. pilosiventris*) характерно присутствие глубоких и обильно опушенных борозд в основании T2 и S2. При этом в основании синтергита и синстернита нет щелей, и их передние края сохраняют целостность (рисунок 9). При таком строении T2 и S2 плотно охватывают стебелек метасомы сзади за счет формирования глубоких складок (I тип сочленения). Возможно, что благодаря складчатой структуре оснований синтергита и синстернита увеличивается упругость сочленения T2 и S2 со стебельком, поэтому щели на переднем крае T2 и S2 не формируются.

Несколько иначе устроено сочленение T2 и S2 со стебельком метасомы у видов из родов *Entomacis* и *Paramesius* (II тип сочленения). У этих наездников складки в основании синтергита и синстернита разглаживаются, но формируется центральная щель в основании T2 (рисунок 9). У видов рода *Entomacis* состояние этого признака является промежуточным, так как у большинства его видов по бокам синтергита и в основании синстернита все еще сохраняются неглубокие складки, хотя центральная щель в основании T2 уже сформирована (рисунок 9). Подобным образом выглядит сочленение стебелька метасомы с T2 и S2 у видов рода *Pentapria* и многих других внепалеарктических родов. У видов *Paramesius* основания синтергита и синстернита очень плотно облегают стебелек сзади, все складки на T2 и S2 разглаживаются, но вместо этого формируются 3 или 2 щели (разрывы) в основании синтергита (рисунок 9). Возможно, в данной конструкции за счет сформированных разрывов у переднего края T2 улучшается эластичность сочленения стебелька с синтергитом и синстернитом.

Последний тип сочленения (III тип) характерен для подавляющего большинства видов рода *Spilomicrus* (кроме группы видов близких к *S. pilosiventris*, о которой уже говорилось ранее). Основание T2 у спиломикрусов свободно налегает на стебелек сзади, не имеет складок и разрывов, абсолютно гладкое и без щелей (рисунок 9). Основание синстернита также гладкое и без щелей, но с глубокой дугообразной выемкой на его переднем крае. Выемка переднего края S2, скорее всего, увеличивает степень свободы движения задней части метасомы относительно стебелька.

Из трех перечисленных типов сочленения стебелька метасомы с синтергитом и синстернитом исходным следует признать I тип сочленения (представлен в роде *Idiotype* и в группе видов близких к *S. pilosiventris*). Подобный тип сочленения характерен для большинства видов наиболее архаичной в подсемействе Diapriinae трибы Psilini, а также встречается у отдельных таксонов подсемейства Velytinae (например, в роде *Lyteba* Thomson). Этот исходный тип сочленения, скорее всего, преобразовывался в двух направлениях: от первого ко второму типу сочленения и от первого к третьему. Факт первого направления преобразования подтверждается наличием (сохранением) переходных состояний. Переходные формы, подтверждающие переход от первого к третьему типу сочленения, пока не обнаружены, но в пользу выдвинутой гипотезы может свидетельствовать наличие внутри рода *Spilomicrus* примитивной группы видов близких к *S. pilosiventris*, имеющей первый тип сочленения, в то время как для всех остальных видов рода характерен только третий тип.

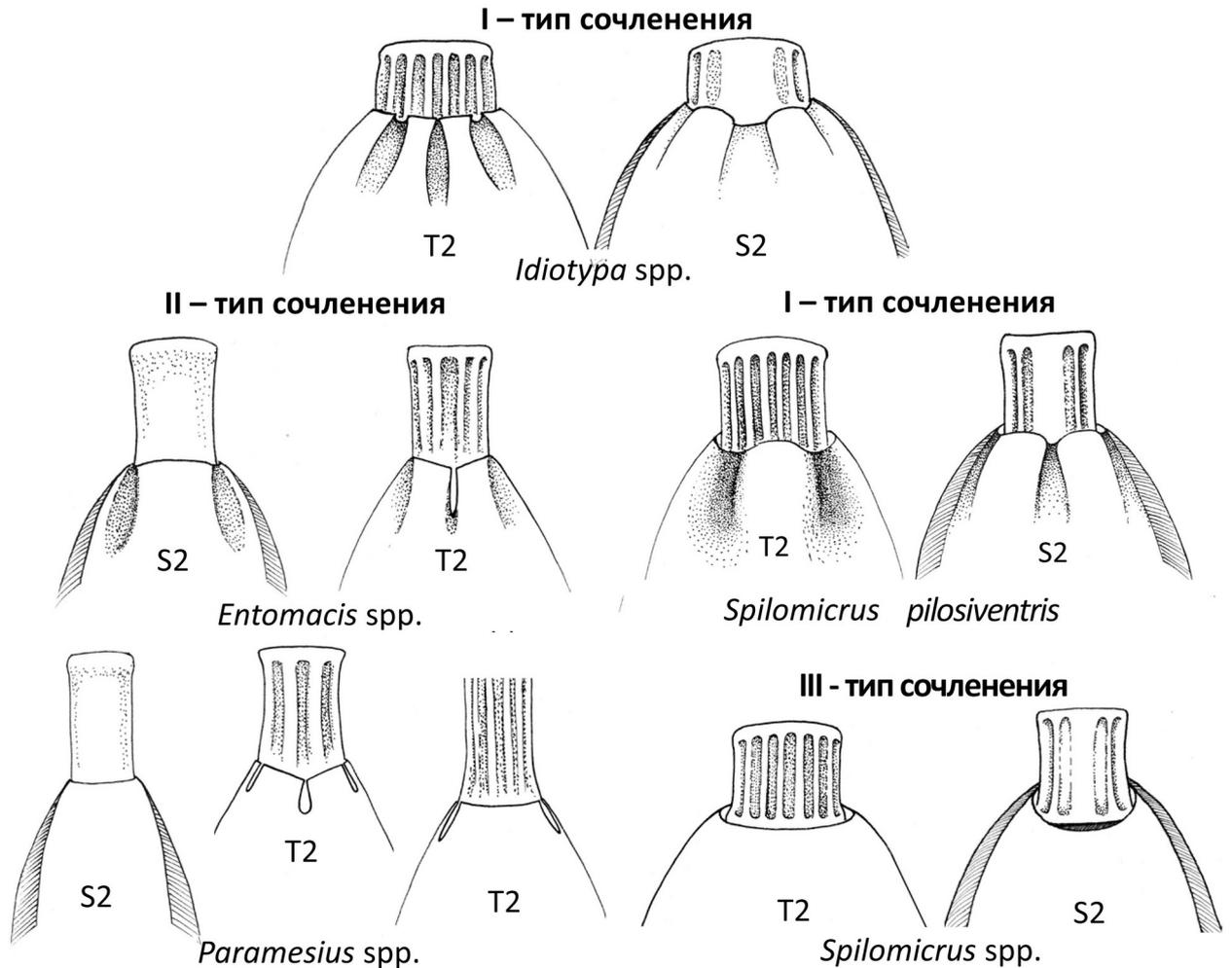


Рисунок 9 — Схемы строения сочленений стебелька метасомы с синтергитом (T2) и синстернитом (S2).

7 Проблемы систематики и классификации наездников семейства Diapriidae

Система наездников семейства Diapriidae разработана крайне слабо. Несмотря на тот факт, что разделение этого семейства на три подсемейства (Ambositrinae, Belytinae и Diapriinae) можно считать традиционным, принадлежность некоторых родов к подсемействам Belytinae и Diapriinae все еще остается спорной. Наибольшее сомнение вызывает состав и таксономическое положение таксонов трибы Psilini Hellén, однако так как мы не ставили специальной задачи по разрешению этих спорных вопросов, то в предложенной нами определительной таблице триб семейства Diapriidae мы традиционно помещаем Psilini в подсемейство Diapriinae.

Разделяя подсемейство Diapriinae на трибы, мы придерживаемся его современной классификации, а также диагнозам триб и спискам включаемых в них родов, предложенным Маснером и Гарсия (Masner, Garcia, 2002), за исключением состава трибы Psilini, из которых авторы исключили роды *Aneurhynchus* Westwood и *Labolips* Haliday. Имеющиеся молекулярные исследования подтверждают монофилию трибы Psilini (в ее полном родовом составе) (Yoder, 2007), а причины исключения этих двух родов из трибы представляются недостаточно обоснованными (Notton, 2014).

В подсемействе Belytinae разделение родов на трибы еще менее разработано. Существует несколько вариантов трибальной классификации подсемейства (Hellén, 1963; Козлов, 1978; Масек, 1989). В настоящее время наиболее четко дан диагноз только трибы

Pantolytini, которая была ревизована в Западной Европе Мацеком (Macek, 1989, 1993). Однако предложенные им ключевые признаки трибы остаются неприменимы для диагностики самцов. Кроме того, отсутствие диагнозов для других триб дополнительно усложняет процесс определения принадлежности наездников подсемейства к той или иной трибе. Для решения вышеотмеченных сложностей нами была разработана оригинальная определительная таблица подсемейств и триб семейства *Diapriidae* Палеарктики, отчасти основанная на признаках впервые используемых для трибальной диагностики диаприид подсемейства *Belytinae*, и в том числе пригодных для диагностики самцов [к которым относятся характер белитоидной линии (рисунок 5А, С, Е) и наличие или отсутствие мезоплевральной ямки (рисунок 5В, D)].

Учитывая многочисленные и в большинстве случаев необоснованные варианты разделения подсемейства *Belytinae* на трибы и с их различным родовым составом (Hellén, 1964; Козлов, 1978; Мачек, 1989), нами подготовлены обновленные полные диагнозы триб и списки палеарктических родов, которые мы включаем в каждую из них на основании тщательного изучения оригинальных описаний, типового и большого коллекционного материала (Chemyreva, 2019).

Помимо вышеописанных трудностей в трибальной систематике группы, не меньше (а скорее даже значительно больше) возникает вопросов, связанных с родовой классификацией диаприид. Так, вызывает сомнение надежность использования антеннальной формулы как основного диагностического признака в родовой систематике *Pantolytini*. Однако, несмотря на критику существующей родовой систематики пантолитин, иных и более надежных признаков для разграничения родов обнаружить пока еще не удается. Сложности в систематике трибы *Pantolytini* усугубляются полным отсутствием данных о фауне и морфологических особенностях этих наездников из других внеголарктических регионов мира.

8 Таксономия и фаунистическое разнообразие диаприид триб *Pantolytini* и *Spilomicrini*

8.1 Триба *Pantolytini*

Современная родовая классификация пантолитин была разработана Я. Мацеком на основе, как правило, только западноевропейской фауны (Macek, 1989a, 1989b, 1990, 1993b, 1995a, 1995b, 1998). Обоснованность и универсальность предложенной им системы не однозначны и требуют проверки с привлечением внеголарктических таксонов пантолитин и с использованием молекулярных методов.

В наше исследование были включены обширные материалы, как из Западной Палеарктики, так и с Дальнего Востока России. Такая широкая география проводимых исследований позволила проследить изменчивость ряда важных диагностических признаков пантолитин, в том числе и используемых в их родовой диагностике. Изучение изменчивости опушения глаз, формы и вооружения скапуса стали основанием для родовой синонимии *Acanosema* Kieffer, 1908 с *Cardiopsilus* Kieffer 1908 (Chemyreva, Kolyada, 2021a), а анализ направлений трансформации формы головной капсулы и клипеуса, опушения пронотума и глубины пронотальных ямок стали основой синонимии *Pantolyta* Förster, 1856 с *Acropiesta* Förster, 1856 (Chemyreva, Kolyada, 2021b).

В подтрибе *Psilommina* нами была показана морфологическая близость родов *Acanosema*, *Polypeza* и *Synacra*, а также родов *Acanopsilus* и *Psilommacra*. Так родовая диагностика самцов внутри этих групп (без определения их видовой принадлежности) практически невозможна. Однако между собой все эти роды также близки и их единственным диагностическим отличием является угол между осями прикрепления мандибул (рисунок 10), поэтому все они пока условно объединены нами в *Polypeza*-комплекс.

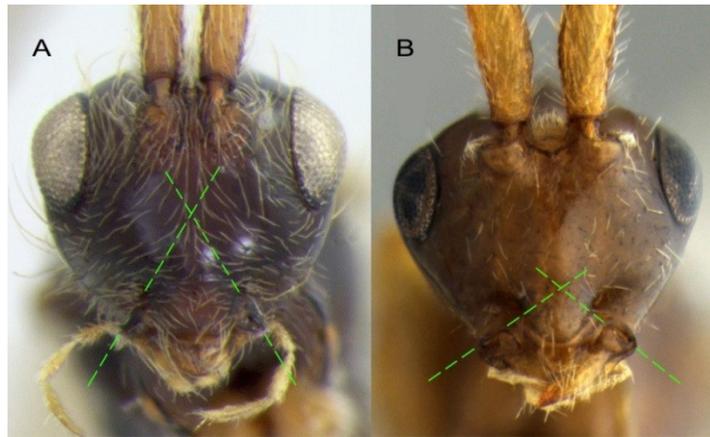


Рисунок 10 — Особенности прикрепления мандибул к головной капсуле в родах *Acanopsilus* (A) и *Acanosema* (B): зеленая пунктирная линия – ось прикрепления мандибулы к головной капсуле.

В подтрибе *Pantolytina* также отмечена морфологическая близость монотипического европейского рода *Anommatium* с родом *Pantolyta*. Самцов *Anommatium ashmeadi* почти невозможно отличить от самцов *Pantolyta*, однако у самок этого вида наблюдается сильная редукция целого комплекса морфологических структур в связи с их переходом к стратобионтному образу жизни (Chemyreva, Kolyada, 2021b).

Два других монотипических европейских рода пантолитин *Erasikea* Szabó, 1961 и *Foeldia* Szabó, 1974 были также нами сведены в синонимы. Типовой вид *Erasikea nutrix* Szabó, 1961 оказался младшим синонимом *Anommatium ashmeadi* Mayr, 1904 (Chemyreva, Kolyada, 2021b), а типовой вид *Foeldia triclavicanthiger* Szabó, 1974 — младшим синонимом *Synacra sociabilis* (Kieffer, 1904) (Chemyreva, Kolyada, 2020).

С учетом вышеприведенной синонимии, результатов анализа изменчивости диагностических признаков и имеющихся трудностей родовой диагностики самцов нами была составлена оригинальная определительная таблица 8 палеарктических родов трибы *Pantolytini*.

8.2 Триба *Spilomicrini*

Проведенное нами изучение видового разнообразия внутри каждого рода спиломикрин, вызывает необходимость уточнения родовых диагнозов и дополнительного взвешивания используемых в них диагностических признаков (Chemyreva, 2015a, 2015b, 2015c, 2018, 2021a; Chemyreva, Kolyada, 2013, 2018; Chemyreva, Xu, 2018; Chemyreva et al., 2021).

В результате ревизии всех палеарктических таксонов спиломикрин, нами была предложена синонимия родов *Eunuchopria* Szabó, 1961 с *Idiotypa* Förster, 1856 (Chemyreva et al., 2021). Монотипический род *Eunuchopria* был выделен на основании отсутствия крыльев и редукции ряда структур мезосомы и головы – неunikального комплекса признаков, типичного для многих таксонов диаприид, обитающих в подстилке.

Наибольшее морфологическое и видовое разнообразие в Западной и Восточной Палеарктике наблюдается в роде *Spilomicrus*: и для него в литературе специально обсуждено подразделение на видовые группы (Masner, 1991; Notton, 1999). Однако из всех упомянутых в работе и в литературе групп видов только группа близких к *S. pilosiventris* видов четко обособлена признаками строения сочленения T2 и S2 со стебельком брюшка, в то время как отдельные виды внутри остальных групп имеют переходные состояния признаков.

Переходное состояние диагностических признаков у описанных нами восточнопалеарктических видов *Spilomicrus leleji* Chemyreva и *S. sergeyi* Chemyreva может послужить основой синонимии ориентальных родов *Odontopria* Kieffer, 1905 и *Nigropria*

Rajmohana et Narendran, 2000 со *Spilomicrus* Westwood, 1832. К сожалению, типовой вид *Odontopria temporalis* Kieffer пока еще нам не удалось изучить, и оба предложения такой родовой синонимии пока остаются предварительными.

Монотипический род *Szelenyoprioides* Szabó, 1974, который автор относил к семейству Ismaridae (на момент описания – к подсемейству Ismarinae внутри семейства Diapriidae), оказался всего лишь мелким представителем рода *Spilomicrus* (Kolyada, Chemyreva, 2016), крайне близким к *S. lusitanicus* Kieffer и отличающимся от последнего только несколькими укороченными сегментами антенн самца (Chemyreva, 2021a).

Подготовленная нами оригинальная определительная таблица родов трибы Spilomicrini была составлена с учетом морфологических особенностей всех выявленных в Палеарктике и Неарктике видов, вышеобоснованной синонимии и результатов анализа изменчивости используемых диагностических признаков.

Заключение

До начала наших исследований сведения о составе и распространении наездников семейства Diapriidae в фауне России были крайне скудны: только 23 вида диаприид из триб Spilomicrini и Pantolytini были указаны для страны. Подготовленный и представленный в настоящей работе наиболее полный оригинальный аннотированный список наездников указанных триб фауны России уже включает 103 вида, 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 Палеарктики отмечено 3 вида (с учетом 1 вида, впервые указанного нами для фауны Японии), в фауне России – 39 видов, а 38 видов выделены как новые для науки, из которых 33 уже описаны.

Несмотря на большой объем материала, обработанного за время нашего исследования, фауна спиломикрин и пантолитин Восточной и (особенно) Западной Сибири к настоящему времени остается наиболее слабо изученной из-за очень небольших сборов диаприид на их территориях: из этих регионов известно только 28 и 12 видов соответственно, против 61 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 общей 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 (как и для дальнейшего изучения представителей Belytinae) было крайне важно совершенствование трибальной системы подсемейства, составление диагнозов и определительной таблицы валидных триб. Полученные оригинальные результаты в дальнейшем должны помочь в подготовке современной родовой определительной таблицы подсемейства 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 триб Spilomicrini и Pantolytini. Разнообразные и качественные иллюстрации вместе с подробным описанием изменчивости для каждого вида позволят проверять правильность определения таксонов и тем самым увеличить надежность проводимых фаунистических, таксономических или биологических исследований наездников-диаприид.

Выводы

1. Диаприиды триб *Spilomicrini* и *Pantolytini* насчитывают в фауне России 103 вида из 13 родов; из них 38 видов выделены как новые для науки, из которых 33 уже описаны, 2 вида впервые указаны для Палеарктики, а 39 видов – для фауны страны. Три рода из этих триб впервые отмечены в фауне России, а один – в Палеарктике. Изучены все сохранившиеся типовые материалы палеарктических и части ориентальных видов из данных триб, которые еще не были обнаружены в фауне России; в результате 10 видов из Китая, Кореи и Японии были выделены как новые для науки, из которых 4 уже описаны.

2. На основании анализа изменчивости таксономически значимых признаков на больших сериях наездников-диаприид, тщательного изучения типового материала и оригинальных описаний таксонов обоснована синонимия 6 названий родовой и 25 названий видовой групп.

3. По результатам анализа географического распространения всех палеарктических видов диаприид триб *Spilomicrini* и *Pantolytini* (127 видов) выявлено 3 группы и 15 типов их ареалов. Для основной части этих видов характерны ареалы Палеарктической группы (83.5% от общего числа видов), а ареалы Мультирегиональной и Голарктической групп включают 11.8% и 4.7% видов соответственно. Среди видов из Палеарктической группы преобладают виды с транс- или амфиевразийскими (вместе 19.7% от общего числа видов) и европейскими ареалами (18.1%), а также условные эндемики Восточной Палеарктики (31.5%, больше половины из которых – условные эндемики Дальнего Востока России).

4. Для современного понимания таксономического состава подсемейства *Belytinae* на основе морфологического сходства его палеарктические роды 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 мезоплевр и метасомы, в то время как жилкование их крыльев крайне изменчиво, а строение мезосомы в основном очень однообразное.

5. Подготовлена новая оригинальная определительная таблица родов трибы *Spilomicrini*. Как основа структуры этой таблицы впервые взяты особенности сочленения стебелька метасомы с синтергитом и синстернитом, которых было выделено 3 типа.

6. Основными направлениями в морфологической эволюции наездников трибы *Pantolytini* являются уменьшение размеров тела (пумилизация), латеральное сжатие отделов тела, редукция жилкования крыльев и опушения 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*.

7. Основными тенденциями в морфологической эволюции наездников трибы *Spilomicrini* являются значительная редукция жилкования крыльев, неотчлененность трохантеллюсов от бедер ног, формирование отчетливо булавовидных антенн, увеличение размера полей вкусовых сенсилл на вентральной стороне антенн и дорсовентральное сжатие отделов тела.

Список публикаций по теме диссертации.

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК:

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.

Chemyreva, V. G. New and little known species of the genus *Spilomicrus* (Hymenoptera: Diapriidae) from the Eastern Palaearctic / V. G. Chemyreva // *Zoosystematica Rossica*. – 2015. – Vol. 24, No. 2. – P. 266–278.

Chemyreva, V. G. The genus *Entomacis* Foerster, 1856 (Hymenoptera, Diapriidae) in the Eastern Palaearctic / V. G. Chemyreva // *Far Eastern Entomologist*. – 2015. – No. 294. – P. 1–22.

Chemyreva, V. G. Three new species of the parasitic wasps genus *Spilomicrus* Westwood (Hymenoptera: Diapriidae) from the East Palaearctic Region / V. G. Chemyreva // *Zootaxa* – 2015. – Vol. 4059, No. 1. – P. 191–200.

Chemyreva, V. G. A new species of the genus *Spilomicrus* Westwood (Diapriidae: Hymenoptera) from the Eastern Palaearctic / V. G. Chemyreva // *Euroasian Entomological Journal*. – 2016. – No. 15 (Supplement 1). – P. 178–181.

Kolyada, V. A. Revision of species of the genus *Ismarus* Haliday, 1835 (Hymenoptera: Diaprioidea: Ismaridae) of the Russian fauna / V. A. Kolyada, **V. G. Chemyreva** // *Far Eastern Entomologist*. – 2016. – No. 318. – P. 1–19.

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.

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.

Chemyreva, V. G. The genus *Entomacis* Foerster, 1856 (Hymenoptera, Diapriidae) in South China / V. G. Chemyreva, Z.-F. Xu // *Far Eastern Entomologist*. – 2018. – No. 351. – P. 1–16.

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*. – 2019. – Vol. 99, No. 9. – P. 1–20.

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*. – 2019. – Vol. 28, No. 1. – P. 183–176.

Chemyreva, V. G. Revision of Palaearctic *Idiotypa* (Hymenoptera, Diapriidae, Diapriinae, Spilomicrini) / V. G. Chemyreva, D. G. Notton, A. Zaldívar-Riverón // *Zootaxa*. – 2021. – Vol. 4966, No. 2. – P. 127–144.

Chemyreva, V. G. Review of European *Spilomicrus* Westwood (Hymenoptera, Diapriidae: Spilomicrini) except for Species of the *formosus* group / V. G. Chemyreva // *Entomological Review*. – 2021. – Vol. 101, No. 3 – P. 378–425.

Chemyreva, V. G. Review of the genus *Opazon* Haliday (Diapriidae, Belytinae) in the fauna of Russia / V. G. Chemyreva // *Russian Entomological Journal*. – 2021. – Vol. 30, No. 1. – P. 78–83.

Chemyreva, V. G. Review of the subtribe Psilommina (Hymenoptera: Diapriidae, Belytinae), from Russian fauna / V. G. Chemyreva, V. A. Kolyada // *Far Eastern Entomologist*. – 2021. – No. 436. – P. 1–34.

Chemyreva, V. G. Taxonomy of the genera *Acropiesta*, *Anommatium*, *Erasikea* and *Pantolyta* (Diapriidae: Belytinae) with review of species occurring in Russia / V. G. Chemyreva, V. A. Kolyada // *Zoosystematica Rossica*. – 2021. – Vol. 30, No. 1. – P. 137–162.

**Публикации в прочих журналах, трудах, сборниках
и материалах конференций:**

Chemyreva, V. G. Genus *Entomacis* Förster, 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.

Chemyreva, V. G. Family Diapriidae / V. G. Chemyreva // Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia. Volume II. Apocrita: Parasitica / Eds: Belokobylskij, S. A., Samartsev, K. G. & Il'inskaya, A. S. // Proceedings of the Zoological Institute Russian Academy of Sciences (Supplement 8). – Zoological Institute RAS, St Petersburg. – 2019. – P. 35–40.