

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Зоологический институт Российской академии наук

Научный доклад об основных результатах подготовленной научно-
квалификационной работы (диссертации)

**ОСЫ СЕМЕЙСТВА BETHYLIDAE
(HYMENOPTERA: CHRYSIDOIDEA)
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ**

Фадеев Кирилл Игоревич

06.00.00 – Биологические науки

03.02.05 – Энтомология

Научный руководитель:

д.б.н. Белокобыльский Сергей Александрович

ЗИН РАН

Санкт-Петербург, 2023

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Введение

Осы-бетилиды (Hymenoptera: Bethylidae) – широко распространенная группа жалоносных перепончатокрылых насекомых (Apocrita: Aculeata), обитающая почти всесветно от субарктики до тропиков. Как правило, это мелких или средних размеров насекомые от 0.9 до 20.0 мм и лишь за редким исключением они крупнее (до 30 мм); в среднем размеры тела бетилид 3.0–7.0 мм. Тело у большинства бетилид темноокрашенное и часто заметно уплощенное дорсовентрально. У ряда их групп выражен сильный половой диморфизм, а у самок (в основном) в различной степени редуцированы крылья, в связи с чем значительно изменяется строение мезосомы, причем некоторые их представители (например, бескрылые самки из подсем. *Pristocerinae*) отдаленно похожи на муравьев.

Бетилиды являются исключительно энтомофагами и их личинки развиваются как эктопаразиты преимущественно на скрытоживущих личинках жесткокрылых и чешуекрылых насекомых. Эти осы являются потенциальными или в ряде случаев уже реальными агентами регулирования численности ряда вредителей сельского и лесного хозяйства, вредителей продуктов, пищевых запасов и строительных материалов, причем даже были предприняты попытки культивирования некоторых их таксонов в лабораторных условиях.

Актуальность исследования

Осы-бетилиды остаются одним из наименее изученных семейств ос в мире и особенно в России. Хотя к настоящему времени в современной мировой фауне насчитывается около 3000 видов ос сем. *Bethylidae* из 100 родов, принадлежащих 5 подсемействам (Azevedo et al., 2018; Vargas et al., 2020; Barbosa et al., 2022; Colombo et al., 2022); по ряду экспертных оценок это составляет только 30 % от их реального числа. За последние 30 лет из тропических областей, где бетилиды имеют наибольшее разнообразие, описаны до 30 новых родов и около 1000 новых видов.

Бетилиды считаются одними из самых примитивных ос среди жалоносных перепончатокрылых (*Aculeata*) – они родственны их самым ранним предковым формам. Наиболее древние ископаемые представители *Bethylidae* известны из нижнего мела (150–100 млн лет назад) (Engel et al., 2016). В этом отношении представляет большой интерес изучение их морфологии, биологии и поведения, а также выяснение филогенетических отношений внутри этого семейства, что представляет несомненную ценность для понимания эволюции всех *Aculeata*.

Личинки бетилид развиваются как эктопаразиты преимущественно на скрытоживущих личинках жесткокрылых и чешуекрылых насекомых. Однако роль этих ос как био-

агентов еще в полной степени не оценена, так как для многих групп почти полностью отсутствуют данные по биологии, поведению и соотношениям хозяин-хищник (паразит), в немалой степени из-за того, что многие таксоны (особенно со значительным половым диморфизмом) до настоящего времени описаны только по одному полу.

Некоторые представители бетилид (из родов *Cephalonomia*, *Laelius*, *Epyris*, *Rysepyris*, *Sclerodermus*), паразитируя на вредителях пищевых запасов и разрушителях древесины, часто появляются в жилище человека, при этом они могут чувствительно жалить и в южных регионах земли даже имеют медико-санитарное значение. Отдельные представители вместе со своими хозяевами-вредителями широко распространились и вышли за пределы своего первоначального ареала благодаря деятельности человека.

Степень разработанности темы исследования

Палеарктическая фауна бетилид, представляющая около 300 видов из 30–40 родов, изучена в ряде аспектов лучше остальных областей, однако крайне неравномерно и характеризуется большими пробелами в региональных знаниях группы, а также требует специальной ревизии с тщательным изучением сохранившегося типового материала. Практически неизученными остаются осы-бетилиды огромных пространств северо-восточной и центральной частей Евразии. Палеарктическая фауна этой группы уступает фауне тропиков, однако по сравнению с ними имеет целый ряд эндемичных родов, а также интересное разнообразие космополитных родов. Большинство бетилид Палеарктики описаны из ее западной части (страны Средиземноморского региона, Западной и Средней Европы), а также из стран крайнего Востока (Япония и Корея). В Европе в настоящее время известны 28 родов и 227 видов (Polaszek, 2017), в фауне Японии указаны 22 рода и 109 видов (из них около 95 % видов – островные эндемики) (Terayama 2006, 2016), а в Корее – 14 родов и 43 вида (из которых около 80 % видов – региональные эндемики) (Lim, Lee, 2011, 2012a, b, 2013, 2014, 2015; Lim et al., 2006, 2007, 2009, 2010a, b, c, 2011a, b). В фауне России до начала наших исследований было известно не более 30 видов из 15 родов (Kieffer, Marshall, 1904–1906; Nagy, 1968; Тряпицын, 1978; Мocar, 1984; Argaman, 2003; Lelej, 2012; Humala, Polevoi, 2011, 2015; Paukkunen, Kozlov, 2015; Lelej, Fadeev, 2017), причем из них 15 видов и 11 родов – только с Дальнего Востока (Горбатовский, 1995, 1998; Lelej, 1997, 2012).

Для ряда стран Западной и Средней Европы имеются неполные видовые списки и в основном компилятивные определительные ключи. Многие западно-палеарктические виды бетилид были описаны слишком кратко и по изменчивым признакам окраски и скульптуры еще в начале XX века и до настоящего времени не ревизованы, поэтому часто требуется специальное изучение сохранившихся типовых экземпляров (которых не так и много)

для выяснения их современного статуса и родовой принадлежности, а также для полного переописания с привлечением новых признаков (в частности, гениталий самцов).

К началу нашего исследования европейская часть России была наиболее слабо изучена и для нее указаны всего 15 видов из 12 родов и 5 подсемейств, причем в ряде публикаций (Присный, 2002; Argaman, 2003; Мокроусов и др., 2013; Костюков и др., 2014; Наконечная и др., 2014) имеющиеся сведения требуют специальной проверки. Опубликованные определительные таблицы по бетилидам для некоторых территорий России (Гусаковский, 1948; Тряпицын, 1978) были весьма неполными и плохо разработанными, а нередко имели просто компилятивный характер на базе зарубежных публикаций, что в определенной степени осложняло изучение группы.

Цель и задачи работы

Цель настоящей работы состояла в комплексном изучении ос-бетилид фауны европейской части России и Урала, в связи с чем были поставлены следующие задачи:

1. Выявление видового состава ос-бетилид данного региона и подготовка современного аннотированного списка таксонов.
2. Обобщение имеющихся данных по биологии бетилид и их трофическим связям.
3. Обобщение и анализ основных морфологических структур имаго бетилид.
4. Подготовка современных иллюстрированных определительных таблиц родов бетилид фауны России и сопредельных территорий, описание новых таксонов.

Научная новизна работы

Подготовлен первый аннотированный список ос-бетилид европейской части России, включающий 71 вид, принадлежащих к 54 родам и 5 подсемействам.

Для фауны России впервые указываются 11 родов и 53 вида, а для фауны европейской части России – 13 родов и те же 53 вида.

В ходе проведенного исследования были обнаружены и описаны 4 новых для науки вида: *Pristocera morawitzi* Fadeev, 2021 (по обоим полам); *Dissomphalus oksanae* Fadeev, 2022; *Parascleroderma astrakhanicum* Fadeev, 2022 и *P. austroruralicum* Fadeev, 2022 (по самцам). Были выделены и подготовлены к описанию 15 новых видов из родов *Israelius*, *Plastanoxus*, *Goniozus*, *Pseudisobrachium* и *Disepyris*. Для одного вида *Pristepyris masii* (Giordani Soika, 1933) описана ранее неизвестная самка. Переописан *Pristocera depressa* (Fabricius, 1804) по обоим полам и обозначен его лектотип по самцу из Музея Копенгагена

(Дания). Составлены современные иллюстрированные определительные таблицы для 40 родов фауны России и сопредельных территорий (практически для всей Палеарктики). Изучены, переописаны и подготовлены иллюстрации для 70 голотипов и лектотипов, полученных из зарубежных музеев.

Теоретическая и практическая значимость работы

Представленное оригинальное исследование вносит существенный вклад в познание фауны ос-бетилид европейской части и всей России. Собранный, смонтированный и определенный коллекционный материал по семейству (включая типовой) хранится в Зоологическом институте РАН (С.-Петербург) и Зоологическом Музее МГУ (Москва). Этот материал можно будет использовать как справочный и сравнительный при определении бетилид для нужд экологической и прикладной энтомологии.

Выявленный видовой состав бетилид европейской части России позволил в значительной степени расширить знания о прежних границах ареалов (в первую очередь на север и восток) для многих родов и видов. В дальнейшем эти обновленные сведения можно будет использовать для проведения зоогеографического анализа, составления баз данных и картирования ареалов.

Полученные современные данные по фауне ос-бетилид имеют важное значение для достоверности исследований, посвященных биологическому разнообразию, а также для составления региональных списков по насекомым России.

Новые и обобщенные данные о трофических связях, образе жизни и распространении бетилид могут быть применены при выявлении потенциально перспективных видов для биологического контроля вредителей продуктов и материалов, а также вредителей сельского и лесного хозяйств. Достоверные и значительно расширенные сведения по морфологии и распространению, а также обобщенная информация по биологии ос-бетилид (как одного из наиболее примитивных жалоносных семейств) могут быть использованы в свете выявления становления и эволюции всей многочисленной группы жалоносных перепончатокрылых (Aculeata).

Подготовленные оригинальные иллюстрированные ключи для определения родов и видов станут важным подспорьем при изучении фауны бетилид не только на территории европейской части, но и всей России, что позволит получать полные и достоверные данные о составе и распространении этой уникальной группы ос во всей Палеарктике.

Апробация результатов

Результаты исследований были доложены на IV Евроазиатском симпозиуме по перепончатокрылым насекомым (Владивосток, 9–15 сентября 2019 г.) и на XVI съезде Русского энтомологического общества (Москва, 22–26 августа 2022 г.).

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

Глава 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Нами был получен и исследован материал в количестве порядка 4000 экз. Из этого числа из коллекции ЗИН РАН (С.-Петербург) изучены почти 3500 экз. (в их число были включены также материалы автора и сборы, полученные от российских коллег), а из Зоомузея МГУ и Кафедры энтомологии МГУ (Москва) – до 500 экз.

Непосредственно автором за время полевых работ собраны более 1500 экз. в период с 2011 по 2022 г. на территории 14 регионов Европейской России. Для решения сложных вопросов таксономии был получен и изучен доступный типовой и сравнительный материал более 100 видов бетилид из коллекций ЗИНа, Зоомузея МГУ, естественно-исторических музеев Будапешта, Лондона, Оксфорда, Парижа, Генуи, Вены, Копенгагена и Тель-Авива.

Границы региона исследования приняты по Аннотированному каталогу (Belokobylskij, Lelej, 2017). Для определения бетилид были использованы имеющиеся определительные таблицы и ревизии (Kieffer, Marshall, 1904–1906; Kieffer, 1914; Тряпичын, 1978; Argaman, 2003; Azevedo et al., 2018 и др.), а также отдельные публикации по сопредельным территориям.

Сбор ос-бетилид в основном проводился кошением энтомологическим сачком, а также с помощью ловушек световых, Малеза, Мерики и Барбера. В лабораторных условиях материал изучался с помощью бинокулярных микроскопов (МБС, МСП-1 и Olympus SZX10). Фотографирование структур и частей тела производилось с использованием микроскопа Olympus SZX10, совмещенного с цифровыми камерами (Olympus OM-D или Canon EOS 70D). Типовой материал описанных автором новых видов ос-бетилид хранится в коллекциях Зоологического института РАН и Зоологического музея МГУ.

Глава 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ОС-БЕТИЛИД В ПАЛЕАРКТИКЕ

В конце XVIII – начале XIX вв. было положено начало изучению и описанию первых представителей семейства Bethylidae с территории Западной Палеарктики (Fabricius, 1798, 1805; Panzer, 1801, 1806; Latreille, 1802, 1809; Jurine, 1807; Klug, 1808, 1810; Spinola, 1806, 1851; Curtis, 1838). Самый первый представитель был описан как *Tiphia glabrata* Fabricius [= *Rysepyris glabratus*] И.Х. Фабрициусом из Германии (Fabricius, 1798). Во второй половине XIX в. продолжилось изучение бетилид Европы рядом крупных гименоптерологов (Foerster, 1850, 1851, 1856, 1860; Thomson, 1862; Marshall, 1873; Westwood, 1874, 1881; Mocsary, 1881, 1900).

Важнейшим этапом в познании бетилид Западной Палеарктики и мировой фауны в начале XX в. стали работы Ж.-Ж. Киффера, внесшего наиболее существенный вклад в их исследование (Kieffer, 1904–1926; Kieffer, Marshall, 1904–1906). Им опубликованы более 40 работ, где описаны почти 70 родов (из которых 20 остались валидными) и более 400 видов. В своей основной монографии Киффер (Kieffer, 1914) обобщил все известные к тому времени данные по мировой фауне ос-бетилид, привел 662 вида и 102 рода и составил определительные ключи для всех родов и видов.

Со второй четверти и до конца 80-х годов XX в. продолжились исследования бетилид преимущественно фауны Европы (Masi, 1931, 1933, 1936, 1939; Giordani Soika, 1932; Grandi, 1929, 1932; Guiglia, 1956, 1958, 1962; Hellen, 1920, 1923, 1930, 1953; Berland, 1928, 1958, 1978; Richards, 1932, 1933, 1939, 1948, 1974; Ceballos, 1943, 1956; Szelenyi, 1941, 1947, 1958; Bognar, 1955, 1957; Hedqvist, 1975 и др.) и Ближнего Востока (Richards, 1952, 1955). Особого внимания заслуживают публикации Л. Моцара, изучавшего в бетилидах подсем. Mesitiinae Старого Света (Móczár, 1966–1986). Необходимо отметить и К. Надя (позже известного как К. Аргаман), опубликовавшего более 20 работ с описаниями 45 новых видов из 12 родов в основном из Восточной Европы и Средиземноморья (Nagy, 1966–1976; Argaman, 1988; 1989; 1992; 2003; Argaman et al., 1991). Однако его последние работы (1989, 2003) породили ряд таксономических проблем из-за вольного толкования принципов Кодекса зоологической номенклатуры, неверного обозначения типов и др.

Важным подспорьем для изучения бетилид мира стала публикация библиографической сводки (Hawkins, Gordh, 1986), содержащей более 700 литературных источников по таксономии, биологии, экологии, распространению, трофическим связям, и практическому использованию этих ос. Особую ценность представляет публикация мирового каталога бетилид (Gordh, Moczár, 1990), в котором приведены более 1800 видов и 104 рода, даны полная синонимия, сведения о хозяевах, местах хранения типов и библиографические ссылки. Э. Поляшек (Polaszek, 2011–2017) обобщил все данные о фауне ос-бетилид Европы на электронном ресурсе Fauna Europaea и указал для этой территории 28 родов и 227 видов.

М. Тераяма интенсивно изучил фауну бетилид Японии и сопредельных регионов, откуда описал более 220 видов, многие из которых – эндемики (Terayama, Tachikawa 1987; Terayama, 1990–2006; Terayama, Yamane 1997, 1998 и др.). Его деятельность способствовала изучению фауны Ю. Кореи и ряда стран Восточной Азии (Lim, Lee 2011–2015; Lim et al., 2006–2011).

Особый этап в исследовании бетилид связан с бразильским ученым Ц. Азеведо (C. Azevedo). Начав с изучения неотропической области, он распространил свой научный ин-

терес на весь мир. Вместе с коллективом соавторов им опубликованы около 150 работ. Им были сделаны переописания и пересмотрен статус ряда видов, родов и подсемейств (Barbosa, Azevedo, 2015; Alencar et al., 2016), были использованы кладистические методы филогенетического анализа в бетилидах (Alencar, Azevedo, 2013). Все его статьи богато иллюстрированы фотографиями деталей тела и рисунками генитальных структур, имеющих важнейшее значение в современной систематике бетилид. Итогом многолетней работы его коллектива стала публикация крупной монографии по сем. Bethylidae (Azevedo et al., 2018), в которой содержатся данные о 2920 видов из 96 родов и 8 подсемейств (в том числе трех ископаемых), представлен богатый иллюстративный материал, приводятся обновленные ключи и диагнозы для подсемейств и родов, а для каждого рода приводится список валидных видов. Позже была подробно ревизована морфология бетилид (Lanes et al., 2020) на примере 25 представителей 5 подсемейств бетилид.

Изучение ос-бетилид в России и сопредельных с ней территорий (бывшего СССР)

Первые сведения о бетилидах России появляются в начале XX в., когда Киффер (Kieffer, Marshall, 1904–1906) описал 2 новых вида из рода *Epyris* из южной части Европейской России, а всего им указаны для России 2 рода и 3 вида (Kieffer, 1914). В. Хеллен (Hellen, 1920) отметил 2 вида рода *Bethylus* для юга Кольского полуострова. В.В. Гуссакровский (1935) описал 1 вид бетилид из Узбекистана, паразитирующего на жуке-мукоеде (Silvanidae), а позднее (1948) подготовил ключ для определения 30 родов бетилид, где указал 11 родов для европейской части СССР.

К. Надь (Nagy, 1968) описал новый вид и впервые указал 1 вид из подсем. Mesitinae для Волгоградской области; а из Молдавии им были описаны 2 вида из подсем. Bethylinae (Nagy, 1976). Л. Моцар (Moczar, 1984) описал 2 новых вида мезитиин из Волгоградской области и Таджикистана. Б.М. Мамаев с коллегами (Мамаев, 1973; 1979; Мамаев и др., 1981; Мамаев, Кравченко, 1973 и др.) описали 2 новых вида бетилид из Средней Азии, для которых были получены некоторые биологические данные и подчеркнута перспективность бетилид как энтомофагов вредителей деревьев. В.И. Талицкий и В.С. Куслицкий (1990) обобщили сведения по энтомофагам Молдавии и включили сюда нескольких представителей из подсем. Bethylinae.

В.А. Тряпицын (1978) опубликовал компилятивные ключи для сем. Bethylidae европейской части СССР, в которых приведены 18 родов и 63 вида потенциально обитающих на этой территории, однако для современной европейской части России из этого списка достоверно указаны только 9 родов и 10 видов. В.В. Горбатовский в Определителе насекомых Дальнего Востока России указал 11 родов и описал 15 эндемичных видов бетилид (Горбатовский, 1995, 1998), а А.С. Лелей опубликовал новые и обобщил известные

данные об их распространении в регионе (Lelej, 1997; Лелей, Курзенко, 2006; Лелей, 2012).

Отдельные указания бетилид в фауне Европейской России приведены в ряде общих публикаций о насекомых (Хумала, Полевой 2011, 2014, 2015; Jakovlev et al., 2014; Paukkunen, Kozlov, 2015; Наконечная и др., 2014; Костюков и др., 2014; Мокроусов и др., 2013; Ruchin, Antropov, 2019).

Наконец, К.И. Фадеевым опубликованы сведения о новых находках бетилид в европейской части России (Lelej, Fadeev, 2017, 2021, 2022a, b), описаны 4 новых вида в обзорах родов из подсем. *Pristocerinae*.

Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИМАГО БЕТИЛИД

Тело бетилид, как у типичных стебельчатобрюхих (Hymenoptera, Apocrita), состоит из головы, мезосомы и метасомы (рис. 1А). Мезосома представлена комплексом из 3 истинно грудных сегментов и неподвижно слитым с ними 1-м сегментом брюшка (пропodeумом). К голове причленяются антенны и ротовой аппарат (мандибулы и лабио-максиллярный комплекс), а к груди – 3 пары ног и 2 пары крыльев, которые могут подвергаться частичной или полной редукции.

Общая схема строения бетилид базируется на ряде ранних работ (Evans, 1964, 1978; Polaszek, Krombein, 1994; Terayama, 2006) и дополнена (Kawada et al., 2015; Azevedo et al., 2018; Lanes et al., 2020; Brito et al., 2021; Brito et al., 2022).

Голова.

Голова прогнатного типа, часто удлинена и уплощена, а ее ротовые органы направлены вперед. Иногда голова (у самцов *Pristocerinae*) близка к ортогнатной, и ротовые органы направлены вниз. Форма головы изменяется в широких пределах: от узкой и конической до широкой и почти поперечной, реже она удлинённая или уплощённая. В верхней части головы на темени обычно имеются расположенные в треугольнике 3 глазка. Темя спереди переходит в лоб, который снизу граничит с наличником; лицевой отдел почти полностью редуцирован. Затылочный валик развит или отсутствует. Тенториальные ямки у бетилид обычно не выражены.

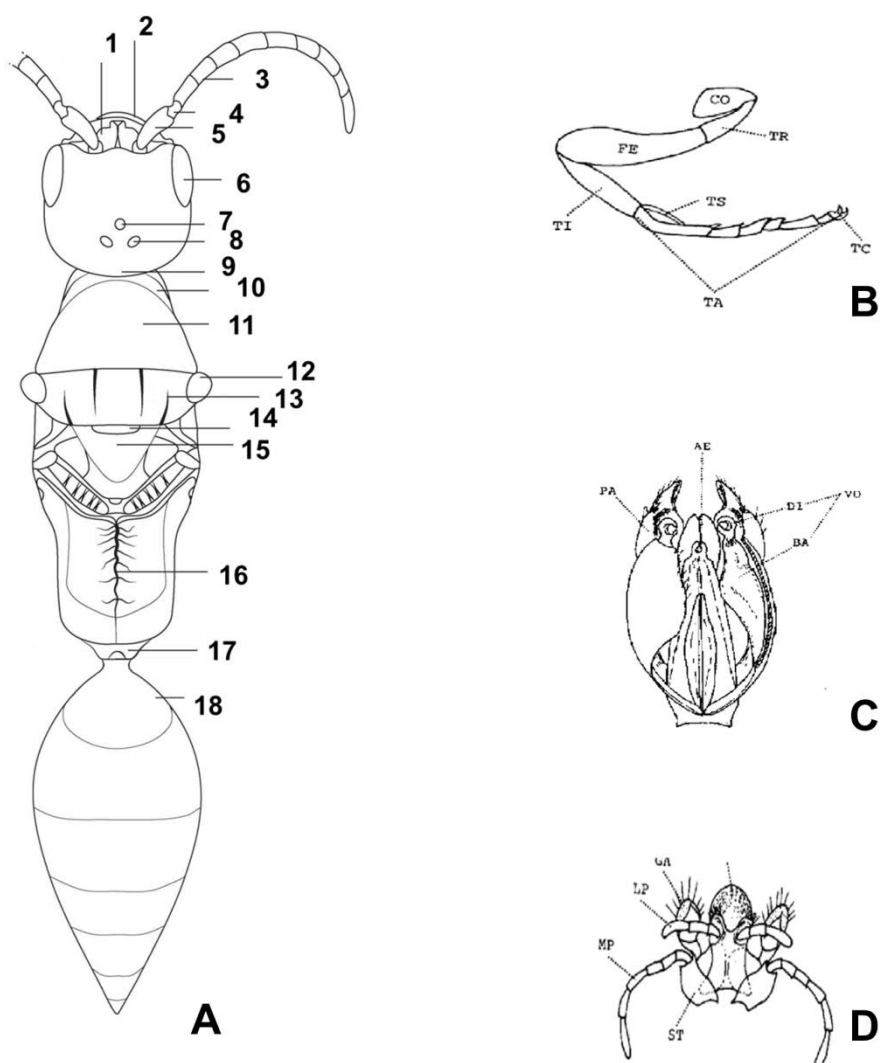


Рисунок 1. Детали строения ос Bethylidae: А – Схема строения, сверху (*крылья отсутствуют*): 1 – наличник, 2 – мандибула, 3 – жгутик, 4 – скапус, 5 – педицелл, 6 – сложный глаз, 7, 8 – теменные глазки, 9 – темя, 10 – пронотальная кайма, 11 – диск пронотума, 12 – тегула, 13 – мезоскутум, 14 – мезоскутеллярная борозда, 15 – скутеллюм, 16 – пропodeум, 17 – наклонная часть пропodeума, 18 – метасома (по: Azevedo et al., 2018); В – Схема строения конечности: CO – тазик, TR – вертлуг, FE – бедро, TI – голень, TS – шпора, TA – лапка, TC – коготок (по: Terayama, 2006); С – Схема строения гениталий самца: PA – парамера, AE – эдеагус, BA – базиволселла, DI – дигитус, VO – волселла (по: Terayama, 2006); D – Схема строения ротовых органов бетилид: GL – нижняя губа, GA – галеа, ST – стипес, LP – лабиальные пальпы, MP – максиллярные пальпы (по: Terayama, 2006).

Теменные глазки развиты или отсутствуют (обычно у бескрылых самок *Pristocerinae* и некоторых *Mesitiinae* и *Scleroderminae*). Форма и размер глазков, а также форма и положение глазкового треугольника и расстояние между глазками сильно варьируют в семействе. У обитающих в аридных местах и ведущих сумеречный образ жизни самцов из подсем. *Pristocerinae* (в родах *Pseudisobrachium* и *Parascleroderma*) теменные глазки бывают сильно увеличенными. Лоб часто с центральной продольной лобной бороздкой.

Наличник (клипеус) обычно широкий, тесно примыкает к антеннальным бугоркам, обособлен эпистомальным швом, который иногда сильно сглажен. Форма наличника варьирует от короткого и узкого до вытянутого и широкого; на переднем крае он бывает разделен на 3 доли (лопасти) (срединную и 2 боковые). Срединная доля разнообразная по форме: округлая, угловатая, заостренная, притупленная, обратно расширенная, бульбообразная. Угловатая передняя доля может быть как с прямыми, так и с вогнутыми или выпуклыми сторонами (*Odontepyris*, *Goniozus*, *Epyris*); она также может иметь на переднем крае 3 зубца (Pristocerinae: *Dissomphalus*). Боковые доли часто хорошо развиты, бывают заостренными и округленными (Pristocerinae: *Afgoiogfa*; *Rysepyris*). У многих бетилид на наличнике есть срединный киль, который соединяется с фронтальным килем лба (например, у *Bethylinae*). Форма и строение наличника для большинства групп бетилид являются важным родовым и видовым диагностическим признаком.

Глаза варьируют по размеру, расположению и степени выпуклости: от плохо развитых (всего нескольких фасеток у самок Pristocerinae) до крупных; вокруг глаз бывает развит окулярный шов (Mesitiinae). Форма глаза может иметь диагностическое значение не только видового, но и родового уровней (*Bethylinae*: *Goniozus*). У большинства бетилид нижний край глаза расположен очень близко к мандибулам, и имеющееся между ними малярное пространство слабо выражено. По бокам головы, между краем головы и краем глаза располагается щека, где изредка бывает развит углообразный щечный выступ (*Pristocera*; нами впервые отмечен для *Disepyris*). Затылочный валик опоясывает голову сзади и сливается с затылочно-щечным швом на нижней стороне головы.

Форма, пропорции и расположение головы, глаз, теменных глазков, антенн, мандибул и наличника имеют важное значение в систематике бетилид. Обычно используются ряд стандартных промеров и соотношений (индексов) головы и тела (Evans, 1964, 1978; Terayama, 2006).

Лабио-максиллярный комплекс и мандибулы. Ротовые органы (рис. 1D) представлены в виде короткого неспециализированного лабио-максиллярного комплекса, типичного для многих акулеат. Пальпы (щупики) в основном короткие; максиллярные пальпы состоят из 1-6 сегментов, а лабиальные – из 1-3 сегментов. Число члеников пальп (пальпальная формула) имеет немаловажное значение в диагностике родов, однако их число часто трудно определить без вычленения и препарирования ротового аппарата. Пальпальная формула может варьировать в пределах одного рода. Минимальное число щупиков (с формулой 1:1) обнаружено у ориентального рода *Calobrachium* Gobbi et Azevedo (Pristocerinae), а виды рода *Prorops* (Scleroderminae) имеют формулу 3:1.

Мандибулы у бетилид хорошо развиты, грызущего типа и снабжены от 1 до 5 вершинных зубцов (редко у самок *Glenosema* до 7). Виды рода *Glenosema* также могут иметь мелкозазубренный внутренний край мандибул. Число зубцов мандибул изменчиво в пределах одного рода. В роде *Muellerella* на нижнем крае мандибул бывают развиты вентральные отростки. Форма мандибул и количество зубцов имеют значение при определении большинства родов и видов бетилид. В ряде групп (Pristocerinae) число зубцов на мандибулах у самок и самцов одного вида различается.

Антенны обоих полов имеют 12-13 члеников (редко лишь 10) и состоят из скапуса, педицела и флагеллума (жгутика). Жгутник обычно нитевидный, максимально состоит из 11 сегментов, но иногда их число редуцируется до 8-9 (Scleroderminae: *Acephalonomia*). Антенна обычно короче тела. У некоторых бетилид первый членик жгутика очень маленький и трудно отличим от последующих. У самцов ряда родов из подсем. Еругинае антенны перистые: на их сегментах развиваются боковые пластинчатые выросты. Самки бетилид обычно имеют более короткие и утолщенные нитевидные антенны.

Мезосома.

Мезосома (рис. 1А, 10–17) состоит из проторакса (переднегруди), мезоторакса (среднегруди), метанотума (заднегруди) и прилегающему к нему проподеума (метапектально-проподеального комплекса). Особенностью бетилид (как и многих хризидоидов) является сохранение большой подвижности проторакса относительно мезоторакса – признак, который не подчеркивался в работах по морфологии этих ос.

Проторакс состоит из пронотума и из парного проплеврона, соединенного с расположенным вентрально непарным простернумом. Пронотум воронковидной формы, имеет спереди переднюю пронотальную кайму (воротник) и состоит из передней цервикальной области, диска пронотума и латеральных областей пронотума. Также выделяется дорсальный уплощенный или слегка выпуклый участок – диск пронотума, который часто сужается кпереди и имеет трапециевидную или прямоугольную форму. В его переднебоковой части могут располагаться выросты пронотума (Pristocerinae: *Parascleroderma*; Еругинае: *Anisepyrus*, *Calyozina*; Mesitiinae: *Zimankos*). Спереди диска на границе с пронотальной каймой бывает развит передний поперечный пронотальный киль, а в задней части диска – задняя поперечная борозда. В пределах одного рода (например, *Parascleroderma*) можно проследить морфологический ряд изменчивости в строении пронотума: от сглаженного и немодифицированного до сильно преобразованного (его переднебоковые углы диска угловатые, шиповидные или с листовидными выростами, а также с поперечным передним килем и иногда с продольной бороздой или валиком). Задний край пронотального диска налегает на переднюю часть мезоскутума.

Простернум непарный, треугольный или пятиугольный, который у многих бетилид слабо заметен. Однако он может быть крупным в подсем. Scleroderminae (у *Israelius* и *Megaprosternum*), а также у некоторых Bethylinae. Форма простернума играет важную роль в диагностике некоторых родов из подсем. Scleroderminae (*Megaprosternum*) и (что было отмечено нами) Pristocerinae (*Parascleroderma* и *Foenobethylus*).

Мезоторакс. Среднегрудь состоит из дорсального мезонотума и расположенных латерально и вентрально мезоплевр. Мезоскутум в виде овального или прямоугольного уплощенного склерита расположен поперечно позади пронотума. На нем развиты две пары продольных борозд: в центральной части располагаются нотаули, а ближе к краям мезоскутума – более тонкие парапсидальные борозды. Нотаули у большинства бетилид обычно хорошо выражены и часто сходятся кзади, но у некоторых эпирин (*Holepyris*, *Rysepyris*, *Disepyris* и др.) они полностью отсутствуют. К мезоскутуму сзади прилегает мезоскутеллум (скутеллум); они обособлены четкой или редуцированной мезоскутеллярной бороздой. Форма этой борозды имеет важное значение для родовой диагностики бетилид, хотя в пределах родов она может варьировать. Сливающиеся снизу мезоплекры образуют вентральную область мезопектуса; по их нижней медиальной линии развита продольная впадина (мезодескримен). Мезоплекры имеют эпикнемиум, мезоплевральные ямки и спереди в нижней части трансэпистернальную линию. Вентральная часть заднегруди представлена метастернумом, который граничит с передним краем задних тазиков.

Метапектально-проподеальный комплекс (проподеум). Этот комплекс формируется посредством слияния частей заднегруди (метапектуса и метапостнотума) и проподеума (Lanes et al., 2020). Дорсально переднебоковые углы комплекса расширяются кпереди, образуя расположенную перед проподеальным дыхальцем плоскую или вдавленную пре-спиракулярную область. Данная область может быть короткой и широкой до длинной и узкой (в 3 раза длиннее ширины) и часто сужается кзади.

Дорсальная поверхность проподеума (диск) имеет ряд структур – центральные и латеральные продольные гребни, которые более выражены в его передней части. Вдоль переднего края диска развит передний поперечный гребень. Параллельно центральному гребню проходят латеральные метапостнотальные гребни, которые более многочисленные (до 2-3) в подсем. Еругинае (в родах *Holepyris* и *Laelius*). Часто продольные гребни соединяются более мелкими поперечными морщинами, образуя ячейки. У большей части мезитиин диск имеет центральное вдавление. Часто на задней границе проподеального диска развит задний поперечный киль, отделяющий диск от его наклонной части. Ряд групп бетилид имеют на проподеуме заднебоковые шипы (*Odontepyris*, часть родов в Еругинае и

Mesitiinae). У некоторых Scleroderminae (*Cephalonomia*, *Sclerodermus* и *Glenosema*) пропodeум заметно расширен кзади.

Крылья.

Крылья могут быть как хорошо развитыми (макроптерные), так и подвергаться разной степени редукции (становятся брахиптерными или микроптерными) вплоть до их полного исчезновения (аптерные формы). Основание переднего крыла прикрывает крыловая крышечка (тегула).

Переднее крыло. Крыло (рис. 2) состоит из крыловой пластинки, разделенной вдоль анальной жилки на больший по размеру ремигиум и меньший клавус, располагающийся в его нижней части. Югальная область переднего крыла слабо или почти не выражена. В основании переднего крыла на груди развита овальная тегула.

Наиболее полное жилкование переднего крыла (близкое к исходному его состоянию в группе) с 6-ю замкнутыми ячейками [костальная (C), радиальная (R), 1-я радиальная (1R1), 2-я радиальная (2R1), медиальная (1M), 1-я кубитальная (1Cu)] представлено в родах подсем. Betylinae (*Eupsenella* и *Lytopsenella*). По переднему краю крыла расположены продольные костальная жилка (C), ниже и параллельно ей – субкостальная (Sc+R), еще ниже – медиальная (M+Cu), а немного под углом от них и вдоль нижнего края крыла располагается анальная (A) жилка. Развита и поперечная или косая жилка – Rs&M (или Rs+M) и cu-a.

Однако в большинстве типов жилкования имеются только 3 замкнутых ячейки: костальная (C), радиальная (R) (или медианная) и первая кубитальная (1Cu) (субмедианная). Дистально и посередине также часто есть незамкнутая 2-я радиальная ячейка (маргинальная). Иногда на нижнем крае крыла развита и 2-я кубитальная (дискоидальная) ячейка (2Cu) (самцы Pristocerinae). Костальная и субкостальные жилки иногда могут сливаться в основании крыла (*Bethylus*). На переднем крае крыла ближе к его середине присутствует овальная или вытянутая птеростигма. У некоторых родов Bethylinae (*Odontepyrus*, *Prosierola*, *Sierola* и *Goniozus*) утолщенными являются претеростигма и птеростигма. В ряде случаев после птеростигмы по переднему краю крыла продолжается посттеростигмальная абсцисса (или постмаргинальная жилка) (R1). От нижнего края птеростигмы отходит изогнутый радиальный сектор (2r-rs&Rs) радиальной жилки (R); у мелких представителей в родах *Goniozus*, *Laelius*, *Israelius* и *Prorops* эта жилка очень короткая.

Несмотря на тот факт, что жилкование крыльев сравнительно изменчиво, его признаки оказываются очень важными в родовой и надродовой классификации. В пределах ос-бетилид часто наблюдается редукция крыльев. Оставшаяся базальная часть крыловой

пластинки может быть чешуевидной и иногда даже здесь сохраняются основные базальные жилки (в роде *Bethylus*).

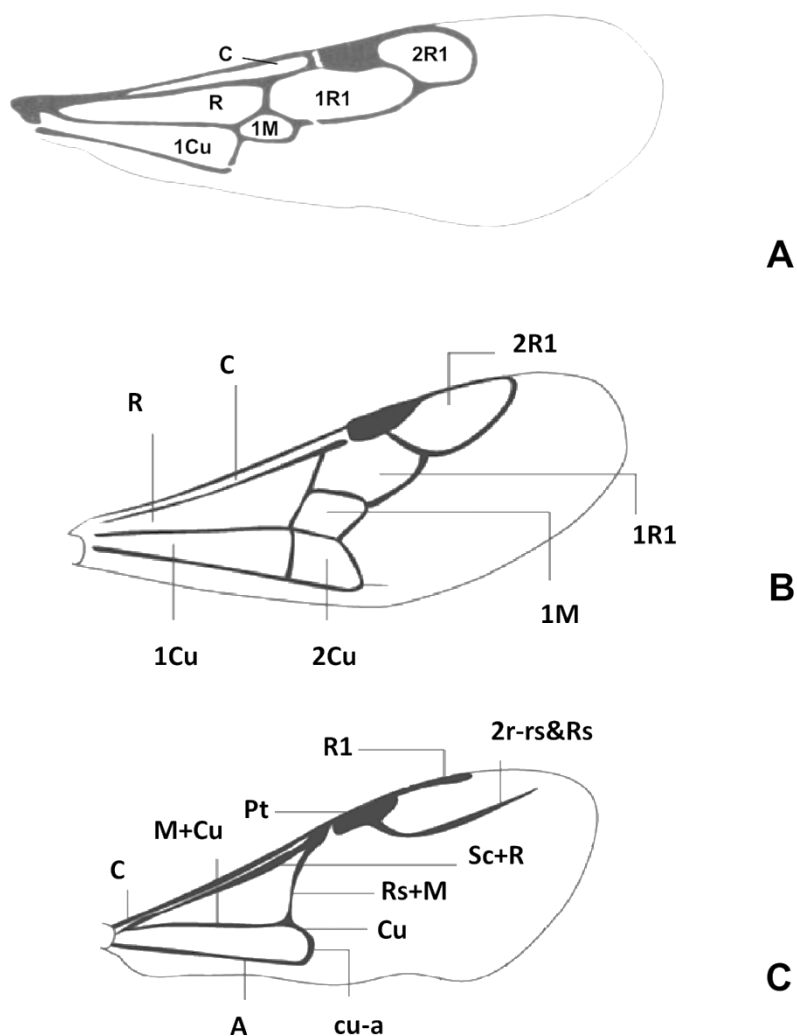


Рисунок 2. Детали строения переднего крыла ос Bethylidae: А – Ячейки крыла *Eupsenella*: С – костальная, R – радиальная, 1Cu – кубитальная, 1M – медиальная, 1R1 – 1-я радиальная, 2R1 – 2-я радиальная; В – Схема строения крыла, ячейки: С – костальная, R – радиальная, 1Cu – кубитальная, 1M – медиальная, 1R1 – 1-я радиальная, 2R1 – 2-я радиальная; С – Схема строения крыла, жилки: С – костальная, М+Cu – медиальная, А – анальная, Pt – птеростигма, Cu – кубитальная, Rs+M – базальная, Sc+R – субкостальная, R1 – постстигмальная абсцисса R1, 2r-rs&Rs – 2-я радиальная жилка (по: Azevedo et al., 2018).

Заднее крыло. Оно лопастевидное, заметно короче переднего, с сильно редуцированным жилкованием. В его основании есть только 2 короткие жилки: слитая вместе радиальная и субкостальная жилки и анальная, замкнутые ячейки полностью отсутствуют, а анальная и югальная лопасти хорошо выражены. На переднем крае крыла развиты крючки

(гамули) (по 3–8 штук), а по заднему краю хорошо видны длинные параллельные щетинки. Признаки заднего крыла почти не используются в систематике группы.

Ноги.

Ноги (рис. 1В) имеют типичное строение для жалоносных перепончатокрылых насекомых и состоят из тазика, вертлуга, бедра, голени и 5-члениковой лапки с коготками. Ноги бетилид в основном стройные, бегательные или ходильные, но передние иногда используются для копания или удержание добычи. Задние ноги более крупные. У ряда групп могут увеличиваться отдельные части конечностей. Средние голени самок из подсем. *Pristocerinae* несут шипы по их верхнему краю. Иногда у самцов бедра, тазики и вертлуги снабжены 1–2 зубцами (*Pristocerinae*: *Foenobethylus*). Некоторые представители бетилид (*Euryinae*: *Disepyris*) имеют на передних лапках тарзальные гребни, необходимые для рытья в сыпучем грунте (подобное таковому у роющих и дорожных ос). У некоторых бетилид бывают увеличены коготки и на них появляются дополнительные зазубрены или зубцы (*Pristocerinae*, *Bethylinae* и др.). Ноги редко обладают важными диагностическими признаками.

Метасома.

Метасома (рис. 1А, 18) обычно удлинённо-овальной формы и заострена к заднему концу. У бетилид (как у всех акулеат) первый абдоминальный сегмент вошел в состав мезосомы (как пропodeум), поэтому собственно метасома образована II–IX-м брюшными сегментами. Сегмент метасомы состоит из тергита и стернита, а видимых тергитов брюшка 6–7. Тергит 1-го сегмента может спереди формировать стебелек. Второй тергит иногда бывает увеличенный – он наиболее крупный у *Mesitiinae* и *Pararhabdepyris* (*Scleroderminae*). В ряде групп бетилид встречаются новообразования на тергитах и стернитах метасомы в виде бугорков, выпячиваний или ямок с бугорками (*Discleroderma*, *Dissomphalus*, *Pararhabdepyris*, *Odontepyris*). Предпоследние стерниты могут иметь слабо развитую выемку на их заднем крае и нами использовались для диагностики некоторых родов (*Parascleroderma*), однако этот признак применяется редко. Последний стернит самцов (гипопигий) весьма разнообразен по строению и часто имеется вырезка на заднем крае. Форма и строение гипопигия имеет важное значение при определении родов и видов большинства бетилид (*Pristocerinae*, *Mesitiinae*), однако для ряда родов строение гипопигия все еще остается невыясненным в связи с тем, что самцы неизвестны (часть *Scleroderminae*).

Гениталии самки. Гениталии самки типичны для всех жалоносных перепончатокрылых (яйцеклад и придаточные вальвулы), которые преобразованы в жалящий аппарат. Гениталии самки однообразны и почти не используются в диагностике, были применены только в отдельных группах *Bethylinae* (Ramos, Azevedo, 2016, 2020).

Гениталии самца. Гениталии самца (рис. 1С) по строению аналогичны многим жалоносным перепончатокрылым и состоят из базального кольца, непарного эдеагуса в центре и расположенных по бокам парных симметричных парамер и причлененных к ним волселл. Гениталии самцов очень разнообразны в строении парамер, волселл и эдеагусов и их строение играет очень важную роль при определении как на видовом, так и на родовом уровнях. Однако для отдельных родов в подсем. Scleroderminae они еще остаются слабо изученными.

Скульптура.

У бетилид отмечены разные варианты скульптуры тела: от гладкой с мелкими и слабо заметными точками (в пунктировке) до четко выраженной грубой ямчатой (foveolate) (у многих Mesitiinae) или ячеистой скульптуре на диске пропodeума; также имеется сочетание различных типов скульптуры на разных участках тела. Практически гладкие покровы наиболее обычны у пустынных (псаммофильных) видов (в роде *Mullerella* и у *Epyris kiefferi* Berland из Ю. Палеарктики). На боках пропodeума может быть развита параллельная морщинистая скульптура (в подсем. Epyrinae). Пунктировка дорсальной части участков тела в ряде случаев может иметь таксономическое значение. Так, нами предложено использовать число продольных рядов пунктировки на голове и пронотуме у самок *Pristocera* (Pristocerinae) для определения видов. Заметно реже используются признаки скульптуры латеральных и вентральной сторон тела, по сравнению с их дорсальной частью. Особенно разнообразна скульптура метапектально-пропodeального диска, которая обладает ее широким диапазоном – от гладкой до грубо ячеистой; скульптура имеет важное значение в диагностике таксонов на видовом и родовом уровнях.

Окраска.

Окраска тела этих ос в большинстве случаев темная и варьирует от бурой до черной, нередко она и коричневатая, и лишь изредка светлая (охристая, желтая). Нет типичной окраски, характерной для родовых групп ос-бетилид. Крылья бетилид обычно светлые, реже полностью или хотя бы частично затемненные, а их жилки варьируют от бесцветных до темно-коричневых. У мезитиин в окраске встречается сочетание светло-бурого и буро-красного до темных (почти черных) цветов. Многие самки этой группы эпигейные и имеют окраску как у самок мутиллид, которая несет расчленяющую функцию (например, у *Pilomesitius*). У бетилид почти не встречается в окраске мозаичного сочетания контрастных цветов (темных и светлых участков, подобно типичной «осиной окраски»). У разных групп бетилид окраска метасомы тоже может контрастировать с мезосомой (быть как светлее, так и темнее ее). При наличии контрастной окраски частей тела часто на крыльях имеются пятна. Бетилиды, обитающие внутри субстрата, нередко

утрачивают пигментацию и становятся светлыми, желто-коричневыми. Однако в роде *Pristocera*, имеющим широкий и разнообразный диапазон местообитаний, окраска варьирует от светло-рыжей до сплошь темной. Изредка встречается у бетилид и металлическая окраска тела синих и зеленых оттенков (некоторые Eryrinae: *Anisepyrus*, *Laelius*, *Disepyrus*); или его отдельные участки могут иметь серебристый цвет.

Опушение.

Опушение бетилид развито по всему телу: волоски обычно средней длины, редкие и простые. Более густо опушенными могут быть антенны и дистальный конец метасомы, а также жилки в основании крыла. Среди бетилид есть роды, обладающие более густым опушением (в Eryrinae: *Laelius*) или их тело покрыто длинными и редкими волосками (Eryrinae: *Muellerella*), а по бокам головы за глазами могут быть развиты длинные осязательные волоски (*Goniozus*, *Rysepyrus*). Признакам опушения изредка придается диагностическое значение при определении некоторых родов (*Laelius*), однако они редко используются в систематике группы.

Половой диморфизм.

Половой диморфизм в сем. Bethyridae сильно выражен. В подсем. Pristocerinae диморфизм доходит до крайнего состояния (Приложение 1, рис. 1, 4, 7), когда между полами практически нет общих черт, которые бы позволяли отнести их к одному роду и виду. Самцы в этом случае заметно крупнее и крылатые, способны к переносу самок; бескрылые и бледноокрашенные самки обитают на поверхности почвы или в субстрате и очень сильно модифицированы. В других подсемействах, наоборот, самцы обычно меньше самок и отличаются от них по окраске и размерам мандибул и конечностей, они часто имеют более длинные антенны; есть также изменения в строении головы (она меньше, чем у самок), пронотума и мезосомы. Редко появляются бескрылые самцы (в подсем. Bethylinae и Scleroderminae). К сожалению, по причине полового диморфизма во многих видах бетилид до сих пор описан только один пол. Надежным способом соотнесения самок и самцов с таким диморфизмом является поимка копулирующих пар (что происходит нечасто) или использование молекулярно-генетических данных (баркодинг).

Глава 4. ОБРАЗ ЖИЗНИ И ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

Осы сем. Bethyridae являются исключительно энтомофагами и эктопаразитоидами, которые развиваются в основном на личинках жесткокрылых и чешуекрылых насекомых. Жертвы бетилид – это преобладающе скрытоживущие и малоподвижные личинки насекомых из отрядов Coleoptera, Lepidoptera и, реже, Diptera, которые, как правило, обитают в почве, скрыты в защитных чехликах или свернутых листья (реже в галлах), бурят древе-

сину деревьев или стебли трав, являются семедами (Gordh, Móczár, 1990; Azevedo et al., 2018).

После ужаливания и последующей временной или (чаще) постоянной парализации личинки хозяина многие бетилиды прячут ее, используя для этого подходящую полость и закрывая или засыпая вход в нее. Однако личинка хозяина может оставаться на том же месте (в укрытии, полости или колыбельке), где ее обнаруживает и заражает самка бетилиды. Осы откладывают яйца на покровы личинок или куколок хозяев. На одном хозяине могут развиваться как одиночные личинки бетилид (у крупных *Pristocera* и *Pristepyris* и мелких *Cephalonomia*), так и их группы по несколько штук (грегарные виды – *Goniozus*, *Sclerodermus* и др.).

Для некоторых представителей *Sclerodermus* отмечено субсоциальное поведение, которое выражается в совместном выращивании потомства группой родственных особей (самок-сестер) на крупной личинке хозяина (жуке-дровосеке) в ограниченном пространстве личиночных ходов или колыбелек.

Несмотря на отсутствие сведений для многих бетилид, ряд их представителей имеет сравнительно широкий круг хозяев. Так, по-видимому, некоторые представители рода *Sclerodermus* являются широкими олигофагами или даже полифагами, и среди их хозяев отмечены как личинки жуков, так и гусеницы бабочек (Bridwell 1920), однако последнее утверждение требует дополнительной проверки.

Цикл развития. Бетилиды, вероятнее всего, имеют больше одной генерации в сезон, а тропический *Goniozus hanoiensis* дает даже до 9 поколений в год (Кон, 1992). Жизненный цикл развития бетилид длится в среднем около месяца (от 10 дней до 2 месяцев: Суитмен, 1964). Взрослые самки могут жить до 2–3 месяцев, в то время как самцы часто не питаются и быстро погибают.

В ряде представителей (например, в *Scleroderminae*) у гregarных и субсоциальных форм (*Sclerodermus* и *Cephalonomia*) в процессе развития могут появляться бескрылые экземпляры, причем в основном у самок и редко – у самцов. При достаточном количестве пищевого ресурса развиваются бескрылые формы; напротив, нехватка пищи стимулирует отрождение крылатых особей, что, вероятно, способствует их расселению в поисках хозяина (Мамаев, 1979).

Продолжительность жизни. Имаго самок ос-бетилид может жить от нескольких дней до нескольких недель, хотя известны данные о продолжительности их жизни вплоть до нескольких месяцев (например, в роде *Sclerodermus*: Мамаев, 1979). А вот их самцы – короткоживущие и особенно у тех их представителей, у которых они мельче самок (*Sclerodermus*) – в таком случае самцы живут всего несколько дней (Мамаев, 1979). При разве-

дении в лаборатории с температурой 27–29 °C самки *Goniozus hanoiensis* жили не более 5 дней (Кон, 1992), а при температуре 9–10 °C и с использованием подкормки продолжительность их жизни увеличивалась до 42 дней для самок и почти до 20 дней для самцов. У представителей рода *Pristocera* продолжительность жизни составляет от 6 до 65 дней (Bognar, 1957).

Спаривание и брачный лет. У бетирид самцы, как правило, отрождаются раньше самок, и могут ждать их рядом с коконом будущей самки с целью последующего спаривания; однако иногда они даже могут вскрывать коконы самок и спариваться с ними еще до выхода последних наружу. Самки способны спариваться многократно. У целого ряда представителей этих ос выражен сильный половой диморфизм, проявляющийся в формировании мелкой бескрылой самки: для таких случаев известна и форетическая копуляция (особенно в подсем. *Pristocerinae*), при которой спаривание происходит в полете и сопряжено с переносом крылатым самцом бескрылой самки (Azevedo et al., 2016). При этом самки могут быть мельче самца почти в 3 раза (например, у *Dissomphalus*: Azevedo et al., 2016). Более редко самки бетирид бывают крупнее самцов: тогда может происходить обратный процесс, когда более мелкий самец перемещается на самке (*Cephalonomia*: Emden, 1931).

Дополнительное питание имаго. Имаго ос-бетирид часто ловятся на цветущих растениях. Они имеют неспециализированный ротовой аппарат и посещают цветки с неглубоким расположением нектарников. По нашим наблюдениям бетириды посещают широкий круг цветущих растений из семейств *Fabaceae*, *Ariaceae*, *Rubiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Asteraceae* и *Polygonaceae*. Однако взрослые особи некоторых родов бетирид (например, *Epyris*, *Anisepyrus* и *Goniozus*) способны дополнительно питаться углеводами, которые они находят в пади равнокрылых насекомых (Evans, 1964), а также получать белковую пищу из гемолимфы хозяина после прокола его тела (Суитмен, 1964).

Поиск и заражение личинки хозяина. Яйца откладываются самкой бетириды на покровы срединных сегментов тела парализованной жертвы: их может быть от 1–8 до 19. Самка имеет возможность регулировать количество яиц, отложенных на одну личинку жертвы, что, вероятно, зависит от размера пищевого ресурса (Кон, 1992).

Продолжительность откладки яиц бетиридами длится до 1.5–2 месяцев. За весь период жизни самка способна откладывать с перерывами до 100–200 яиц (Суитмен, 1964). У *Goniozus hanoiensis* яйцекладка продолжается до 16 дней (в среднем 8), причем одна самка может откладывать 3–42 яйца (в среднем 15–18 яиц). Наибольшее количество яиц откладывается в первые 4 дня яйцекладки (Кон, 1992).

Вылупившаяся из яйца личинка способна, высосав одну личинку хозяина, самостоятельно переместиться на другую (например, у *Pristepyris armiferus*: Малышев, 1966). Период питания личинки осы сравнительно короткий: у большинства он длится 2–5 дней, но для некоторых видов может затягиваться до 10.

Вылет имаго бетилид из кокона происходит обычно через 10–15 дней после откладки яиц. Однако у *Bethylus cephalotes* вылупление из коконов наблюдалось через 5 недель (до 35 дней) после откладки яйца (Richards, 1932); у *Laelius* sp. развитие также идет до 30–35 дней (Sweetman, 1936).

Преимагинальные стадии. Яйцо бетилид гименоптероидного типа, овально-веретеновидное, часто немного изогнутое, без стебелька. Личинка также гименоптероидного типа, веретеновидная, без ног, светлоокрашенная. У личинки последнего возраста формируется хорошо выраженная головная капсула. Ее тело продолговатое и состоит из 12 сегментов, поверхность которых ровная и гладкая. На сегментах развито 10 пар дыхалец, из которых первая пара бывает значительно крупнее. Ротовой аппарат у личинки последнего возраста хорошо развит и прогнатный, его мандибулы широкие в основании и зубчатые в дистальной части, а нижняя губа крупная. Для бетилид точное число личиночных стадий не известно, что связано с их быстрым развитием, но, скорее всего, этих стадий не менее 3. Кокон бетилид, покрывающий куколку, овальный, шелковый, на поверхности рыхлый и, как правило, светлый.

Вероятные пути становления паразитизма в сем. Bethyidae

Анализ биологических особенностей бетилид показывает, что их основными хозяевами являются личинки (реже куколки) насекомых с полным превращением, в первую очередь жесткокрылые и чешуекрылые.

Часть родственных им групп из надсемейства Chrysidoidea (Dryinidae, Embolemidae, Sclerogibbidae) известны как эктопаразиты насекомых с неполным превращением. Представители Sclerogibbidae развиваются на эмбиях, обитающих в лесной подстилке. Виды сем. Embolemidae используют для своего развития скрытоживущих личинок цикадовых (например, из сем. Achilidae и Cixiidae из Auchenorrhyncha), обитающих в разрушающейся древесине. Близкие к эмболемидам, но более специализированные представители семейства Dryinidae развиваются на свободноживущих и подвижных личинках разных цикадовых из подотряда Auchenorrhyncha (Olmi et al., 2014), а имаго дриинид приобрели специальный схватывающий аппарат (клешни) на передних конечностях и мешковидную личинку, защищенную специальными покровами.

Однако представители тропического сем. Scolobythidae уже известны как эктопаразиты личинок жуков-усачей, которые однозначно связаны с растительным субстратом,

то есть они уже смогли перейти и использовать для своего развития насекомых с полным превращением. В свою очередь виды ос-блестянок сем. *Chrysididae* имеют наиболее широкий и разнообразный спектр хозяев-жертв. Например, представители подсем. *Chrysidinae* развиваются в гнездах ос и пчел, а также заражают личинок чешуекрылых; виды из подсем. *Cleptidae* развиваются на личинках сидячебрюхих перепончатокрылых (*Tenthredinidae*), а виды из подсем. *Amiseginae* и *Loboscelidiinae* паразитируют на яйцах палочников (*Phasmatidae*). О биологии и трофических связях сем. *Plumariidae* еще почти ничего не известно, но их бескрылые самки обитают в почве.

Можно предположить, что исходным хозяином предков бетилид могли быть также нимфы насекомых с неполным превращением, так как это исторически более древние отряды, чем жесткокрылые. Вероятно также, что предки бетилид могли сравнительно рано переключиться с заражения скрытоживущих (древесных и почвенных) нимф насекомых с неполным превращением (типа эмбий или различных хоботных насекомых) на личинок жуков, обитающих и развивающихся в похожих экологических условиях (ксилобионты).

Таким образом, наиболее обычными хозяевами эволюционно ранних бетилид скорее всего являлись личинки ксилобионтов, а уже позже, через личинок, развивающихся в растительном опаде или на подземных частях растений, возможно, происходил их переход на почвенных или свободноживущих личинок.

В пользу этого предположения может также свидетельствовать имеющаяся аналогия с роющим осами (*Spheciformes*), у которых некоторые группы (вполне вероятно, наиболее примитивные) также используют в качестве добычи насекомых с неполным превращением (тараканов, прямокрылых, клопов, сеноедов, тлей) и другая их часть (скорее всего, эволюционно более специализированная) перешла на поиск и использование насекомых с полным превращением (жуков, чешуекрылых, двукрылых и, перепончатокрылых).

Вероятнее всего, исходными для бетилид являлись тропические (лесные) условия обитания, а уже позднее произошло их проникновение в аридные и полуаридные территории (степные и саванные местообитания) и далее в умеренные условия – в лесную зону северного полушария.

Глава 5. КЛЮЧИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВ И РОДОВ БЕТИЛИД РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

Определительная таблица для подсемейств ос-бетилид

1. Полностью бескрылые формы (в основном самки, реже самцы) 2
 – Крылатые формы: макроптерные, брахиптерные и микроптерные (самцы и самки) 3
2. Глаза сильно редуцированные вплоть до нескольких фасеток или могут полностью отсутствовать. Теменные глазки отсутствуют Средние голени с продольными рядами шипов (Приложение 1, рис. 1, 4, 7) **Pristocerinae**
 – Глаза хорошо развитые, с множеством фасеток. Теменные глазки обычно присутствуют (за редким исключением). Средние голени без продольных рядов шипов **Scleroderminae** (очень редко также у представителей **Bethylinae** и **Mesitiinae**)
3. Переднее крыло всегда с развитой жилкой Rs+M (или базальная жилка с отростком) (рис. 3N), Rs+M по крайней мере в виде бугорка или короткого наклонного отрезка, хотя изредка она образует замкнутую ячейку (рис. 3M). На переднем крыле имеется до 6 замкнутых ячеек, но обычно 3–4. Киль наличника продолжается на переднюю часть лба **Bethylinae**
 – Переднее крыло всегда без жилки Rs+M (или базальная жилка без отростка) (рис. 5I, L; Приложение 1, рис. 2K, 4A, 5M, 7A, 10A, 13E, 15F). На переднем крыле не более 3–4 замкнутых ячеек. Киль наличника не продолжается на начало лба 4
4. Метанотум в его центральной части развит и примыкает к мезоскутеллюму сзади, длина метанотума в его центральной части достигает до половины длины мезоскутеллюма (Приложение 1, рис. 1A). Мезоскутеллюм не соприкасается с проподеальным диском. – В переднем крыле обычно развита заметная дискоидальная ячейка или жилка +Cu₂ (Приложение 1, рис. 1A, 2K, 4A, 5M, 7A) **Pristocerinae**
 – Метанотум в его центральной части не развит и не покрывает мезоскутеллюм сзади (рис. 4G, 5D, C, D, K, 6A, E, H). Мезоскутеллюм почти соприкасается с проподеальным диском, они разделены только очень узкой бороздкой 5
5. Второй метасомальный тергит значительно длиннее остальных тергитов, вместе взятых, занимает до половины длины мезосомы. Метапектально-проподеальный комплекс дорсально с центральным вдавлением и обычно с хорошо развитыми заднебоковыми шипами или (реже) притупленными бугорками. Покровы головы и мезосомы обычно в грубых ямках **Mesitiinae**
 – Второй метасомальный тергит обычной длины, лишь немного длиннее последующего тергита. Метапектально-проподеальный комплекс дорсально без центрального вдавления

и заднебоковых шипов, хотя бугорки иногда развиты. Покровы головы и мезосомы обычно без грубых ямок 6

6. Мезоплеврон с бороздой (трансэпистеральной линией или нижним краем нижней мезоплевральной ямки) или с ямками и килями. Передний край переднего крыла всегда прямой, без изломов около птеростигмы (рис. 5I, L). Затылочный киль всегда развит **Epyrinae**

– Мезоплеврон без борозды или кия, лишь иногда на нем развита слабозаметная ямка. Передний край переднего крыла с изломом на уровне птеростигмы или в базальной трети (рис. 4C, H, I). Затылочный киль часто отсутствует **Scleroderminae**

Ключи для определения родов ос-бетилид России и сопредельных территорий

[роды, еще не обнаруженные в фауне России, обозначены в тексте звездочкой (*)]

Ключ для определения родов подсемейства *Pristocerinae* (самцы и самки)

1. Самцы. (Полнокрылые; теменные глазки развитые, глаза большие; антенны длинные, все флагелломеры длиннее своей ширины; среднегрудь и заднегрудь развиты) 2

– Самки. (Бескрылые, теменные глазки отсутствуют, глаза значительно редуцированные вплоть до нескольких десятков фасет; антенны короткие, все флагелломеры короче своей ширины, кроме последнего (последний может быть весьма длинным); среднегрудь и заднегрудь слиты и редуцированные) 8

2(1). Крупные, до 10.0–15.0 мм. Голова и мезосома сверху грубо пунктированные. Длина диска пропodeума едва больше его ширины, он грубо пунктированный или ячеистый (хотя бы на 2/3 своей длины). Передний край наличника округленный 3

– Мелкие, обычно заметно менее 10.0 мм. Голова и мезосома сверху слабо пунктированные или почти гладкие. Длина диска пропodeума часто больше его ширины, он ячеистый только в основании и почти гладкий в задней части. Передний край наличника трапециевидный или треугольный, угловидно вытянут по центру 4

3(2). Гипопигий на заднем крае глубоко вырезан, разделен на 2 половины, соединенных у основания (Приложение 1, рис. 1A, 4C). 1–3-й сегменты метасомы оранжевые или оранжево-коричневые ***Pristocera* Klug**

– Гипопигий на заднем крае совсем не вырезан (Приложение 1, рис. 7C). Метасома полностью черная или темно-коричневая ***Pristepyris* Kieffer**

- 4(2).** Тело средних размеров, 5.0–9.0 мм. Наличник спереди притупленный, с округлым, прямым или чуть вогнутым передним краем 5
- Тело мелких размеров, 4.0 мм и меньше. Наличник спереди с вытянутой центральной лопастью. – Голова и мезосома блестящие, с тонким сетчатым рисунком или пунктировкой. Гипопигий трапецевидный, 5-угольный, с длинным центральным и более короткими боковыми отростками. Передне- и среднегрудь выпуклые, скругленные (вид сбоку). Тело менее длинное, широкое, длина проподеума чуть больше ширины 7
- 5(4)** Голова и мезосома матовые и с равномерной пунктировкой, реже они блестящие и пунктированные. Гипопигий почти треугольный и с округленными углами, с короткими и равными по размеру центральным и боковыми отростками на его заднем крае (рис. 3А). Парамеры в гениталиях самца глубоко вырезанные (рис. 3В). – Нотаули не развиты. Гениталии самца удлинённые, суженные у основания; эдеагус длинный, веретеновидный, расширен в своей центральной части и после расширения конический. Радиальная жилка (2r+rs&RS) переднего крыла длинная, равно почти половине крыла
..... ***Pseudisobrachium* Kieffer**
- Голова и мезосома блестящие, с пунктировкой. Гипопигий трапецевидный, 5-угольный, с центральным вдавлением на его заднем крае, нередко с длинными отростками (по крайней мере с длинным центральным и более короткими боковыми). Парамеры в гениталиях самца не вырезанные 6
- 6(5).** Дистальные концы парамер гениталий самца тонкие, удлинённые, заметно выступают за вершину эдеагуса (рис. 3С). Гипопигий едва шире своей длины, на заднем крае с небольшим центральным вдавлением, с длинным центральным отростком на его переднем крае, который почти вдвое длиннее пластинки гипопигия, и с сильно развитой тонкой мембранозной аподемой вокруг центрального отростка (рис. 3D)
..... ****Elegnesia* Alencar et Azevedo**
- Дистальные концы парамер гениталий самца широкие, листовидные, укороченные, едва выступают за вершину эдеагуса (рис. 3F). Гипопигий более широкий и короткий, на заднем крае с большим центральным вдавлением, центральный и боковые отростки на его переднем крае короткие, почти одинаковой длины и не длиннее гипопигия, мембранозная аподема вокруг центрального отростка отсутствует (рис. 3Е)
..... ****Propristocera* Kieffer**
- 7(4).** Второй тергит метасомы сверху с парой вдавлений с бугорками на дне; гипопигий с длинным центральным и короткими 2–4 боковыми отростками на его заднем крае. Передние вертлуги по длине составляют менее четверти переднего бедра. Нотаули полные и четкие. Мезоторакс снизу перед средними тазиками с ацетабулярной каймой. Базальная

жилка переднего крыла вливается в субкостальную жилку близко к птеростигме, на расстоянии менее длины птеростигмы. Гипопигий очень широкий и короткий, на заднем крае слабо вогнут и с маленькими центральным бугорком. Гениталии самца с раздвоенной вентральной частью у эдеагуса (Приложение 1, рис. 9–11). Тело почти не уплощено

..... ***Dissomphalus* Ashmead**

– Второй тергит метасомы без вдавлений; гипопигий с 3 длинными и почти одинакового размера отростками (центральным и 2 боковыми) на его заднем крае. Передние вертлуги по длине составляют треть переднего бедра. Нотаули очень слабые, местами едва заметны. Мезоторакс снизу перед средними тазиками без ацетабулярной каймы. Базальная жилка переднего крыла вливается в субкостальную далеко от птеростигмы, на расстоянии равной или более длины птеростигмы. Гипопигий менее широкий и длинный, на заднем крае обычно прямой, а если иногда слегка вогнутый, то без бугорка. Гениталии самца без раздвоенной вентральной части у эдеагуса (Приложение 1, рис. 12–15). Тело заметно уплощено

..... ***Parascleroderma* Kieffer**

8(1). Крупнее, 5.0–10.0 мм. Метапектально-проподеальный диск гитарообразный, сильно расширенный в задней трети. Длина головы чуть больше ширины. – Мезоторакс треугольный, почти равносторонний 9

– Мельче, менее 5.0 мм. Метапектально-проподеальный диск слабо грушевидный. Голова заметно удлинённая 10

9(8). Средняя доля наличника с центральным вдавлением и двумя боковыми выступами или бугорками. Мезоторакс с вогнутыми сторонами (Приложение 1, рис. 7B, 8)

..... ***Pristepyris* Kieffer**

– Средняя доля наличника только с 3–4 выступающими бугорками. Стороны мезоторакса выпуклые (Приложение 1, рис. 3, 6) ***Pristocera* Klug**

10(8). Мезоскутум продольно вытянутый, по форме трапециевидный или вытянуто-треугольный, равен длине боков среднегруди; передняя часть проподеума сильно сужена по сравнению с его задней частью; мезоплевры (вид сверху) не достигают переднего конца проподеума (рис. 3G, H) ***Pseudisobrachium* Kieffer и **Propristocera* Kieffer**

– Мезоскутум поперечный, по форме овальный, треугольный или близкий к треугольному, почти в 2 раза короче боков среднегруди; передняя часть проподеума расширена, не уже его задней части; мезоплевры (вид сверху) перекрывают передний конец метапектально-проподеального комплекса 11

11(10). Мезоскутум треугольный, его ширина немного больше половины длины мезосомы ****Eleganesia* Alencar et Azevedo**

– Мезоскутум овальный или овально-треугольный, его ширина равна или обычно меньше половины длины мезосомы 12

12(11). Антенны с короткими поперечными члениками. Мезоскутум овальный, или поперечно-вытянутый и неявно треугольный; мезоплевры слабо развиты (вид сверху), почти

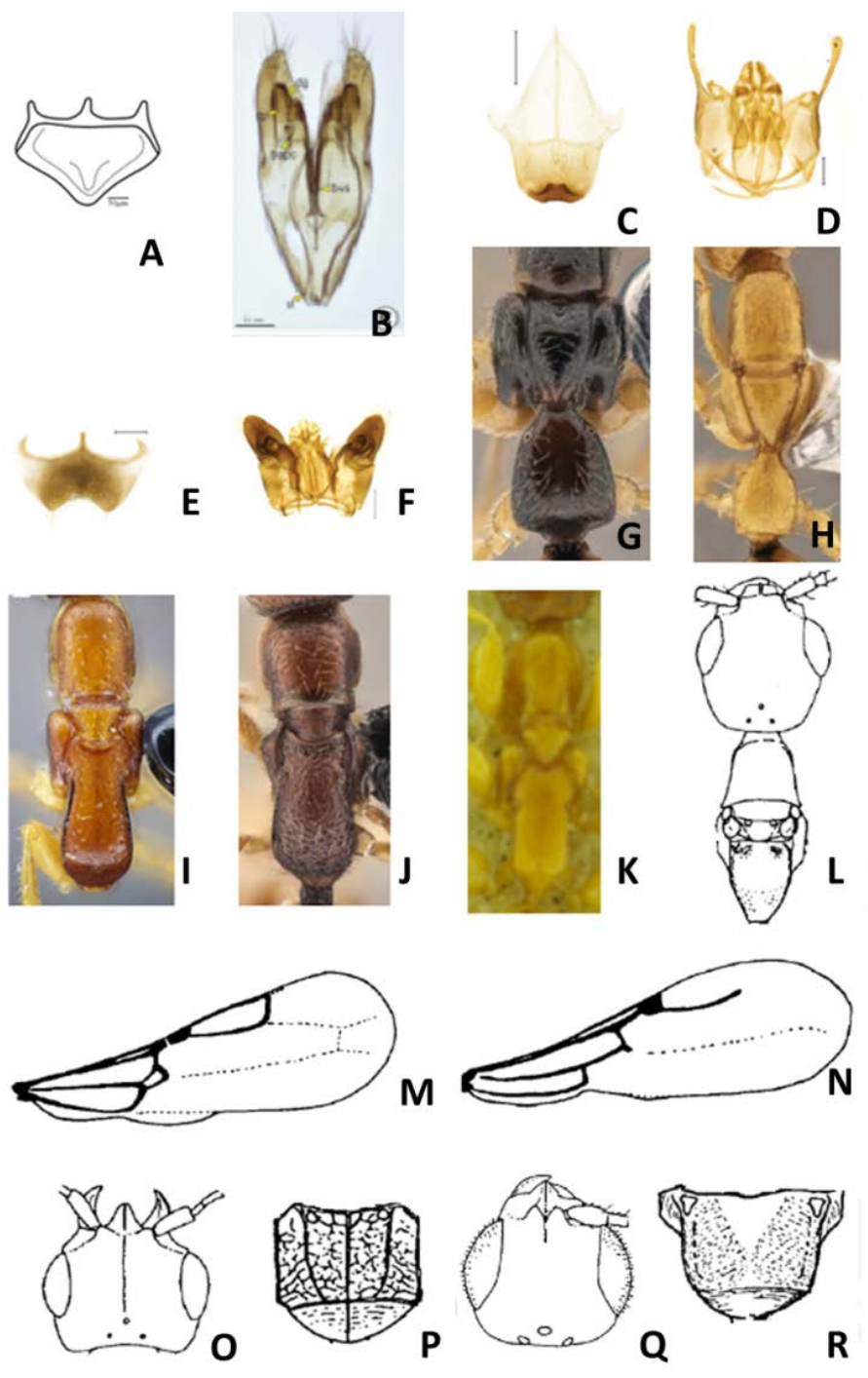


Рисунок 3. Детали строения ос Bethylidae (подсемейства Pristocerinae, Bethylinae): A – *Pseudisobrachium*, гипопигий самца (по: Azevedo et al., 2018); B – *Pseudisobrachium*, гениталии самца (по: Lanes et al., 2020); C, D – *Eleganesia*, гипопигий и гениталии самца (по: Lim et al., 2011); E, F – *Propristocera*, гипопигий и гениталии самца (по: Lim et al., 2011); G – *Pseudisobrachium*, грудь самки (по: Azevedo et al., 2018); H – *Propristocera*, грудь самки (по: Azevedo et al., 2018); I – *Eleganesia*, грудь самки (по: Liao et al., 2021); J – *Dissomphalus*, грудь самки (по: Azevedo et al., 2018); K – *Parascleroderma*, грудь самки (Ориг.); L – *Bethylus*, голова и грудь

(по: Terayama, 2006); М – *Sierola*, переднее крыло (по: Terayama, 2006); N – *Bethylus*, переднее крыло (по: Terayama, 2006); O – *Odontepyris*, голова (по: Terayama, 2006); P – *Odontepyris*, проподеум (по: Terayama, 2006); Q – *Goniozus*, голова (по: Terayama, 2006); R – *Goniozus*, проподеум (по: Terayama, 2006).

незаметные, сверху не выпуклые. Проподеум наиболее широкий в его задней части (рис. 3J), расширяется кзади. Тело не уплощенное ***Dissomphalus* Ashmead**

– Антенны с удлинненными продолговатыми члениками. Мезоскутум почти треугольный, с передним выпячиванием; мезоплевры хорошо развиты (вид сверху), заметные, сверху выпуклые или угловатые. Проподеум наиболее широкий в его передней части, сужается кзади. Тело заметно уплощенное (рис. 3K) ***Parascleroderma* Kieffer**

Ключ для определения родов подсемейства *Bethylinae* (самцы и самки)

1. Полностью бескрылые формы; иногда крылья развиты, но сильно редуцированы, едва достигают первого сегмента метасомы (рис. 3L) ***Bethylus* Latreille** (оба пола)

– Полнокрылые формы с хорошо развитыми длинными крыльями 2

2(1). Маргинальная (радиальная) ячейка переднего крыла замкнутая (рис. 3M); на крыле имеется 4–5 замкнутых ячеек. – Размеры тела мелкие, до 3.0 мм ***Sierola* Cameron**

– Маргинальная (радиальная) ячейка переднего крыла не замкнутая, дистально открытая; на крыле всегда менее 4 замкнутых ячеек 3

3(2). Антенны 12-члениковые. На переднем крыле жилка Rs+M короткая, иногда она едва заметна и в виде бугорка (рис. 3N). Престигма не увеличена. – Диск проподеума гладкий ***Bethylus* Latreille**

– Антенны 13-члениковые. На переднем крыле жилка Rs+M длинная и отходящая под углом, иногда она длиннее Rs, изредка образует замкнутую ячейку. Престигма обычно увеличена, иногда она равна по длине птеростигме 4

4(3). В основном крупные формы, 5.0–10.0 мм. Голова обычно пятиугольная, иногда шире мезосомы. Проподеум с развитыми центральным, боковыми и поперечным (или только с центральным и поперечным) гребнями и парой ямок у его основания (рис. 3O, P). Передние бедра не вздутые ***Odontepyris* Kieffer**

– Всегда мелкие формы, менее 5.0 мм. Голова обычно треугольная или почти коническая, всегда не шире мезосомы. Проподеум без гребней и ямок. Передние бедра обычно вздутые. – Центральная часть проподеума с гладкой продольной срединной полосой (площадкой) (рис. 3Q, R) ***Goniozus* Förster**

Ключ для определения родов подсемейства *Scleroderminae* (самцы и самки)

1. Бескрылые, микроптерные или брахиптерные формы 2
 - Макроптерные формы с хорошо развитыми крыльями 5
- 2(1). Антенна с 8–10 члениками (флагелломерами) 3
 - Антенна с 11 члениками (флагелломерами) 4
- 3(2). Антенна с 10 члениками *Cephalonomia* Westwood
 - Антенна с 8 члениками **Acephalonomia* Strejček
- 4(2). Затылочный валик отсутствует. Мандибулы короткие, имеют менее 5 зубцов; внутренний край мандибулы без зубчиков, гладкий. Наличник слабо развит, узкий, без передней доли и центрального отростка *Sclerodermus* Latreille
 - Затылочный валик развит. Мандибулы длинные, с 5–7 зубцами; внутренний край мандибулы очень часто зубчатый. Наличник хорошо развит, широкий, часто с развитой передней долей и иногда с центральным шиловидным отростком *Glenosema* Kieffer
- 5(1). Метасомальные тергиты III и IV с бугорками; задний конец метасомы изогнут кверху (рис. 4A) **Discleroderma* Kieffer
 - Метасомальные тергиты III и IV без бугорков; задний конец метасомы не изогнут кверху, прямой 6
- 6(5). Лоб с выступающим вперед участком между антеннальными торулюсами (рис. 4B) **Prorops* Waterston
 - Лоб без выступающего вперед участка между антеннальными торулюсами 7
- 7(6). Мандибулы с 5–7 зубцами; внутренний край мандибулы очень часто зубчатый *Glenosema* Kieffer
 - Мандибулы с меньшим числом зубцов; внутренний край мандибулы гладкий 8
- 8(7). Антенна с 11 члениками 9
 - Антенна с 8–10 члениками 10
- 9(8). Переднее крыло без анальной жилки (A); ячейка 1Cu обычно открытая (рис. 4C). Голова короткая, заметно короче длины мезосомы; вентральная поверхность головы выпуклая (вид сбоку). Мандибулы толстые и короткие *Sclerodermus* Latreille
 - Переднее крыло с анальной жилкой (A); ячейка 1Cu всегда закрытая. Голова длинная, почти равна длине мезосомы; вентральная поверхность головы прямая (вид сбоку) (рис. 4D). Мандибулы тонкие и длинные **Allobethylus* Kieffer
- 10(8). Голова гипогнатная, почти поперечно-треугольной формы (вид спереди). Малярное пространство длинное, приблизительно равно по длине диаметру глаза. Тергит II длинный, длиннее последующих тергитов (рис. 4E, F) *Pararhabdepyris* Gorbatovsky

- Голова прогнатная, округлой или четырехугольной формы (вид спереди). Малярное пространство короткое, заметно короче диаметра глаза. Тергит II не длиннее последующих тергитов 11
- 11(10).** Переднее крыло без жилки 2r-rs&Rs; если она иногда развита, то очень короткая 12
- Переднее крыло всегда с длинной жилкой 2r-rs&Rs (рис. 4H) 14
- 12(11).** Малярный шов отсутствует. Переднее крыло с закрытой R ячейкой; жилка 2r-rs&Rs развита, но короткая (рис. 4I) ***Israelius Richards***
- Малярный шов развит. Переднее крыло с открытой R ячейкой; жилка 2r-rs&Rs полностью отсутствует 13
- 13(12).** Антенна с 10 члениками ***Cephalonomia Westwood***
- Антенна с 8 члениками ****Acephalonomia Strejček***
- 14(11).** Парапсидальные борозды развиты ***Plastanoxus Kieffer***
- Парапсидальные борозды отсутствуют (рис. 4G) ****Alloplastanoxus Terayama***

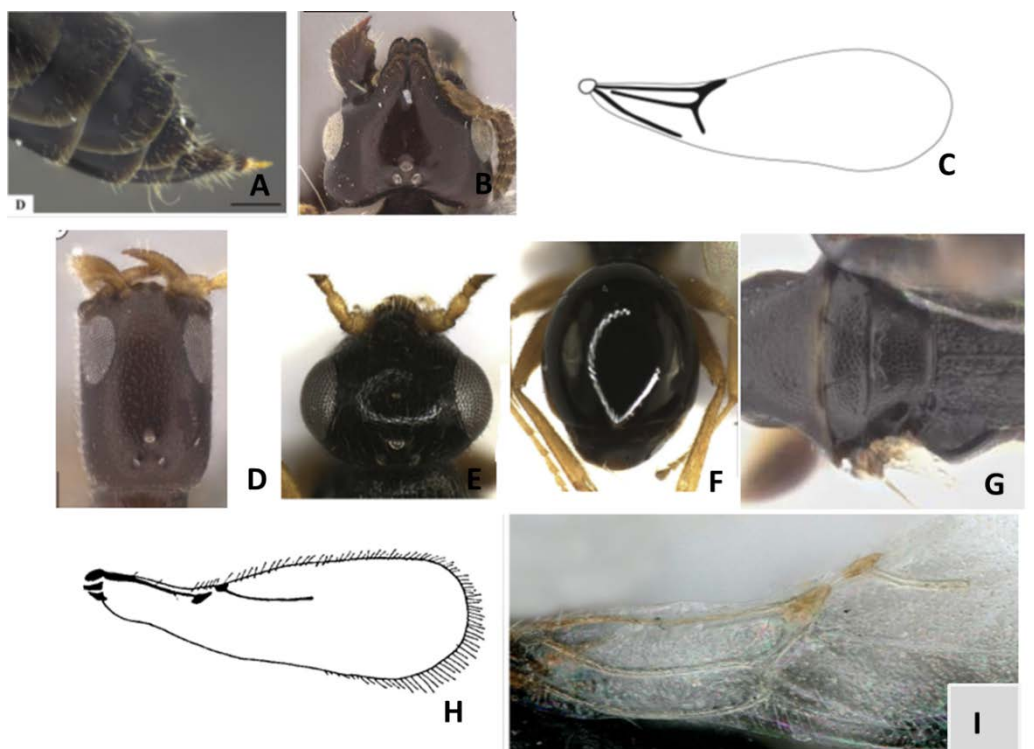


Рисунок 4. Детали строения ос Bethylidae (подсемейство Scleroderminae): A – *Discleroderma*, тергиты метасомы (по: Azevedo et al., 2020); B – *Prorops*, голова (по: Azevedo et al., 2018); C – *Sclerodermus*, переднее крыло (по: Azevedo, Colombo, 2022); D – *Allobethylus*, голова (по: Azevedo et al., 2018); E – *Pararhabdepyris*, голова (по: Lim, Lee, 2014); F – *Pararhabdepyris*, метасома (по: Lim, Lee, 2014); G – *Alloplastanoxus*, среднегрудь (по: Azevedo et al., 2018); H – *Plastanoxus*, переднее крыло (по: Terayama, 2006); I – *Israelius*, переднее крыло (по: Pourhaji et al., 2018).

Ключ для определения родов подсемейства Epyrinae (самцы и самки)

1. Мезоскуто-мезоскутеллярный шов представлен в виде глубокой четкой борозды, соединяющей ямки (рис. 5A) 2
 - Мезоскуто-мезоскутеллярный шов мелкий и узкий, две боковые ямки борозды отчетливо обособлены (рис. 5B) 6
- 2(1). Борозда мезоскуто-мезоскутеллярного шва обычно гладкая, без перегородок между его передним и задним краями; задний край борозды заметно изогнут внутрь. Наличник без развитых боковых лопастей (рис. 5C) 3
 - Борозда мезоскуто-мезоскутеллярного шва слабо ячеистая или с четкими поперечными перегородками; задний край борозды прямой (рис. 5D). Наличник с заметными боковыми лопастями (рис. 5E) 4
- 3(2). Тело и крылья покрыты толстыми черными волосками. Жилка 2r-rs&Rs часто короткая, представлена в виде отрезка **Laelius Ashmead**
 - Тело и крылья покрыты тонкими светлыми (каштановыми) волосками. Жилка 2r-rs&Rs длинная ***Chlorepyris Kieffer**
- 4(2). Глаза средних размеров, занимают до 2/3 длины головы (вид сбоку) (рис. 5F). Пронотум дорсально окаймлен **Rysepyris Kieffer**
 - Глаза очень крупные, занимают почти всю длину головы (вид сбоку) (рис. 5H). Пронотум дорсально не окаймлен 5
- 5(4). Передняя лапка самки с гребенкой из длинных щетинок; первый протарзомер с гребенкой из коротких щетинок по всей его нижней части (рис. 5J) Переднее крыло с короткой жилкой 2r-rs&Rs, хотя здесь иногда развита темная продолжающаяся складка крыла (рис. 5I). Задняя часть пропodeума без поперечной борозды из ямок вдоль его заднего края. Мезоскутум без поперечной впадины из ямок. На заднебоковых частях метапектально-пропodeального комплекса развито по одному зубцеобразному выросту **Disepyris Kieffer**
 - Передняя лапка самки без гребенки из щетинок; первый протарзомер без гребенки из щетинок по всей его нижней части. Переднее крыло с длинной жилкой 2r-rs&Rs (рис. 5L). Задняя часть пропodeума с поперечной бороздой из ямок вдоль его заднего края. Мезоскутум с поперечной впадиной из ямок. На заднебоковых частях метапектально-пропodeального комплекса развито по два зубцеобразных выроста **Holepyris Kieffer**
- 6(1). Антенна перистая (гребневидная); первый флагелломер самца сильно укороченный. Передняя часть стернита II метасомы с морщинистой площадкой ***Calyza Westwood**
 - Антенна нитевидная; первый флагелломер самца не укороченный. Передняя часть стернита II метасомы без морщинистой площадки 7

7(6). Ямки мезоскуто-мезоскутеллярного шва отстоят друг от друга менее чем на половину ширины ямки	8
– Ямки мезоскуто-мезоскутеллярного шва отстоят друг от друга более чем на половину ширины ямки	9
8(7). Метапектально-проподеальный диск со слабыми и нечеткими метапостнотальными гребнями (рис. 5M)	*Idatepyris Colombo, Tribull et Azevedo
– Метапектально-проподеальный диск с отчетливыми метапостнотальными гребнями	Epyris Westwood
9(7). Мезоскуто-мезоскутеллярные ямки обособлены друг от друга участком, размер которого более чем 4.0 раза превышает ширину ямки (рис. 5N). Мандибула самки на вентральной стороне с пластинчатым отростком (рис. 5O)	*Muellerella Saussure
– Мезоскуто-мезоскутеллярные ямки обособлены друг от друга участком, размер которого заметно меньше, чем 4.0 раза превышает ширину ямки. Мандибула самки на вентральной стороне без отростка	10
10(9). Боковые мезоскуто-мезоскутеллярные ямки каплевидной формы. Куспис в гениталиях самца не отделен от волселлы (рис. 5P, Q)	Psilepyris Kieffer
– Боковые мезоскуто-мезоскутеллярные ямки округлой или овальной формы. Куспис в гениталиях самца частично отделен от волселлы (рис. 5R, S)	Dolus Motschulsky

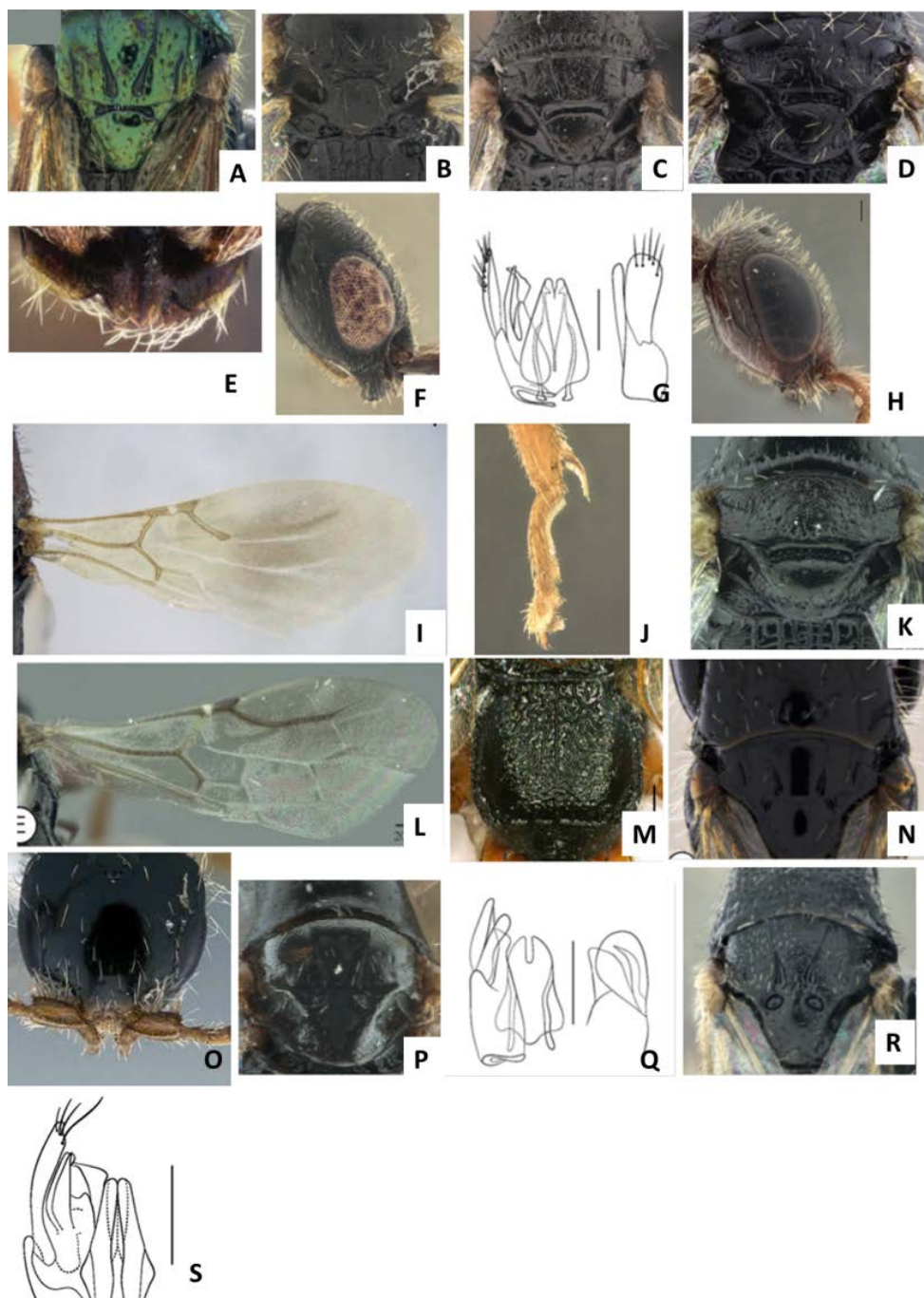


Рисунок 5. Детали строения ос Bethylidae (подсемейство Еуринае): А – *Chlorepyris*, среднегрудь (по: Colombo et al., 2022); В – *Epyris*, среднегрудь (по: Colombo et al., 2022); С – *Laelius*, среднегрудь (по: Azevedo et al., 2018); D – *Rysepyris*, среднегрудь (по: Azevedo et al., 2018); E – *Rysepyris*, наличник (по: Azevedo et al., 2018); F – *Rysepyris*, голова сбоку (по: Colombo et al., 2022); G – *Rysepyris*, гениталии самца (по: Colombo et al., 2022); H – *Disepyrus*, голова сбоку (по: Colombo et al., 2022); I – *Disepyrus*, переднее крыло (по: Colombo et al., 2022); J – *Disepyrus*, передняя лапка (по: Colombo et al., 2022); K – *Holepyris*, среднегрудь (по: Azevedo et al., 2018); L – *Holepyris*, переднее крыло (по: Azevedo et al., 2018); M – *Idatepyris*, пропodeум (по: Lim et al., 2011); N – *Muellerella*, среднегрудь (по: Colombo et al., 2022); O – *Muellerella*, голова и мандибулы (по: Azevedo et al., 2010); P – *Psilepyris*, среднегрудь (по: Colombo et al., 2022); Q – *Psilepyris*, гениталии самца (по: Colombo et al., 2022); R – *Dolus*, среднегрудь (по: Colombo et al., 2022); S – *Dolus*, гениталии самца (по: Colombo et al., 2022).

Ключ для определения родов *Mesitiinae* России (самцы и самки)

1. Самцы. [Почти всегда полнокрылые (за редким исключением). Теменные глазки всегда развиты. Средне- и заднегрудь всегда хорошо развиты. Антенны длинные; длина их антенномеров больше ширины. Гениталии самцов обычно вытянутые. Видимых стернитов 6 или 7; последний стернит с выемкой на заднем крае] 2
- Самки. [Полнокрылые или короткокрылые, но иногда бескрылые. Теменные глазки развиты, но иногда отсутствуют. Средне- и заднегрудь часто хорошо развиты, однако немного уменьшены у короткокрылых и бескрылых форм. Антенны короткие; длина их антенномеров меньше ширины. Гениталии самки в виде жала и вальвул. Тегулы всегда развиты] 9
- 2(1). Проподеум без заднебоковых шипов или выростов (рис. 6А, Е) 3
- Проподеум с заднебоковыми шипами или выростами (рис. 6Н) 5
- 3(2). Диск проподеума с не слитыми метапостнотально-проподеальным швом и параспиракулярным (околодыхальцевым) гребнем, которые расположены параллельно друг другу (рис. 6А). Задний край гипопигия однодольчатый (рис. 6В). Дорсальная часть парамеры длиннее вентральной части ****Bradepyris* Kieffer**
- Диск проподеума со слитыми метапостнотально-проподеальным швом и параспиракулярным (околодыхальцевым) гребнем, которые расположены не параллельно друг другу. Задний край гипопигия двудольчатый (рис. 6D). Дорсальная часть парамеры равна по длине вентральной части 4
- 4(3). Голова редко пунктированная. Задний метаплевральный гребень отсутствует. Гипопигий без переднебоковых отростков. Вентральная парамера S-образная; аподемы гениталий не параллельные (рис. 6С, D, Е) ****Anaylax* Móczár**
- Голова густо пунктированная. Задний метаплевральный гребень развит. Гипопигий с переднебоковыми отростками. Вентральная парамера изогнутая («клюшкообразная»); аподемы гениталий параллельные (рис. 6F, G, H) ***Metrionotus* Móczár**
- 5(2). Длина гипопигия не больше его ширины (равна или меньше); его боковые края кзади сходятся (рис. 6I, K) 6
- Длина гипопигия больше его ширины; его боковые края почти параллельные (рис. 6J) 7
- 6(5). Срединный гребень наличника в профиль арочный (выгнут), ложкообразный, тонкий, с каплевидной площадкой на его нижнем конце. Метапектально-проподеальный диск около дыхальцев с параспиракулярным гребнем. Гипопигий с боковыми передними отростками; эдеагус гениталий самца на конце угловидный (рис. 6K) ***Mesitius* Spinola**

- Срединный гребень наличника в профиль не арочный, килевидный. Метапектально-проподеальный диск около дыхальцев без параспиракулярного гребня. Гипопигий без боковых передних отростков (рис. 6I); эдеагус гениталий самца на конце закругленный *Clytrovorus Nagy*
- 7(5).** Задний край гипопигия с длинными ветвями (рис. 6L), которые равны не менее половины длины гениталий *Sulcomesitius Móczár*
- Задний край гипопигия с короткими ветвями, которые равны не более трети длины гениталий 8
- 8(7).** Флагелломеры усиков толстые и короткие. Метапектально-проподеальный диск с поперечным задним валиком. Переднее крыло без анальной жилки (A). Дорсальные части параметер по длине равны их вентральным частям *Gerbekas Argaman*
- Флагелломеры усиков тонкие и длинные. Метапектально-проподеальный диск без поперечного заднего валика. Переднее крыло со слабо выраженной анальной жилкой (A). Дорсальные части параметер короче их вентральных частей *Heterocoelia Dahlbom*
- 9(1).** Поверхность тела почти гладкая, без заметных ямок. Метапектально-проподеальный диск с параллельными метапостнотально-проподеальным швом и срединным метапостнотальным гребнем. Метасомальный тергит II кожистый *Bradepyrus Kieffer*
- Поверхность тела скульптурированная, в ямках или пунктировке. Метапектально-проподеальный диск с непараллельными метапостнотально-проподеальным швом и срединным метапостнотальным гребнем. Метасомальный тергит II не кожистый 10
- 10(9).** Передний глазок расположен позади супраоцеллярной линии (условной линии, соединяющей задние края глаз) 11
- Передний глазок пересекает супраоцеллярную линию или расположен впереди нее 12
- 11(10).** Края малярного пространства сужаются к переднему краю головы. Срединный гребень наличника расположен под углом, скошенный (вид сбоку) и ложкообразный по форме (вид сверху) *Mesitius Spinola*
- Края малярного пространства параллельные. Срединный гребень наличника арочный (вид сбоку) и прямой по форме (вид сверху) *Anaylax Móczár*
- 12(10).** Передний глазок полностью расположен перед супраоцеллярной линией 13
- Передний глазок расположен на пересечении с супраоцеллярной линией 14
- 13(12).** Глаза маленькие, занимают менее половины длины головы (вид сверху) *Metrionotus Móczár*
- Глаза большие, занимают больше половины длины головы (вид сверху) *Sulcomesitius Móczár*

- 14(13).** Края малярного пространства сужаются к переднему краю головы
 ***Heterocoelia* Dahlbom**
 – Края малярного пространства почти параллельные 15

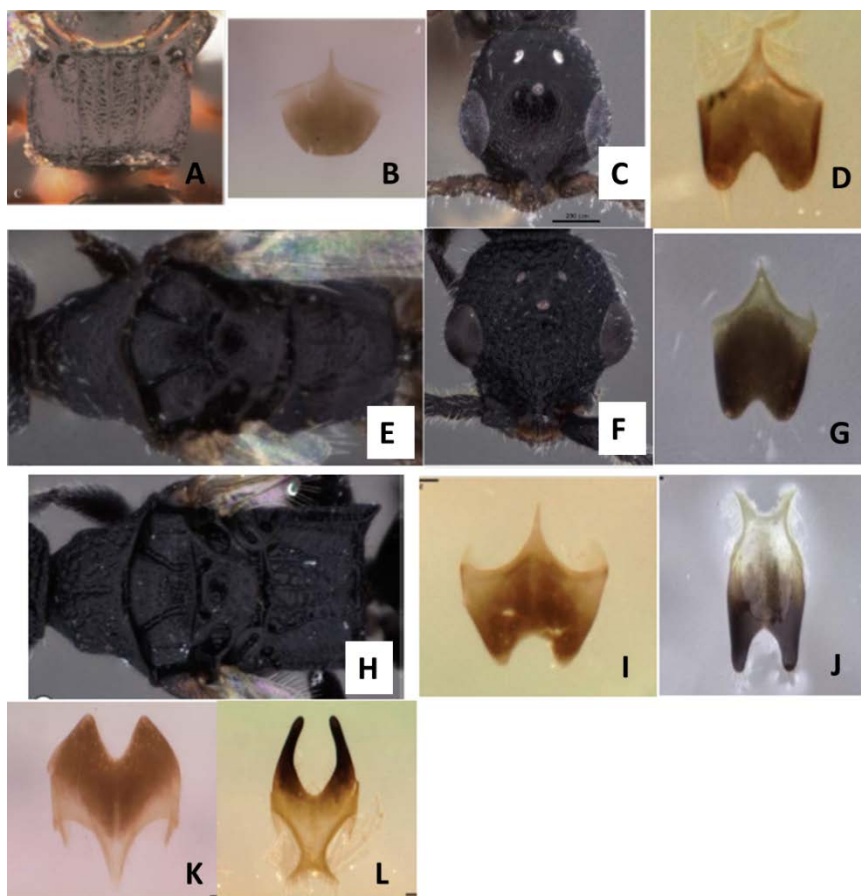


Рисунок 6. Детали строения ос Bethylidae (подсемейство Mesitiinae): A – *Bradepyris*, проподеум (по: Barbosa, Azevedo, 2015); B – *Bradepyris*, гипопигий самца (по: Barbosa, Azevedo, 2015); C – *Anaylax*, голова сверху (по: Azevedo et al., 2018); D – *Anaylax*, гипопигий самца (по: Azevedo et al., 2018); E – *Anaylax*, грудь сверху (по: Azevedo et al., 2018); F – *Metrionotus*, голова (по: Azevedo et al., 2018); G – *Metrionotus*, гипопигий самца (по: Azevedo et al., 2018); H – *Metrionotus*, грудь сверху (по: Azevedo et al., 2018); I – *Clytrovorus*, гипопигий самца (по: Azevedo et al., 2018); J – *Gerbekas*, гипопигий самца (по: Azevedo et al., 2018); K – *Mesitius*, гипопигий самца (по: Azevedo et al., 2018); L – *Sulcomesitius*, гипопигий самца (по: Azevedo et al., 2018).

- 15(14).** Длина головы больше ее ширины. Малярное пространство короткое, короче затылочно-окулярного расстояния. Срединный валик наличника в профиль прямой
 ***Clytrovorus* Nagy**
 – Длина головы не больше ее ширины. Малярное пространство длинное, длиннее затылочно-окулярного расстояния. Срединный валик наличника в профиль выгнутый
 ***Gerbekas* Argaman**

Глава 6. ФАУНИСТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ БЕТИЛИД ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Список таксонов бетилид европейской части России

Виды впервые указанные для фауны России отмечены одной звёздочкой (*), новые для фауны европейской части России – двумя (**), новые для науки – тремя (***), сомнительные указания видов отмечены знаком вопроса (?).

Семейство Bethylidae

Подсемейство Pristocerinae (5 родов, 10 видов)

I. *Pristocera* Klug, 1808

1. *Pristocera depressa* (Fabricius, 1805) – Юг
2. ****Pristocera moravitzii* Fadeev, 2021 – Юг

II. **Pristepyris* Kieffer, 1905

3. **Pristepyris masii* (Giordani Soika, 1933) – Юг

III. ***Pseudisobrachium* Kieffer, 1904

4. **Pseudisobrachium subcaneum* (Haliday, 1838) – Юг, Центр
5. **Pseudisobrachium carpentieri* Kieffer, 1906 – Юг
6. **Pseudisobrachium pallidicorne* Kieffer, 1910 – Юг
7. ****Pseudisobrachium* sp. 1 – Юг, Восток

IV. **Dissomphalus* Ashmead, 1893

8. ****Dissomphalus oksanae* Fadeev, 2022 – Юг

V. **Parascleroderma* Kieffer, 1904

9. ****Parascleroderma astrakhanicum* Fadeev, 2022 – Юг
10. ****Parascleroderma austroruralicum* Fadeev, 2022 – Восток

Подсемейство Bethylinae (3 рода, 16 видов)

VI. *Bethylus* Latreille, 1802

11. *Bethylus cephalotes* (Foerster, 1860) – Север (Северо-Запад)
12. *Bethylus fuscicornis* (Jurine, 1807) – Север (Северо-Запад), Центр, Восток
13. **Bethylus dendrophilus* Richards, 1939 – Юг, Центр
14. *Bethylus apteryx* Kieffer, 1905 – Север, Центр
15. **Bethylus boops* (Thomson, 1862) – Север
16. **Bethylus pilosus* (Kieffer, 1904) – Юг, Восток
17. **Bethylus gaullei* Kieffer, 1905 – Юг
18. **Bethylus nitidus* (Thomson, 1862) – Север, Центр
19. **Bethylus paradoxus* Nagy, 1970 – Юг
20. **Bethylus dubius* (Kieffer, 1904) – Центр

VII. *Goniozus* Förster, 1856

21. *Goniozus claripennis* Förster, 1851 – Север, Центр, Юг, Восток
22. **Goniozus maurus* Marshall, 1905 – Юг
23. *Goniozus gallicola* (Kieffer, 1905) – Юг
24. ****Goniozus* sp. 1 – Юг

25. ****Goniozus* sp. 2 – Юг

VIII. *Odontepyris* Kieffer, 1904

26. *Odontepyris erucarum* (Szelenyi, 1958) – Юг, Восток

Подсемейство *Epyrinae* (7 родов, 25 видов)

IX. *Epyris* Westwood, 1832

27. **Epyris bayeri* Hoffer, 1935 – Юг, Восток

28. **Epyris niger* Westwood, 1832 – Юг

29. *Epyris tardus* Kieffer, 1906 – Юг

X. **Psilepyris* Kieffer 1906

30. *Psilepyris arcuatus* (Kieffer, 1906) – Юг

31. *Psilepyris bilineatus* (Thomson, 1862) – Центр, Восток

32. **Psilepyris biroi* (Móczár, 1966) – Юг

33. **Psilepyris brevipennis* Kieffer, 1906 – Юг

34. **Psilepyris evanescens* (Kieffer, 1906) – Юг, Восток

35. **Psilepyris marshalli* (Kieffer, 1906) – Юг

36. *Psilepyris minor* (Kieffer, 1906) (?) – Восток (Мокроусов и др., 2013)

37. ****Psilepyris* sp. 1 – Восток

XI. **Dolus* Motschulsky, 1863

38. *Dolus erythrocerus* (Kieffer, 1906) – Юг

XII. **Rysepyris* Kieffer, 1906

39. ****Rysepyris* sp. 1 – Юг

40. ****Rysepyris* sp. 2 – Юг

XIII. *Laelius* Ashmead, 1893

41. *Laelius foersteri* Kieffer, 1914 – Север

42. **Laelius femoralis* (Förster, 1860) – Центр

43. **Laelius microneuris* (Kieffer, 1906) – Центр

44. ****Laelius* sp. 1 – Юг

45. ****Laelius* sp. 2 – Юг

XIV. *Holepyris* Kieffer, 1904**

46. **Holepyris orientalis* Kieffer, 1906 – Юг

47. **Holepyris levicollis* Kieffer, 1906 – Юг

XV. **Disepyris* Kieffer, 1905

48. **Disepyris biscrensis* (Kieffer, 1906) – Юг

49. ****Disepyris* sp. 1 – Юг

50. ****Disepyris* sp. 2 – Юг

51. ****Disepyris* sp. 3 – Юг

Подсемейство *Mesitiinae* (5 родов, 7 видов)

XVI. **Clytrovorus* Nagy, 1972

52. *Clytrovorus mutilloides* (Costa, 1864) – Юг

XVII. *Heterocoelia* Dahlbom, 1854

53. *Heterocoelia cursor* (Kieffer, 1906) – Юг

54. **Heterocoelia nigriventis* (Dahlbom, 1845) – Юг

XVIII. *Gerbekas* Argaman, 2003

55. *Gerbekas carcelii* (Westwood, 1874) – Юг

XIX. *Metrionotus* Móczár, 1970

56. *Metrionotus bekkeri* Móczár, 1984 – Юг

57. *Metrionotus minimus* (Kieffer, 1906) (?) – Юг? (Argaman, 2003)

XX. *Parvoculus* Móczár, 1970

58. *Parvoculus indicus* (Kieffer, 1905) (?) – Юг? (Argaman, 2003)

Подсемейство Scleroderminae (5 родов, 13 видов)

XXI. *Sclerodermus* Latreille, 1809

59. *Sclerodermus domesticus* Klug, 1809 in Latreille, 1809 – Юг

60. * *Sclerodermus cereicollis* Kieffer, 1904 – Юг

XXII. *Plastanoxus* Kieffer, 1904**

61. ****Plastanoxus* sp. 1 – Юг

62. ****Plastanoxus* sp. 2 – Север (Северо-Запад)

XXIII. **Glenosema* Kieffer, 1905

63. ****Glenosema* sp. 1 – Юг

64. ****Glenosema* sp. 2 – Юг

XXIV. **Israelius* Richards, 1952

65. * *Israelius carthami* Richards, 1952 – Юг

66. *** *Israelius* sp. 1 – Восток

XXV. *Cephalonomia* Westwood, 1833

67. *Cephalonomia hammi* Richards, 1939 – Север

68. **Cephalonomia hypobori* Kieffer 1919 in Picard, 1919 – Центр, Юг

69. **Cephalonomia mycetophila* Kieffer, 1906 – Юг

70. **Cephalonomia tarsalis* Ashmead, 1893 – Север (Северо-Запад), Центр, Восток

71. **Cephalonomia formiciformis* Westwood, 1833 – Север (Северо-Запад)

Всего для изучаемой территории отмечены 71 вид из 25 родов и 5 подсемейств осбетилид. Представленность по литературным данным в фауне России 3 видов бетилид из 3 родов (*Psilepyris minor*, *Metrionotus minimus* и *Parvoculus indicus*) остаются сомнительными, и их присутствие здесь требует дополнительного подтверждения. В северной части Европейской России (в которую нами включается и северо-запад) обнаружены 11 видов из 5 родов бетилид, в ее центральной части – 12 видов из 6 родов, в восточной части (вместе с Уралом) – 13 видов из 10 родов, а в южной части – 53 вида из 24 родов (границы частей приняты согласно каталогу перепончатокрылых насекомых России: Belokobylskij, Lelej, 2017). В целом четко видно, что южные регионы изученной территории наиболее богаты по числу представленных родов и видов бетилид. Необходимо отметить, что некоторые бетилидные подсемейства (почти все представители подсем. *Pristocerinae* и *Mesitiinae*) приурочены главным образом к южным регионам Европейской России.

Эндемики родового уровня в европейской части России отсутствуют, и их фауна представлена только родами известными в Западной и Центральной Европе. Северная граница распространения некоторых видов из родов *Bethylus*, *Cephalonomia* и *Laelius* вероятнее всего приурочена к северной границе распространения лесов.

ВЫВОДЫ

1. Фауна европейской части России в настоящее время насчитывает 71 вид, принадлежащий к 25 родам из 5 подсемейств; из них 4 вида описаны как новые для науки и 15 видов выделены для описания, 53 вида указываются впервые для фауны России; 13 родов впервые отмечены в фауне европейской части России, из которых 11 впервые обнаружены в России.

2. По результатам анализа таксономического списка показано, что на севере европейской части России отмечены только 5 родов и 11 видов, в центральной ее части – 6 родов и 12 видов, в восточной части – 10 родов и 13 видов, но наибольшее родовое и видовое разнообразие выявлено на юге исследованного региона – 24 рода и 54 вида.

3. Впервые составлены современные и наиболее полные иллюстрированные определительные таблицы для 40 родов фауны Палеарктики, позволяющие достоверно диагностировать роды фауны России и сопредельных с ней территорий.

4. В результате проведенных морфологических исследований подтверждено, что наиболее важными и надежными для диагностики видов ос-бетилид являются форма и пропорции головы и ее частей, особенности строения пронотума, мезоскутума и проподеума, жилкование передних крыльев, а также (для самцов) строение гениталий и гипопигиев.

5. В результате оценки и анализа особенностей биологии и образа жизни ос-бетилид предложен вероятный путь их биологического становления через переход к эктопаразитированию от сосущих насекомых (особенно их нимф) на личинок жесткокрылых, а позже и чешуекрылых насекомых.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ АВТОРА ПО ТЕМЕ РАБОТЫ

1. Fadeev K.I. New data on the distribution of bethylid wasps (Hymenoptera: Bethyridae) in Russia. // Proceedings of the Russian Entomological Society. 2017. – V. 88. – № 2. – P.24–26.
2. Lelej, A.S., Fadeev, K.I. Family Bethyridae / Annotated Catalogue of the

Hymenoptera of Russia. Vol I. Symphyta and Apocrita: Aculeata, Ed. by Belokobylskij, S.A. and Lelej, A.S. // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2017. – Suppl. 6. – P.123–125. – Scopus

3. Фадеев К.И. Осы-бетилиды (Hymenoptera, Bethylidae) в коллекции Зоологического Института РАН // IV Евроазиатский симпозиум по перепончатокрылым насекомым (Владивосток, 9–15 сентября 2019 г.): тезисы докладов. – Владивосток: ФНЦ Биоразнообразие ДВО РАН, 2019. – С. 190–191.

4. Fadeev, K.I. Review of the genera *Pristocera* Klug and *Pristepyris* Kieffer (Hymenoptera: Bethylidae, Pristocerinae) of Russia and adjacent territories. // Zootaxa. – 2021. – V. 4965. – № 3. – P.461–482. – WOS

5. Fadeev, K.I. First record of *Dissomphalus* Ashmead (Hymenoptera: Bethylidae) from Russia, with description of a new species. // Zootaxa. – 2022. – V. 5099. – № 3. – P.382–390. – WOS

6. Фадеев К.И. Новые надвидовые таксоны ос-бетилид (Hymenoptera: Bethylidae) в фауне России. // XVI Съезд Русского энтомологического общества (Москва, 22–26 августа 2022 г.): тезисы докладов. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2022. С. 45.

7. Fadeev, K.I. First record of the genus *Parascleroderma* (Hymenoptera: Bethylidae) from Russia, with the description of two new species. // Zoosystematica Rossica. – 2022. – V. 31. – № 2. – P.212–226. – Scopus

СПИСОК ОСНОВНОЙ ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горбатовский В. В. Сем. Bethylidae – Бетилиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 1 / под общ. ред. П. А. Лера. – СПб.: Наука, 1995. – С. 179–190.

2. Горбатовский В. В. Сем. Bethylidae – Бетилиды // Определитель насекомых Дальнего Востока России. Т. IV. Сетчатокрылообразные, скорпионницы, перепончатокрылые. Ч. 3 / под общ. ред. П. А. Лера. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – С. 680–682

3. Гуссаковский В.В. Подотряд Aculeata – Жалющие перепончатокрылые. Сем. Bethylidae // Определитель насекомых Европейской части СССР. / под ред. С.П. Тарбинского и Н.Н. Плавильщикова. – М.-Л.: СЕЛЬХОЗГИЗ, 1948. – С. 719–721.

4. Суитмен Х. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и сорными растениями. Москва: Колос. 1964. 575 стр.
5. Тряпицын В.А. Сем. Bethylidae – бетилиды // Определитель насекомых европейской части СССР. Т. 3. Часть 2. / под общ. ред. Г.С. Медведева. – Л.: Наука, 1978. –С.6–16.
6. Argaman, Q. Generic synopsis of Mesitinae Kieffer, 1914 (Hymenoptera: Bethylidae). // Entomofauna. – 2003. – V.24. – P.61.–95.
7. Azevedo, C.O., Alencar, I.D.C.C., Ramos M.S., Babosa D.N., Colombo W.D., Vargas J.M.R., Lim J. Global guide of the flat wasps (Hymenoptera, Bethylidae). // Zootaxa. – 2018, – V.4489. –№1. – P.1–294.
8. Belokobylskij S. A., Lelej, A. S. Preface / Annotated Catalogue of the Hymenoptera of Russia. Vol I. Symphyta and Apocrita: Aculeata, Ed. by Belokobylskij, S.A. and Lelej, A.S. // Proceedings of the Zoological Institute RAS. – 2017. –Suppl. 6. – P.9–125.
9. Evans, H.E. A synopsis of the American Bethylidae (Hymenoptera, Aculeata). // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. – 1964. – V.132. – P.1.–222.
10. Evans, H.E. The Bethylidae of America North of Mexico. // Memoirs of the American Entomological Institute. – 1978. – V. 27. – P.1–332.
11. Gordh, G. & Moczar, L. A catalog of the world Bethylidae (Hymenoptera: Aculeata). // Memoirs of the American Entomological Institute. – 1990. – V.46. – P.1–364.
12. Hawkins B. A., Gordh G. Bibliography of the world literature of the Bethylidae (Hymenoptera: Bethyloidea). // Insecta Mundi. – 1986. – V.1. – №4. – P.261–283.
13. Kieffer J.J. Bethylidae. Das Tierreich, 1914. Vol. 41. // Berlin: R. Friedländer und Sohn. 595 pp.
14. Kieffer, J.J. & Marshall, T.A. Proctotrypides. In: André, E. (Ed.), Species des Hyménoptères d'Europe & d'Algerie. 1904-1906. Tome IX. Librairie Scientifique A. Hermann, Paris, pp. 1–551, 21 pls.
15. Lanes, G.O., Kawada, R., Azevedo, C.O. & Brothers, D. Revisited morphology applied for Systematic of flat wasps (Hymenoptera, Bethylidae). // Zootaxa. – 2020, – V.4752. – №1. – P.1–127.
16. Polaszek A. Fauna Europaea: Bethylidae // de Jong Y. (ed.). Fauna Europaea: Hymenoptera. Fauna Europaea version 2.4. 2011. <http://www.faunaeur.org>.
17. Terayama, M. Insects of Japan, Bethylidae (Hymenoptera). Vol. 1. // Touka Shobo Co, Fukuoka. 2006., 317 p

Приложение 1. Иллюстрации

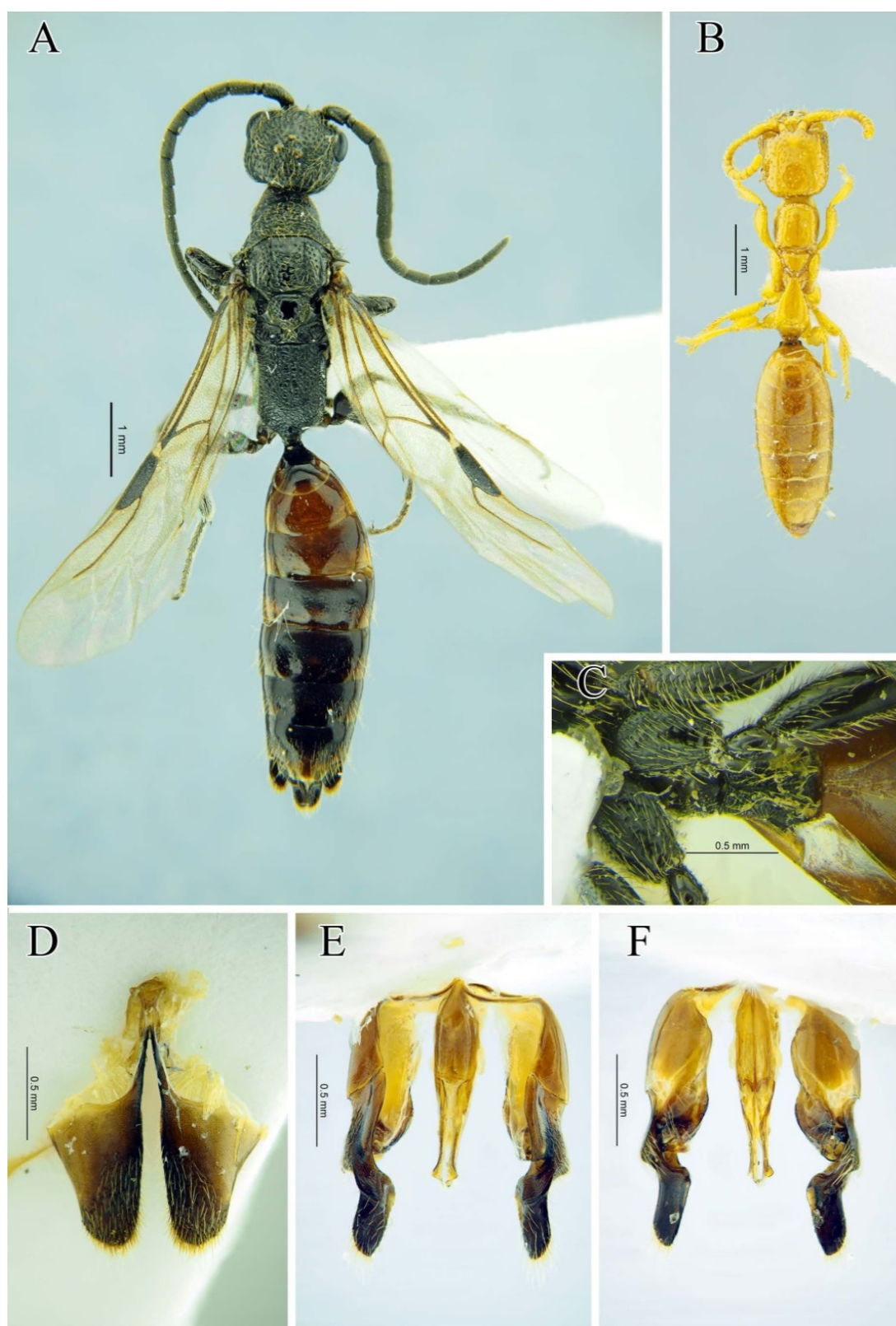


Рисунок 1 *Pristocera depressa* (Fabricius, 1804). А. самец, вид сверху; В. самка, вид сверху. С. стебелек метасомы самца, вид снизу. D. Гипопигий самца, вид снизу. Е. гениталии самца, вид сверху. F. гениталии самца, вид снизу.

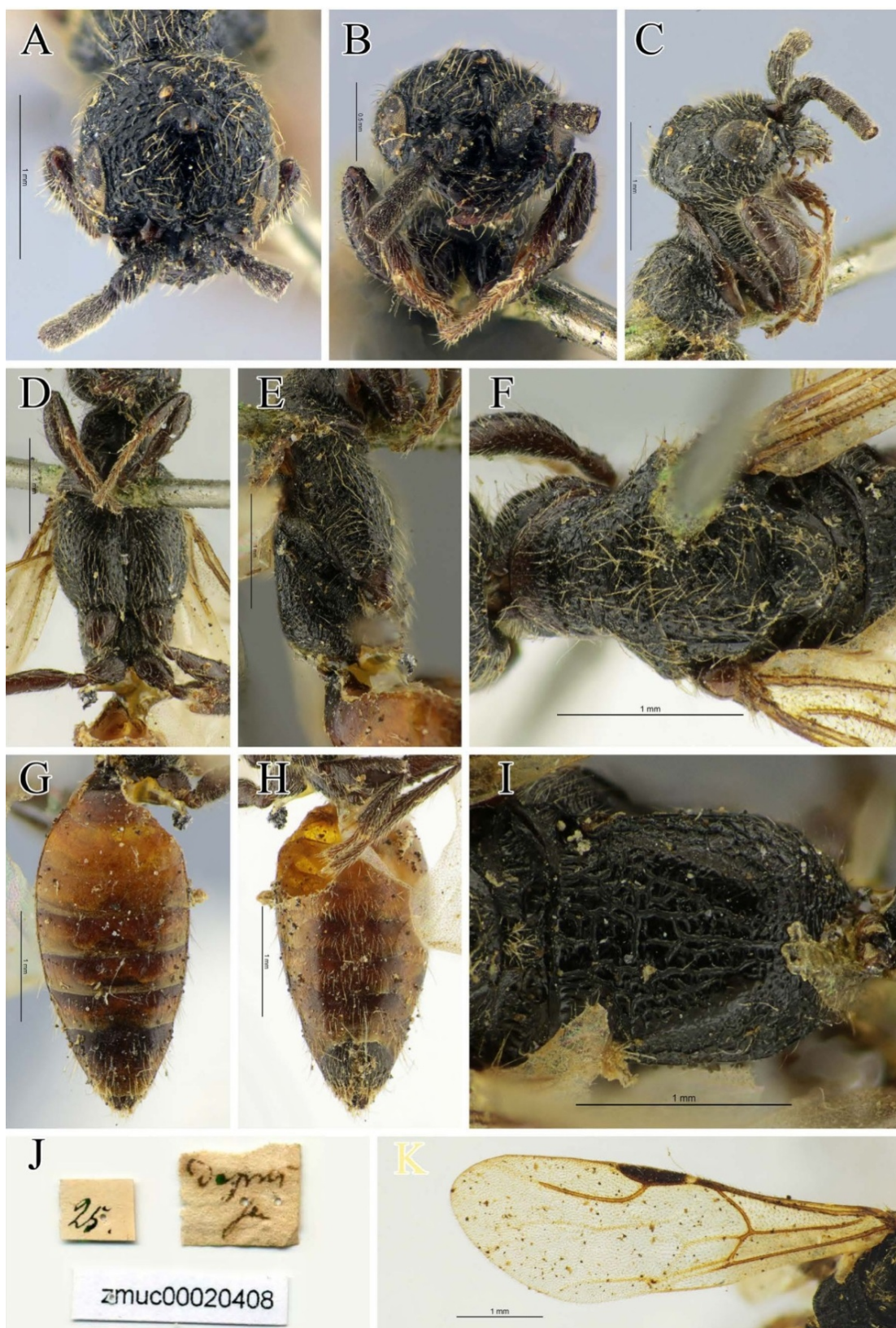


Рисунок 2 *Pristocera depressa* (Fabricius, 1804), самец (лектотип). А. Голова, вид сверху; В. Голова, вид спереди. С. Голова, вид сбоку. D. Мезосома, вид снизу. Е. Мезосома, вид сбоку. F. Мезосома, вид сверху. G. Метасома, вид сверху. H. Метасома, вид снизу I. Метапектально-пропodeальный комплекс, вид сверху. J. Этикеты типового экземпляра. К. Переднее крыло.

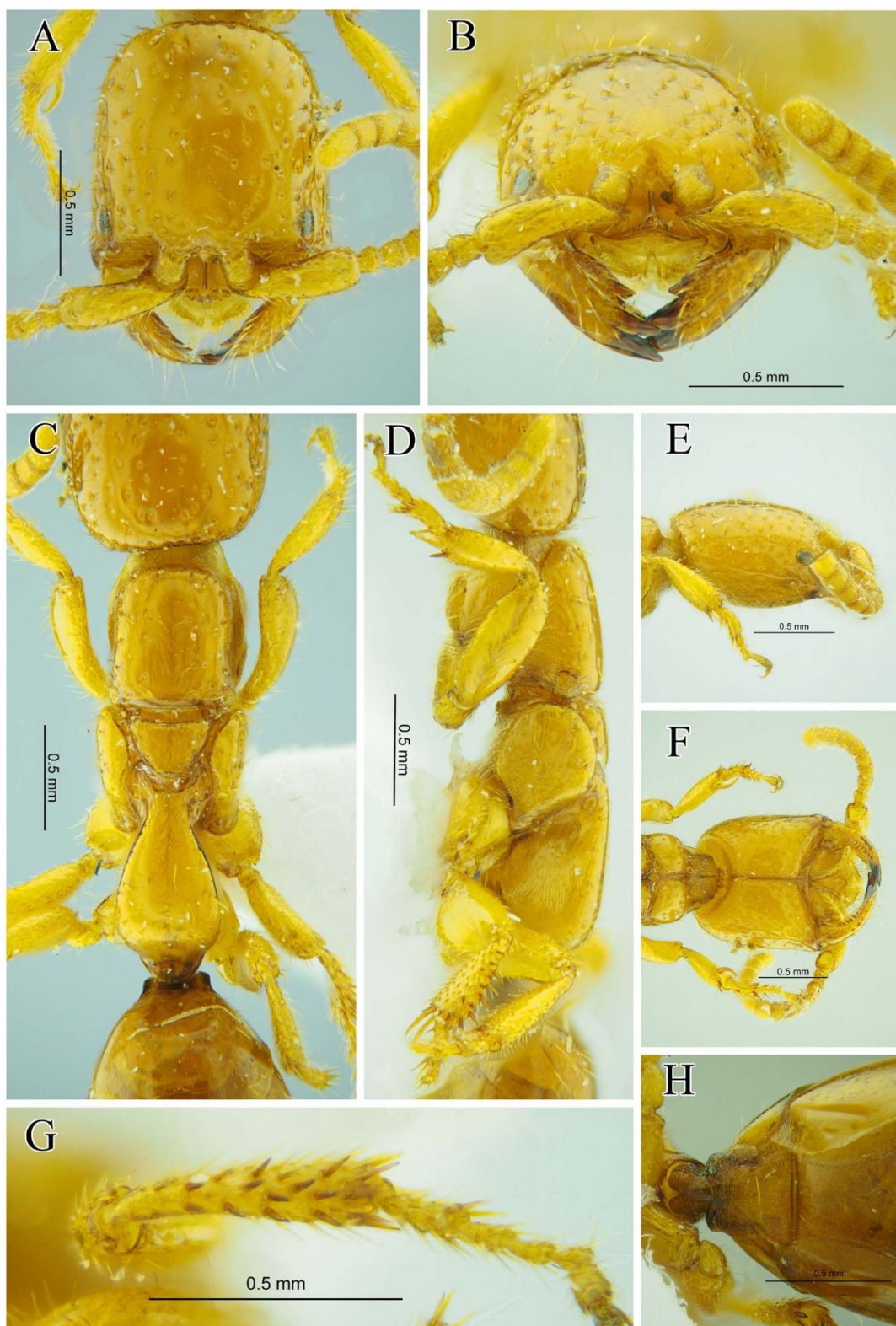


Рисунок 3 *Pristocera depressa* (Fabricius, 1804), самка. А. Голова, вид сверху; В. Голова, вид спереди. С. Мезосома, вид сверху. D. Мезосома, вид сбоку. Е. Голова, вид сбоку. F. Голова, вид снизу. G. Среднее бедро, вид сверху. H. Метасома, вид снизу I. Метапектально-проподеальный комплекс, вид сверху. J. Этикетки типового экземпляра. К. Переднее крыло.

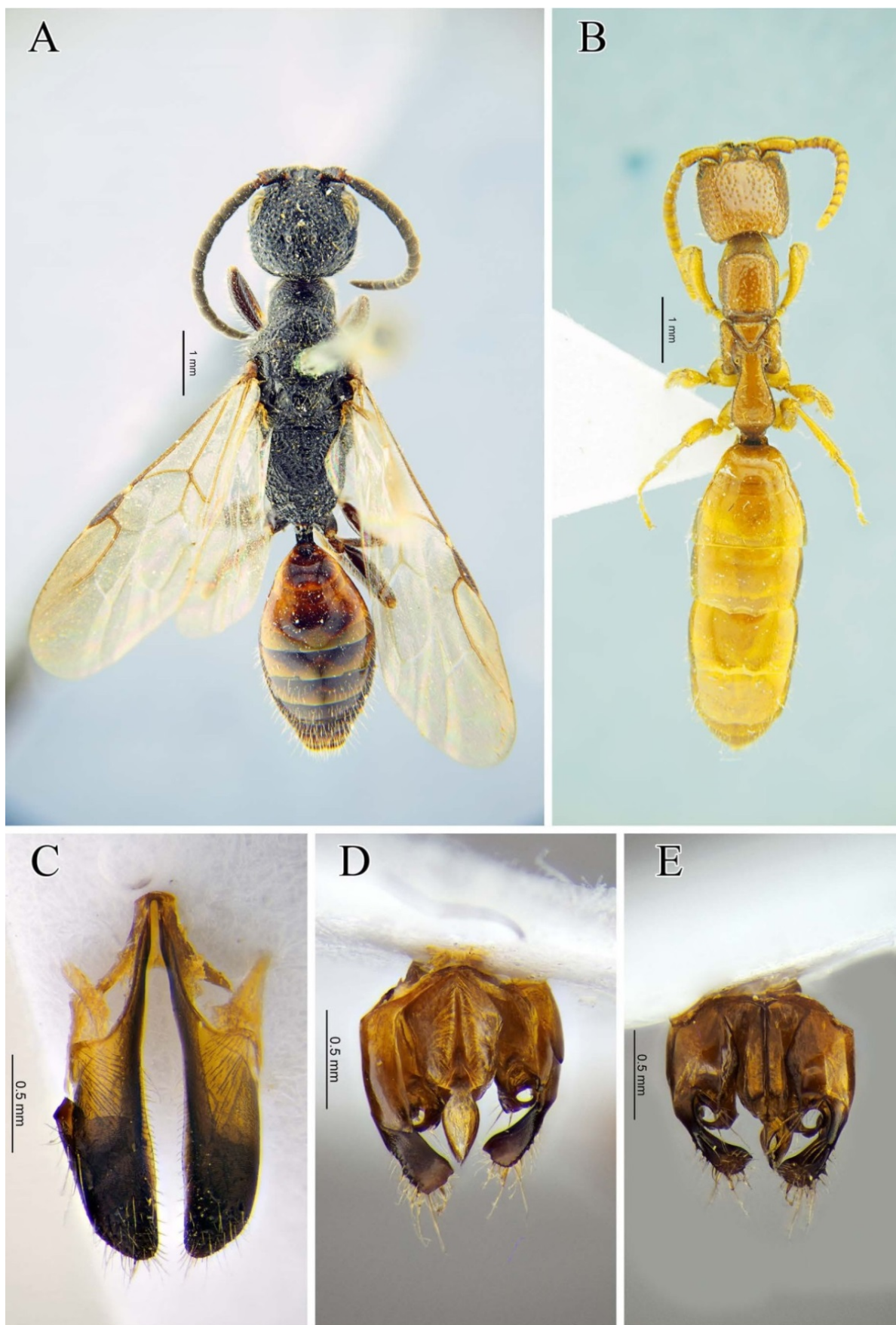


Рисунок 4 *Pristocera morawitzi* Fadeev, 2021 А. Голотип, габитус самец, вид сверху. В. Паратип, самка, вид сверху. С. Гипопигий самца, вид снизу (паратип). D. гениталии самца (паратип), вид сверху. E. гениталии самца (паратип), вид снизу.

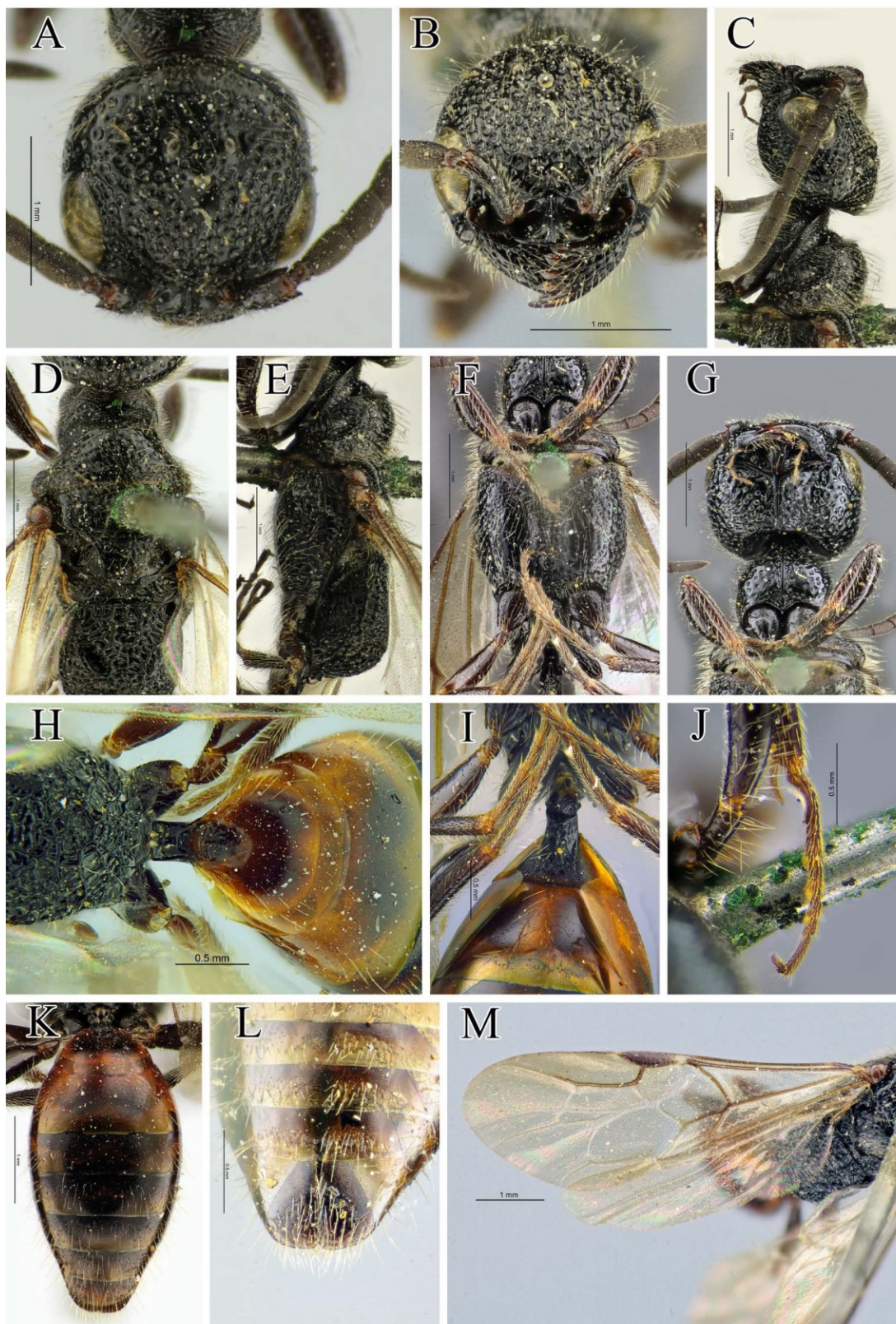


Рисунок 5 *Pristocera morawitzi* Fadeev, 2021 самец (голотип). А. Голова, вид сверху; В. Голова, вид спереди. С. Голова, вид сбоку. D. Мезосома, вид сверху. Е. Мезосома, вид сбоку. F. Мезосома, вид снизу. G. Голова, вид снизу. H. Стебелек метасомы, вид сверху I. Стебелек метасомы, вид снизу. J. Лапка передней конечности. К. Метасома, вид сверху L. Метасома, вид снизу. М. Переднее крыло.

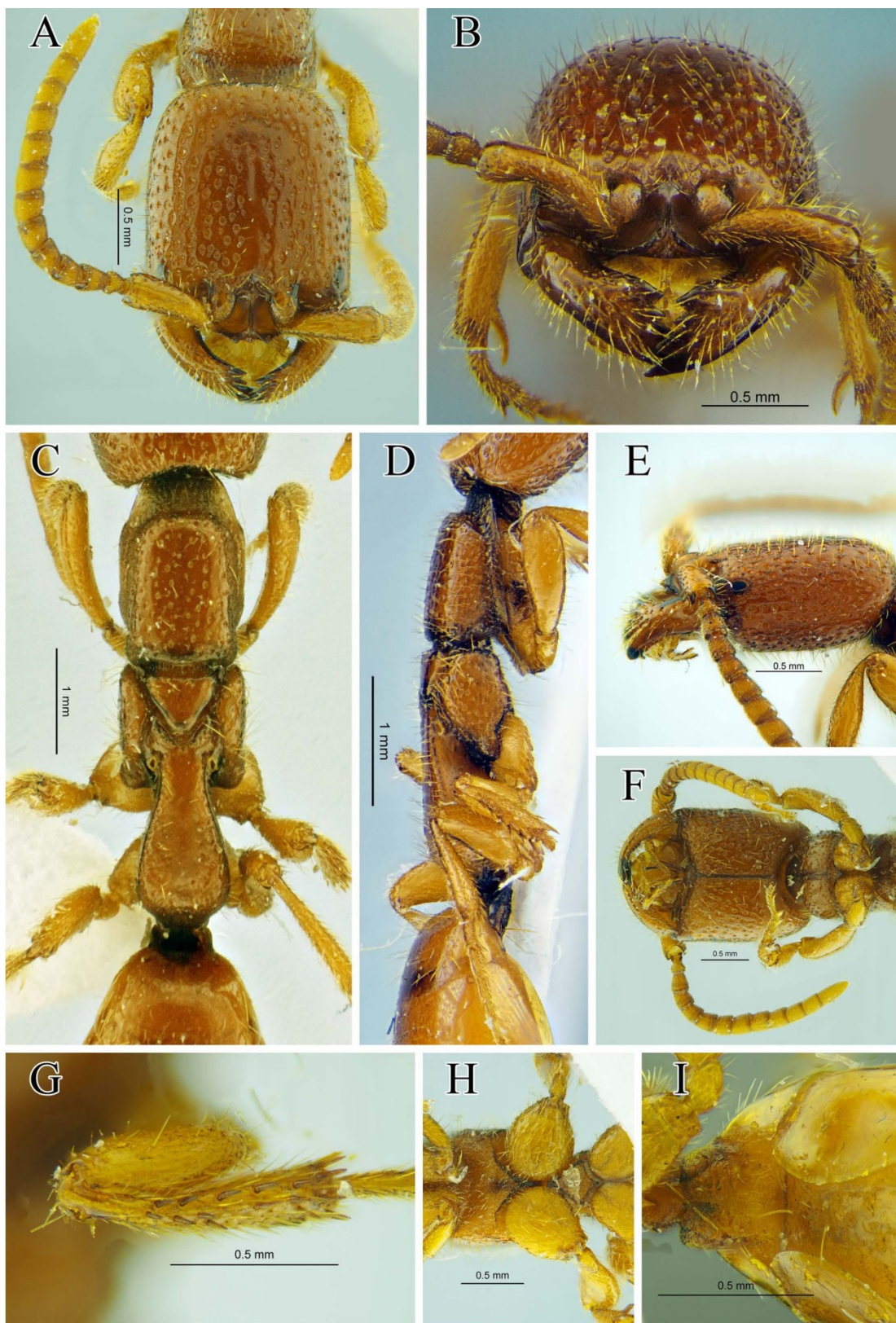


Рисунок 6 *Pristocera morawitzi* Fadeev, 2021, самка (паратип). А. Голова, вид сверху; В. Голова, вид спереди. С. Мезосома, вид сверху. D. Мезосома, вид сбоку. Е. Голова, вид сбоку. F. Голова, вид снизу. G. Среднее бедро, вид сверху. Н. Мезосома, вид снизу I. Метасомальный стебелек, вид снизу.

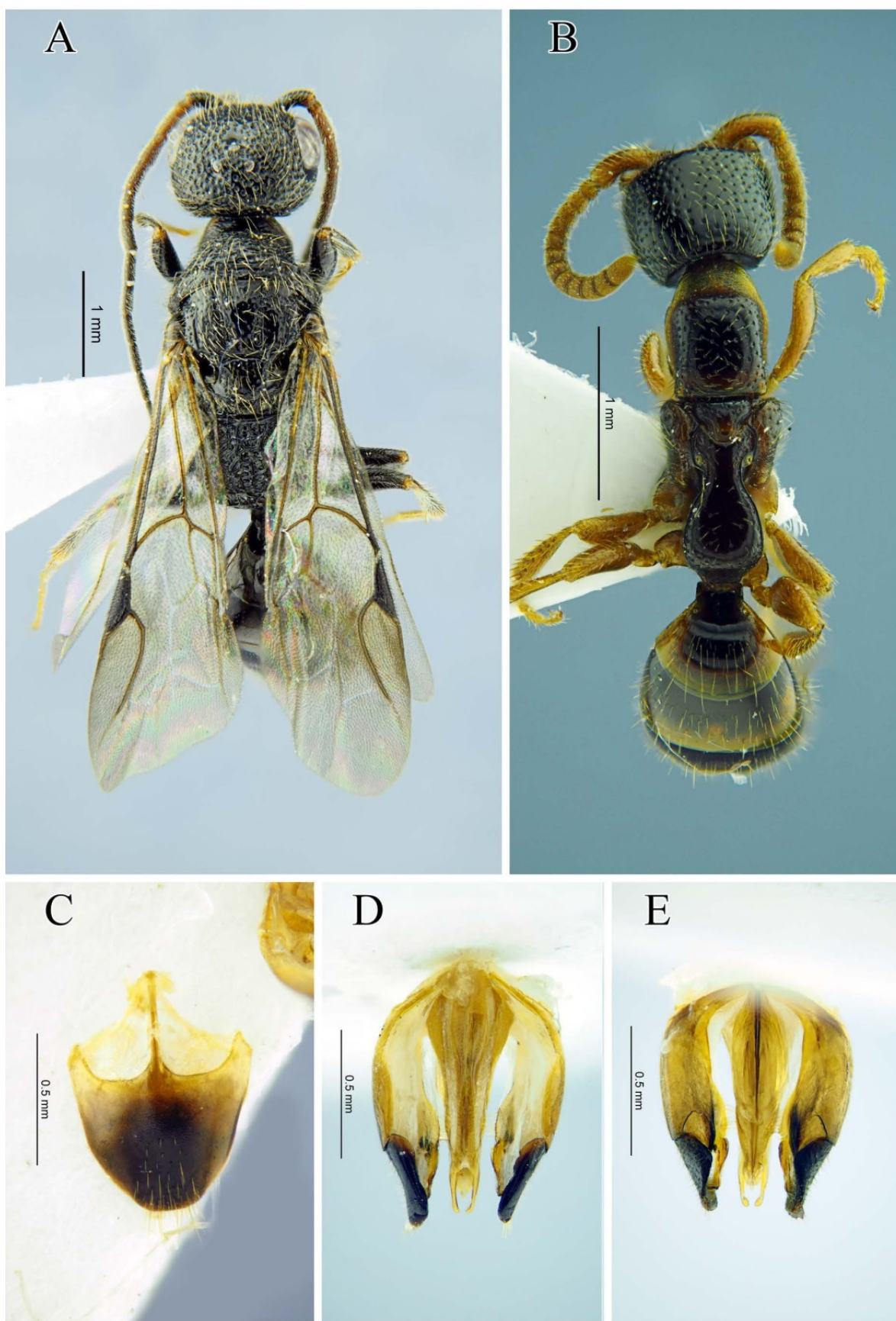


Рисунок 7 *Pristepyris masii* (Giordani Soika, 1933). А. Габитус самца, вид сверху. В. Габитус самки, вид сверху. С. Гипопигий самца, вид снизу. D. Гениталии самца, вид сверху. Е. Гениталии самца, вид снизу.

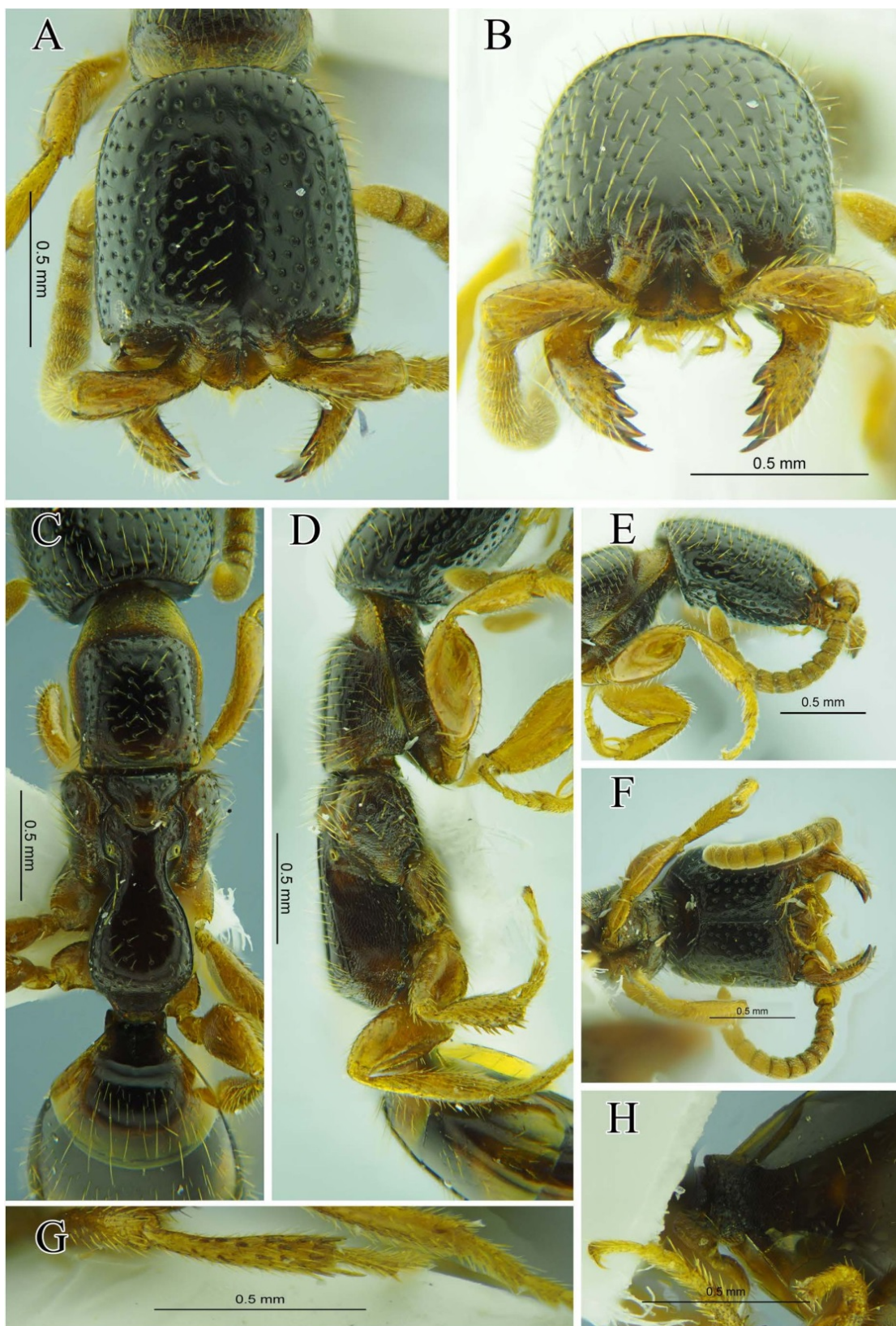


Рисунок 8 *Pristepyris masii* (Giordani Soika, 1933), самка. А. Голова, вид сверху; В. Голова, вид спереди. С. Мезосома, вид сверху. D. Мезосома, вид сбоку. Е. Голова, вид сбоку. F. Голова, вид снизу. G. Среднее бедро, вид сверху. Н. Метасома, вид снизу.

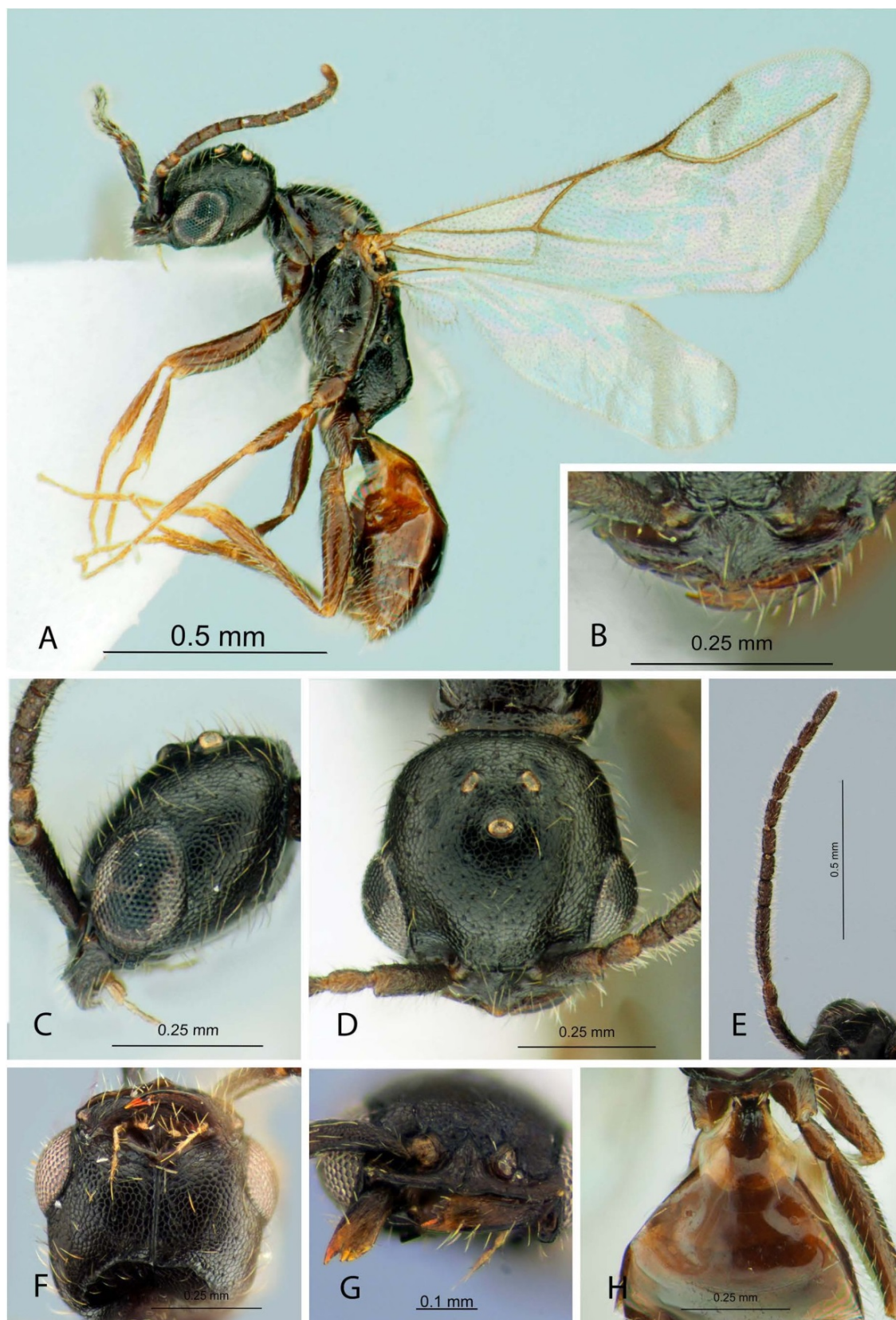


Рисунок 9 *Dissomphalus oksanae* Fadeev, 2022, самец (А–Е, Н – голотип; F, G – паратип). А. Габитус, вид сбоку. В. Клипеус, вид спереди. С. Голова, вид сбоку. D. Голова, вид сверху. Е. Антенна. F. Голова, вид снизу. G. Мандибулы. Н. Метасомальные тергиты I–II.

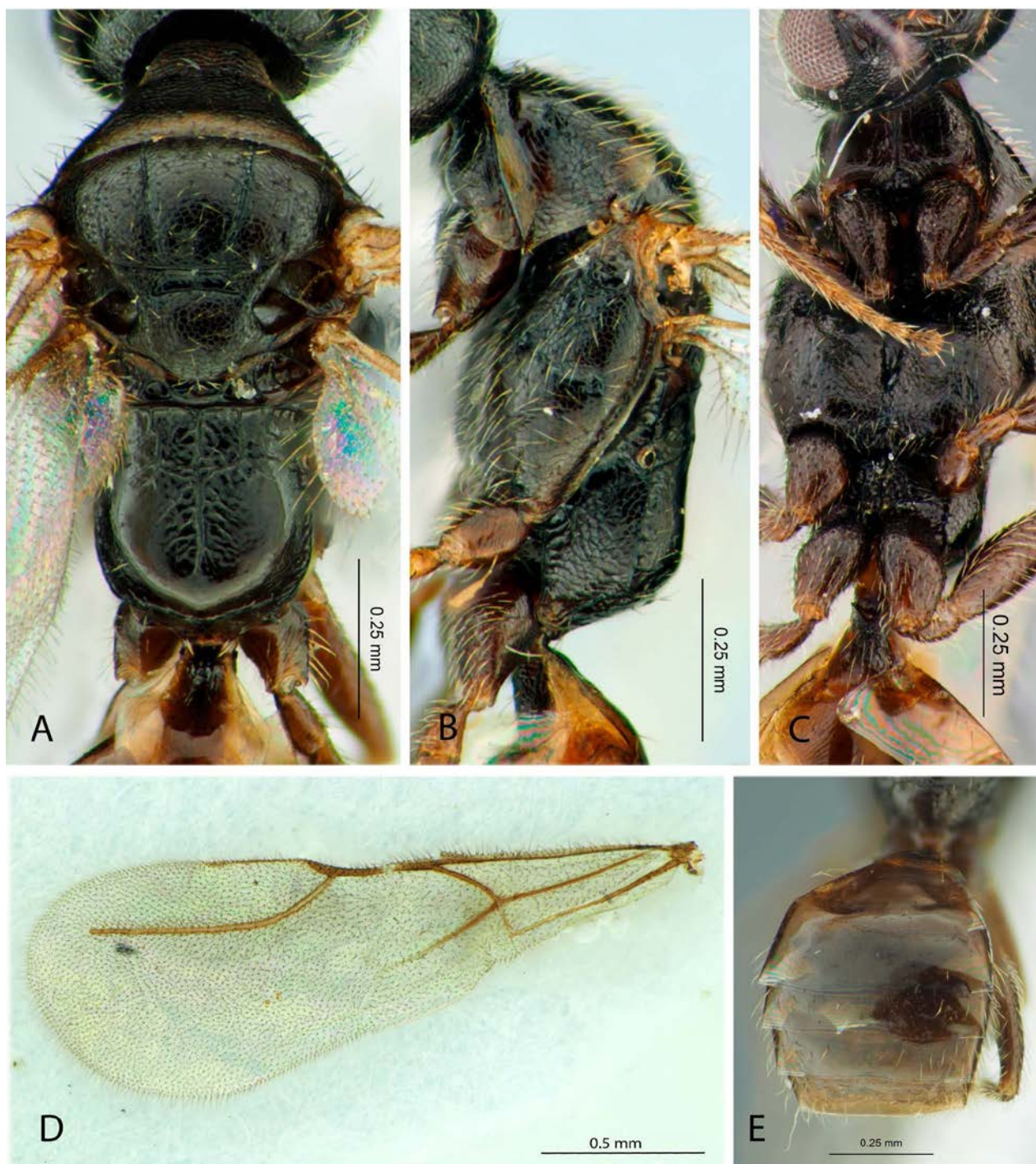


Рисунок 10 *Dissomphalus oksanae* Fadeev, 2022, самец (А, В, D, Е – голотип; С – паратип atype). А. Мезосома, вид сверху. В. Мезосома, вид сбоку. С. Мезосома, вид снизу. D. Переднее крыло. Е. Метасома.

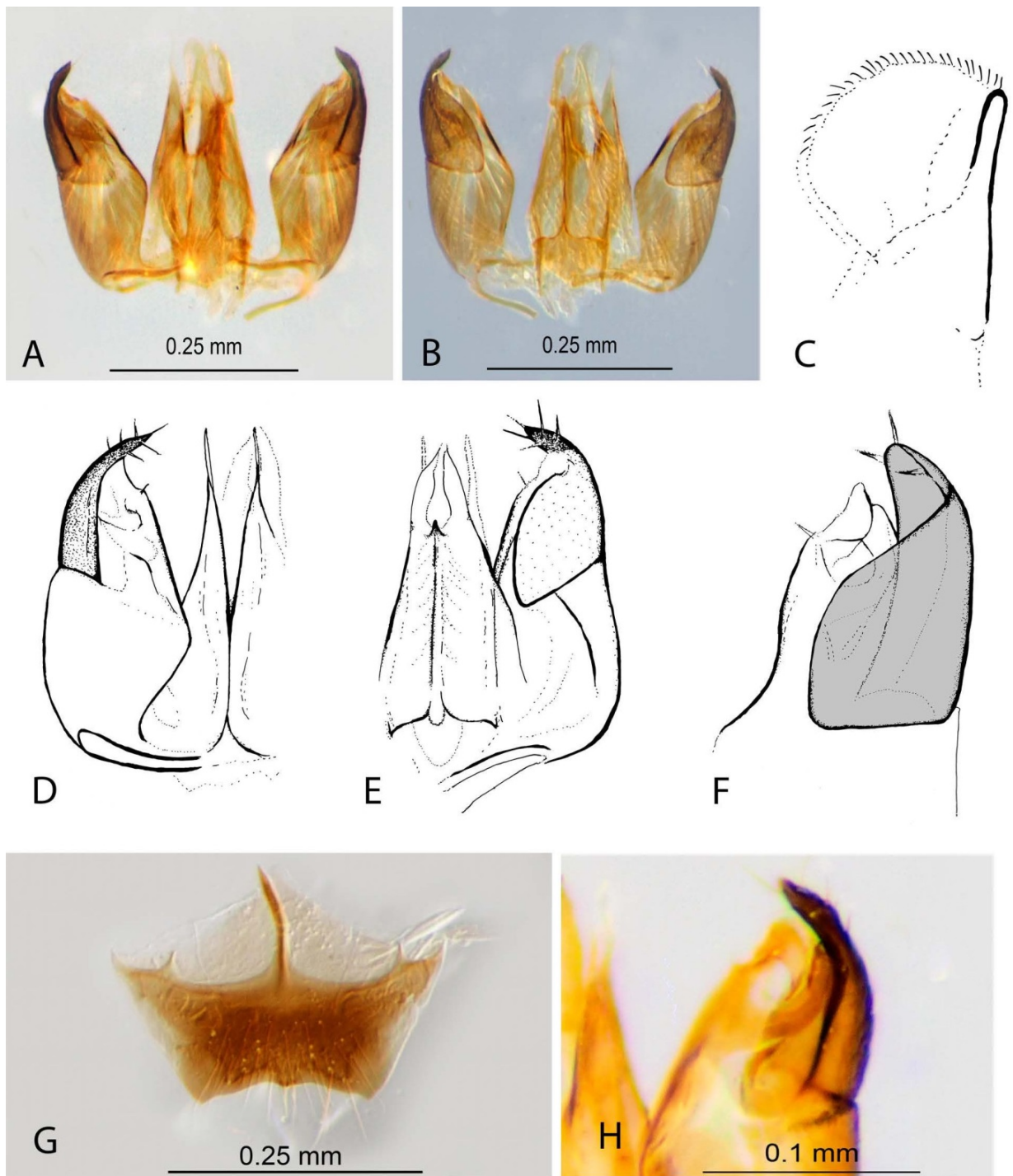


Рисунок 11 *Dissomphalus oksanae* Fadeev, 2022, самец (A, B, D, E, G – голотип; C, F, H – паратип). A. Гениталии, вид снизу. B. Гениталии, вид сверху. C. Передняя доля эдеагуса, вид сбоку. D. Гениталии, вид снизу. E. Гениталии, вид сверху. F. Волселла, вид сверху. G. Гипопигий. H. Волселла, вид снизу.

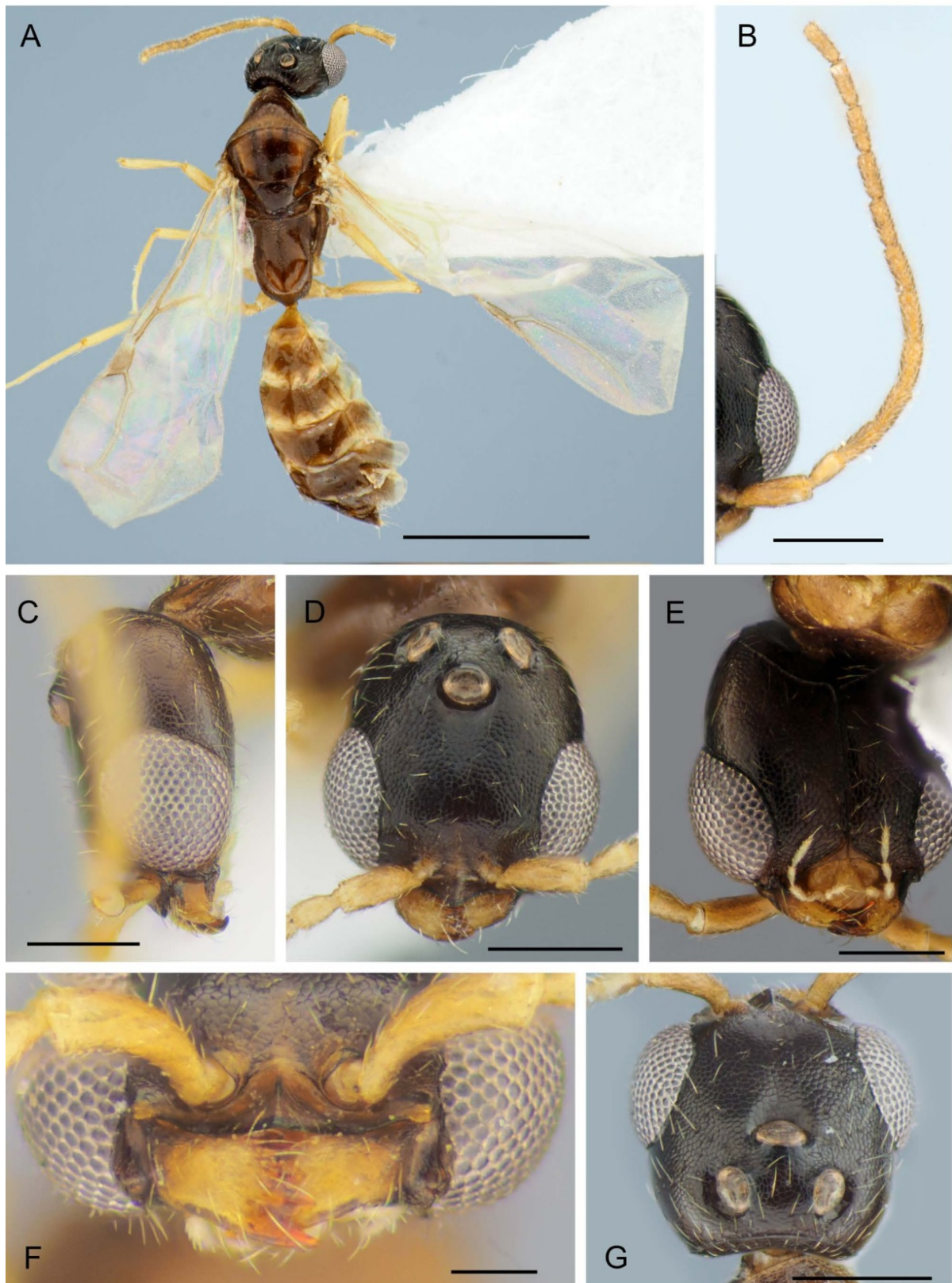


Рисунок 12 *Parascleroderma astrakhanicum* Fadeev, 2022, голотип, самец. А, Габитус сверху; В, Антенна; С–Е, G, Голова; F, Мандибулы.

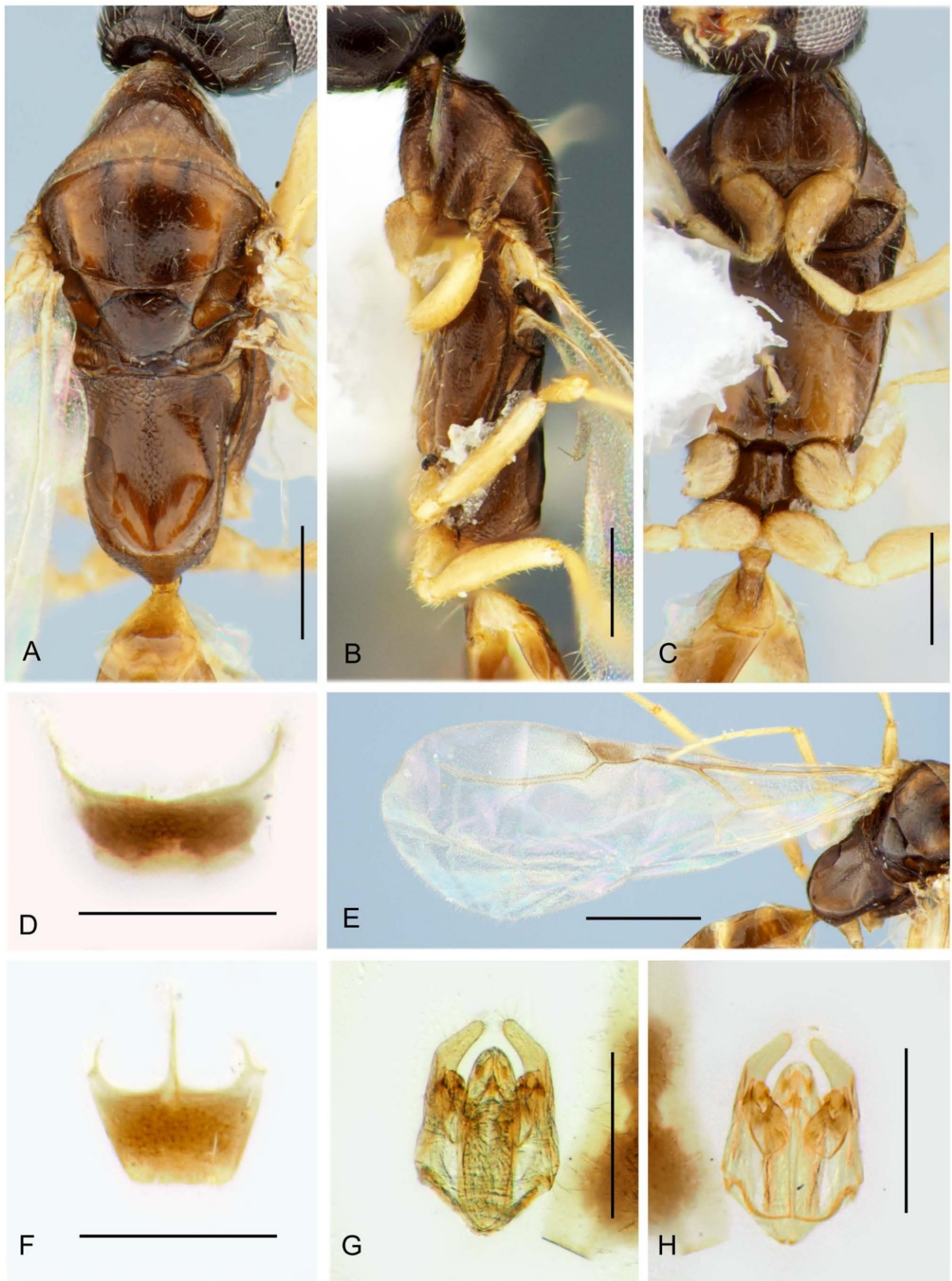


Рисунок 13 *Parascleroderma astrakhanicum* Fadeev, 2022, голотип, самец. А–С – Мезосома сверху; D – Стернум 8; E – Крыло; F – Гипопигий; G, H – Гениталии.

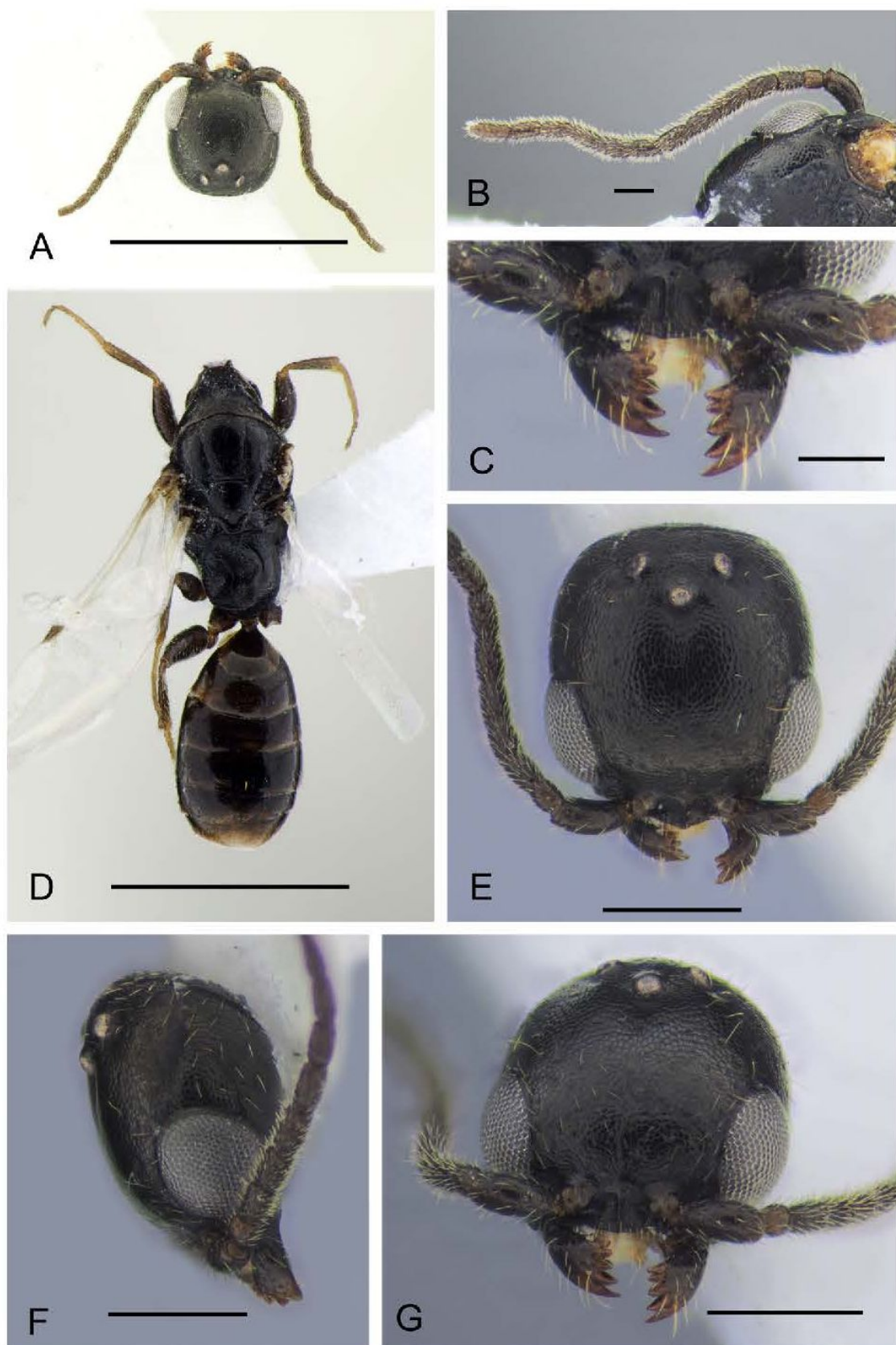


Рисунок 14 *Parascleroderma astrouralicum* Fadeev, 2022, голотип, самец. А, Е–Г Голова; D, Габитус сверху; В, Антенна; С. Мандибулы.

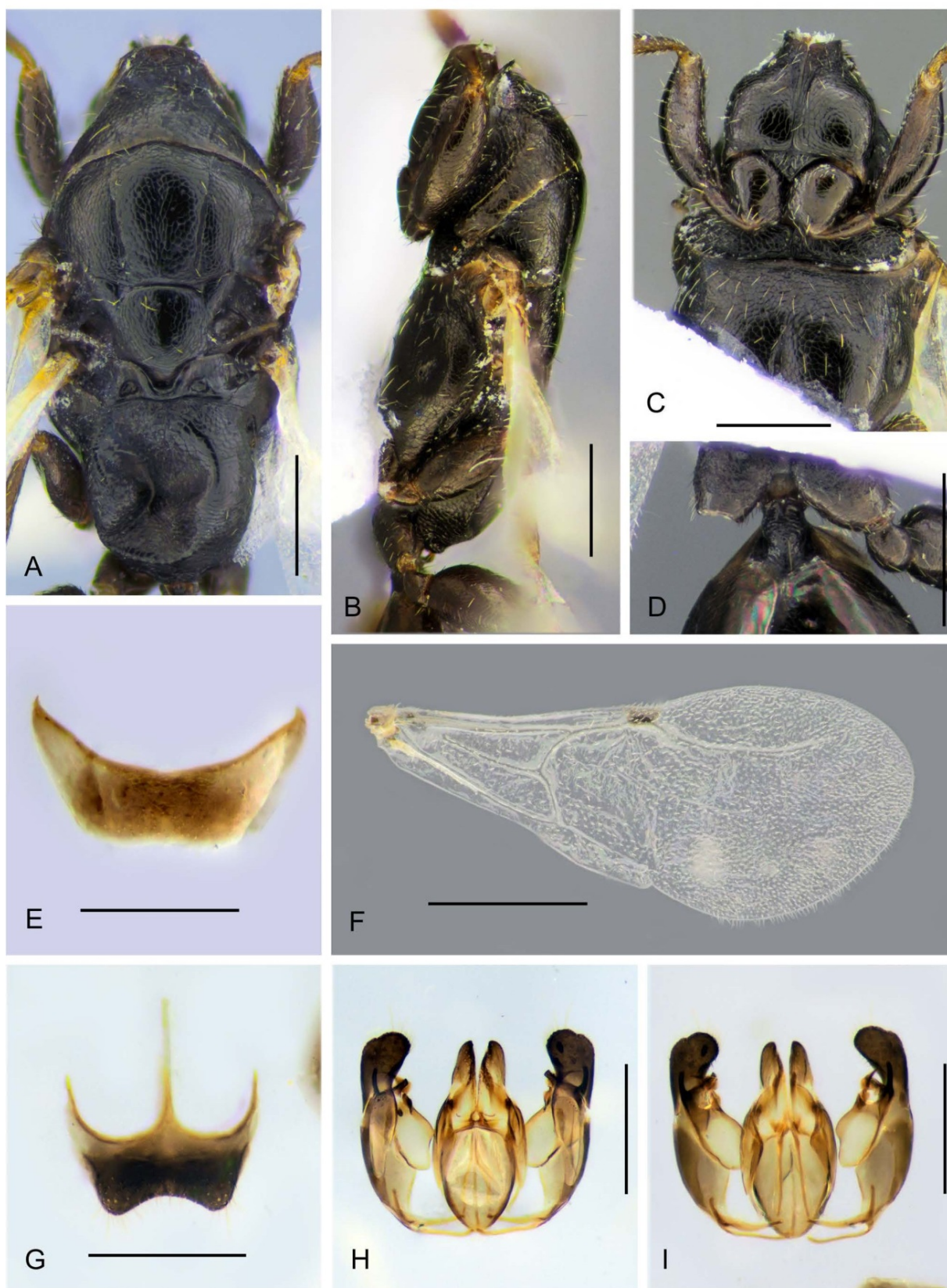


Рисунок 15 *Parascleroderma astrouralicum* Fadeev, 2022, голотип, самец. А–С. Мезосома сверху; D. Стебелек мезосомы снизу; E. 8 стернум; E. Крыло; F, Гипопигий; G, H Гениталии.