

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 174

А. П. РАСНИЦЫН

ПРОИСХОЖДЕНИЕ
И ЭВОЛЮЦИЯ
ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ
НАСЕКОМЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1980

Р а с н и ц ы н А.П. — Происхождение и эволюция перепончатокрылых насекомых. М.: Наука, 1980.

Работа посвящена палеонтологическому и сравнительно-морфологическому изучению эволюции насекомых. Обоснованы новая схема ранней эволюции насекомых, включая происхождение полета, и система класса, значительно отличающаяся от принятой ныне. В анализе ранней эволюции насекомых большое внимание уделено экологическому аспекту. Значительно пересмотрены схема эволюции и система перепончатокрылых, предложено их деление на инфраотряды. Особое внимание уделено происхождению паразитизма у перепончатокрылых, предложен переход от фитофагии к паразитизму у юрских представителей отряда. Специально анализируется происхождение социальности у муравьев.

Работа рассчитана на биологов широкого профиля.
Фототабл. 3, ил. 120, библ. 9 с.

Ответственные редакторы

доктор биологических наук Б.Б. РОДЕНДОРФ;

член-корреспондент АН СССР Л.П. ТАТАРИНОВ

ВВЕДЕНИЕ

Перепончатокрылые занимают одну из ключевых позиций в организации живой природы и соответственно в научной и практической деятельности человека. В определенной степени это связано с таксономическим разнообразием отряда. Число описанных видов перепончатокрылых Трипльгорн (Borror, Delong, Triplehorn, 1976) оценивают в 108 тыс., но это лишь меньшая половина полного числа видов. Действительно, количество одних только жалоносных Бразерс (Brothers, 1975) оценивает в 70 тыс. видов, причем его данные по отдельным группам в общем совпадают с оценками соответствующих специалистов (12–14 тыс. видов муравьев, Brown in Wilson, 1971; 20 тыс. пчел, Michener, 1974). В гигантском семействе Ichneumonidae к 1969 г. было описано 16 тыс. видов (Townes, 1969), но, как указывает Таунс, доля неописанных видов в его обширной коллекции по этой группе заставляет оценивать полное число видов в 60 тыс. В действительности и эта цифра занижена, так что в этом семействе вряд ли меньше 100 тыс. видов (подробнее см. предисловие к Хайнриху, 1978). Семейство Braconidae и надсемейство Chalcidoidea по объему вряд ли сильно уступают ихневмонидам (Noyes, 1978, приводит для хальцидоидов 16,5 тыс. описанных видов, а всего, возможно, более 100 тыс. видов). По-видимому, оценка численности отряда приблизительно в 300 тыс. видов, вытекающая из данных французского "Руководства по зоологии" (Grassé, 1949–1951), не завышена. Но это значит, что перепончатокрылые по объему отряда следуют почти вплотную за жуками — общепризнанным гигантом зоологической системы (согласно Britton, 1970, уже описано около 300 тыс. видов жуков, т.е. больше, чем в любом другом не только отряде, но и классе, если не типе). При этом нужно учитывать, что жуки, как и другие наиболее крупные отряды насекомых (бабочки и двукрылые), описаны гораздо полнее, чем перепончатокрылые.

Наиболее важная роль перепончатокрылых в природе — стабилизация биоценозов (континентальных и преимущественно наземных) путем регуляции численности других насекомых. Эту функцию осуществляют разнообразные высшие перепончатокрылые, как паразитические, (наездники в широком смысле слова), так и жалящие (различные осы и муравьи). Особую роль здесь могут играть виды, способные к быстрой численной реакции на объем пищевого ресурса (размножение) или же к мощной функциональной реакции (изменение поведения), т.е. в первую очередь быстро развивающиеся наездники и муравьи. Однако этот вопрос сложен, ему посвящена колоссальная литература как по теории регуляции численности, так и по конкретной роли энтомофагов в биоценозах. Обзор и обширная библиография по этим вопросам содержатся в книге Г.А. Викторова (1976), а также в руководствах по сельскохозяйственной и лесной энтомологии, по биологическому методу борьбы с вредителями и по общей экологии.

Не рассматривая затронутую проблему сколько-нибудь детально, можно отметить, что при всем обилии энтомофагов среди самых различных групп животных (и растений), перепончатокрылые с их разнообразием, быстротой и совершенством реакций, способностью к специализации занимают особое место, и в их "экологической нише" более или менее заметную роль играют, кроме них, пожалуй, только паразитические двукрылые.

Еще одна хорошо заметная, но далеко не столь важная роль перепончатокрылых — потребление первичной продукции. Здесь, правда, следует оговориться, что речь пока идет о потреблении лишь вегетативных тканей растений, диете, характерной для небольшой по объему группы (подотряду) низших перепончатокрылых (около 5 тыс. описанных видов, Benson, 1951, 1952). Хотя в средних широтах низшие перепончатокрылые (подотряд Symphyta) по численности и биомассе сравнимы с бабочками, а в высоких — значительно превосходят их (Чернов, Руденская, 1975), по сравнению с насекомыми в целом роль низших перепончатокрылых в переработке первичной продукции оказывается лишь существенной, но отнюдь не ведущей.

Опыление растений, связанное с потреблением пыльцы и нектара, свойственно многим насекомым и, по-видимому, представляет одну из древнейших форм трофической связи насекомых и растений (подробнее см. об этом ч. I). Однако некоторые группы перепончатокрылых, в первую очередь пчелы, занимают особое место среди опылителей. Пыльца и нектар используются ими не только для питания взрослого насекомого, но и для выкармливания потомства, поэтому самки постоянно перелетают с цветка на цветок, собирая корм для личинок и одновременно обеспечивая высокую вероятность опыления растений. Эффективность опыления растений пчелами особенно велика из-за их склонности к посещению одних и тех же видов растений — в одних случаях из-за врожденной специализации по растениям (у многих одиночных пчел), в других — из-за способности высоко социальных видов мобилизовать фуражиров направленно на наиболее продуктивный в данный период источник корма. Недавно описан и третий вариант, характерный для шмелей, гибкая система временной индивидуальной специализации отдельных самок (Heinrich, 1976).

В соответствии с тем местом, какое перепончатокрылые занимают в экономике природы, практическое значение отряда для человека также очень велико. Специально останавливаться на этом нет необходимости, так как любое руководство по сельскохозяйственной и лесной энтомологии, по растениеводству и биологическому методу борьбы с вредителями содержит убедительные тому доказательства. Можно лишь упомянуть открывающиеся сейчас возможности практического использования перепончатокрылых в новом направлении. Высокая скорость эволюции этих насекомых в сочетании со способностью к быстрому расселению и экологической спецификой отдельных групп позволяет по мере изучения геологической истории отряда использовать его для целей стратиграфии (корреляция отложений), палеоэкологии и палеобиогеографии.

Некоторые особенности перепончатокрылых делают их важной модельной группой для решения ряда серьезных биологических проблем. Так, постоянная гаплоидность самцов сближает перепончатокрылых с низшими организмами, проводящими большую часть жизненного цикла в гаплоидном состоянии — в том отношении, что запас скрытых рецессивных мутаций у них практически отсутствует (Гершензон, 1974; см. также Расницын, 1969). Это позволяет проверить выводы о вероятной роли диплоидности в эволюции органического мира. Эволюционной генетике перепончатокрылых специально посвящен обзор Крозье (Crozier, 1977).

Происхождение социальности, еще более важная проблема, решается в первую очередь на материале перепончатокрылых. Этому вопросу посвящена обширная литература, частично цитируемая далее (ч. III, гл. 4).

Общеизвестно, сколь большой вклад в наше понимание поведения животных внесли исследования, проведенные на перепончатокрылых, в частности классические работы Фабра (Fabre, 1879—1907), Берендса (Baerends, 1941), Фриша (Frisch, 1955), Малышева (1959, 1966), а также работы многих других авторов (см. обзоры Тинбергена, 1969; Шовена, 1972; Хайнда, 1975).

Задача настоящей работы проследить по возможности одновременно на палеонтологическом и рецентном материале эволюцию отряда на уровне надсемейства и, где это удастся, семейства. Процессы, даже имеющие общее значение, но протекающие на более низком таксономическом уровне (например, многие

аспекты эволюции поведения и модусы морфологической эволюции), специально не рассматриваются.

Данное исследование представляет обобщение и продолжение предыдущей работы, посвященной низшим перепончатокрылым (Расницын, 1969), однако с расширением предмета исследования до всего отряда, его характер значительно изменился. Прежде всего пришлось отказаться от специального морфологического очерка — при той степени детальности, с которой он был выполнен в упомянутой работе, этот очерк здесь занял бы слишком много места, а при меньшей детальности он был бы бесполезен. Равным образом пришлось отказаться также от детального обсуждения теоретических вопросов и от сводки описаний ископаемого материала. Значительная часть описаний мезозойских перепончатокрылых опубликована в других работах автора (Расницын, 1963, 1964, 1965б, 1968б, 1969, 1972а, 1973, 1975а, 1977б, в; Козлов, Расницын, 1979); описания, принадлежащие другим авторам, цитируются в перечисленных работах и ниже, в соответствующих разделах настоящего исследования.

Поставленная задача при всех ее ограничениях казалась актуальной по двум причинам. Планомерная обработка ископаемых перепончатокрылых из коллекций Палеонтологического института АН СССР была начата автором в 1961 г. Хотя к этому моменту было описано, с учетом последующих таксономических изменений, всего 22 вида мезозойских перепончатокрылых, относящихся к 12 семействам, накопленные материалы свидетельствовали о высоком разнообразии и своеобразии мезозойской фауны. Становление современной фауны отряда, если ее рассматривать на уровне надсемейства, а часто и семейства, происходило в мезозое, поэтому изучение мезозойских ископаемых обещало дать важные результаты для понимания эволюции отряда. В какой мере была реализована эта перспектива, будет видно из дальнейшего. Здесь можно лишь отметить, что число описанных мезозойских перепончатокрылых к началу 1977 г. достигло 336 видов, представляющих 45 семейств.

Палеонтологические исследования рассматривались не как самоцель, а как метод — в первую очередь как один из методов изучения эволюции перепончатокрылых. В этой области было выполнено и продолжало появляться после 1960 г. немало исследований. Однако огромное большинство их охватывало лишь часть отряда, обычно небольшую (отдельные семейства, реже надсемейства и лишь изредка — группировки более высокого ранга). Последняя сколько-нибудь детальная работа, охватывающая отряд в целом, датирована 1919 г. (Böggner, 1919). Работа Кёнигсмана (Königsmann, 1976—1977) должна также охватить перепончатокрылых в целом. Я не отношу к работам такого рода широко известные монографии С.И. Малышева (1959, 1966), поскольку этот автор фактически исследует только эволюцию поведения перепончатокрылых. Морфологические данные он полностью игнорирует, с чем и связаны многие очевидные ошибки в его построениях (Викторов, 1959; Тобиас, 1975а). Конечно, особенности поведения не менее важны для реконструкции филогенеза, чем морфология, но по уровню изученности поведение еще далеко уступает морфологии и по числу признаков, доступных анализу, и по изученности различных групп отряда, и по данным о надежности отдельных признаков в качестве материала для эволюционных построений (мы еще мало знаем, в какой мере те или иные особенности поведения подвержены параллельному развитию в разных группах). Поэтому филогенетические реконструкции, основанные только на признаках поведения, нельзя считать хорошо обоснованными, по крайней мере в данном случае.

Сравнительно много внимания различные исследователи уделяли таким кардинальным вопросам, как происхождение перепончатокрылых в целом и высших перепончатокрылых в частности (Handlirsch, 1906—1908; Tillyard, 1924; Мартынов, 1937а; Ross, 1937; Crampton, 1938; Chen, 1946; Bradley, 1956; Викторов, 1959; Малышев, 1959, 1966; Мартынова, 1959; Тобиас, 1975а). Было предложено много гипотез, в том числе, по-видимому, и весьма близких к истине, но без хорошего палеонтологического основания они в значительной степени оставались умозрительными.

Все эти обстоятельства и послужили причиной постановки сложной задачи: на основе возможно полного учета палеонтологических, морфологических и этологических данных попытаться построить хотя и не слишком детальную, но цельную картину происхождения, филогенеза и системы перепончатокрылых. Прежде чем перейти к изложению полученных результатов, хотелось бы разъяснить причины некоторых решений, по которым можно предвидеть наиболее резкую критику. Речь идет о некоторых аспектах теоретической платформы автора — системы взглядов, направлявшей ход конкретного исследования.

Наиболее важны вопросы о взаимоотношении филогенеза и системы и о методах построения системы. Они обсуждались ранее (Пономаренко, Расницын, 1971), тем не менее некоторые из высказанных там положений здесь приходится повторить.

Для обсуждаемой проблемы предложены три возможных решения, два из которых игнорируют либо родственные отношения таксонов (фенетика), либо масштаб различий между таксонами (кладизм), а третья (филогенетическая систематика, которую кладисты именуют типологической) пытается учесть оба фактора. Таксон кладистов включает всех потомков (и только потомков) какого-либо предка, независимо от масштаба различий между ними, при этом каждая дивергенция дает начало новым таксонам. Таксон фенетиков это континуум: его члены могут быть расположены в непрерывную цепь, простую или ветвящуюся таким образом, чтобы таксономическое расстояние между любыми двумя членами таксона, соседствующими на этой цепи, было меньше расстояния между любыми членами этого и других таксонов. Таксон филогенетической системы — это монофилетический континуум, отличающийся от предыдущего тем, что в состав континуума обязательно должен входить ближайший общий предок (обычно гипотетический) всех членов этого таксона. Монофилия понимается в широком смысле, включая парафилию, т.е. случаи, когда таксон, удовлетворяя нашему определению монофилии, оказывается предком другого таксона того же или более высокого ранга (ближайший общий предок всех членов таксона может быть предком не только его членов).

Конечная цель систематики, с точки зрения автора, — построение такой системы, которая наилучшим образом отражала бы усредненный баланс сходств и различий по всем возможным признакам (включая и еще не изученные) и поэтому обладала бы наивысшей прогностической способностью. Это означает, что новые признаки и новые таксоны лучше укладываются в такую систему, чем в любую другую (реже заставляют ее изменять). Системе придается здесь значение оптимального междисциплинарного языка биологии, системы возможно более емких понятий (за каждым названием таксона должна стоять целая совокупность характерных признаков и черт, важных для эволюциониста, физиолога, генетика, агронома и т.д.).

Построение идеальной системы, казалось бы, лучше всего должно достигаться фенетическими методами, ориентирующимися именно на баланс сходств и различий. Однако они учитывают только определенный круг уже известных признаков, и прогностические свойства этих методов недостаточно высоки. Фенетический подход вполне совместим с полифилией таксонов, но известно, что обнаружение полифилии и последующее более глубокое изучение полифилетической группы практически всегда обнаруживает ее искусственность, глубину не замеченных прежде различий между монофилетическими подгруппами полифилетического таксона.

В этом случае особенно хорошо видно, как филогения предсказывает те черты системы, которые на данном уровне наших знаний еще недоступны для выявления фенетическими методами.

Филогенетическая систематика в противоположность фенетической опирается на филогенез, но он выступает не как конечная цель (идеал, требующий отображения в системе), а лишь как продуктивный метод построения системы, позволяющий эффективно предсказать многие важные ее черты.

В противоположность этим двум направлениям кладизм учитывает только филогенез и более точно — только генеалогию. Согласно этой концепции, каждая дивергенция дает два новых таксона ("сестринские группы"), причем предковая группа исчезает. Все потомки каждой из сестринских групп остаются членами соответствующего таксона, и каждая новая дивергенция дает два новых таксона все более низкого ранга.

Постулаты кладизма ведут к результатам, которые очень трудно принять. Прежде всего это направление будет приближать нас к конечной цели систематики, как она сформулирована выше, в той мере, в какой эволюция равномерна и дивергентна, а мера эта, насколько показывает наш опыт, весьма невелика. Действительно, при равномерно-дивергентной эволюции многоклеточные, потомки каких-то жгутиконосцев, не могли бы стать группой, сильнее отличающейся от своих ближайших родичей, чем эти последние от других жгутиконосцев. В реальных условиях кладизм ведет нас скорее от цели, чем к ней — если только не считать целью системы простое описание генеалогии.

Кладизм обладает и другими, более частными недостатками, один из которых (невозможность признания реально существующих предков) ярко проявился при попытке Кёнигсмана (Königsmann, 1976) применить эту концепцию к перепончатокрылым. Совокупность известных фактов с определенностью указывает на происхождение всех перепончатокрылых от семейства *Xyelidae* (Расницын, 1968б, 1969). В таком случае кладизм требует включения всего отряда в *Xyllidae* (и практически всего его в подсемейство *Madygellinae*). Неприемлемость подобного решения очевидна, но Кёнигсман легко справляется с трудностью. Ксиелиды обладают своеобразными гетерономными антеннами, внешне более продвинутыми (апоморфными), чем антенны большинства современных перепончатокрылых, однако специальный анализ показал, что и строение антенн подтверждает анцестральную природу ксиелид (Расницын, 1968б, 1969). Все это известно Кёнигсману, но он, не вдаваясь в обсуждение, просто заявляет, что насекомые с такими антеннами, как у ксиелид, не могли быть предками всех перепончатокрылых.

Итак, кладизм, несмотря на всю свою необъяснимую популярность, представляется бесплодным направлением в систематике. Этому, впрочем, совершенно не противоречит высокая оценка разработанной кладистами (Hennig, 1953, 1965) методики филогенетического анализа (Расницын, 1969; Пономаренко, Расницын, 1971).

Фенетическое направление представляется менее перспективным, чем филогенетическое, или менее самостоятельным направлением. Его методы количественной оценки сходства (таксометрические методы) в будущем могут оказаться важным инструментом филогенетической систематики (Пономаренко, Расницын, 1971), хотя сейчас они весьма несовершенны. На одном и-том же материале разные таксометрические методы дают разные результаты, в общем не лучшие, чем традиционная интуитивная систематика (имеется в виду способ взвешивания признаков, оценки их относительного значения: интуитивный в традиционной систематике и формализованный в таксометрии). При этом преимущества и недостатки различных методов и границы их применения недостаточно ясны, а без этого выбор метода вносит в исследование столь большую дозу субъективности, что теряется все преимущество количественного анализа. Сейчас, по-видимому, наиболее актуальную задачу представляет анализ свойств и областей применения таксометрических методов, а отнюдь не использование их для построения системы (Расницын, 1972б).

Отношение к методам таксометрии в определенной мере отражается и на решении конкретных вопросов о таксономическом ранге тех или иных групп. Одну из важнейших задач систематики представляет обеспечение сравнимости таксонов одного ранга по масштабу их различий, по их разнообразию и объему. Теоретически таксометрия представляется оптимальным методом решения этой задачи. Попытки ее применения делались и в отношении перепончатокрылых, в том числе и автором этой работы (Расницын, 1972б), но, как уже упоминалось, очевидных и устойчивых преимуществ перед традиционными интуитивными методами

обнаружить не удалось. Еще одна такая попытка сделана Бразерсом (Brothers, 1975) в его классической работе по систематике и эволюции жалоносных перепончатокрылых. Таксометрические методы используются не только в фенетической, но и в филогенетической систематике, и Бразерс использует именно последний вариант, рассчитывая таксономическое расстояние вдоль ветвей филогенетического дерева. Основу оценки расстояния представляет число эволюционных шагов на данном интервале (количество возникших здесь апоморфных, т.е. продвинутых признаков). Это число взвешивается по распространенности признаков (подверженности их параллельному развитию) и по объему группы, предок которой находится на вершине измеряемого отрезка; последнее взвешивание снижает ранг маленьких обособленных групп и уменьшает число небольших по объему таксонов высокого ранга.

Выбор метода здесь, как и всегда в таксометрии, в большой мере субъективен. Преимущества измерений вдоль ветвей дерева не очевидны: во-первых, таксометрия, будучи жестко привязанной к филогении, теряет роль независимого показателя, способного в какой-то мере контролировать наши филогенетические гипотезы; во-вторых, при малом числе апоморфных изменений на каждом отрезке результаты расчета будут весьма нестабильными, сильно зависимыми от оценки апоморфности каждого отдельного признака. Далее, взвешивание признаков по их склонности к независимому возникновению объяснимо в случае фенетической таксометрии, где повышение роли признаков, надежно указывающих на родственные отношения, весьма существенно для построения хорошей системы. Здесь же, когда филогенез известен, измеряется лишь масштаб изменений на каждом эволюционном этапе. В этом случае надежность признака для построения филогении не имеет значения, остается лишь косвенное свидетельство, что редко возникающий признак труднее осуществим, поэтому его влияние на таксономическое расстояние должно быть больше. Однако характер зависимости между редкостью признака и его влиянием на таксономическое расстояние, т.е. форма, в которой частота появлений признака должна входить в уравнение расстояния, неясен. Неясно также, имеет ли смысл учитывать один этот показатель, игнорируя другие, труднее поддающиеся количественной оценке, но а priori не менее важные, например масштаб единичных изменений. То же самое можно сказать и о взвешивании по объему группы: каковы теоретические основания для искусственного понижения ранга бедных видами групп и почему число видов введено Бразерсом в формулу именно со степенью $1/3$, а не с какой-нибудь другой?

Подобные вопросы встают в связи с любой другой таксометрической методикой, и все эти методики пока не имеют надежных преимуществ перед традиционными методами интуитивной систематики. Следовательно, сравнимость таксонов одного ранга необходимо обеспечивать с помощью этих методов. Но, если речь идет об индивидуальном опыте и интуиции, обязанность "выравнивания" рангов должна лечь в первую очередь на специалистов, охватывающих своим исследованием систему соответствующих крупных групп организмов. Недаром "правила хорошего тона" в систематике позволяют менять ранги только подчиненных таксонов той группы, которой занимается данный специалист, но не ранг самой этой группы.

Именно под влиянием всех этих соображений автор взял на себя смелость изменить ранг многих таксонов перепончатокрылых (преимущественно таксонов группы семейства). Нельзя сказать, чтобы в результате было достигнуто хотя бы субъективное ощущение сравнимости таксонов, но тому есть свои причины. Действительно, понимание ранга таксонов группы семейства у перепончатокрылых колеблется в весьма широких пределах, причем в большинстве случаев ранги занижены по сравнению со средним стандартом семейства у насекомых, и лишь в некоторых случаях система кажется передробленной (современные системы надсемейства Chalcidoidea, системы, включающие по нескольку семейств пчел и роющих ос). В этой ситуации наиболее логичным было бы "подравнивание" перепончатокрылых под общеэнтомологический стандарт семейства, но это оказалось невозможным: наиболее крупные и разнообразные семейства Ichneumoni-

dae и Braconidae пока не поддаются расчленению. Подтягивать все семейства к уровню этих двух тоже неразумно: это означало бы фактически понижение ранга почти всех надсемейств до уровня семейства и вызвало бы во многих из них острый дефицит промежуточных рангов (между семейством и родом).

Кроме отношения к кладизму и причин пересмотра таксономического ранга некоторых групп, специального обоснования здесь заслуживают еще два вопроса — употребление термина параллелизм и оценка времени возникновения группы относительно ее первого появления в палеонтологической летописи.

Не рассматривая проблему параллелизма в ее полном объеме (об этом подробнее см. Татаринов, 1976), отметим следующее. В качестве дополнительных к параллелизму понятий обычно рассматривают дивергенцию и конвергенцию, однако достаточно однозначно из этих трех понятий употребляется только дивергенция. Использование двух других менее определено. Одни авторы понимают параллелизм как приобретение сходства близкородственными формами, а конвергенцию — как сходство, вторично возникающее у отдаленно родственных организмов на основе различной организации. Другие относят к конвергенции случаи, когда в ходе эволюции сходство между двумя группами увеличивается, к параллелизму — когда оно остается строго постоянным, так что параллелизм оказывается пограничным случаем конвергенции и дивергенции. Оба подхода связаны со значительными трудностями. Первый из них оставляет неясным, какой уровень таксономического расстояния достаточен для отнесения конкретного случая к конвергенции. Более того, не очевидно само существование конвергенции в этом смысле. Действительно, разные классы хордовых — достаточно далекие группы, но по крайней мере одна из весьма ярких адаптаций, независимо возникающих здесь, обусловлена принципиальным единством организации типа. Речь идет о рыбообразной форме тела и о соответствующем способе плавания, которые вообще реализуются только там, где существует упругая внутренняя ось тела (хорда или позвоночник), аккумулирующая энергию колебательных движений. В то же время эта ось — признак, унаследованный хордовыми от общего предка, прямое отражение их генетического родства.

Продуктивность второго подхода к проблеме сомнительна по двум причинам. Во-первых, дивергенция, параллелизм и конвергенция по отдельным признакам тривиальны, и констатация их мало что дает для понимания эволюции. Если же речь идет о таксономическом уровне (направлении изменений совокупного баланса сходств и различий), то для выделения их необходимы точные и объективные методы оценки таксономического сходства. Но, как уже говорилось, такие методы еще не созданы, и надежное установление параллелизма в этом смысле оказывается пока невозможным. Во-вторых, само существование конвергенции как увеличения таксономического сходства в эволюции пока не доказано. Во всяком случае автору не известны попытки доказать существование таких факторов, хотя бы с помощью одного из известных методов таксомерии.

Таким образом, первая интерпретация понятий конвергенция и параллелизм представляется неработоспособной, вторая сохраняет свое значение как проблема существования конвергенции на таксономическом уровне, но понятие параллелизм здесь оказывается практически лишенным содержания. Поэтому кажется разумным сохранить термин параллелизм за явлением эволюции двух (или нескольких) групп в одном и том же или в близких направлениях, например при развитии у них сходных адаптаций безотносительно к судьбе таксономического сходства — сохраняется ли оно постоянным, немного увеличивается или уменьшается. Именно так понимает параллелизм А.С. Серебровский (1973), в этом же смысле термин употребляется и в настоящей работе.

Последний вопрос касается временного интервала, отделяющего момент возникновения таксона от момента его появления в палеонтологической летописи. Для групп высокого таксономического ранга (от семейства и выше), значительно отличающихся от своих ближайших родичей, этот интервал обычно принимают весьма длительным, порядка геологической эпохи, периода или даже нескольких периодов. Один из крайних примеров — позиция А.Л. Тахтаджяна

(1970), который относит появление покрытосеменных растений к триасу или даже к перми, хотя первые достоверные их находки известны только из мелового периода (Вахрамеев, 1973; Красилов, 1975; Hughes, 1976). Во многих случаях длительный скрытый период существования таксонов несомненен — там, где предковый таксон в ископаемом состоянии обнаружен в более молодых отложениях, чем его потомки. Однако очень часто это запаздывание естественно объясняется тафономическими причинами (факторами, связанными с условиями захоронения данной группы). Так, первые первичнобескрылые насекомые — предки крылатых (щетинохвостки в широком смысле) найдены только в среднем карбоне, а сами крылатые насекомые известны начиная с раннего карбона. Позднее появление щетинохвосток в летописи связано с их преимущественно почвенным (в широком смысле) образом жизни, дающим сравнительно мало шансов на захоронение, и не случайно, что в палеозое найдены только своеобразные околоводные, если не амфибиотические щетинохвостки (*Monura*), а более типичные группы впервые появляются в виде включений в поздне меловых ископаемых смолах (что касается триасовых "щетинохвосток", описанных Шаровым, 1948, то это, по-видимому, личинки поденок). Другой пример скрытого периода существования группы — позднее (в позднем мелу) появление паразитических перепончатокрылых семейства *Diapriidae* по сравнению с их потомками *Serphitidae* и *Scelionidae* (соответственно первая и вторая половина раннего мела). Здесь дело, по-видимому в том, что все это мелкие насекомые, сравнительно редко сохраняющиеся в виде отпечатков в осадочных породах. Они более характерны для ископаемых смол, но раннемеловые перепончатокрылые известны именно по отпечаткам. Находки раннемеловых серфитид и сцелионид буквально единичны (известно по одному остатку на каждое семейство), и отсутствие синхронных им находок диаприид легко объясняется простой случайностью. Можно обойти даже без этого предположения — сцелиониды и серфитиды развиваются как яйцееды и, судя по сцелионидам, имеют сравнительно широкий круг хозяев (хозяева серфитид неизвестны). Диаприиды первично — паразиты высших двукрылых (*Muscomorpha*), которые в течение мелового периода были еще весьма редки (Жерихин, 1978). Весьма вероятно, что диаприиды, появившиеся раньше сцелионид и серфитид, долгое время были малочисленны и потому не имели больших шансов попасть в захоронение. Две другие группы, изменившие режим питания и круг хозяев, испытали быстрый расцвет, вероятно, уже в раннемеловое время (чрезвычайное их обилие в позднем мелу несомненно), и их остатки стали появляться даже в несвойственных им типах захоронения (в осадочных породах).

В ряде случаев длительный скрытый период существования оказывается артефактом — результатом трудностей в интерпретации родственных отношений. Это происходит, например, при слишком прямолинейном понимании закона необратимости эволюции. В частности, древнейшие (триасовые) перепончатокрылые представлены только семейством *Xyelidae*, которое до последнего времени рассматривалось как специализированная на очень архаичной основе явно тупиковая ветвь низших перепончатокрылых (Ross, 1937; Benson, 1938; Richards, 1956). Предки основной массы перепончатокрылых оставались неизвестными. Однако затем было показано, что апоморфные признаки ксиелид (гетерономные антенны, см. выше) не препятствуют выведению остальных перепончатокрылых из этого семейства, а, напротив, свидетельствуют о филогенетической преемственности в этом ряду (Расницын, 1968б, 1969), и гипотеза о скрыто существовавших предках, не представленных в палеонтологической летописи, оказалась излишней.

Общепринятое убеждение в универсальности длительного скрытого периода эволюции основано, во-первых, на неравномерной экстраполяции аналогичных фактов и предположений, свидетельствующих о позднем появлении и даже полном отсутствии тех или иных групп в палеонтологической летописи; во-вторых, оно базируется на экстраполяции наблюдаемых темпов эволюции на период возникновения таксонов высокого ранга. Между тем существуют хорошо аргу-

ментированные гипотезы, направленные против таких экстраполяций (гипотеза квантовой эволюции, Симпсон, 1948), а также данные, свидетельствующие о том, что наблюдаемые темпы эволюции, как правило, очень низки по сравнению с потенциальными, определяемыми мощностью потока генетического разнообразия через эволюционирующую совокупность (Расницын, 1971б; Родендорф, Жерихин, 1974). Все это заставляет отказаться от общепринятых представлений о длительности скрытого периода эволюции. В настоящей работе время возникновения предполагается значительно отличным от момента появления группы в палеонтологической летописи только в том случае, когда обратная гипотеза явно неверна.

В заключение пользуюсь приятной возможностью выразить свою глубокую признательность коллективу Лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР и его руководителю проф. Б.Б. Родендорфу, за возможность осуществления этой работы и за постоянную помощь в ее проведении. Постоянное обсуждение возникавших в процессе работы проблем с сотрудниками лабораторий, в первую очередь А.Г. Пономаренко, В.В. Жерихиным, Б.Б. Родендорфом, А.Г. Шаровым, О.М. Мартыновой, Д.В. Панфиловым, И.Д. Сукачевой, Н.Д. Синиченковой и Н.С. Калугиной оказало очень большое влияние на ход исследования. Большой технической помощью я обязан И.Д. Сукачевой, И.Л. Доброхотовой, Е.В. Шнитниковой, Т.Н. Ивановой, Н.Д. Синиченковой, Л.Н. Притыкиной и А.В. Скинтеру, а также сотруднику Зоологического института АН СССР В.П. Рудольфу. Чрезвычайно полезными были дискуссии и консультации с сотрудниками других учреждений — М.А. Козловым, В.И. Тобиасом, В.А. Тряпицыным, Д.Р. Каспаряном, Ю.А. Песенко, А.Ф. Емельяновым и И.М. Кержнером (Зоологический институт АН СССР), А.Л. Тихомировой и А.А. Захаровым (Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова АН СССР), Г.М. Длусским, Е.М. Антоновой и покойным А.Н. Желоховцевым (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова), С.П. Расницыным и покойным С.И. Тихомировым (Институт медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е.И. Марциновского АМН СССР). Большинству упомянутых выше лиц я глубоко признателен также за предоставление сравнительного материала по перепончатокрылым. Интереснейшие материалы по вымершим перепончатокрылым были получены от геологов В.М. Скобло (востСибСНИИГГиМС, Иркутск), С.М. Синицы (Читинский политехнический институт), Е.К. Трусовой (Всесоюзный геологический институт), Г.Г. Мартинсона (Институт озераведения АН СССР). Очень большую помощь в получении сравнительного материала по экзотическим современным и ископаемым перепончатокрылым оказали ученые США: Dr. A.S. Menke, Dr. D.R. Smith (U.S.D.A., Washington), Prof. K.V. Krombein (Smithsonian Institution, Washington), Prof. F.M. Carpenter (Harvard University, Cambridge), Prof. H.E. Evans (Colorado State University, Fort Collins), Prof. H.K. Townes (American Entomological Institute, Ann Arbor), Dr. G.H. Heinrich (Dryden), Dr. M.S. Wasbauer (California State, Dept. Food and Agriculture, Sacramento), Dr. J.D. Lattin (Oregon State University, Corvallis), Dr. D.R. Burdick (Fresno State College, Fresno); Англии: Prof. R.B. Benson (British Museum, London), Dr. R. Wootton (Exeter University, Exeter); ФРГ: Dr. R. Förster (Universitäts-Institut für Paläontologie und historische Geologie, München); Канады: Dr. L. Masner (Biosystematics Research Institute, Ottawa), Dr. R.S. Forbes (Forest Insect and Disease Survey, Fredericton); Аргентины: Dr. M. Fritz (Buenos Aires); Японии: Dr. I. Togashi (Ishikawa Agricultural College, Nonoichi-Machi). Многим из них (Prof. Krombein, Prof. Carpenter, Prof. Evans, Prof. Townes, Prof. Benson, Dr. Heinrich, Dr. Wootton, Dr. Masner) я обязан также получением консультаций по ряду важных вопросов.

Часть I

ПОЛОЖЕНИЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ В СИСТЕМЕ НАСЕКОМЫХ

Глава I

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КРЫЛАТЫХ НАСЕКОМЫХ¹

Насекомые произошли скорее всего не от многоножекобразных (включая отряды Protura, Diplura и Colembola), а от каких-то более примитивных водных членистоногих, возможно в той или иной мере близких к Murgipoda. Время возникновения насекомых остается неизвестным. Первичной средой обитания насекомых были, вероятно, сравнительно крупные скважины каких-то субстратов (трещины скал, полости под камнями, растительная подстилка, валежник и т.д.), а до этого, может быть, береговые выбросы древних морей. Первичнобескрылые насекомые принимаются в составе двух отрядов: Thysanura s. str. (= Zygentoma) и Archaeognatha (включая Monura, которые морфологически почти полностью соответствуют ранним личинкам археогнат, рис. 1–3, и представляют, по-видимому, неотеническую группу).

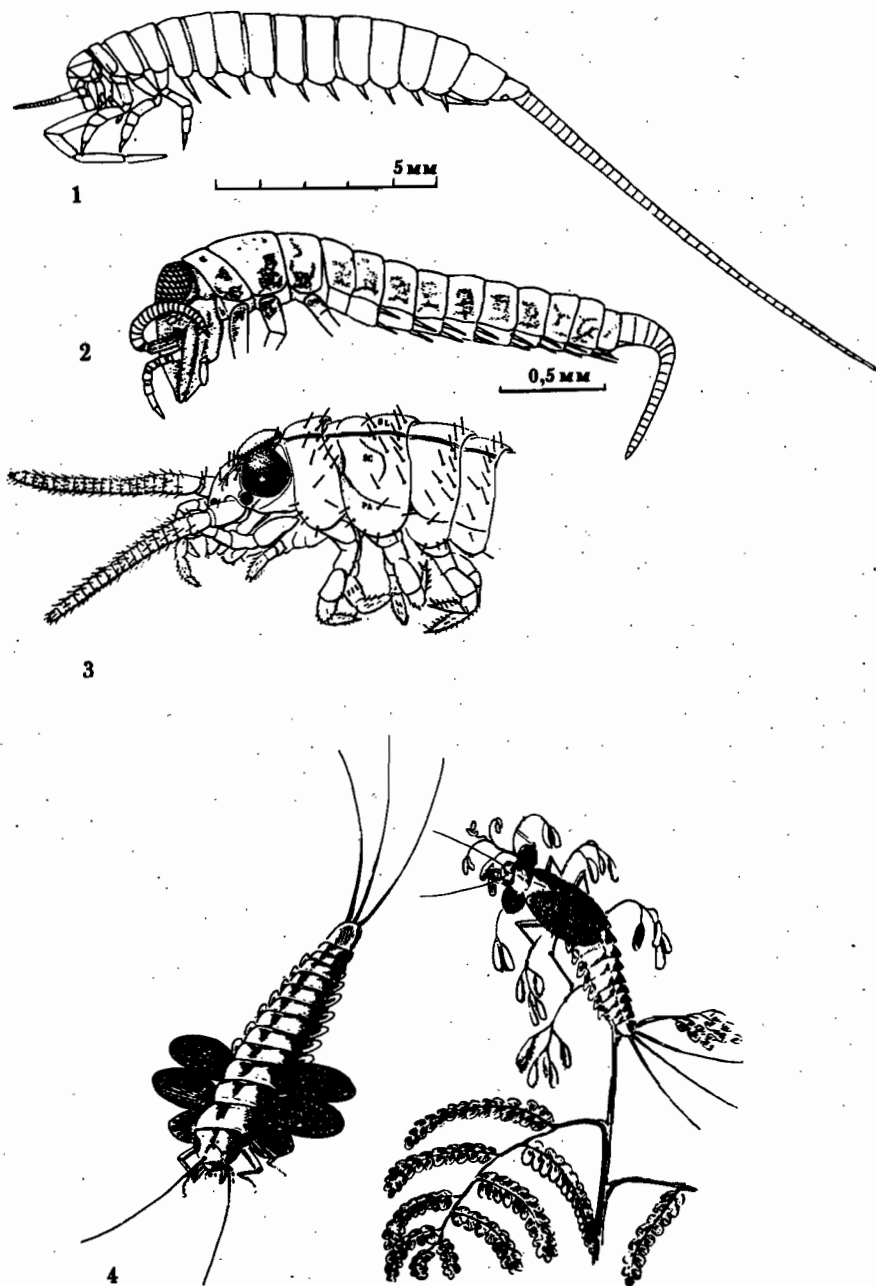
Предками крылатых насекомых (подкласс Pterygota) едва ли могли быть Thysanura s. str., скорее они произошли от общего предка обоих отрядов или даже от насекомых, более близких к археогнатам. Крылья птеригот, вероятно, возникли непосредственно из параноталий, т.е. свободных краев на границе дорзальной и боковой стенок тела (что отнюдь не исключает участие в их образовании тканей плеврального происхождения, на чем настаивает Бочарова-Месснер, 1968).

Достаточно стройную и непротиворечивую схему эколого-морфологической эволюции насекомых в период возникновения полета удается построить, предположив, что предки птеригот (рис. 4) обитали на растениях, в том числе и на деревьях, и питались их генеративными органами. Полету предшествовал прыжок-падение, используемый для различных целей. Во-первых, он позволял спастись при нападении хищников — хелицеровых и многоножек, охотившихся, вероятно, не только на земле, но и на деревьях. Во-вторых, и это особенно важно, перепрыгивание с ветви на ветвь позволяло значительно интенсифицировать процесс питания. Оно делало излишним холостые ходы от терминальных спорангиев одной ветви через ствол к спорангиям на вершине другой ветви. При этом одновременно уменьшалась вероятность встречи с хищниками.

Использование прыжка или падения давало преимущество тем особям, которые могли, во-первых, поддерживать в воздухе правильную ориентацию тела (особенно при прыжке с ветки на ветку, где важно сразу же зацепиться за субстрат) и, во-вторых, планировать возможно дальше в нужном направлении. Реализовать обе эти возможности позволяло расширение параноталий, причем эффект увеличения стабилизирующих и несущих плоскостей был более сильным у крупных насекомых.

Задний конец тела предков Pterygota в воздухе поддерживали, вероятно, хвостовые нити, поэтому расширяться должны были преимущественно передние параноталии, особенно на более тяжелых грудных сегментах. Простое расширение параноталий не могло быть слишком сильным: далеко торчащие вбок выросты мешают движению по неровному субстрату, в частности по стволу, ветвям и листьям деревьев, не говоря уже о поверхности земли. Изменение формы параноталий дает лишь ограниченный эффект, и радикально задача решается, по-видимому, только путем отчленения параноталий, появления способности отводить их назад в покое

¹ Взгляды автора по этому вопросу изложены в специальной работе (Расницын, 1976); здесь они приводятся в конспективной форме и почти без обоснований.



Р и с. 1—3. Юные и ювенилизированные Archaognatha

1 — *Dasyleptus brongniarti* Shar.; в. пермь Кузнецкого бассейна; 2 — личинка *Machilidae* gen. sp.; соврем.; 3 — личинка *Dilta hibernica* (Carp.); соврем. (1 — по Шарову, 1957, с изменениями; 2 — из Bitsch, 1964; 3 — из Bartlet, 1949)

Р и с. 4. Гипотетические предки крылатых насекомых (реконструкция А.Г. Пономаренко, из Расницына, 1976)

и расправлять в воздухе. Как известно, отчленение кутикулярных выростов и, в частности, боковых лопастей тергитов представляет собой не столь уже редкое явление у членистоногих.

Подвижность горизонтальных боковых выростов (параноталий) в вертикальной плоскости (машущие движения) механически осуществляется легче, чем в гори-

зонтальной (складывание и расправление параноталий), и исторически могла предшествовать ей. По мнению Шарова (1973), глубокая бороздка в основании крыловых чехлов некоторых *Palaeodictyoptera* (табл. I, фиг. 1) свидетельствует о вертикальной подвижности нимфального крыла. Аналогичное строение имели крылья нимф карбоновых *Protoblattodea* (табл. I, фиг. 4). Такие нимфальные крылья с широким основанием и направленной косо назад вершиной, по-видимому, соответствуют раннему этапу развития предкрыльев и могут указывать на чрезвычайную древность их вертикальных движений. Функцией этих движений едва ли мог быть активный полет, скорее только ориентация тела при прыжке.

Следующий этап предистории крыла отражают, по-видимому, старшие нимфы некоторых палеодиктиоптер, в частности *Tchirkovaea M. Zal.* (Синиченкова, 1979). Крыловые зачатки нимф чирковей были очень крупными: у поздних нимф они достигали трети длины имагинального крыла, и даже у относительно молодых каждый зачаток был в несколько раз длиннее ширины груди. В случаях, когда крыловой чехол сохранился вместе с половиной тергита, разорванного по линочному шву, он направлен почти прямо в сторону, особенно на более поздних стадиях (табл. I, фиг. 2—3). Если бы такое положение было постоянным, едва ли можно было бы представить себе условия, в которых также насекомое могло существовать. По-видимому, крыловые чехлы в покое могли отводиться назад, о чем свидетельствует их узкое и сравнительно слабо склеротизованное основание с хорошо развитым аксиллярным аппаратом. В качестве другой модели насекомого, находящегося на одном из последних этапов перед появлением машущего полета, по-видимому, можно рассматривать *Herdina mirificus* Carpenter et Richardson (табл. II, фиг. 5).

Весьма существенно, что предкрылья у предков птеригот при складывании должны были прижиматься к вальковатому телу и, следовательно, занимать скошенное положение с опущенным передним и приподнятым задним краями. Это положение соответствует крышевидному складыванию, каковое, вероятно, и появилось в результате последующего расширения крыльев и смыкания их задних краев.

Таким образом, предполагается, что уже первые настоящие птериготы были способны складывать крылья в покое. Гипотеза Гандлирша (Handlirsch, 1906—1908) и Мартынова (1925) о первичности распростертых, не складывающихся крыльев (у Мартынова только по отношению к *Palaeoptera*) не может быть принята по двум причинам. Во-первых, распростертые крылья препятствуют свободному передвижению по субстрату и возможны лишь у насекомых, обладающих достаточно совершенным полетом, чего нельзя ожидать от первых птеригот. Во-вторых, мы знаем много примеров того, как насекомые теряли присущую их предкам способность складывать крылья (многие бабочки и двукрылые, некоторые перепончатокрылые), но достоверные случаи появления этой способности (перехода от постоянно распростертых крыльев к складывающимся плоско или крышевидно над брюшком), по-видимому, неизвестны. Кроме того, на вторичность постоянно распростертого положения крыльев палеодиктиоптер указывает строение нимфальных крыльев чирковей, свидетельствующее о их способности к движениям в горизонтальной плоскости.

Предположение о вторичности складывания крыльев у *Diaphanopteroidea* (один из палеозойских отрядов *Palaeoptera*) Кукалова (*Kukalova-Peck*, 1974) подтверждает фазой слияния у них базальных пластинок крыла, в определенной степени сходного с таковым других палеоптер. Здесь, однако, следует иметь в виду, что расположение и связи базальных пластинок крыла птеригот весьма изменчивы, за исключением собственно аксиллярных склеритов, особенно первого и третьего. Форма, положение и характер слияния базивеналий (пластинок, расположенных дистальнее аксиллярий) нередко сильно отличаются в пределах отрядов и даже семейств (о чем свидетельствуют данные самой Кукаловой), а также в передних и задних крыльях одного и того же насекомого. При этом редукция базивеналий и их слияние друг с другом и с аксилляриями у насекомых, складывающих крылья, могут быть гораздо более глубокими, чем у лишенных такой способности. Весьма

возможно, что во многих случаях мы имеем дело не со слиянием отдельных пластинок, а, наоборот, с расчленением первичной слабо дифференцированной области склеротизации в основании крыла. Поэтому строение основания крыла диафаноптеродей едва ли следует принимать в качестве доказательств вторичной природы их способности складывать крылья.

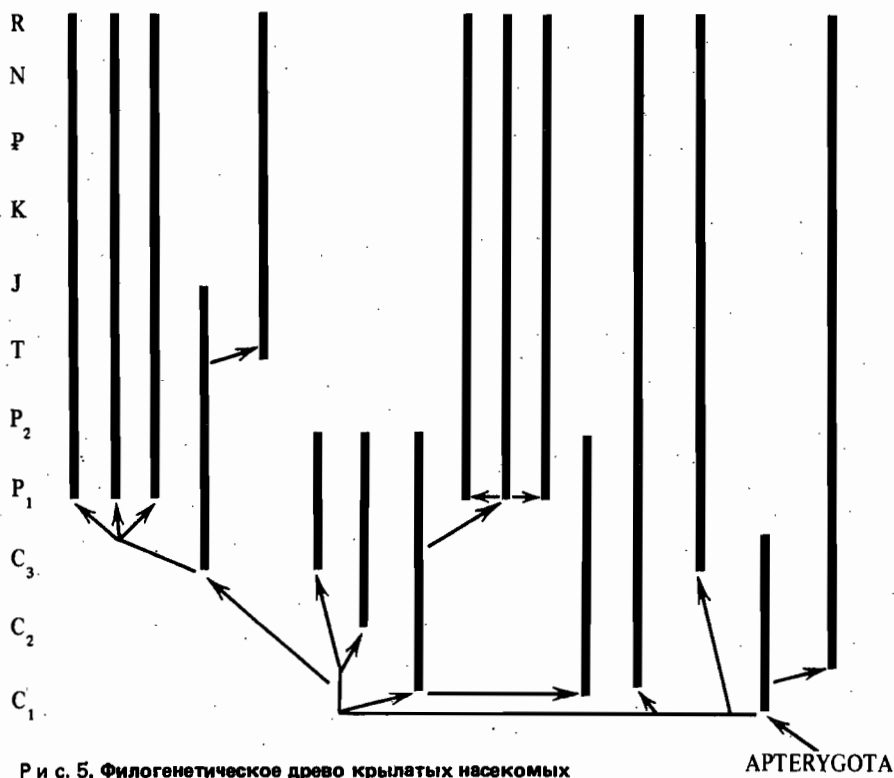
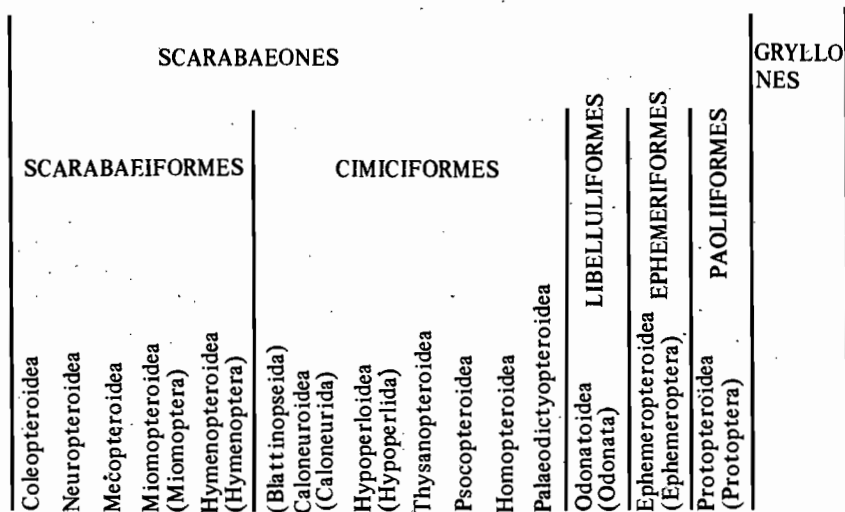
Дополнительным аргументом первичности именно крышевидного складывания служат следующие соображения. Помимо крышевидного, существуют также плоское и облегающее складывания, при которых крылья не смыкаются в сагиттальной плоскости, а более или менее широко перекрывают друг друга. При облегающем складывании в отличие от плоского передние отделы крыльев в покое подогнуты вниз и прикрывают бока насекомого. Оба последних способа обеспечивают более компактное положение крыльев в покое, чем при крышевидном складывании, и должны считаться более совершенными. Поэтому переход от какого-либо из них к крышевидному складыванию маловероятен. Достоверных примеров такого рода, как и случаев перехода от распростертых в покое крыльев к сложенным на брюшке, по-видимому, нет.

Глава 2

РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ КРЫЛАТЫХ НАСЕКОМЫХ

Эта и последующие главы посвящены обоснованию системы крылатых насекомых и схемы их филогенеза, существенно отличающихся от таковых А.В. Мартынова (1925, 1937, 1938), ныне практически общепринятых. Состав многих групп существенно изменен и кроме того, используется ряд названий, еще далее от общепринятых, хотя и не абсолютно новых. Некоторые из них уже употреблялись автором (Расницын, 1976), и все они приведены Б.Б. Родендорфом (1977). Тем не менее представляется полезным здесь познакомить читателя с основными выводами этой части книги (табл. 1; рис. 5), чтобы облегчить понимание. Более подробный анализ многих из затронутых здесь вопросов можно найти в книге "Историческое развитие класса насекомых" (1980). В этой же книге последовательно проведена предложенная Б.Б. Родендорфом (1977) и частично использованная здесь схема рационализации названий старших таксонов насекомых.

Как известно, Мартынов (1925, 1937, 1938), делил крылатых насекомых на Palaeoptera, крылья которых не выводятся из плоскости, в которой они движутся в полете, так что в покое они постоянно распростерты или вторично подняты вверх, и Neoptera, способных выводить крылья из этой плоскости и складывать их на брюшке. Neoptera подразделяются на Polyneoptera, Paraneoptera и Oligoneoptera. Многие факты, однако, не укладываются в схему Мартынова. В частности, существует большое число признаков, объединяющих палеоптер, пара- и олиgoneоптер и противопоставляющих их полинеоптерам (Расницын, 1969, 1976). В последней работе первые три группы выделены в инфракласс Scarabaeones, полинеоптеры — в инфракласс Gryllones. У Gryllones (= Polyneoptera) при складывании крыльев подгибается и переворачивается вся или почти вся анальная область заднего крыла, иногда кроме первой анальной жилки, редко (у некоторых веснянок) также и основания второй. Крылья складываются облегающе или плоско, но не крышевидно. Для гриллоновых характерны также примитивное строение ротового аппарата (в частности, полное отсутствие колюще-сосущих аппаратов), нормальное развитие собственно стернальных отделов средне- и заднегруди (отсутствие криптостернии). Стили девятого сегмента у их самок, если развиты, функционально не являются частью копулятивного аппарата; у самок, напротив, наружные (третьи) створки почти всегда образуют рабочую часть яйцеклада и вместе с двумя другими парами участвуют в проникновении в субстрат. Лишь у древних тараканов (Вишнякова,



Р и с. 5. Филогенетическое дерево крылатых насекомых

1968) и у многих Protoblattodea (наблюдения Вишняковой и автора), настоящие третьи створки еще не развиты, их гомологи — кокситы и стили девятого сегмента — короткие, но во всяком случае они не образуют ножен яйцеклада. Развитие глубоко эмбрионизировано, в частности из яйца выходит нимфа со сложными глазами и почти всегда с полностью расчлененными ногами. Менее эмбрионизированное развитие сохраняется, насколько известно, только у некоторых раннепермских форм, в частности у Lemmatophoridae и Atactophlebiidae. У первых нимфы обладали трех-четырёхчлениковыми лапками при пятичлениковых у имаго (Carpenter, 1935). У Atactophlebiidae (*Gurianovaella silphidoides* Zal. из ранней

Таблица 1

Система крылатых насекомых (подкласс Pterygota), принятая в работе

Ранг таксона	Название	Эквивалент в системе Мартынова—Родендорфа (Родендорф, 1962)
Подкласс	Pterygota	То же
Инфракласс	Scarabaeones	Инфракласс Palaeoptera + когорты Paraneoptera и Oligoneoptera из инфракласса Neoptera
Когорта	Paoliiformes	Нет
Отряд	Protoptera	Нет (семейства в отряде Paraplesoptera когорты Polyneoptera)
Когорта	Ephemeriformes	Нет
Отряд	Ephemeroptera	То же (в инфраклассе Palaeoptera) У Родендорфа (1968) — когорта Hydropalaeoptera в Palaeoptera
Когорта	Libelluliformes	Нет
Отряд	Odonata	То же (в инфраклассе Palaeoptera)
Когорта	Cimiciformes	Когорта Paraneoptera + инфракласс Palaeoptera (частично)
Надотряд	Caloneuroidea	Нет
Отряд	Caloneuroidea	То же (в когорте Polyneoptera)
Отряд	Blattinopseida	Нет (семейство в отряде Protoblattodea)
Надотряд	Hypoperloidea	Нет
Отряд	Hypoperlida	Нет (семейства в разных отрядах всех инфраклассов и когорт)
Надотряд	Palaeodictyopteroidea	То же (в инфраклассе Palaeoptera) (у Родендорфа, 1968 — когорта Protorrhynchota в Palaeoptera)
Отряд	Palaeodictyoptera	То же
Отряд	Megasecoptera	То же
Отряд	Archodonata	То же
Отряд	Diaphanopteroidea	То же
Надотряд	Psocopteroidea	То же
Надотряд	Thysanopteroidea	То же } когорта Paraneoptera
Надотряд	Homopteroidea	То же }
Когорта	Scarabaeiformes	Когорта Oligoneoptera
Надотряд	Miomopteroidea	Нет
Отряд	Miomoptera	То же (в когорте Polyneoptera)
Надотряд	Coleopteroidea	То же
Надотряд	Neuropteroidea	То же (включая отряд Glosselytroidea из когорты Polyneoptera)
Надотряд	Mecopteroidea	То же
Надотряд	Hymenopteroidea	То же
Отряд	Hymenoptera	То же
Инфракласс	Gryllones	Когорта Polyneoptera в инфраклассе Neoptera

перми Приуралья) ранние нимфы обладали трех-, если не двухчлениковыми лапками, а поздние — пятичлениковыми. Однако нимфы с нечленистыми лапками при членистых лапках у имаго неизвестны.

Для палеоптер, пара- и олигонеоптер (инфракласс Scarabaeones) характерны иные признаки: первичное и наиболее распространенное положение сложенных крыльев крышевидное, при этом подгибается и переворачивается первично лишь малая часть анальной области заднего крыла, обычно содержащая лишь одну жилку (иногда их больше, например, у высших ручейников и бабочек, но это, очевидно, вторичное явление); во всяком случае общее основание анальных жилок при складывании не переворачивается. Гораздо сильнее, чем у гриллоновых, выражен антагонизм латеральных и медиальных продольных мышц среднегруди. Ротовые органы, в частности максиллы и нижняя губа, по-видимому, никогда не бывают одновременно столь же полно расчлененными, как у большинства полинеоптер

(наиболее обычно слияние или редукция глосс нижней губы); широко распространен сосущий и колюще-сосущий ротовой аппарат. Большинству скарабеоновых (кроме стрекоз и поденок) первично свойственна криптостерния птеротракса, инвагинация стернального отдела и смыкание плевритов по средней линии. Крипостерния до сих пор не описывалась у палеодиктиоптероидов, но по крайней мере у *Diaphanopteroidea* и *Megasecoptera* она развита. В частности, продольные швы, изображенные Кукаловой (Kukalova-Peck, 1972, Fig. 1) на *Sylvothymen sibiricus* Kuk. (*Megasecoptera*), представляют собой линию инвагинации стернитов, поскольку поверхность средне- и заднегруди, принятая ею за дорзальную, в действительности соответствует вентральной (это было установлено при изучении отпечатков, в том числе и описанного Кукаловой; одновременно выяснилось, что "полые выросты стернитов" по крайней мере частично, а именно медиальные их пары, представляют собой части фурки — эндоскелета груди).

Далее, стили девятого сегмента самца скарабеоновых вместе с кокситом составляют важную функциональную часть копулятивного аппарата, обеспечивая фиксацию последнего на теле самки. Третьи створки яйцеклада первично выполняют функции ножен яйцеклада (у палеоптер, паранеоптер, *Miomoptera* и *Hymenoptera*). Развитие скарабеоновых менее эмбрионизировано, чем у гриллоновых. На первых постэмбриональных стадиях дорзальные глазки не развиты (кроме поденок), а лапки не расчленены или расчленены менее полно, чем у имаго (кроме тех случаев, когда число члеников лапки у имаго сильно сокращено).

Признаки, противопоставляющие гриллоновых (полинеоптер) остальным птериготам (скарабеоновым, т.е. палеоптерам, пара- и олигонеоптерам) представляются гораздо более убедительными, чем те, что приводятся в доказательство единства неоптер и обособленности всех или части палеоптер (Расницын, 1976). Поэтому граница между инфраклассами проведена между бывшими полинеоптерами и остальными крылатыми насекомыми, образующими соответственно инфраклассы гриллоновых и скарабеоновых.

Альтернативную гипотезу недавно выдвинул А.Ф. Емельянов (1977). Основываясь на расположении складок (швов) на мембране крыла, он выдвинул предположение, что веснянки (*Plecoptera*) близки к корням насекомых с полным превращением (*Oligoneoptera*). Остальные *Polyneoptera* занимают аналогичное положение относительно *Palaeoptera* и *Paraneoptera*.

Слабым местом гипотезы является неустойчивость признаков, используемых А.Ф. Емельяновым, особенно заметная у палеозойских насекомых. Это касается всех складок, но мы рассмотрим лишь играющую главную роль в его построениях складку, связанную с *CuP*. Согласно Емельянову, для веснянок и *Oligoneoptera* характерно ее положение позади *CuP*, а у остальных крылатых насекомых — впереди нее (фактически речь идет лишь о современных насекомых, так как вымерших Емельянов в этой связи не затрагивает). В действительности у *Protoblattodea* (*sensu lato*), предков веснянок, свойственное последним положение складки наблюдается редко, обычно же складка проходит впереди *CuP*. Во второй группе насекомых (*Palaeoptera*, *Paraneoptera*, и большинство *Polyneoptera*), наоборот, складка нередко проходит позади *CuP*. Так, среди цикад у "*Prosobolomorpha*" клавус (часть переднего крыла, расположенная позади этой складки) обрывается, оставляя *CuP* на основной части крыла. То же самое свойственно большинству карбоновых тараканов и по крайней мере некоторым из наиболее древних прямокрылых, относящихся к *Oedischiidae*. Среди современных цикад, как отмечает сам Емельянов, базальная часть *CuP*, иногда почти половина ее, также расположена впереди складки.

Близость веснянок и их предков — протоблаттод к насекомым с полным превращением предполагал и Адамс (Adams, 1958). Однако и используемые им признаки (общий облик крыла и характер его опушения у *Lemmatophoridae* и *Sialidae*, тенденция к образованию у некоторых веснянок третьего коксального сочленения, характерного для насекомых с полным превращением) нельзя признать более убедительными, чем те, что разделяют гриллоновых и скарабеоновых.

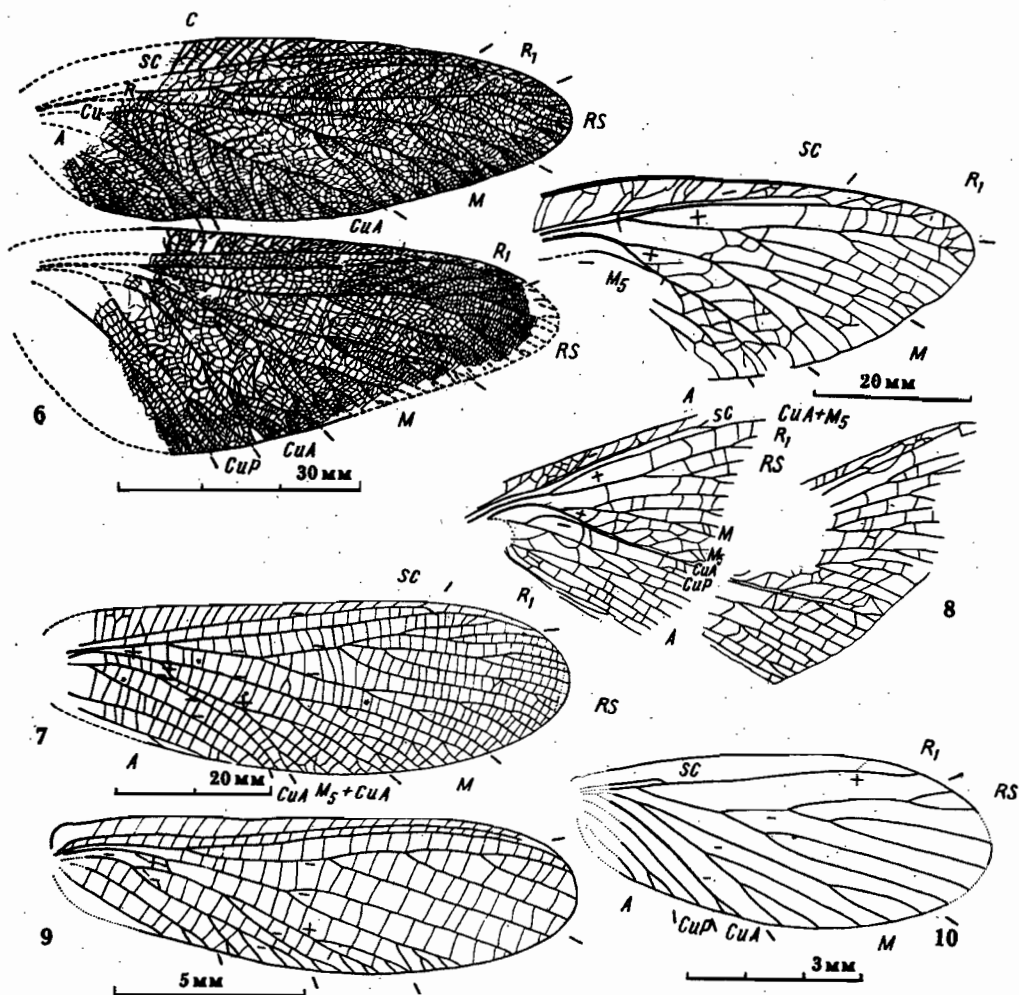


Рис. 6–9. Представители отряда Protoptera

6 — *Zdenekia grandis* Kuk.; н. карбон Чехословакии; 7 — *Heterologus langfordorum* Carp.; ср. карбон США; 8 — *Evenkia archaica* A. Rasn.; в. карбон Тунгусского бассейна; 9 — *Naraloptera gracilis* Handl.; ср. карбон США (6 — из Kukulova, 1958; 7, 9 — из Carpenter, 1965; 8 — из Расницына, 1977a)

Рис. 10. *Metropator pusillus* Handl.; н. карбон США (из Carpenter, 1965)

Палеонтологическая история крылатых насекомых начинается с намюра, последнего века раннекарбоновой эпохи¹. Намюрские насекомые немногочисленны и известны по разрозненным крыльям, но они необычайно интересны тем, что доступные для анализа признаки позволяют большинство этих насекомых рассматривать как группу, предковую для всех птеригот.

Речь идет об отряде Protoptera, установленном А.Г. Шаровым (Sharov, 1966a) для семейства Paoliidae (рис. 6), ранее включавшегося в Protorthoptera, а до этого в Palaeodictyoptera (Kukulová, 1958a; Carpenter, 1965; Carpenter, Richardson, 1971).

Значительное сходство с Paoliidae обнаруживают многие другие карбоновые насекомые, преимущественно те, что объединялись в надсемейство Casurgoidea

¹ В связи с тем, что далеко не для всех намюрских насекомых указано точное стратиграфическое положение внутри намюра, этот ярус здесь условно рассматривается в широком объеме, включая намюр С.

(см. Родендорф, 1962) или сближались с *Sacurgidae*; некоторые из них, например, *Sacurgidae* (рис. 7), *Evenkiidae* (рис. 8), *Herdinidae* (табл. II, фиг. 5), *Stygneidae*, *Omaliidae*, *Haraloptera* (рис. 9), уже отмечались как возможные члены отряда *Protoptera* (Расницын, 1976, 1977а). Этот список можно значительно расширить, однако необходимо иметь в виду, что принадлежность к протоптерам нельзя установить с уверенностью только по передним крыльям, да и задние крылья для этого хотя и необходимы, но не достаточны. Решающим аргументом должно быть строение тела, в частности стеральной поверхности груди и гениталий обоих полов (см. ниже), но огромное большинство предполагаемых протоптер известно лишь по передним крыльям. А по ним можно обнаружить плавные переходы как к различным низшим скарабеиновым, особенно к описываемым далее отрядам *Hypoperlida* и *Blattinopseida*, так и к гриллоновым. Особенно близки к гипоперлидам *Aenigmatodes Handlirsch* и группа *Mixotermitea*. Они вполне могут оказаться членами этого отряда. Значительное сходство с гипоперлидовыми обнаруживают также *Haraloptera Handlirsch* и *Limburgina Laurentiaux*. *Metropator Handlirsch*, подробнее обсуждаемый ниже, обладает некоторым сходством даже с *Oligoneoptera*. *Sacurgidae* и близкие к ним группы, такие, как *Coselia Bolton*, *Omalia van Beneden et Coemas*, *Prototettix Giebel*, *Protocollaria Brongniart*, *Nacekomia Richardson*, *Homalophlebiidae* и др. сходны одновременно с *Paoliidae* и с низшими *Protoblattodea* типа *Narkemidae*, с *Sthenaropodidae* (*Protorthoptera*) и даже примитивными тараканами рода *Aphthoroblattina*. Это, конечно, только подтверждает анцестральный характер протоптер, но одновременно делает границы отряда крайне нечеткими. В частности, среди упомянутых выше форм, пожалуй, лишь относительно *Aphthoroblattina*, *Narkemidae* и *Sthenaropodidae*, для которых известны задние крылья с подгибающимся анальным веером, можно быть уверенным, что это *Grylloles*. Точно так же лишь для *Paoliidae*, *Evenkia*, *Herdina*, *Metropator*, *Limburgina* и некоторых других форм, сближаемых с "*Mixotermitea*" (*Kliveria Handl.*), известны задние крылья, лишенные такого веера, что позволяет их с определенностью исключить из гриллоновых (но этого еще недостаточно для более точного указания систематического положения).

Все эти обстоятельства не позволяют дать четкой характеристики протоптер. Основываясь преимущественно на признаках *Paoliidae*, *Evenkiidae* и *Sacurgidae*, можно отметить следующие, главным образом примитивные особенности отряда.

Для протоптер характерны, как правило, крупные (5—10 см длиной) широкие крылья, механически слабо специализированные, не костализованные, часто с приостренной вершиной и выпуклым передним краем; передние приблизительно ланцетные, почти симметричные, задние скорее узко треугольные. Жилкование слабо дифференцированное как в отношении толщины жилок, так и их положения в мембране. Даже радиальный ствол, у других насекомых явственно утолщенный (по крайней мере, в той паре крыльев, которая играет ведущую роль в полете), здесь часто почти не отличается своей толщиной от других стволков. Четко выпуклое (приподнятое) положение на мембране занимают обычно лишь R и CuA, четко вогнутое SC и в меньшей степени CuP, остальные жилки более или менее нейтральные, часто слегка вогнутые. В задних крыльях *Paoliidae*, судя по фотографиям в работе Кукаловой (Kukalová, 1958 a, Taf. 1, B. 2; Taf. 2, B. 1) все жилки позади R (включая CuA, CuP и A) почти одинаково слабо вогнутые. По характеру ветвления, по структуре жилок и их взаимоотношениям с мембраной, по низкой стабилизированности жилкования (часто значительно отличающегося на правом и левом крыле одной пары у одного и того же экземпляра) крылья многих протоптер сильнее, чем у других насекомых, напоминают листья растений. Это сходство нередко усиливается неправильной сетью архедиктия.

Протоптеры складывали крылья в покое, о чем свидетельствует положение последних на отпечатках *Sustaia impar* Kuk. (Kukalová, 1958a), *Sacurgus spilopterus* Handl. (Handlirsch, 1906). Способ складывания достоверно неизвестен, но наиболее вероятно крышевидное положение крыльев. Во всяком случае слабо расширенная и не подгибающаяся анальная область заднего крыла паолиид и

звенкии указывает на механизм складывания, отличный от такового Grillonovых.

Некоторые особенности жилкования звенкии имеют особое значение, поскольку они прослеживаются и во многих других группах насекомых. Это касается, в частности, различий в положении основания RS передних и задних крыльев и особенностей строения CuA заднего крыла. В заднем крыле *Evenkia archaica* A. Rasn. RS отходит от R заметно проксимальнее, чем в переднем. То же наблюдается и у некоторых паолиид (Kukalová, 1958a, Abb. 1–2). Более сильно выраженная гетеромность крыльев по положению основания RS характерна как для Grillonovых (многие тараканы, протоблаттоды, веснянки, некоторые прямокрылые), так и для скарабеоновых (описываемые ниже отряды *Hypoperlida*, *Blattinopseida* и многие *Oligoneoptera*: скорпионницы, ручейники, верблюдки, некоторые сетчатокрылые, особенно среди *Berothidae*, и в меньшей степени вислоккрылые).

CuA в крыльях насекомых обычно выпуклая, приподнятая относительно соседних жилок. Это справедливо, в частности, и для передних крыльев протоптер. В задних крыльях паолиид, как уже отмечалось, CuA по крайней мере иногда слабо вогнутая, подобно другим жилкам. У звенкии она более резко вогнутая, по-видимому, из-за того, что спереди вплотную к ней проходит явственно выпуклая, хотя и очень слабая задняя ветвь медианы, именуемая M_5^1 . Обычно в крыльях насекомых M_5 сливается с CuA, оставляя свободным лишь свое основание в виде короткой косой, а часто и поперечной по положению, выпуклой жилки; в дальнейшем она может исчезать. По-видимому, именно M_5 обеспечивает выпуклый характер CuA (точнее $M_5 + CuA$), и ее влияние прослеживается во многих группах птеригот. Вогнутая CuA заднего крыла, обычно сопровождаемая выпуклой склеротизованной складкой вдоль ее переднего края или расположенная на выпуклой складке мембраны, описана, часто под названием CuA + CuP или просто CuP, у ручейников (*Platychoristidae*; Carpenter, 1930; о принадлежности этого семейства к ручейникам см. Сукачева, 1976), *Metropatoridae* (Carpenter, 1965; подробнее об этом семействе см. ниже); *Miomoptera* (Carpenter 1933, 1965) и скорпионниц (Пономаренко, Расницын, 1974) и характерна для многих других ручейников и скорпионниц, а также для *Blattinopseida*, *Hypoperlida*, *Homoptera* *Archescytinidae*, *Psocoptera* *Psocidiidae*, а среди Grillonovых — для многих, если не всех, протоблаттод.

Строение M_5 и CuA звенкии позволяет предположить, что у других протоптер может сохраняться еще более примитивное состояние: сильная, ветвящаяся выпуклая M_5 и соединенная с ней лишь косой жилкой (вероятно, передней ветвью) далее не ветвящаяся вогнутая CuA. Такая интерпретация напрашивается, например, для жилкования среднекарбового *Heterologus langfordorum* Carpenter (см. рис. 7).

Строение тела протоптер, как уже отмечалось, неизвестно, но, если они действительно были предками остальных птеригот, его можно частично реконструировать. Ротовой аппарат должен быть полного состава: две пары щупиков, максилла с хорошо развитыми галеей и лацинией, нижняя губа с обособленными глоссами и параглоссами. Грудь с полностью развитыми стернальными отделами, ноги с полным расчленением. Брюшко полносегментное, с членистыми церками и, возможно,

¹ Своим названием эта жилка обязана представлению, что медиана в типичном случае делится на два главных ствола (MA и MP), каждый из которых еще раз дихотомизирует, давая четыре ветви (M_{1-4}). При таком подходе обсуждаемая жилка оказывается пятой ветвью медианы (Tillyard, 1924b). Конечно, она гораздо больше заслуживает названия MP (media posterior) и противопоставлению всей остальной медиальной системе (соответственно MA — media anterior) из-за древности своего обособления и положения позади всех других ветвей M. В некоторых случаях ее и называют MP (особенно часто у тараканов), однако обычно так называют идущую перед ней ветвь медианы, которая в ряде случаев (*Palaeodictyopteroidea*, поденки) четко дифференцирована, занимая вогнутое положение в противоположность выпуклой MA. Таким образом, употребление MP неоднозначно, и обычно так обозначают иную жилку, чем обсуждаемую. Символ M_5 , насколько известно, употребляется только по отношению к обсуждаемой жилке, что и заставляет принять это обозначение.

парацерком. Строение яйцеклада близкое к таковому щетинохвосток, в частности кокситы девятого сегмента еще не образуют третьих створок, хотя, вероятно, сближены с двумя первыми парами створок; яйцеклад скорее всего был режущим, приспособленным к откладке яиц неглубоко в ткани растений, подобно тому как это делают многие представители равнокрылых, стрекоз и низших перепончатокрылых. У самцов стили девятого сегмента были развиты, но занимали положение, сходное с таковым щетинохвосток, и не выполняли функции фиксации на теле самки. Развитие соответствовало археметаболии: из яйца выходила личинка с нерасчлененной, а возможно, и не отчлененной от голени лапкой с простым претарзом, с сокращенной сегментацией антенн и без наружных зачатков крыльев и гениталий. В ходе развития происходило постепенное расчленение лапок и антенн, появлялись зачатки гениталий и крыльев. Крыловые чехлы вначале были приблизительно треугольными, неподвижными, затем постепенно увеличивались в размерах и приобретали форму, более близкую к имагинальному крылу, а также способность к складыванию. Линьки продолжались и после появления машущего полета. Таким летающим субимаго, возможно, принадлежали крылья *Evenkia archaica* A. Rasp. (Расницын, 1977а). Для ранних постэмбриональных стадий можно допустить обитание в скважинах субстрата с использованием в пищу пыльцы, рассеянной или извлекаемой из опавших спорангиев, хотя отнюдь не исключено, что все развитие протоптер проходило на деревьях, где они добывали пыльцу или семезачатки прямо из спорангиев.

Что касается таксономического положения протоптер, то, несмотря на неопределенность границ отряда, он, безусловно, заслуживает выделения в особую когорту *Paoliiformes*. Можно его выделить и в отдельный инфракласс, но, учитывая, что и морфологически, и экологически переход от протоптер к скарабеоновым должен быть более плавным, чем к гриллоновым, и что на палеонтологическом материале гораздо надежнее фиксируются обычно отличия их от последней группы (по строению заднего крыла), чем от первой, представляется более разумным включить *Paoliiformes* в состав *Scarabeones*.

Среди многочисленных карбоновых насекомых, сближаемых с протоптерами, здесь нужно остановиться специально на *Metropatoridae*. Это семейство, известное по единственному отпечатку из нижнего намюра США (см. рис. 10) и входящее в число древнейших насекомых, сходно с паолидами несколько вогнутым положением всех сохранившихся жилок позади R (речь идет о задних крыльях), а с эвенкидами — характером ветвления RS и M. Однако необычно малые для столь древних насекомых размеры (7 мм), сильно сокращенная анальная область, очень короткая простая SC, CuA с одним коротким дистальным развилком и, по-видимому, более сильно вогнутая, чем RS и M, резко отличают *Metropator Handl.* от типичных протоптер и сближают его с другими низшими скарабеоновыми (*Hypoperlidae*, *Miomoptera*, *Mecopteroidea*). Сходство с двумя последними группами уже отмечалось в литературе. Метропаториды долгое время включались в отряд *Mecoptera*, пока Карпентер (Carpenter, 1965) не перевел их в *Miomoptera*, считая, что предположение о столь раннем (в раннем намюре!) появлении насекомых с полным превращением требует гораздо более надежного обоснования, чем это возможно в данном случае. Однако миомоптеры сами оказались принадлежащими к *Oligoneoptera* (см. ниже). Неправильное ветвление RS и его более позднее, чем в задних крыльях миомоптер отхождение от R, рано и многократно ветвящаяся M и сильно сокращенная анальная область также свидетельствуют против родства *Metropator* с миомоптерами. Кажется более вероятным, что метропаториды — это один из многочисленных потомков типичных протоптер, развивавшихся в том же направлении, что и гипоперлиды, блаттинопсеиды и миомоптеры. Вполне возможно, что метропаториды близки к предкам какой-либо из этих групп или же к их общему предку.

В дальнейшем основное внимание будет уделено эволюции скарабеоновых, поскольку именно к ним относится перепончатокрылые — основной объект настоящего исследования. Однако прежде чем перейти к этому вопросу и оставить в стороне обширную группу гриллоновых, попытаемся представить себе основные процессы, сопровождавшие становление последних.

Гриллоновые возникли, вероятно, в результате ослабления связи с генеративными органами голосеменных и переходом, во-первых, к сапрофагии и хищничеству, и во-вторых, к более скрытому образу жизни в подстилке, под корой и в гнилой древесине, а в особенности, может быть, в скоплениях мертвых крупномерных остатков растений, т.е. в валежнике и "макроподстилке". Переход к скрытому обитанию мог быть вызван появлением воздушных хищников — стрекоз, появившихся, возможно, немного раньше гриллоновых (первые остатки стрекоз известны из верхнего намюра, остатки гриллоновых — с начала среднего карбона; Rohdendorf, 1969¹).

Существование в тесных пространствах обусловило интенсивный отбор на более компактное по сравнению с крышевидным складывание крыльев. Простое уменьшение размеров крыла, дающее нужный эффект, едва ли было возможно, поскольку первичные гриллоновые обладали, по-видимому, крупными размерами и сравнительно несовершенным летательным аппаратом, требовавшим из-за низкой частоты взмаха большой площади крыла. Лучшим адаптивным ответом в этих условиях мог оказаться переход к облегчающему (впоследствии часто плоскому)² складыванию крыльев с подгибанием почти всей анальной области заднего крыла.

Последнее обстоятельство во многом предопределило дальнейшую эволюцию инфракласса, поскольку, дополненный веерообразным складыванием подвернутой анальной области, этот способ дал возможность при необходимости сильно увеличивать площадь заднего крыла, и тем усиливать полет, не совершенствуя аппарат, приводящий крылья в движение. Конечно, подобный путь развития полета трудно считать перспективным, однако при скрытом образе жизни, ослабляющем отбор на усиление полета, этого могло быть достаточно. А при последующем переходе к открытому образу жизни использовались обходные пути: прыжок как дополнительный способ бегства от врагов (у прямокрылых), криптические окраска, форма тела и поведение, часто сопровождавшиеся ослаблением или потерей полета (у палочников, богомолов) или эфемерность имаго (у веснянок).

Относительно небольшая роль полета в жизни гриллоновых предопределила также экологическое сходство преимагинальных стадий развития и имаго. Это повлекло за собой их морфологическую конвергенцию, которая выразилась в столь характерной для гриллоновых эмбрионизации онтогенеза и адультизации³ постэмбриональных стадий развития (Расницын, 1965а, 1969). Подробнее об эволюции гриллоновых см. историческое развитие класса насекомых (1980).

В противоположность гриллоновым эволюция Scapabaeones была связана прежде всего с совершенствованием полета и сопровождалась перестройками механизмов, движущих крылья. Именно с этим связаны, по-видимому, такие признаки, как криптостерния и резко выраженный антагонизм мышц среднегруди. Кроме того, различия в основных способах локомоции имаго и преимагинальных стадий стимулировало их экологическую и как следствие морфологическую дивергенцию. Соответственно тормозились и процессы эмбрионализации развития.

¹ Указание Дурдена (Durden, 1964) на более раннее появление гриллоновых (тараканов) в самом конце позднего намюра требует более надежного обоснования возраста соответствующих отложений.

² Эти два типа складывания четко не разграничены и исторически легко переходят друг в друга, поэтому далее они рассматриваются совместно.

³ Под адультизацией понимается увеличение сходства данной онтогенетической стадии с более поздними, а под ювенилизацией — соответственно с более ранними этапами развития (Тихомирова, 1976). Использование этих терминов связано с многозначностью, а часто и двусмысленностью терминов "эмбрионизация", "деэмбрионизация", "имагинизация" и т.д. по отношению к стадиям онтогенеза. Применительно к самому процессу развития эти термины и подобные им оказываются более однозначными (см. также Расницын, 1965а).

ЭВОЛЮЦИЯ ИНФРАКЛАССА SCARABAEONES

Наиболее обособленное положение в инфраклассе занимают стрекозы и поденки, сохранившие примитивное строение груди (отсутствие криптостернии), но специализированные в других отношениях. Они сходны друг с другом по ряду признаков, но характер последних не позволяет сделать вывод о сколько-нибудь тесном родстве двух отрядов. Действительно, общая для них примитивность строения груди, как всякая симплезиоморфия, не свидетельствует об общем происхождении. Адаптация личинок поденок и стрекоз к водному образу жизни различны и указывают скорее на независимый переход к развитию в воде. Утрата способности складывать крылья также связана у них с разными процессами — у поденок с эфемерностью имаго, функция которого, по существу, ограничена брачным полетом и откладкой яиц, у стрекоз — с превращением взрослого насекомого в активного воздушного хищника. Весьма вероятно, что поденки и стрекозы представляют собой независимые эволюционные ветви.

Принадлежность стрекоз и поденок к общему стволу скарабеоновых, т.е. обособление их от протоптер в составе единого ствола с остальными членами инфракласса (кроме протоптер) подтверждается превращением стилей девятого сегмента у самцов поденок в часть копулятивного аппарата, у самок стрекоз — в ножны яйцеклада. Яйцеклад у поденок редуцирован, какую функцию выполняли стили у самок их предков неизвестно, но сам факт совпадения их редукции с редукцией яйцеклада косвенно свидетельствует в пользу перехода стилей в состав яйцеклада, т.е. сходства поденок со стрекозами и высшими скарабеоновыми и по этому признаку. Аналогичным образом редукция первичного копулятивного аппарата стрекоз не позволяет судить о его исходном строении. Однако сближенная закладка его рудиментов (Махотин, 1934), характерная для большинства скарабеоновых (кроме поденок) и коррелирующая у них с выделением обособленной, более или менее подвижной генитальной капсулы, указывает на еще более глубокое, чем у поденок, сходство стрекоз с высшими скарабеоновыми. Это позволяет предположить, что стрекозы отделились от общего ствола инфракласса даже позднее, чем поденки. О том же свидетельствует позднее появление глазков в онтогенезе стрекоз, как у *Paraneoptera* и *Oligoneoptera*, в отличие от щетинохвосток, поденок и гриллоновых у которых глазки появляются уже на первой постэмбриональной стадии (см. рис. 3).

Как стрекозы, так и поденки заслуживают выделения в особые когорты, соответственно *Libelluliformes* и *Ephemeroformes*. Первые, как уже упоминалось, известны с позднего намюра и являются древнейшим из доживших донныне отрядов насекомых. Поденки, несмотря на их предположительно более раннее обособление, достоверно появляются только в позднем карбоне. Этот факт не обязательно указывает на неполноту геологической летописи: вполне возможно, например, что предки поденок только к этому времени приобрели характерные для отряда признаки.

Компактную группу внутри скарабеоновых образуют насекомые с полным превращением — когорта *Scarabaeiformes* (= *Oligoneoptera*). Для нее более всего характерна резкая дифференциация онтогенеза на стадии преимущественного морфогенеза (яйцо и куколка), питания и роста (личинка) и размножения и расселения (имаго) (Расницын, 1965а). При этом степень эмбрионализации онтогенеза (адультизации первых постэмбриональных стадий) минимальная, сравнимая с тем, что среди современных птеригот наблюдается лишь у поденок. Из морфологических признаков, общих для имаго всех скарабеоформных, можно указать, пожалуй, только на появление третьего, медиального сочленения средних и задних тазиков с грудью. Состав и структура когорты обсуждается далее.

Среди оставшихся скарабеоновых выделяются две крупные группировки — *Paraneoptera* и *Protorrhynchota*. Первая из них, включающая *Psocopteroidea*, *Thysa-*

nopteroidea и Homopteroidea¹, была выделена Мартыновым (1925) в качестве одного из трех подотделов неоптер. Когорта Protorrhynchota была установлена Б.Б. Родендорфом (1968) для палеозойских отрядов палеооптер, группирующихся вокруг Palaeodictyoptera. Она включает кроме этого отряда также Megasecoptera, Archodonata и Diaphanopteroidea и противопоставляется Родендорфом когорте Hydropalaeoptera (Ephemeroptera + Odonata). Основанием для выделения Protorrhynchota служит строение их ротового аппарата, превращенного в колюще-сосущий хоботок.

Родендорф считал строение хоботка Protorrhynchota и Homopteroidea идентичным и предполагал, что проторинхоты были прямыми предками гомотероидов, а с ними и всех паранеоптер. Против гипотезы Родендорфа были выдвинуты возражения (Шаров, 1973), основанные на существующих различиях в строении хоботка (у Homopteroidea стилеты защищены футляром из нижней, у Thysanopteroidea из верхней губы, у Protorrhynchota их защищают только максиллярные и, по крайней мере у диафаноптеродей, также лабиальные щупики), и на отсутствии хоботка у сеноедов. Прямое выведение всех паранеоптер из проторинхот действительно едва ли возможно. Неприемлема и противоположная гипотеза происхождения проторинхот от ринхот, так как наиболее примитивные представители последних (Archescytinidae) уже обладают специализированным хоботком и, кроме того, появляются намного позднее проторинхот (в перми). Тем не менее филогенетическая связь между проторинхотами и паранеоптерами весьма вероятна, о чем говорят многие особенности строения отряда Huroperlida.

Отряд Huroperlida образует разнообразная и, вероятно, довольно обширная группа палеозойских насекомых, обладающих признаками продвинутых скарабеоновых (грудь с криптостернией, складывание крыльев первично крышевидное, задние крылья без подгибающейся анальной лопасти, яйцеклад с ножнами) и обнаруживающих определенные связи с Paraneoptera и Protorrhynchota (тенденция к удлинению головы и ротовых частей, которая осуществляется в форме, до деталей сходной с тем, что наблюдается среди пермских сеноедов и что можно предположить в качестве промежуточного этапа становления хоботка проторинхот).

Центральное семейство отряда Huroperlidae (Расницын, 1977а) достоверно известно, начиная с позднего карбона (рис. 11), но особого разнообразия достигает в перми (рис. 12—16), причем описанные формы далеко не исчерпывают коллекционного материала по группе.

Гиперперлиды были описаны среди Paraplecoptera (Мартынов, 1928), но Шаров (1961) отмечал их резкое отличие как от Paraplecoptera², так и от Plecoptera и указывал на необходимость пересмотра их систематического положения. Многие члены семейства (Dinopsocus Martynov = Martynopsocus Karny, Kaltanelmoa Rohdendorf, Fatianoptera O. Martynova) были описаны в качестве особых семейств в различных отрядах насекомых (соответственно Psocoptera, Diaphanopteroidea и Raphidioptera), но по крайней мере для Martynopsocus уже отмечалось его сходство с Huroperlidae (Шаров, 1961).

Достоверные находки гиперперлид за пределами СССР не известны, но вполне возможно принадлежность к ним некоторых карбоновых, в том числе и намюрских насекомых Европы и Сев. Америки, особенно Ampeliptera Pruvost (рис. 17) и Aenigmatodes Handlirsch (рис. 18).

Близкими к гиперперлидам могут оказаться и другие карбоновые насекомые, частично упоминавшиеся выше в связи с отрядом Protoptera: Limburgina Lau-

¹ К паранеоптерам нередко относят также Zoraptera, однако даже наиболее важные признаки сходства этих насекомых с паранеоптерами (уменьшенное число мальпигиевых сосудов, свободных ганглиев нервной цепочки и члеников лапок; см. Kristensen, 1975) представляются не более надежными, чем те, что объединяют их с гриллоновыми (прежде всего строение нижней стороны груди и, в частности, отсутствие криптостернии). С другой стороны, не все признаки, отличающие, по мнению Кристенсена (l. c.), зораптер от паранеоптер, являются таковыми (глазки развиты у нимф не только Zoraptera, но и паранеоптер, например, у поздних нимф Cicadidae). Вопрос о положении зораптер в системе насекомых нуждается в дополнительном анализе.

² Впоследствии Protoblattodea (Шаров, 1968).

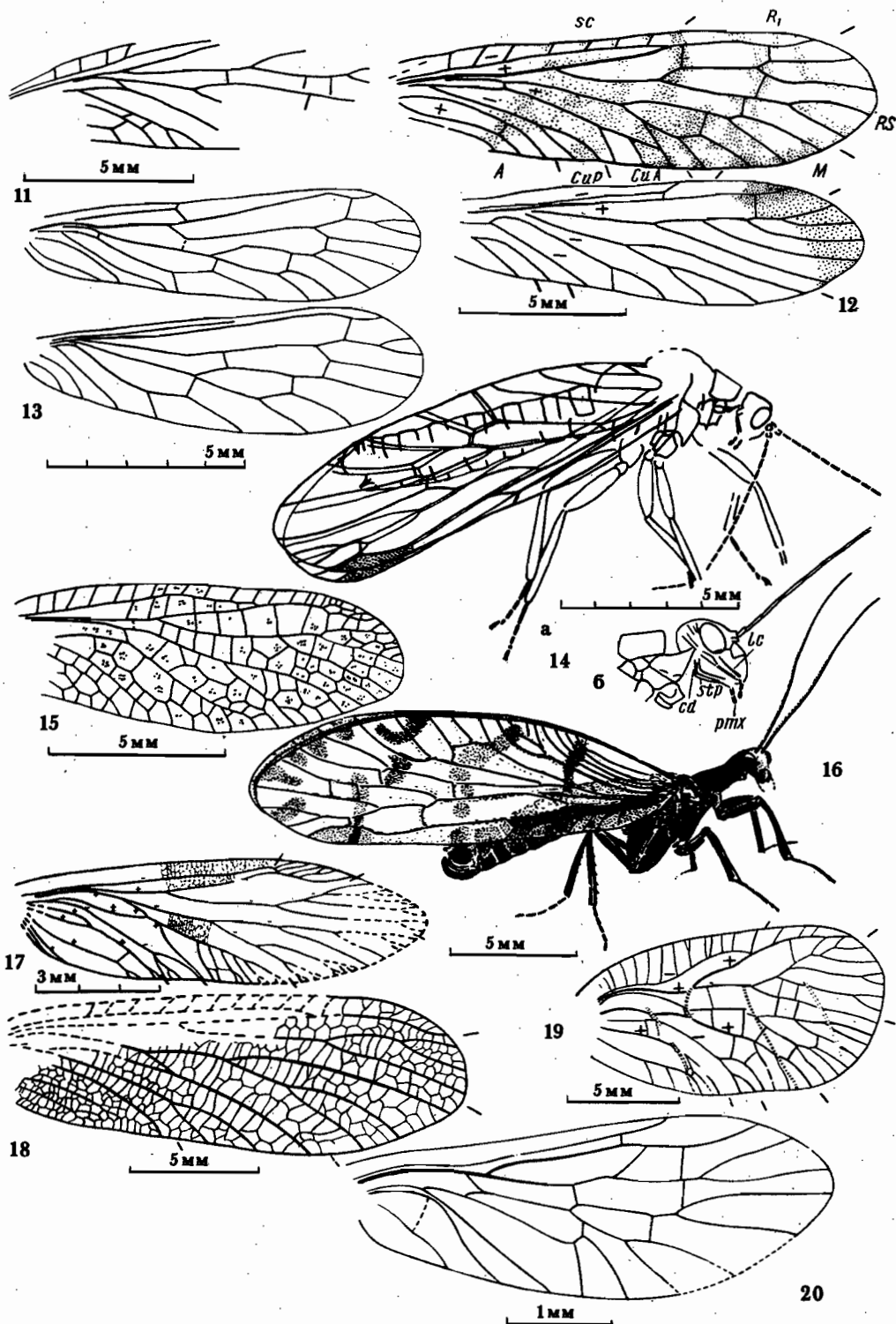


Рис. 11–16. Представители семейства Hydropsychidae

11 — *Tshunicola carbonarius* A. Rasn.; в. карбон Тунгусского бассейна; 12 — *Hydropsyche elegans* Mart.; в. пермь Архангельской обл.; 13 — *Martynopsocus arcuatus* (Mart.); в. пермь Архангельской обл.; 14 — *Hydropsyche splendidens* G. Zal.; н. пермь Приуралья; а — общий вид, б — голова; 15 — *Fatiantoptera mnemonica* O. Mart.; н. пермь Тунгусского бассейна; 16 — *Tshekardobia osmylina* A. Rasn.; н. пермь Приуралья; реконструкция. (11 — из Расницына, 1977а, 16 — ориг.

Окончание подписи к рис. 11—16

рис. А.Г. Пономаренко; 12—15 — ориг.: 12 — Сояна, а — экз. 117/968, б — 117/2285; 13 — Сояна: а — 117/2187, б — 3353/459; 14 — Чекарда, а — экз. 1700/3298, б — 1700/1880; 15 — голотип)

Р и с. 17—19. Насекомые, сближаемые с *Hypoperlidae*

17 — *Ampeliptera limburgica* Pruvost; н. карбон Голландии; 18 — *Aenigmatodes danielsi* Handl.; ср. карбон США; 19 — *Protoprosbole straeleni* Laur.; н. карбон Бельгии; (17 — из Kukulová, 1958; 18 — ориг. рис. А.Г. Шарова по фотографии голотипа; 19 — из Родендорфа и др., 1962)

Р и с. 20. *Permprosocus latipennis* Till., сеноед подотряда *Permprosocida*; н. пермь США (из Tillyard, 1926)

rentiaux, *Protoprosbole Laurentiaux* (рис. 19), *Metropator Handlirsch* (см. рис. 10), "*Mixotermitea*", *Pseudohomotethus* Handlirsch, *Climaconeura Pruvost*, *Emphyloptera Pruvost*, *Naraloptera Handlirsch* (см. рис. 9).

Для гипоперлид характерен общий облик, сходный с таковым сетчатокрылых и скорпионниц — легкое стройное тело, крышевидно складывающиеся перепончатые крылья, гомономные по форме, но с характерной гетерономностью жилкования, частично унаследованной от протоптер типа эвенкии и практически идентичной таковой многих насекомых с полным превращением (особенно миомоптер). В передних крыльях RS отходит от R гораздо дистальнее, чем в задних, CuA резко выпуклая, а CuP столь же резко вогнутая, тогда как в задних CuA явно вогнутая, хотя иногда и расположенная на выпуклой складке мембраны, а CuP почти нейтральная (может быть, вследствие слияния с передней ветвью A). RS в норме строго гребенчатая назад, обычно 3—4-ветвистая. M свободная (не слитая у основания с CuA), обычно 2—4-ветвистая, как правило, начинает ветвиться поздно, при трех окончаниях гребенчатая вперед, при четырех ветвится дихотомически. M₂ — в виде характерной короткой и косой, реже поперечной жилки между M и CuA. CuA с коротким развилком (иногда с тремя окончаниями). CuP простая или ветвящаяся перед вершиной. Анальные жилки немногочисленные.

Антенны и ноги тонкие, длинные. Голова небольшая, с грызущими мандибулами и, возможно, с удлинёнными палочковидными лациниями максилл (см. рис. 14 б). Птероторакс гомономный. Яйцеклад режущий, его третьи створки образуют ножны (см. рис. 16). Строение мужских гениталий неизвестно. Церки короткие, одночлениковые. Экологически гипоперлиды предполагаются обитателями растений, сохранившими трофические связи с генеративными органами растений.

Гипоперлиды по своим признакам очень близки к примитивным паранеоптерам, в частности к сеноедам. Особенно поражает сходство жилкования некоторых их представителей с пермскими *Psocidiidae* (рис. 20). Весьма возможно, что гипоперлиды были прямыми предками сеноедов, а с ними и всех паранеоптер, особенно если учесть большую древность гипоперлид. Достоверно карбоновые паранеоптеры не известны; принадлежность к равнокрылым *Protoprosbole* Laur., равно как и двух других описанных в этом качестве карбоновых насекомых — *Archeglyphis* Mart. и *Blattoprosbole* V.-M. — сомнительна; последний, по-видимому, таракан (Шаров, 1966а). *Archeglyphis* известен по единственному отпечатку плохой сохранности, не обнаруживающему ясного сходства с равнокрылыми, а *Protoprosbole*, судя по жилкованию, очень близок к *Hypoperlidae*. Если же предположение об удлинённых палочковидных лациниях гипоперлид подтвердится, тесная связь этой группы с паранеоптерами станет практически несомненной.

Несмотря на столь вероятную близость гипоперлид к сеноедам, вводить их не только в этот отряд, но и в саму группу "*Paraneoptera*" едва ли разумно. Характернейшей чертой эволюции паранеоптер является их переход ко все более совершенному паразитизму на растениях с питанием первично на генеративных органах (сеноеды подотряда *Permprosocida*, с клювовидно вытянутой головой, Вишнякова,

1976; трипсы, и поныне питающиеся пыльцой, см. Гринфельд, 1962; примитивные равнокрылые семейства Archescyrtinidae, своеобразное строение яйцеклада которых заставило Беккер-Мигдисову, 1972, предположить для них откладку яиц в молодые шишки голосеменных, откуда после их раскрытия выходили личинки). Лишь впоследствии паранеоптеры переходили к питанию на вегетативных органах растений (далее иногда к хищничеству) или же к микофагии (современные сеноеды). В соответствии со специализацией питания в той или иной мере падает роль полета (как компенсация часто появляется способность к прыжкам) и соответственно меняется общий облик: уже у сеноедов тело становится более компактным, коренастым, и сохраняется таким у большинства паранеоптер. Именно по переходу к менее подвижному образу жизни и кажется наиболее логичным проводить границу паранеоптер. Формальным диагностическим признаком может служить присутствие церков у гипоперлид и отсутствие их у паранеоптер.

Если же принять наличие палочковидных лациний гипоперлид за установленный факт и провести границу паранеоптер по появлению этого признака, то в эту же группу паранеоптер придется включить, по-видимому, и проторинхот, которые, вероятно, унаследовали удлинненные лацинии от общего предка с гипоперлидами. В таком объединении безусловно есть смысл, и граница между этой большой группой (включая еще некоторые другие отряды, обсуждаемые далее) и остальными скарабеоновыми более резкая, чем где-либо внутри нее, и более соответствующая границам между когортами. Эту группу (Paraneoptera + Protorrhyncho + Hypoperlida etc.) можно принять в качестве единой когорты Cimiciformes, но от паранеоптер, как их понимал Мартынов, она будет отличаться очень сильно.

Обширный гиатус между гипоперлидами и проторинхотами в определенной степени заполняют семейства Synomaloptilidae, Strephocladidae с близкими группами (Tococladidae, Nugonioneuridae, Permarrhaphidae) и, может быть, Homeodictyidae. В первом семействе Synomaloptila Мартынов (рис. 21) по жилкованию довольно сходна с Hypoperlidae, но общий облик иной, как и у других членов семейства (рис. 22–24). Размеры крупные, тело длинное, но относительно тяжелое, крылья длинные и складываются плоско на брюшке. Ноги мощные, прицепные, как у многих жуков, обитающих на растениях (бедрца с зубцами, членики лапки широко двулопастные, коготки большие; в отличие от жуков развит очень крупный аролий). Голова сильно удлинена и клювовидно заострена спереди, причем вершину "клюва" образуют узкие и длинные, почти стилетовидные мандибулы, зазубренные по внутреннему краю. В состав "клюва" входят и максиллы (по аналогии с сеноедами, вероятно, их лацинии). Здесь эти структуры в отличие от гипоперлид уже достоверно и гораздо более сильно, чем у них гипертрофированы и образуют почти стилетовидные, но зубчатые по внутреннему краю и вильчатые в основании структуры, занимающие более половины длины головы. Судя по строению головы и ног, синомалоптилиды, вероятно, обитали на растениях и питались, выедавая содержимое семезачатков голосеменных (Расницын, 1977а). Аналогичный способ питания Шаров (1973) предполагает для проторинхот с тем отличием, что у последних был настоящий колюще-сосущий хоботок, и они должны были не выгрызать семезачатки, а высасывать их и, следовательно, использовать более молодые незрелые семезачатки.

По образу жизни и по строению головы синомалоптилиды могли бы претендовать на роль предков проторинхот, но этому препятствуют, во-первых, плоское складывание крыльев, из которого нельзя вывести крышевидное складывание, характерное для Diaphanopteroidea, и, во-вторых, позднее (в перми) появление семейства в геологической летописи. Первое из этих препятствий устраняется семейством Permarrhaphidae (= Strephoneuridae syn. nov.)¹, сходным с Synomaloptilidae по стро-

¹ Permarrhaphus venosus Мартынов из поздней перми р. Камы был описан как надкрылье жука (Мартынов, 1930); позже А.Г. Шаров обнаружил, что это просто оторванный клавус (анальная область переднего крыла) насекомого, близкого к Strephoneura Мартынов. К сожалению, эти данные не были опубликованы.

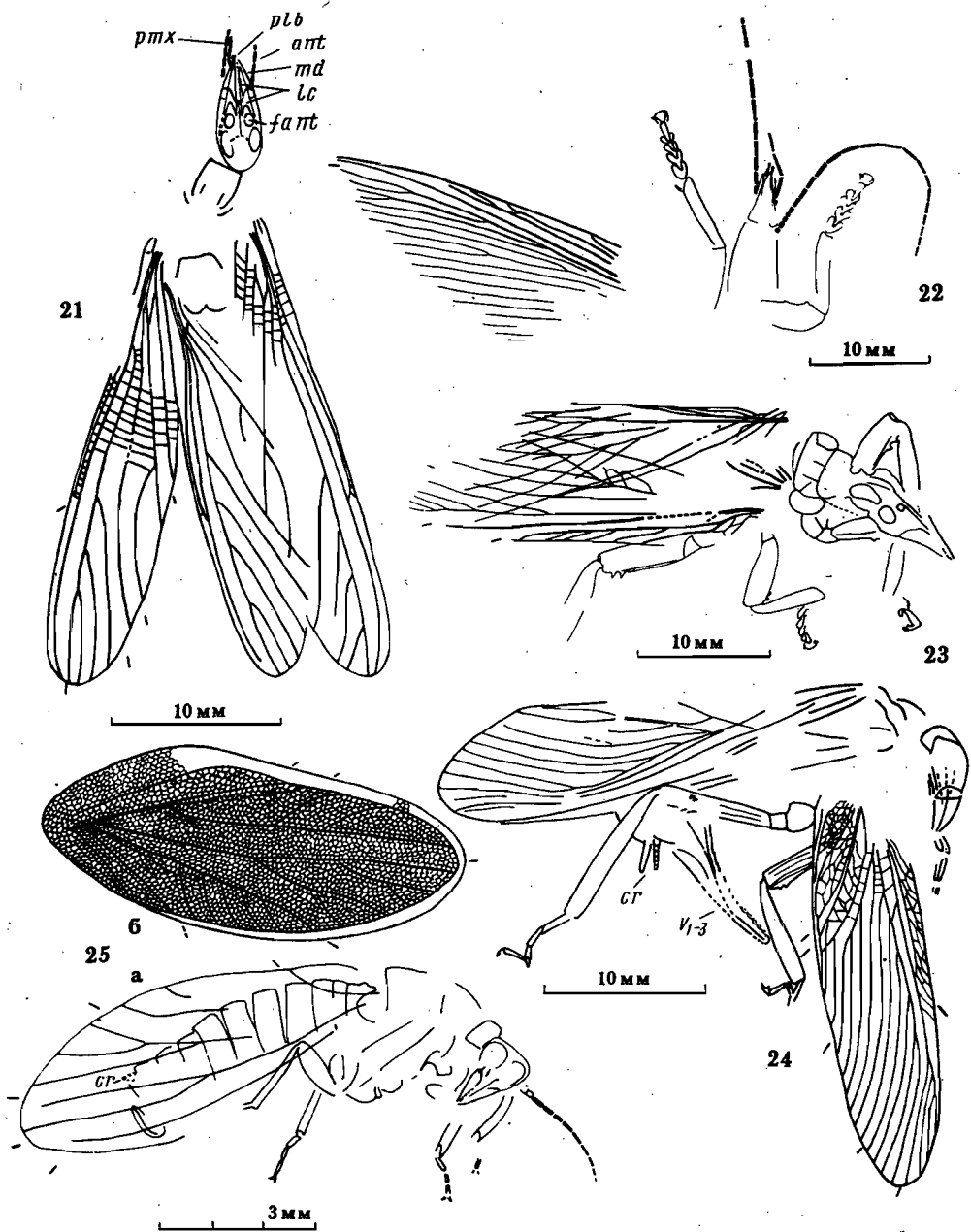


Рис. 21–25. Представители отряда Hyuperlida из н.перми Приуралья, семейства Synomaloptilidae (21–23), Permarrhaphidae (24) и Perilytridae (25)

21 – *Synomaloptila longipennis* Mart.; 22 – *Rhinomaloptila polyneura* A. Rasn.; 23 – *Mycteroptila dina* A. Rasn.; 24 – *Strephoneura robusta* Mart.; 25 – *Perilytron mirabile* G. Zal.: а – тело и заднее крыло, б – переднее крыло (21–23 из Расницына, 1977а, 24–25а – ориг., комбинированные рис. по экз.: 24 – 168/12, 1700/3375, 3376; 25а – 1700/1863, 1864, 4656; 25б – из Родендорфа и др., 1962)

ению головы и ног (бедро с зубцами, лапки с мощными коготками и аролием), но сохраняющим крышевидное складывание крыльев. Жилкование сильно отличается от такового *Synomaloptila* Martynov, но более сходное с жилкованием других *Synomaloptilidae*. Существенно, что задняя ветвь М пермаррафид отчетливо вогнутая, менее четко та же особенность выражена и у *Mycteroptila*. Это можно рассматривать

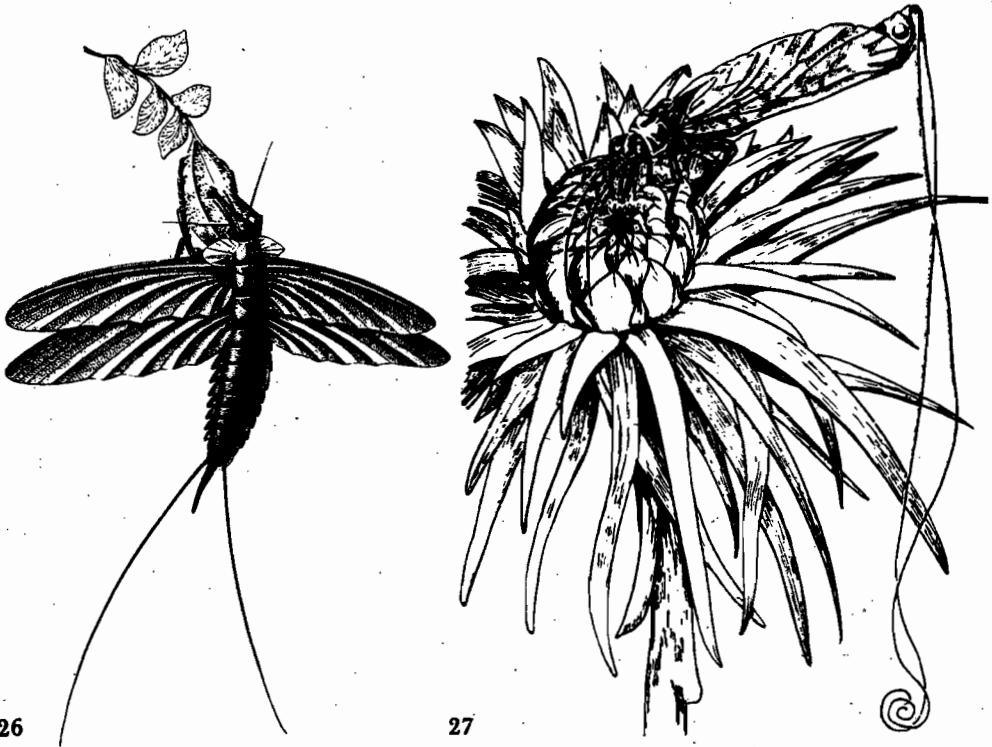
как аналогию вогнутой МР проторинхот. Передние ветви М здесь в отличие от МА проторинхот нейтральные; дальнейшая дифференциация ветвей медианы на выпуклую МА и вогнутую МР имеет место у позднепермских *Homoeodictyidae* (табл. II, фиг. 6), систематическое положение которых неясно, но близость к *Synomaloptilidae* и *Permaghaphidae* не исключена.

Пермаррафиды обладают еще одним признаком, сближающим их с палеодиктиоптероидами — хотя и не длинными, но явно членистыми церками. Такие церки вполне могли быть предшественниками длинных хвостовых нитей, характерных для палеодиктиоптероидов (рис. 26—27). Попутно можно отметить, что у *Diaphanopteroidea* в отличие от *Palaeodictyoptera* и *Megasecoptera* самцы были, по-видимому, лишены хвостовых нитей, прекрасно развитых у самок; во всяком случае это выдерживается на обширных материалах по раннепермским диафаноптероидам в коллекциях Палеонтологического института АН СССР. У гипоперлид, как уже отмечалось, церки короткие, одночлениковые.

Позднее появление в геологической летописи, упоминавшееся выше как препятствие для выведения проторинхот из синомалоптилид, столь же справедливо и для пермаррафид, известных только из ранней и поздней перми Приуралья и Прикамья. Хронологический разрыв между ранней пермью и временем появления палеодиктиоптероидов (ранний намюр) отчасти заполняет очень сходное по жилкованию крыльев семейство *Strephocladidae* (другие части тела не известны, но у близкого семейства *Tococladidae* строение головы, видимо, близко таковому пермаррафид, см. Carpenter, 1976). Кроме упоминающихся в литературе находок (в позднем карбоне ФРГ и ранней перми СССР и США, см. Carpenter, 1966), существуют также и неописанные формы стефокладид — в позднем карбоне Бразилии ("*Narkemidae* sp. C.", Pinto, 1972) и в поздней перми Архангельской области (данные автора). Правда, и с их учетом временной hiatus остается весьма значительным, охватывая намюр и средний карбон, но для этого времени известно немало насекомых неясного систематического положения, отнесенных к палеодиктиоптероидам лишь по строению крыльев. Учитывая разнообразие жилкования синомалоптилид, пермаррафид и стефокладид, вполне возможно, что какие-то из уже известных нам намюрских и среднекарбонных насекомых в случае обнаружения более полных остатков окажутся представителями той же группировки отряда *Hypoperlida*, которая предполагается здесь в качестве предковой для палеодиктиоптероидов.

Итак, в состав отряда *Hypoperlida* включаются с большей или меньшей степенью уверенности семейства *Hypoperlidae*, *Protoprosbolidae*, *Synomaloptilidae*, *Permaghaphidae*, *Strephocladidae*, *Tococladidae*, *Nugonioneuridae*, а также *Perielytridae* (рис. 25), ранее выделявшиеся в особый отряд *Perielytroidea* (Залесский, 1948). Таксономическое положение *Homoeodictyidae*, *Mixotermitea*, *Nalopteridae*, *Aenigmatodes* и других обсуждавшихся выше форм кажется менее определенным.

Помимо гипоперлидовых, паранеоптер и проторинхот, в когорту *Cimiciformes* приходится вводить также отряд *Blattinopseida* с единственным семейством *Blattinopseidae*. Блаттинопсеиды (рис. 28—29) всегда рассматривались среди гриллоновых (= *Polynoptera*) в отрядах *Protoblattodea* или *Protorthoptera*, лишь А.Г. Шаров (1968) указывал на необходимость пересмотреть их систематическое положение. Блаттинопсеиды распространены со среднего карбона и до конца перми. Строение тела и крыльев, изученное на обширном материале по роду *Glaphirophlebia* из отложений нижней перми Приуралья и верхней перми Архангельской области, указывает, что это несомненные скарабеоновые, по морфологическому уровню близкие к *Cimiciformes* и *Scarabaeiformes*, но к последним явно не относящиеся из-за отсутствия полного превращения (см. Laurentiaux, 1959). У блаттинопсеид были развиты криптостерния, режущий яйцеклад с ножнами и довольно короткие членистые церки. Ротовой аппарат грызущий, не удлинённый. Строение лациний неизвестно. Крылья складывались крышевидно, передние нередко были заметно уплотнены, в заднем крыле часть анальной области (позади двух первых, наиболее сильных анальных жилок) была не только слегка расширена, но и подгибалась при складывании крыльев, как у *Homoptera Auchenorrhyncha*, клопов и многих насеко-



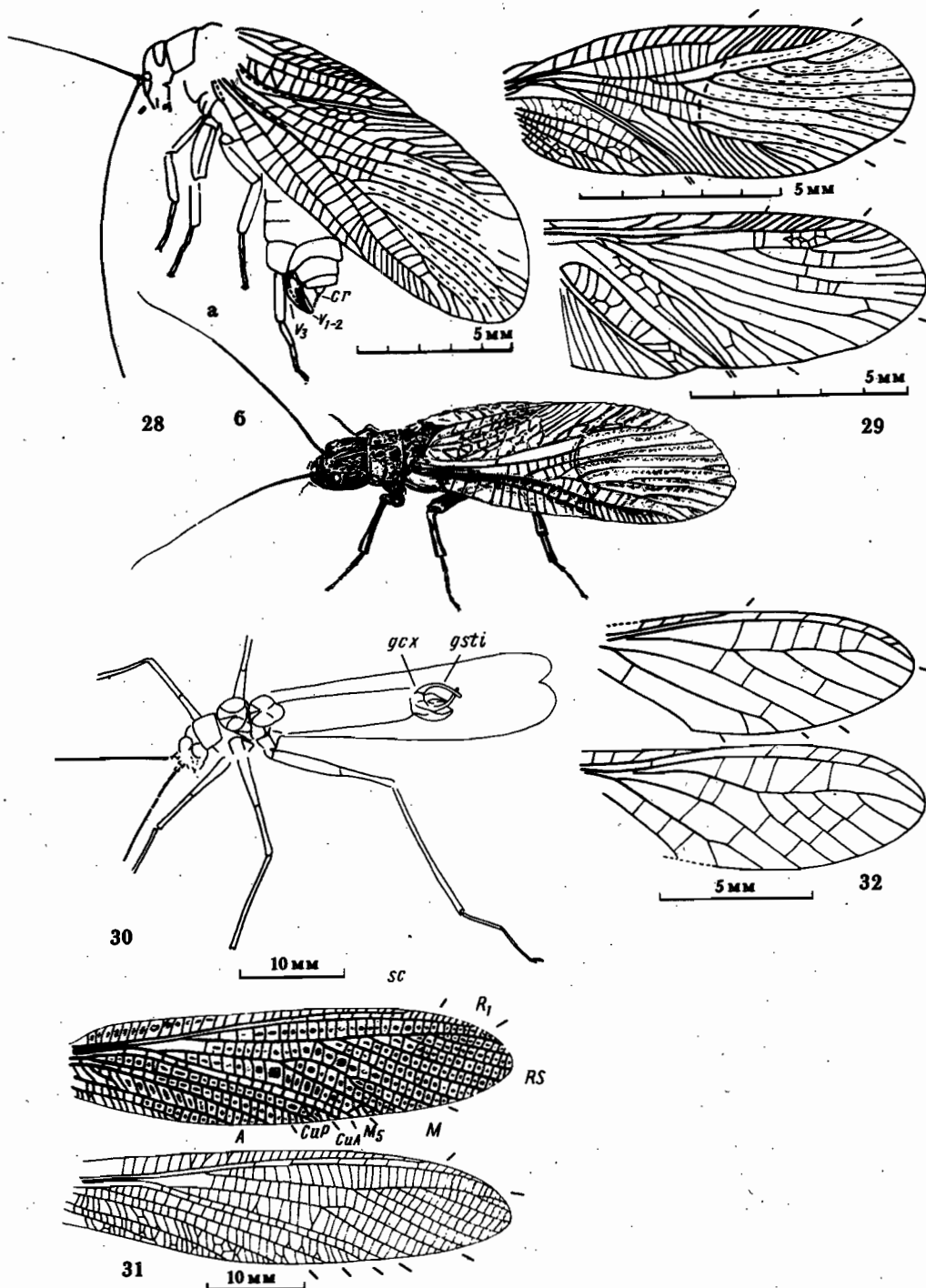
Р и с. 26—27. Реконструкция *Palaeodictyoptera* (26) и *Diaphanopteroidea* (27) (ориг. рис. А.Г. Пономаренко)

мых с полным превращением (особенно у жуков и перепончатокрылых). Строение RS и CuA передних и задних крыльев различалось так же, как у гипоперлид.

Жилкование блаттинопсеид в деталях было весьма различным, но сходным по облику и с рядом явных специализаций (тенденция к покровнокрылости, расширение субкостального поля, переход ветвей M на RS, расширение и дифференциация анального поля заднего крыла), но на довольно архаичной основе, проявляющейся в сохранении M_5 , направленного назад гребня ветвей CuA и характерной гетерономности крыльев по строению RS и CuA.

Важное значение блаттинопсеид для филогении состоит в том, что особенности строения их тела соответствуют тому этапу в эволюции скарабеоновых, который может служить исходным для становления как цимициформных, так и скарабейформных (насекомых с полным превращением). Действительно, они уже приобрели криптостернию, но еще сохранили неполное превращение, членистые церки, примитивный яйцеклад, крышевидное складывание крыльев и короткие мандибулы, косвенно свидетельствующие о том, что изменения и других частей ротового аппарата в направлении, характерном для цимициформных, вероятно, еще не имели места. Экологически блаттинопсеиды тоже вполне могли остаться сходными со своими предками — протоптерами, т.е. сохранить связь с растениями и питание их генеративными частями.

Весьма существенным для решения вопроса о связях блаттинопсеид может оказаться факт присутствия жилки, проходящей у них вдоль заднего края анальной области в переднем крыле. Дело в том, что эта жилка, характерная для большинства цимициформных и многих, особенно более примитивных скарабейформных, играет определенную роль в фиксации крыльев в положении покоя (часто, может быть, не столько в механической фиксации, сколько в контроле положения крыльев). Задний край переднего крыла в покое ложится по бокам от скутеллума среднеспинки и далее назад на поверхность заднеспинки, проходя первично приблизи-



Р и с. 28–32. Представители надотряда Caloneuroidea, отряды Blattinopseida (28–29), Caloneuroidea (30–31) и семейства неясного положения Sypharopteridae (32)

28 — *Glaphirophlebia uralensis* (Mart.); н. пермь Приуралья; а — общий вид, б — реконструкция; 29 — *G. subcostalis* (Mart.); в. пермь Восточной Европы; крылья; 30 — *Paleuthygramma tenuicornis* Mart.; н. пермь Приуралья; 31 — *Caloneura dawsoni* Brongn.; в. карбон Франции; 32 — *Sypharoptera pleuista* Handl.; ср. карбон США (28а — ориг. Чекарда, экз. ПИН № 1700/3361, крылья по голотипу; 28б — ориг. рис. А.Г. Пономаренко; 29 — ориг. Союна, экз. ПИН № 3353/199, 203; 30 — ориг. Чекарда, экз. ПИН № 1700/1437; 31 — из Carpenter, 1961; 32 — из Carpenter, 1967)

тельно вдоль границы скутума с прескутумом и скутеллумом. У сеноедов и многих скарабейформных, включая, по-видимому, миомоптер, здесь образуются одно широкое или два более узких, приблизительно параллельных вдавления, в которые эта жилка и ложится. У Homopteroidea аппарат фиксации вторично сдвигается на среднегрудь, где по бокам от скутеллума образуются две узких глубоких борозды, в которые вкладываются соответствующие участки заднего края передних крыльев. У невроптероидов, у современных Megoptera (Mecoptera) и у низших перепончатокрылых на заднеспинке и на крыле в местах контакта независимо образуются шероховатые поля (Riek, 1967; Расницын, 1969; Hlavac, 1974; Eichele, Villiger, 1974). У ручейников шероховатые края поля обычно развиты только на крыльях в связи с тем, что основная фиксация здесь происходит между накладывающимися друг на друга задними краями передних крыльев, на участке, освобожденном от впадающих в край крыла анальных жилок (адаптация к выходу из куколки в воде; Сукачева, 1976). Роль заднеспинки в фиксации крыльев при этом, однако, полностью не теряется, поскольку средняя ее часть остается вдавленной и обычно окаймленной отчетливыми поднятиями; нередко наблюдается и подобие шероховатых полей, правда, очень слабо выраженных. Вероятно, в связи с описанными изменениями жилка, окаймляющая основание заднего края переднего крыла, у перепончатокрылых и ручейников (а также и бабочек) исчезает.

Шероховатым полям сетчатокрылых часто приписывают стридуляционную функцию (Riek, l.c.; Eichele, Villiger, l. c.), что кажется маловероятным прежде всего из-за чрезвычайно широкого распространения этих образований и отсутствия полового диморфизма в их строении и из-за того, что их структура (направленные друг к другу поля шипиков или щетинок) не характерна для звуковых органов. Впрочем, если даже и будет показано, что шероховатые поля действительно могут функционировать как стридуляторы, сомнительно, чтобы эта их функция была единственной. Во всяком случае опыты по односторонней ампутации участка крыла *Chrysopa* spp. и *Hemerobius* spp., несущего шероховатое поле, в отличие от данных Айхеле и Филлигер (Eichele, Villiger, l.c.), обнаружили влияние ампутации на положение сложенных крыльев. Во-первых, смыкание задних краев крыльев стало менее плотным, во-вторых, фиксация оперированного крыла потеряла прежнюю точность и стабильность: если при вертикальном положении тела крылья располагаются на одном уровне, то при горизонтальном поврежденное крыло несколько провисает. Исечение других участков заднего края крыла на его положение в покое не влияет.

У перепончатокрылых и у скорпионниц Megoptera Newm. и Austromegoptera Kil. (Megoptera) произошло дальнейшее изменение шероховатых полей с образованием специализированных кожистых лопастинок. У низших перепончатокрылых эти лопастинок, именуемые ценхрами, появились на заднеспинке. У Megoptera (только у современных, но нужно иметь в виду, что триасовые формы отличаются от них и по многим другим признакам, так что отнесение их Пономаренко и Расницыным, 1974, к этому семейству может быть ошибочным) — на заднем крае крыла. В первом случае поверхность лопастинок стала чешуйчатой, во втором ребристой, так же как поверхность шероховатого поля заднеспинки (Hlavac, 1974).

Среди гриллоновых только группы наиболее специализированные в направлении покровнокрылости (тараканы, уховертки, короткоусые прямокрылые) используют заднебазальный край переднего крыла для фиксации. При этом из-за более широкого перекрывания крыльев укрепленный край крыла вкладывается во вдавление не на задне-, а на среднеспинке. В таких группах, как веснянки, богомолы, термиты (включая Mastotermitidae) подобный аппарат фиксации не развит. Все это говорит о том, что у гриллоновых способ фиксации сложенных крыльев, отчасти аналогичный таковому цимициформных и скарабейформных, возник независимо от них (и, видимо, неоднократно), а сходство двух последних групп по этому признаку может оказаться унаследованным от общего предка.

Сказанное выше, конечно, не означает, что Blattinopseidae с их специализированным жилкованием могли быть предками Cimiciformes или Scarabaeiformes. Однако речь идет не о самом семействе, а о более широкой группировке, другие члены

которой вполне могут оказаться примитивными и в отношении жилкования. Правда, надежда на то, что они будут найдены среди имеющихся материалов, невелика, хотя присутствие их там кажется вполне вероятным. Такие насекомые едва ли могут быть уверенно опознаны иначе чем по сериям, содержащим остатки тела хорошей сохранности — условие довольно трудно выполняющееся для карбоновых насекомых, наиболее перспективных в этом отношении. Здесь можно только отметить, что жилкование среднекарбового *Glaphyrocoris* Richardson и позднекарбовых "Blattinopsis" подрода *Stephanopsis* Kukulová, описанных в блаттинопсидах, а также среднекарбовых *Protoblattinopsidae*, более примитивно и в то же время обнаруживает определенные черты сходства с типичными блаттинопсидами. Это действительно вполне могут быть примитивные представители того же отряда.

Блаттинопсида, как уже отмечалось, не дают оснований предполагать у них обособление лациний, характерное для цимициформных. Поэтому введение их в эту когорту, лишаящее цимициформных единственной синапоморфии, может быть расценено как искусственное и произвольное. Однако выделение блаттинопсида в особую когорту при тех скудных знаниях по этой группе, которыми мы сейчас располагаем, кажется еще более спорным. Поэтому приходится остановиться на первом из двух возможных решений и включить блаттинопсида в качестве особого надотряда в когорту цимициформных.

Помимо блаттинопсида и сближаемых с ними форм; сходное положение вблизи корней *Cimiciformes* и *Scarabaeiformes* занимает еще одна палеозойская группа — отряд *Caloneuroidea* (рис. 30—31), известный со среднего карбона (семейство *Genopterygidae*) и до конца перми. Для калоневроидей характерны сравнительно длинные крылья, внешне сходные с крыльями *Synomaloptila* (из-за чего последняя и была описана среди калоневроидей, см. Мартынов, 1938), но совершенно гомономные, с характерной тенденцией образования пары прямых сближенных жилок в средней части крыла и часто расположенными поперечными жилками. У карбоновых калоневроидей (*Caloneura* Brongniart, *Stenarocera* Brongniart) крылья складывались крышевидно, у пермских — плоско. Голова и ротовые части короткие, палочковидных лациний, как и у блаттинопсида, обнаружить не удается; вероятно, лацинии сохраняют примитивное строение. Грудь с криптостернией, гениталии обоих полов соответствуют морфологическому уровню цимициформных. Экологически калоневроидеи, по-видимому, представляли жизненную форму палочников, с которыми их сближает не только общий облик и пропорции конечностей, но и способ расположения поперечных жилок на крыльях и даже строение яиц. На одном из отпечатков *Paleuthygramma tenuicorne* Mart. из нижнепермских отложений Приуралья в брюшке самки видны 19 крупных, жестких, укрепленных продольными утолщениями яиц (табл. III, фиг. 7). Конечно, сходство с палочниками далеко не полное. Судя по яйцекладу, укороченному и несколько редуцированному, но все же развитому значительно лучше, чем у палочников, и по небольшому числу яиц, калоневроидеи не прятали свои яйца на землю, а, вероятно, приклеивали их к поверхности растения или прятали их в трещины коры, пазухи листьев или в надрезы, сделанные яйцекладом на растениях. Отсутствие надежных указаний на филлофагию этих, равно как и любых других палеозойских насекомых¹, делает более вероятным предположение, что они питались не листьями, как палочники, а скорее генеративными частями растений, подобно многим современным им насекомым.

Калоневроидеи рассматривались среди *Polyneoptera* до тех пор, пока Шаров (1966б) не перенес их в *Oligoneoptera* и не включил вместе с *Glosselytroidea* в *Neuropteroidea*. Если глосселитроидеи действительно связаны сравнительно плавным переходом с сетчатокрыльями (см. ниже), то для обсуждаемого отряда никаких определенных свидетельств близости к насекомым с полным превращением обнаружить не удастся. Шаров убедительно показал, что калоневроидеи — это не полинеоптеры (в том, что они не относятся ни к палеоптерам, ни к паранеоптерам, сомне-

¹ Существуют указания на находки погрызенных листьев палеозойских растений (Plumstead, 1963), но доказательства принадлежности этих погрызов насекомым, а не диплоподам отсутствуют.

ний и не возникало), но это еще не указывает на их принадлежность к олиgoneоптерам (т.е. скарабеиформным). Пока у этой группы, весьма специализированной и более древней, чем насекомые с полным превращением, не обнаружены сколько-нибудь определенные черты сходства с последними, калоневродеи разумнее рассматривать среди примитивных цимициформных. Отсутствие у них каких-либо следов изменений ротового аппарата в направлении, характерном для Huroperglida и их вероятных потомков, позволяет вывести калоневродеи из той же гипотетической группы первичных Cимциформес, которые были предками как высших, типичных представителей когорты, так и блаттинопсеид, и объединить их с последними в одном надотряде Caloneuroidea. Дополнительным аргументом в пользу очень раннего обособления калоневродеи служит строение медиокубитальной области их крыльев. Как уже упоминалось, для отряда характерно присутствие двух сближенных жилок в средней части крыла. Передняя из них выпуклая, задняя вогнутая, что позволяет, казалось бы, их гомологизировать соответственно с CuA и CuP. Однако позади них расположена еще одна вогнутая жилка, в основании соединяющаяся с предыдущей, и лишь следующая жилка занимает выпуклое положение (все это хорошо видно уже на крыльях древнейших калоневродеи — Genopterygidae, см. Richardson, 1956, fig. 24—25). Очевидно, мы имеем здесь дело со свободной M_5 , далее с CuA, не соединенной с M_5 и потому сохраняющей вогнутое, как в заднем крыле Evenkia, положение, и с вогнутой, как обычно, CuP.

В качестве группы, допускающей сближение с калоневродеями, нужно упомянуть среднекарбовых Syphagopteridae (рис. 32). Их родственные связи разные авторы рисовали совершенно по-разному (Carpenter, 1967a), и в упомянутой последней работе по группе семейство просто отнесено к насекомым неясного систематического положения. Жилкование совершенно гомономных крыльев Syphagoptera Handlirsch напоминает жилкование калоневродеи, однако, сближенных жилок здесь нет (впрочем, и у самих калоневродеи они не всегда четко выражены, например, у пермской Permobjella Tillyard); свободной M_5 , вероятно, нет, но уверенно говорить об этом нельзя, так как на единственном отпечатке жилки позади предполагаемой CuP не сохранились. Положение крыльев на отпечатке свидетельствует скорее о крышевидном их складывании.

Глава 4

СТРУКТУРА SCARABAEIFORMES И ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

Насекомые с полным превращением включают, помимо известного набора современных отрядов, два вымерших отряда — Glosselytrodea и Miomoptera. Первый из них, числившийся ранее среди полинеоптер (гриллоновых), был переведен сюда и отнесен к невроптероидам А.Г. Шаровым (1966б). В данном случае, как и в отношении Caloneuroidea (см. выше), не было приведено надежных доказательств принадлежности глосселитродеи к невроптероидам. Тем не менее с мнением Шарова можно согласиться, учитывая значительное сходство жилкования глосселитродеи (особенно Permoberothidae) и сетчатокрылых.

Отряд Miomoptera (рис. 33—36) введен в состав скарабеиформных (из гриллоновых) Родендорфом (1977), но без обоснования. Объем отряда здесь изменен по сравнению с другими работами (Родендорф, 1962; Kukulová, 1963; Carpenter, 1967b). В него включаются насекомые, обладающие следующими признаками жилкования крыльев. RS строго гребенчатый, без ясных следов перехода в его состав ветвей M. M двухветвистая, часто, особенно в переднем крыле, в базальной части слитая с CuA, передняя ветвь иногда сливается с задней ветвью RS. CuA двух-, редко трехветвистая, очень редко (у некоторых юрских Permopkidae) простая. Зад-

ние крылья отличаются от передних не числом ветвей основных систем жилок, а более проксимальным отхождением RS и M (последняя здесь сливается с CuA редко и на небольшом протяжении), вогнутым до развилка стволом CuA, менее выраженной вогнутой складкой позади CuP и несколько расширенным по сравнению с передним крылом анальным полем.

Миомоптеры принимаются в составе трех семейств — Palaeomanteidae, Palaeomantiscidae и Permosialidae. Первое семейство охватывает большинство представителей отряда и характеризуется крышевидным складыванием крыльев, узким костальным полем несколько уплотненного переднего крыла и отсутствием либо (реже) небольшим числом предвершинных ветвей SC. Палеомантеиды известны с позднего карбона и весьма разнообразны и широко распространены в перми. К палеомантеидам, возможно, близка недостаточно точно описанная *Archaeioptera Guthörl* (описанный в *Archaeiopteridae Tychodelopterum O. Mart.* принадлежит не к миомоптерам, а к вислокрылым; Пономаренко, 1977а).

Палеомантисциды известны только из ранней перми Приуралья (Расницын, 1977а). Они близки к палеомантеидам, отличаясь более перепончатым передним крылом и прыгательными задними ногами. Один из двух родов, *Palaeomantina A. Rasp.*, обладает пятичлениковыми лапками (у типового рода и у палеомантеид лапка четырехчлениковая, лапка пермосиалид неизвестна).

Пермосиалиды объединяют пять родов: *Permosialis Mart.*, *Epimastax Mart.* (= *Sindomioptera A. Rasp.*, *syn. nov.*), *Permonka Riek*, *Permonia Kukulová* и *Permonikia Kukulová*, и отличаются плоским складыванием крыльев (известно лишь для *Permonka*) и широким костальным полем переднего крыла с обильно ветвящейся SC. Семейство известно с начала перми до ранней или средней юры, причем большинство родов пермские, а из мезозоя известна лишь *Permonka*, если не считать единственную находку *Permosialis sp.* в триасе Средней Азии (Джайлоучо). Принадлежность пермосиалид к миомоптерам, а не к вислокрылым обоснована Риком (Riek, 1976) и Расницыным (1977а). В последней работе в семейство введен род *Epimastax* (под названием *Sindomioptera*) и выделено семейство *Permonkidae*. Однако предложение Рика (l. c.) ввести *Permonka* в *Permosialidae* кажется более обоснованным. *Permonia* и *Permonikia* были описаны в семействе *Permembiidae* (Kukulová, 1963), но *Permembia Tillyard* оказалась представителем гриллоновых (Carpenter, 1976). *Permonia* уже отнесена к пермосиалинам Риком (l. c.), того же, видимо, заслуживает и *Permonikia*.

Как уже упоминалось, миомоптер до сих пор относили к полинеоптерам (гриллоновым). Были описаны даже их нимфы (Шаров, 1957), но изучение типового материала показывает, что они не отличаются существенно от нимф протоблаттод. Во всяком случае это не миомоптеры: задние крыловые чехлы этих нимф сильно расширены в основании, указывая на существование у имаго широкой анальной области, тогда как у миомоптер основание заднего крыла лишь слегка расширено.

Другой признак, послуживший основанием для отнесения миомоптер к гриллоновым — присутствие у них коротких членистых церков (Carpenter, 1939), но присутствие их у низших скарабейформных вполне естественно, тем более, что трехчленистые церки развиты у самок *Mecoptera* (Mickoleit, 1975). Гораздо более существенны признаки миомоптер, характерные для скарабеоновых (крышевидное складывание крыльев у наиболее примитивных и древних семейств *Palaeomanteidae* и *Palaeomantiscidae*; анальная область заднего крыла, не подгибающаяся при складывании даже при некотором ее расширении; криптостерния; режущий яйцеклад с третьими створками, образующими ножны; симметричные гениталии самцов, гонококсы и гоностили которых образуют хватательный аппарат). Единственный известный автору признак морфологии имаго, специфичный для скарабейформных (дополнительное медиальное сочленение тазиков птероторакса)¹, также обнаружен у миомоптер (см. рис. 336), что и позволяет отнести их к насекомым с полным превращением.

¹ Медиальное сочленение тазиков известно также у поденок (Расницын, 1969).

По морфологии имаго миомоптеры достаточно примитивны, чтобы быть предками всех остальных скарабейформных, тем более, что других претендентов на эту роль, сравнимых с ними по уровню примитивности, среди насекомых с полным превращением неизвестно. Наличие всего двух-трех ветвей на М едва ли можно считать серьезным препятствием для выведения из миомоптер остальных скарабейформных, поскольку полимеризация жилкования представляет собой достаточно распространенное явление (для стрекоз это показал Carpenter, 1939; для протомекоптер — Пономаренко, Расницын, 1974; практически несомненно этот же процесс имел место в эволюции сетчатокрылых, вислокрылок семейства *Corydalidae*, многих равнокрылых надсемейства *Fulgoroidea*, и т.д.). Расширенное основание заднего крыла также не препятствует предполагаемой филогенетической роли миомоптер, так как узкое основание заднего крыла невроптероидов, коррелирующее с легкостью и стройностью их тела, вероятно, носит вторичный характер. Во всяком случае кубитоанальная область крыла пермской *Permithonopsis grandis* O. Mart. сохраняет все основные особенности, типичные для заднего крыла миомоптер (Мартынова, 1952, рис. 13); это было свойственно и некоторым другим, если не всем пермским сетчатокрылым.

Геологическое распространение миомоптер перекрывает весь тот период, в течение которого появлялись основные филогенетические ветви *Scarabaeiformes*. Отряд возник не позднее начала позднего карбона, т.е. раньше, чем любые другие представители когорты (мекоптероиды, невроптероиды и жуки известны только начиная с ранней перми), и вымер в юре, после того как в триасе появились перепончатокрылые. Все эти данные и позволяют считать, что миомоптеры могли быть предковой группой для остальных насекомых с полным превращением.

Плавного перехода от миомоптер к какому-либо из надотрядов насекомых с полным превращением обнаружить не удастся, поэтому их, видимо, следует рассматривать в качестве особого надотряда *Miomopteroidea*.

Строение миомоптер дает сравнительно мало материала для реконструкции их экологии. Крышевидное складывание крыльев и длинные ноги свидетельствуют о преимущественно открытом обитании, вероятно, на растениях. Однако, судя по несколько-уплотненным передним крыльям большинства представителей и по тенденции к плоскому складыванию крыльев, реализующемуся у пермосиалид, многие миомоптеры были способны проникать в узкие пространства (прятаться в щелях субстрата или, может быть, забираться в стробилы голосеменных растений в поисках пищи). Прямых доказательств питания имаго миомоптер пылью нет, но косвенно это подтверждается широким распространением поллинофагии у их вероятных потомков — остальных скарабейформных (Гринфельд, 1962). Конечно, использование пыли современных насекомых можно рассматривать как последствие экспансии покрытосеменных растений, однако поллинофагами были, по-видимому, и многие палеозойские и мезозойские формы. Практически несомненными антофилами были юрские *Kalligrammatidae*, густо опушенные и внешне похожие на бабочек, ярко окрашенные, с глазчатыми пятнами на крыльях. При этом по крайней мере *Meioneurites villosus* Panf. обладал удлиненными мохнатыми щупиками, которые, складываясь, образовывали подобие хоботка (Rohdendorf, 1969, fig. 17). Этим "хоботком" насекомое, вероятно, извлекало пыльцу из генеративных органов голосеменных. Щупики с аналогичным строением и, вероятно, функцией обнаружены и у одного из древнейших мекоптероидов (*Marimerobius* G. Zal.; табл. III, фиг. 8). По данным Сукачевой (1976), это насекомое принадлежит к ручейникам.

Palaeomantiscidae с их узкими и одинаково тонкими, перепончатыми передними и задними крыльями и прыгательными задними ногами, видимо, были меньше склонны прятаться в укрытиях, чем это можно предположить для остальных миомоптер.

Учитывая сходство образа жизни некоторых потомков миомоптер (*Xyela* Dalm., *Hymenoptera*) с тем, что предполагается для примитивных птеригот, а также строение яйцеклада, приспособленного к откладке яиц в растения, можно думать, что личинки *Miomoptera* развивались в более или менее зрелых шишках голосеменных, передвигаясь между чешуями от одного микроспорангия к другому. Эта гипотеза

позволяет объяснить также ряд характерных черт полного превращения. Личинки насекомых с полным превращением отличаются от преимагинальных стадий других крылатых насекомых (в наибольшей степени от нимф гриллоновых) признаками, свидетельствующими об ослаблении локомоторной и сенсорной функций (уменьшение относительных размеров и расчлененности ног, утрата выраженности грудной тагмы, определенная редукция глаз и антенн). Эти особенности, вероятно, возникли при малоподвижном образе жизни в условиях эффективной защиты от высыхания, врагов и т.д. и при обилии пищи. Задержка в развитии выступающих в стороны крыловых чехлов может указывать на обитание личинок первично в тесных пространствах¹. Условия развития, предполагаемые для миомоптер, вполне удовлетворяют всем этим требованиям.

Полное превращение определяется, помимо особенностей строения личинки, наличием стадии куколки, указывающим на формирование его в условиях не только глубоких различий, но и резкого перехода от личиночного к имагинальному образу жизни. Развитие миомоптер в стробилах голосемянных удовлетворяет и этому требованию.

Миомоптеры по общему облику и по жилкованию крыльев весьма сходны с гипоперлидами; особенно велико это сходство у *Palaeomantiscidae* (см. рис. 33). Тем не менее их довольно трудно выводить из этой группы или из их непосредственных предков (более примитивных гипоперлидовых типа протопросболид), так как наличие стилетовидной лацинии у их потомков — паранеоптер, у близких к ним синомалоптилид и, возможно, у них самих делает весьма вероятным появление этой особенности уже у первичных гипоперлидовых. У низших скарабеиформных, какими являются миомоптеры, подобной специализации не было, поскольку ее нет у большинства насекомых с полным превращением (хотя какие-то предпосылки к обособлению лацинии у скарабеиформных имеются, о чем свидетельствуют данные, приводимые Kristensen, 1975). С другой стороны, миомоптеры по некоторым признакам сближаются с блаттинопсеидами (более коренастое, чем у гипоперлид, тело, несколько расширенное основание заднего крыла, характерный облик крыльев *Epimastax Martynov* из семейства *Permosialidae*). Если не сами *Blattinopseidae*, то какие-то другие представители отряда блаттинопсеидовых либо, в крайнем случае, надотряда калоневроидей, были достаточно примитивными, чтобы дать начало миомоптерам и с ними — всем насекомым с полным превращением.

Потомки миомоптер распадаются на две обособленные группы, к одной из которых принадлежат перепончатокрылые, к другой — жуки, невроптероиды и меккоптероиды. Неоднократно высказывающееся мнение о близости перепончатокрылых к меккоптероидам не представляется обоснованным. В последних обзорах по этому вопросу (Kristensen, 1975; Königsmann, 1976) указываются три синапморфных признака перепончатокрылых и меккоптероидов. Все они свойственны личинкам и сводятся к эруковидной (червеобразной) форме тела, одиночному коготку и секреции шелка лабиальными железами (у невроптероидов и жуков первичная форма личинки камподеевидная, коготки парные, шелк секретируется мальпигиевыми сосудами). Однако апоморфный характер этих признаков сомнителен. Когтевидный претарз онтогенетически и филогенетически (многоножки в широком смысле, щетинохвостки, в частности, *Mopuga*, поденки) предшествует парным коготкам, которые могут возникать независимо, в том числе и у перепончатокрылых (*Argidae*; Расницын, 1969). Эруковидная форма тела более соответствует образу жизни, предполагаемому для личинок миомоптер, чем камподеевидная, и доказательства ее вторичности неизвестны. Что касается шелкоотделения, то достоверно известен (у перепончатокрылых; Gilmoir, 1970) переход от

¹ Торможение развития наружных гениталий у личинок насекомых с полным превращением было, вероятно, побочным результатом перечисленных выше изменений, так как их реализация оказалась возможной в результате простой приостановки морфогенеза на стадии, предшествующей стадии молодой личинки поденки (без простых глазков и с нерасчлененным тибготарзом), у которой, естественно, наружных зачатков гениталий нет. Аналогичные механизмы эволюционных изменений более подробно рассматривает А.Л. Тихомирова (1976).

лабиальной секреции к мальпигиальной, но не наоборот. Кроме того, шелкоотделение у примитивных мекоптероидов, именно скорпионниц, пока вообще не обнаружено.

Возникновение группы, объединяющей жуков, невроптероидов и мекоптероидов, было связано, вероятно, с переходом к развитию в растительных остатках и их скоплениях (подстилка, гниющая древесина, скважины под корой деревьев и т.д.), отразившимся на строении головной капсулы и яйцекалада. Прогнатизм, если не органический, то функциональный (факультативный), вызвал замыкание головной капсулы (между ротовым и затылочным отверстием), чрезвычайно характерное и для личинок, и для имаго всех трех надотрядов этой группы. Незамкнутая капсула встречается очень редко, и, хотя в некоторых случаях (например, у личинок жуков семейства Cupedidae) можно предполагать, что она прямо унаследована от предков, даже здесь не исключена вторичность этого признака, появление его в результате частичной ювенилизации личинки (сохранение у нее особенностей, характерных для позднего эмбриона).

Переход личинок в иную среду обитания и соответствующие изменения способа откладки яиц (в щели субстрата вместо живых тканей растений) сделали излишней дифференциацию створок яйцекалада на режущие (первая и вторая пара) и защищающие их (третья пара, образующая ножны яйцекалада). В результате третьей створки стали активно проникать в субстрат и превратились в функциональную часть яйцекалада, а вторая пара створок оказалась излишней и редуцировалась. В дальнейшем часто наблюдается редукция также первых створок, а затем и полная утрата яйцекалада.

С новой средой обитания личинок может быть каким-то образом связано и специфичное для рассматриваемой группы строение личиночных глазков: распадением фасеточного глаза на отдельные омматидии и образование из них шестичленной (первично) розетки. Принципиально иное строение наблюдается здесь, по-видимому, только у личинок Mecoptera, обладающих настоящими сложными глазами (у Panorpidae) и сверх того образованием, очень похожим на медиальный лобный глазок (Riek, 1970a; у Panorpidae, по данным автора, этот глазок развит лишь у молодых личинок). С другой стороны, семь глазков Bittacidae своим расположением близко напоминают глазную розетку, а три глазка Boreidae — ее рудимент. Это позволяет предположить, что сложный глаз личинки панорпид вторичен (возник в результате частичной адультизации личинки) и что вся обсуждаемая ветвь скарабейформных характеризуется присутствием у личинок глазной розетки, либо сильной тенденцией к ее развитию. На существование каких-то предпосылок к образованию розетки в развитии сложного глаза насекомых может указывать тот факт, что глаз большинства стрекоз проходит в онтогенезе сходное состояние (Ando, 1957). Более надежные указания на историю шестичленной глазной розетки у скарабейформных можно ожидать, помимо палеонтологических данных, от изучения личинок Meropidae и Notiothaumatidae.

Помимо описанных выше особенностей мекоптероидов, невроптероидов и жуков, для всех трех групп характерны некоторые особенности жилкования крыльев, не свойственные миомоптерам и перепончатокрылым. К ним относится многоветвистая (вторично?) M, передняя часть которой (вся MA или, скорее, ее передняя ветвь) переходит в систему RS, сохраняя при этом развилки. В результате часто создается впечатление дихотомически ветвящейся RS (у жуков мигрировавшая на RS ветвь MA лишена развилков, по-видимому, вторично). Основание ветви M, перешедшей на RS, часто сохраняется на крыльях невроптероидов и некоторых палеозойских жуков (см. Пономаренко, 1972); у мекоптероидов оно утрачено, тем не менее сложный характер их "RS" в ряде случаев достаточно очевиден (см. Пономаренко, Расницын, 1974).

Вторая характерная черта жилкования трех рассматриваемых надотрядов — утрата исходного строения CuP задних крыльев. Примитивное состояние кубитальной системы, подобное таковому миомоптер (CuA и CuP обе вогнутые, первая с одним дистальным развилком, вторая простая, независимая от анальной системы) сохраняется лишь у некоторых пермских Neuroptera, например у *Permithonopsis grandis*

О. Mart. У некоторых из современных сетчатокрылых CuP также вогнутая, но базально она или общий ствол Cu соединены поперечной с A_1 (*Megalotus* spp. *Drepanopteryx* spp., *Sisyra* spp.). В других случаях CuP нейтральная или даже выпуклая, тем или иным способом соединенная с A_1 , или же независимая от нее, но, судя по ее положению в мембране, отсутствие связи с A_1 в этих случаях вторично; иногда CuP просто утрачена (некоторые *Hemegobiidae*).

Обособление второго эволюционного ствола *Scarabaeiformes*, представленного перепончатокрылыми, не сопровождалось, по-видимому, существенным изменением образа жизни личинок: они продолжали развиваться в мужских шишках голосемянных, питаясь их пылью. Морфологические изменения частично коснулись и личинок (своеобразный способ редукции сложных глаз, состоявший, по-видимому, не в распадении их на омматидии, а в объединении базальных структур под единственной линзой), но в наибольшей степени эволюционировало строение взрослых насекомых и в первую очередь органы и структуры, связанные с полетом. Характерное для перепончатокрылых плоское или, скорее, облегающее положение крыльев в покое появляется уже у миомоптер (*Pegmatopka*). Возможно, что в связи с изменением способа складывания крыльев шероховатые поля заднеспинки, на которые в покое ложатся соответствующие участки переднего крыла, у перепончатокрылых превратились в более специализированные органы фиксации сложенных крыльев — кожистые лопасти, именуемые центрами. Кoadaptированные к ним шероховатые поля передних крыльев локализовались в области, ограниченной характерным изгибом задних анальных жилок.

Значительные изменения коснулись жилкования крыльев: в отличие от других *Scarabaeiformes* оно не полимеризовалось, а наоборот, редуцировалось (RS до двух ветвей, M и CuA до одной, CuP практически исчезла). Положение большинства жилок в мембране стало почти нейтральным, кроме сильно вогнутой SC переднего крыла и выпуклых относительно нее C и R. Кроме того, появились резкие изгибы жилок, удлинился участок слияния M и CuA, наметилось слияние RS и M; еще более расширилась по сравнению с миомоптерами и стала подгибаться при складывании задняя часть анальной области заднего крыла, включающая третью анальную жилку. Расширение и подгибание этой области, именуемой здесь югальной, может быть связано с изменением формы тела, ставшего более коротким и тяжелым, и с укорочением крыльев, особенно задних.

Однако наиболее серьезным изменением летательного аппарата был переход к функционально двукрылому полету. Появилось прочное сцепление крыльев на значительной части линии их контакта с помощью трех групп крючковидных щетинок заднего крыла, фиксирующихся на подогнутом заднем крае переднего. Уменьшились размеры заднего крыла, ставшего из-за расширения анальной области треугольными, упростилось их жилкование. Параллельно произошла значительная редукция заднегруди и гипертрофия среднегруди, причем усиление среднегрудной мускулатуры осуществлялось на первых этапах эволюции отряда за счет прямых крыловых мышц и сопровождалось расширением несущих их анэпистерн за счет презпистерн, и лишь позднее основная роль перешла к непрямым мышцам (Расницын, 1969).

Ряд особенностей возник вне видимой связи с совершенствованием полета. К ним относится, например, утолщение и слияние базальных члеников жгутика антенн, образующих у многих примитивных групп длинный и толстый сложный членик, от вершины которого отходит тонкий членистый собственно жгутик. Функциональный смысл этого приспособления неясен. Совершенный членистый механизм, образованный шпорой передней голени и первым члеником лапки, мог появиться в ответ на интенсификацию имагинального питания пылью (Гринфельд, 1962). Характерное для перепончатокрылых расщепление первого тергита брюшка (еще одно изменение, функциональный смысл которого неясен) может оказаться признаком, приобретенным еще предками, так как нельзя исключить возможность его существования у миомоптер (см. рис. 336).

Важным приобретением перепончатокрылых, оказавшим большое влияние на их дальнейшую эволюцию, был также своеобразный механизм определения пола — гапло-диплоидная популяционная система, при которой оплодотворенные яйца

развиваются в диплоидных самок, а неоплодотворенные — в гаплоидных самцов (форма партеногенеза, именуемая аррентокией). Гаплоидность самцов имела целый ряд эволюционных следствий. Прежде всего, все аллели гаплоидного самца находятся в гемизиготном состоянии, равноценном гомозиготному диплоидных особей, и полностью проявляют свое влияние на селективные качества особи (естественно, исключая те аспекты их деятельности, которые проявляются только у самок). В результате, любые селективно положительные аллели, регулярно попадая в гаплоидную особь, будут быстро распространяться в популяции, независимо от их доминантности или рецессивности, а селективно отрицательные — столь же быстро элиминироваться. Результатом будет значительное обеднение генофонда популяции за счет скрытого резерва изменчивости (исключая аллели, проявляющие свое действие только у самок) и как следствие этого — повышение устойчивости популяции к инбридингу (Расницын, 1969; Lin, Michener, 1972; Гершензон, 1974). Сокращение генетического полиморфизма популяции не оказало заметного отрицательного влияния на адаптивные возможности (достигнутый уровень биологического прогресса) и на скорость эволюции перепончатокрылых, которые представляют одну из самых богатых видами, биоценотически важных и быстро эволюционирующих групп насекомых. Нельзя исключить, что повышенное генетическое разнообразие популяций здесь компенсируется повышенным разнообразием адаптивного поведения, которое по-видимому свойственно уже низшим перепончатокрылым (Расницын, 1969), и что эти два явления связаны какой-то причинной связью (разнообразие адаптивного поведения могло, например, возникнуть как компенсация обеднения генофонда, или наоборот — облегчить переход к гапло-диплоидной системе, компенсируя падение популяционного полиморфизма).

Иммунность перепончатокрылых к инбридингу по крайней мере теоретически должна повышать устойчивость малых популяций (в том числе и происходящих от единственного основателя) и, кроме того, способствовать образованию густых устойчивых поселений близкородственных особей, что составляет одну из важных предпосылок развития социальности в этой группе.

Еще одно важное следствие гапло-диплоидной популяционной системы — возможность произвольного определения пола (путем регулируемой подачи спермы, хранящейся в сперматеке, к откладываемому яйцу). Это позволяет, во-первых, обеспечить оптимальные условия для потомства в случае различий в требованиях развивающихся самцов и самок, и во-вторых уменьшить при необходимости долю самцов в потомстве.

Уменьшение доли самцов обеспечивает, при прочих равных условиях более высокий репродуктивный потенциал популяции и, кроме того, представляет одно из важнейших условий для развития социальности у насекомых с полным превращением.

Гапло-диплоидная система представляет собой также автоматический механизм поддержания оптимального соотношения численности полов: при недостатке самцов часть самок останется неоплодотворенной и отложит гаплоидные яйца; в результате численность самцов в следующей генерации увеличится. При достижении оптимальной численности самцов дальнейший ее рост автоматически прекратится (Расницын, 1969).

Наконец, из гапло-диплоидной системы определения пола следует своеобразное распределение уровней генетического сходства между родственными особями, также оказавшее, по-видимому, большое влияние на эволюцию социальности у перепончатокрылых (подробнее см. ч. III, гл. 4).

Перепончатокрылые возникли не позднее середины триасового периода, поскольку древнейшие их остатки происходят из отложений среднего или верхнего триаса (Расницын, 1969; в этой работе соответствующие отложения ошибочно отнесены к нижнему триасу; по поводу их возраста см. Добрускина, 1970, 1974; Пономаренко, Расницын, 1974). Общий облик имаго и личинки гипотетического первичного перепончатокрылого изображен на рис. 37. Положение отряда на филогенетическом древе насекомых показано на рис. 5.

Часть II

ЭВОЛЮЦИЯ НИЗШИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ (ПОДОТРЯД SYMPHYTA)

Глава I

РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ SYMPHYTA

Эволюции низших перепончатокрылых посвящено специальное исследование (Расницын, 1969); здесь излагаются основные выводы и необходимые дополнения. Принятая система подотряда представлена в табл. 2; схему филогенеза см. на рис. 38.

Как было показано в упомянутой работе, ближайший общий предок всех перепончатокрылых (см. рис. 37) должен был обладать основными признаками *Xyelidae* и принадлежать к этому семейству. Личинка его, вероятно, обитала в мужских шишках голосеменных и питалась их пылью, подобно современным личинкам *Xyela* Dalm., но в отличие от них была связана скорее всего с более или менее зрелыми, в той или иной мере открытыми шишками. Дело в том, что эндوفитный образ жизни (обитание в тканях растений) оказывает на насекомых влияние, сходное с влиянием паразитизма. Поэтому личинка *Xyela* (рис. 39), развивающаяся в молодых, плотно сомкнутых шишках сосны, а тем более личинки некоторых других современных ксилелид, обитающих внутри побегов голосеменных, морфологически сильно редуцированы. Личинка *Plegoneura* Kowal, например, габитуально весьма сходна с древогрызущими личинками низших перепончатокрылых, в особенности *Cephidae*. Среди современных ксилелид наименее редуцированы личинки *Macroxyelini* (рис. 40), вторично перешедшие к открытому обитанию и питающиеся листьями и почками покрытосеменных. Их строение не обнаруживает глубоких изменений, связанных с открытым образом жизни на последнем этапе их эволюции. Действительно, в их облике довольно много общего с личинками *Panogra*, связанными, как известно, с более или менее скрытыми местообитаниями (норки в почве, скважины подстилки и т.д.), но встречающимися и вне укрытий. Антенны сравнительно длинные, щетинковидные, подобно таковым многих личинок — обитателей убежищ (в частности, *Pamphilioidea*, *Blasticotomidae*, *Mecoptera*, бабочки подотряда *Zeugloptera*) и в отличие от укороченных антенн открытоживущих личинок *Tenthredinoidea*. От последних *Macroxyelini* отличаются также слабым развитием грудных и особенно брюшных ног, в этом отношении они более сходны опять-таки с личинками *Mecoptera* и *Zeugloptera*. Брюшные ноги как таковые фактически не развиты: на стернитах брюшка в поперечном ряду расположены шесть сосочков, из них латеральные топографически соответствуют латеральной части субкоксы (катаплевре) грудных сегментов; вторая, наиболее сильно развитая пара располагается на уровне грудных ног; наконец, медиальные, самые слабые сосочки (скорее просто бугорки), можно сопоставить с медиальной частью грудной субкоксы. Сравнивая эту картину с данными, приведенными у Е.Ф. Мартыновой (1950), можно высказать предположение, что если вторая, промежуточная пара сосочков топографически соответствует и, видимо, гомологична брюшным ногам личинок *тентрединоидов* и высших бабочек, то латеральные сосочки могут быть сопоставлены с брюшными ногами личинок *Zeugloptera* (*Micropterygidae*), а медиальные — с ногами личинок *Panogra*.

Существенно также, что у личинок *Macroxyelini* сильно развиты сенсорные субанальные бугорки, функционально соответствующие членистым субанальным придаткам, развитым у многих живущих в укрытиях личинок низших перепончатокрылых (*Blasticotomidae*, *Pamphilioidea*, *Cephidae*, см. рис. 57, 58) и пред-

Таблица 2

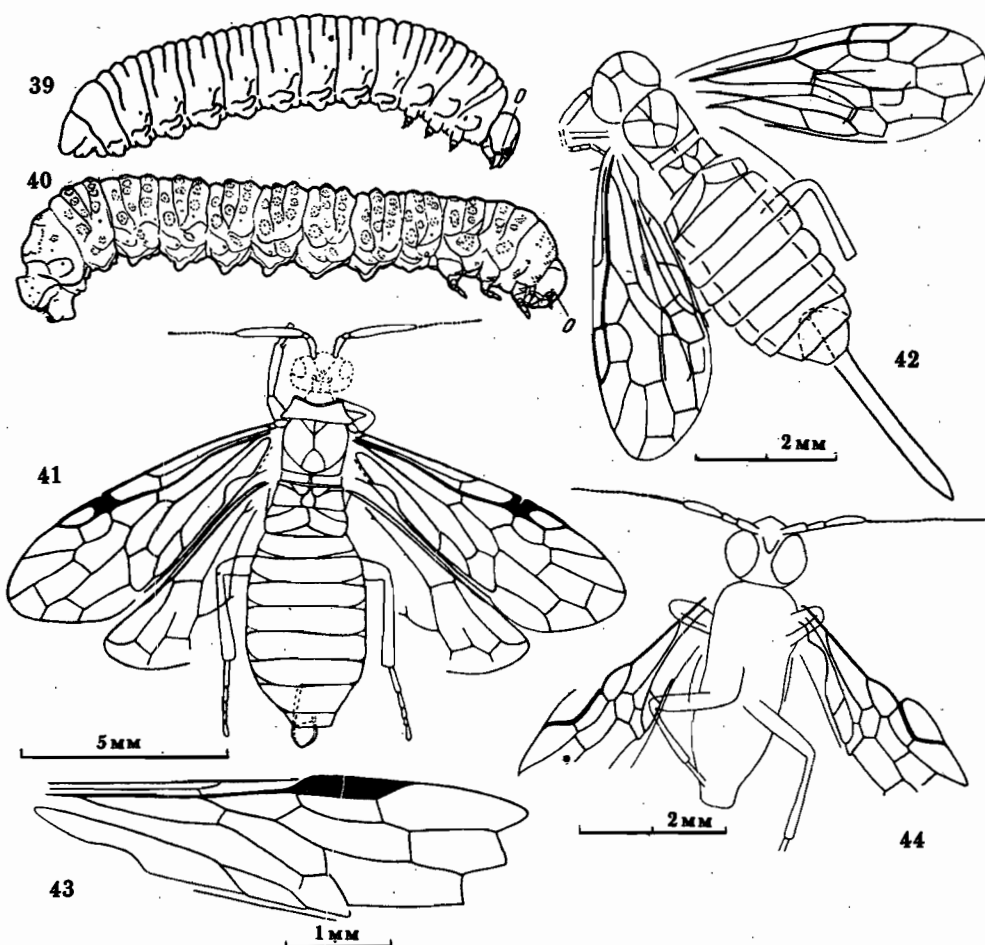
Система низших перепончатокрылых (подотряд *Symphyta*), принятая в работе

Ранг таксона	Название	Примечание
Отряд	Hymenoptera	
Подотряд	Symphyta	
Инфраотряд	Xyelomorpha	
Надсемейство	Xyeloidea	
Семейство	Xyelidae	
Инфраотряд	Tenthredinomorpha	
Надсемейство	Tenthredinoidea	
Семейство	Xyelotomidae	
Семейство	Blasticotomidae	
Семейство	Electrotomidae	
Семейство	Argidae	
Семейство	Pergidae	
Семейство	Cimbicidae	
Семейство	Tenthredinidae	Включая Diprionidae
Инфраотряд	Siricomorpha	
Надсемейство	Pamphilioidea	
Семейство	Xyelydidae	
Семейство	Pamphiliidae	
Семейство	Parapamphiliidae	
Семейство	Megalodontidae	
Надсемейство	Siricoidea	
Семейство	Gigasiricidae	
Семейство	Anaxyelidae	
Семейство	Xiphydriidae	
Семейство	Siricidae	Включая Sinosiricidae Hong
Семейство	Sepulcidae	
Семейство	Pararchxyelidae	
Семейство	Myrmiciidae	= Pseudosiricidae, вероятно сборная искусственная группа
Надсемейство	Cephoidea	
Семейство	Cephidae	

ставляющие, видимо, предшественников этих придатков. У открытоживущих симфит подобные образования встречаются редко и лишь у более примитивных форм (*Argidae Stericophorinae, Pergidae Philomastiginae*, см. рис. 536). Хорошо развитые тактильные органы на заднем конце тела вообще наиболее характерны для более или менее подвижных насекомых, обитающих в полузамкнутых пространствах (в ходах других насекомых, в скважинах субстрата и т.д.). По-видимому, исходный тип личинок перепончатокрылых морфологически и по общему облику был довольно сходен с личинками *Macroxyelini*, исключая преимущественно форму последнего тергита, который был, по-видимому, коническим, как у *Xyelinae* (Расницын, 1977г).

По морфологии имаго первичные перепончатокрылые могли быть очень близки к древнейшим известным нам представителям отряда — ксиелидам подсемейства *Archxyelinae*, происходящим из средне- или верхнетриасовых отложений Ферганы и верхнего триаса Австралии (личинки архексиелин неизвестны).

В филогенезе ксиелид (Расницын, 1971в) выделяются два основных ствола, к одному из которых принадлежит подсемейство *Macroxyelinae* (рис. 41), ко второму — *Xyelinae* (рис. 42) и *Madygellinae* (рис. 43–44). Две эволюционные линии образуют и остальные *Symphyta*; одна из них, представленная *Tenthredinoidea*, обнаруживает значительное сходство с *Macroxyelinae*, а вторая, включающая *Pamphilioidea, Cephoidea* и *Siricoidea* — с *Xyelinae* и особенно *Madygellinae*. Действительно, для макроксиелин характерно дорзальное положение личиночных глазков относительно антенн, соединение вершины костальной жилки



Р и с. 39—44. Представители семейства Хуелидае

39 — личинка *Xyela* sp., соврем.; 40 — личинка *Megaxyela major* Cress; соврем.; 41 — *Angaridyela vitimica* A. Rasn.; н. мел Забайкалья; 42 — *Spathoxyela fossilis* (A. Rasn.); н. мел Забайкалья; 43 — *Madygella analoga* A. Rasn.; ср.-в. триас Ферганы; 44 — *Xyelula hybrida* A. Rasn.; в. юра Южного Казахстана (39 — из Smith, 1967; 40 — из Yuasa, 1923; 41 — 44 из Расницына, 1969)

с R и, что самое главное, тенденция к выходу личинки из укрытий, реализующаяся у *Macroxyelini*, и связанная с этим тенденция укорочения яйцекада. Те же признаки характерны для тентрединоидов. Правда, перевернутые гениталии тентрединоидов сближают их с ксиелинами, но этот признак встречается и у памфилиоидов и сирикоидов, причем и у них, и у ксиелин в отличие от тентрединоидов гениталии закладываются в нормальном положении, а затем переворачиваются. У *Siricoidea* и *Pamphilioidea* экземпляры с перевернутыми гениталиями встречаются редко. Как показали наблюдения над *Xeris spectrum* L. (*Siricidae*), поворот здесь произвольный и временный, а у ксиелин он постоянный и обязательный. Не исключено, что и у *Macroxyelinae* самцы способны переворачивать гениталии хотя бы во время копуляции. Независимое приобретение перевернутых гениталий *Tenthredinoidea* и *Xyelinae* подтверждается также нормальным их положением у *Blasticotomidae* (Togashi, 1970).

Вторая группа низших перепончатокрылых (*Xyelinae*, *Madygellinae*, *Pamphilioidea*, *Cerphoidea* и *Siricoidea*) объединяется в первую очередь их обитанием в укрытиях (в большинстве случаев просто в тканях растений), но, кроме того, посте-

ровентральным положением глазков личинок относительно антенн¹, длинным яйцекладом самки (кроме памфилиоидов, у которых он вторично резко укорочен), вершиной С переднего крыла, не соединенной с R перед основанием птеростигмы. Существенно также, что развитие личинок внутри побегов голосеменных у *Xyelinae* (*Plegoneura*) вызывает гораздо более сильные изменения в направлении, характерном для цефоидов и сирикоидов, чем у личинок *Mesoxyelinae* (*Xylecia* Ross). Следует отметить и сходство жилкования и отчасти общего облика *Siricoidea* и *Madygellinae*. Последние скорее всего наиболее близки к предкам группы *Pamphilioidea* — *Siricoidea*, если сами не являются этими предками. С другой стороны, мадыгеллины очень близки к ксиелинам и с морфологической точки зрения вполне могут быть их потомками. Правда, в палеонтологической летописи они появляются во второй половине триасового периода, а *Xyelini* — только в начале юры. Однако изученность триасовой фауны симфит далеко не достаточна для того, чтобы быть уверенным в действительно более позднем появлении ксиелин.

Итак, надсемейства перепончатокрылых распадаются на три достаточно четкие группы: *Xyeloidea*, *Tenthredinoidea* и *Pamphilioidea* + *Cephoidea* + *Siricoidea*. Различия их представляются достаточными для придания этим группам таксономического статуса в ранге инфраотряда с названиями соответственно *Xyelomorpha* A. Rasnitsyn, *infraordo nov.*, *Tenthredinomorpha* A. Rasnitsyn, *infraordo nov.*, *Siricomorpha* A. Rasnitsyn, *infraordo nov.*

Глава 2

ЭВОЛЮЦИЯ TENTHREDINOMORPHA

Тентрединоморфы, представленные единственным надсемейством *Tenthredinoidea* (рис. 45—56), появляются в палеонтологической летописи в позднеюрское время. Возникнуть они могли незадолго до этого, поскольку в юре тентрединоиды представлены весьма примитивным семейством *Xyelotomidae* (рис. 45—46), морфология которого допускает выведение из него всех остальных семейств этой группы. Интересно, что наиболее примитивный по некоторым признакам представитель этого семейства (*Undatoma* A. Rasn., Расницын, 1977б) отмечен не в юре, а в конце раннемелового времени в тот момент, когда происходила резкая перестройка биоценозов, и древние реликты (юрские и даже пермские) получили возможность резко увеличить свою численность и стали регулярно появляться в палеонтологических сборах. Подробнее об этом явлении см. Жерихин (1978).

Возникновение тентрединоидов было связано преимущественно с глубокими преобразованиями морфологии имаго (подробнее см. Расницын, 1969); специализация личинок к открытому образу жизни, в цитированной работе также связывавшаяся с самым ранним этапом эволюции надсемейства, в действительности происходила, по-видимому, позже, при обособлении двух других групп семейств (*Argidae* + *Pergidae* и *Tenthredinidae* + *Cimbicidae*), включающих основную часть кайнозойской фауны тентрединоидов. Об этом свидетельствует строение личинки *Electrotoma* A. Rasn. (рис. 48) из эоценового балтийского янтаря (монотипическое семейство *Electrotomidae*, о котором подробнее см. Расницын, 1977 г). Строение этой личинки свидетельствует о ее обитании в побегах каких-то растений, либо в шишках хвойных, причем эндофитный образ жизни и многие

¹ Образования, расположенные дорзальнее антенн у личинок *Siricidae* и обозначенные как глазки (Расницын, 1969, рис. 261), идентифицированы сугубо предположительно и глазками, вероятно, не являются. Во всяком случае у *Cephoidea* и *Xiphodriidae* глазки или их rudименты расположены явно позади антенн.

особенности морфологии, сближающие *Electrotomidae* и *Xyelidae*, по-видимому, носят здесь унаследованный характер.

Тентрединоиды более продвинутые, чем *Xyelotomidae*, распадаются на три главные группы — *Blasticotomidae*, *Electrotomidae* + *Argidae* + *Pergidae*, и *Tenthredinidae*, включая *Diprionidae* + *Cimbicidae*. Первые две группы обособились рано, их примитивные представители (*Blasticotomidae* и *Electrotomidae*) сохранили эндофитный образ жизни. Третья, наиболее богатая видами и наиболее продвинутая группировка, скорее всего, возникла как открытоживущая. Бластикотомиды представляют собой продукт сравнительно ранней дивергенции, так как их личинки обладают примитивными признаками, утраченными даже электротомидами, в частности медиальным положением антеннарий, соприкасающихся с краями лба. Значительное сходство, которое обнаруживает с блистикотомидами упоминавшаяся выше *Undatoma* из *Xyelotomidae* (см. рис. 45), указывает на близость ундатомы к предкам блистикотомид. *Electrotomidae*, вероятно, были предками *Argidae* и *Pergidae*, а *Tenthredinidae* дали начало *Cimbicidae*.

Что касается *Diprionidae*, понижение их ранга до подсемейства в составе *Tenthredinidae* обусловлено тесными связями их с тентрединоидами подсемейств *Nematinae* и *Susaninae* (Smith, 1969). Даже самое яркое отличие диприонид от тентрединид (многочленность их обычно перистых или гребенчатых антенн) не так уж радикально: ту же тенденцию обнаруживают и нематины трибы *Cladiini*.

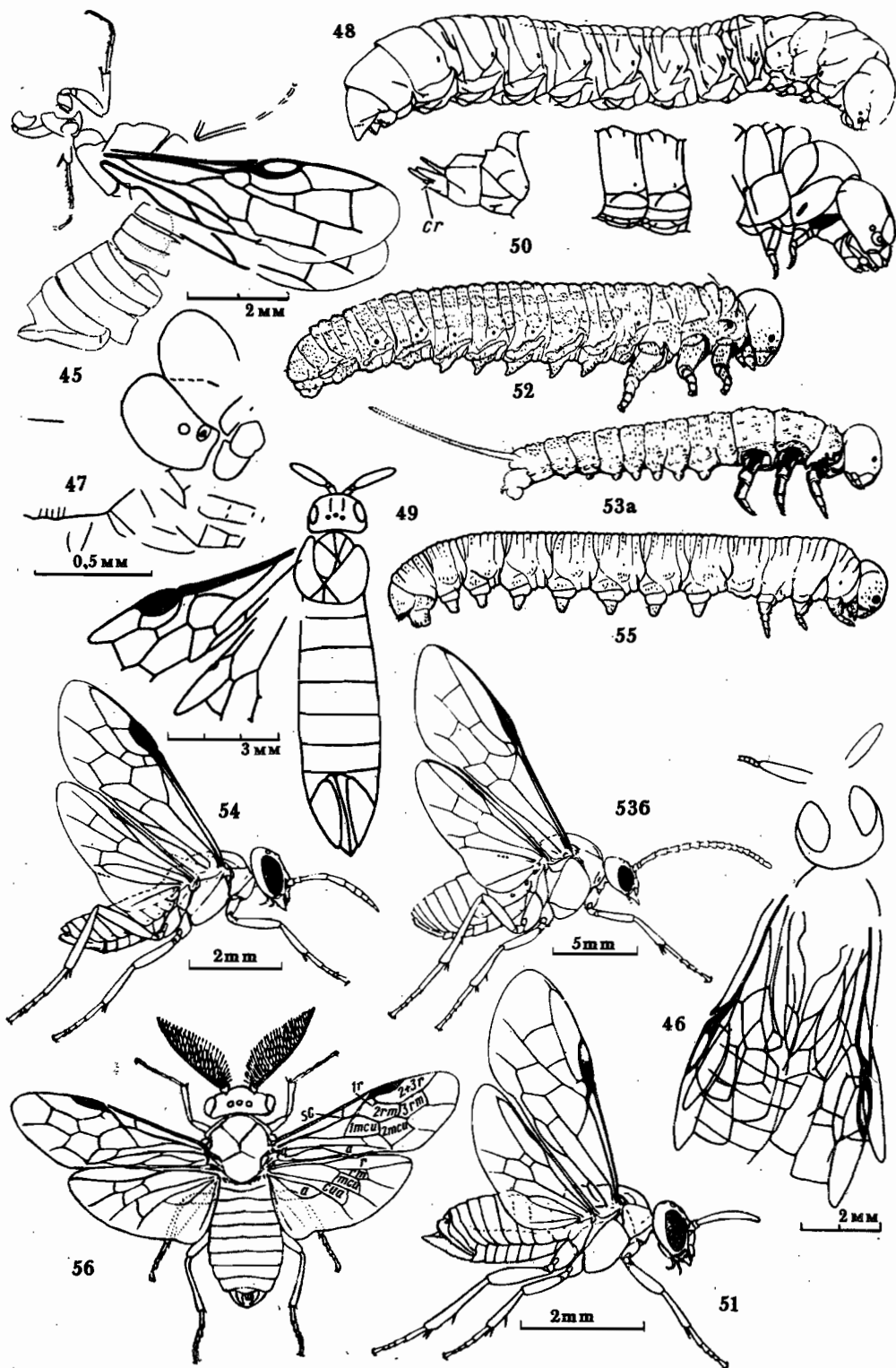
Не вполне ясное положение в системе тентрединоидов занимает раннемеловая личинка *Vitimilarva paradoxa* A. Rasn. (рис. 47). По строению головной капсулы, антеннарии которой соприкасаются со лбом, а глазки значительно удалены от антеннарий (в работе Расницына, 1977, глазки были ошибочно указаны соприкасающимися с антеннариями), эта личинка наиболее близка к *Electrotomidae*. Однако укороченные антенны и сильно развитые ноги, а также кольчатость покровов указывают на открытый, экзофитный образ жизни и сближает *Vitimilarva* с личинками более продвинутых групп тентрединоидов. Недостаток данных по строению тела не позволяет однозначно решить вопрос о ее филогенетическом положении, хотя близкий возраст древнейших тентрединид и позднее появление аргид и пергид (см. ниже) делают более вероятной близость *Vitimilarva* к тентрединоидам.

В юрское время мы не знаем иных тентрединоидов, чем *Xyelotomidae* (верхняя юра Южного Казахстана). Для нижнего мела, кроме уже упоминавшихся *Vitimilarva* и *Undatoma* из Забайкалья, существуют первые, еще не описанные находки *Tenthredinidae* в монгольском местонахождении Бон-Цаган. Возраст этих тентрединид, по-видимому, промежуточный между *Vitimilarva* и *Undatoma* (баррем-апт?). Следующие по времени находки относятся уже к палеогену, когда появляются остальные семейства тентрединоидов.

Большинство этих семейств в палеоген-неогене представлены лишь единичными находками (*Pergidae* в ископаемом состоянии вообще не обнаружены, хотя едва ли можно сомневаться в их существовании уже в палеогеновое время). Более или менее обычны только *Tenthredinidae*. Это семейство, доминирующее в современной фауне *Symphyta*, играет ту же роль и в течение всего кайнозоя начиная с палеоцена (местонахождение на р. Зеркальная, Сихотэ-Алинь). Другие семейства известны по единичным находкам из палеогена, а *Cimbicidae* также из неогена¹. Уже палеоценовые *Tenthredinidae* весьма близки к современным (в фауне Зеркальной роды, резко отличающиеся по жилкованию от существующих ныне, не обнаружены, доминируют примитивные *Nematinae*). Все эти факты заставляют предположить, что формирование фауны *Tenthredinidae* современного типа и возникновение современных семейств относится к более раннему периоду, скорее всего к середине и второй половине мела, когда происходило становление всей кайнозойской энтомофауны (Жерихин, Сукачева, 1973; Жерихин, 1978).

Современные группы тентрединоидов плохо подчиняются правилу Бенсона (Benson, 1945, 1964) о питании примитивных *Symphyta* преимущественно на

¹ Более подробные данные по кайнозойским перепончатокрылым приводит Жерихин (1978).



Р и с. 45–56. Представители надсемейства Tenthredinoidea, семейства Xyelotomidae (45–46) incertae sedis (47) Electrotomidae (48), Blasticotomidae (49–50), Argidae (51–52), Pergidae (53), Tenthredinidae (54–56)

45 — *Undatoma dahurica* A. Rasn.; н. мел. Забайкалья; 46 — *Xyelocerus admirandus* A. Rasn.; в. юра Южного Казахстана; 47 — *Vitimilarya paradoxa* A. Rasn. личинка, н. мел Забайкалья;

48 — *Electrotoma succini* A. Rasn.; в. эоцен Прибалтики; 49 — *Paremphtytus ostentus* Brues; в. олигоцен США; 50 — *P. reductus* (Malaise), личинка; соврем.; 51 — *Schizocerella pilicornis* (Holmgr.), соврем.; 52 — *Arge* sp. личинка; соврем.; 53 — *Philomastix* sp., а — личинка, б — имаго; соврем.; 54 — *Caliroa cerasi* (L.); соврем.; 55 — *Strongylogaster annulosus* Norton, личинка; соврем.; 56 — *Gilpinia polytoma* (Hartig); соврем. (45 — из Расницына, 1977г, 46, 47, 49, 50 — из Расницына 1969; 48 — из Расницына, 1977г; 51, 53, 54 — из Riek, 1970в; 52, 55 — из Yuasa, 1923; 56 — из Bouček, Pádr, 1957)

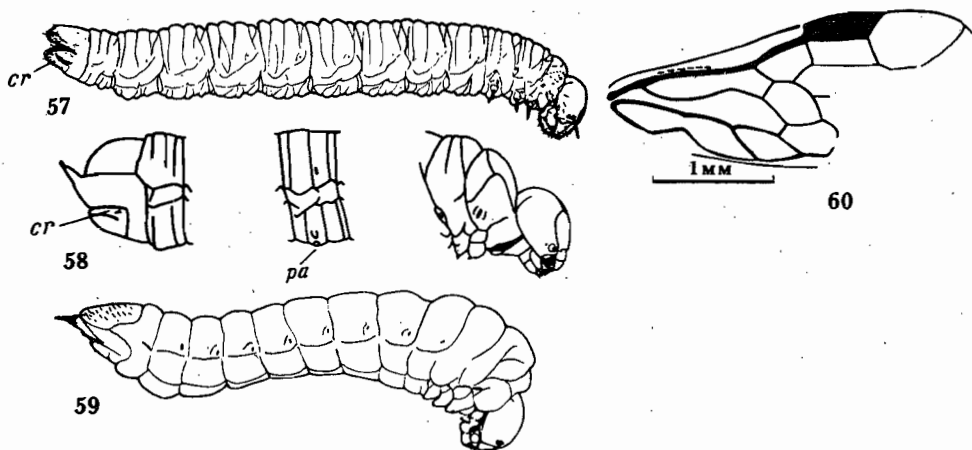
голосеменных растениях. Это заставляет искать их первичных хозяев среди покрытосеменных, которые впервые появляются в раннемеловое время, а многочисленными становятся только к середине мела (Вахрамеев, 1973); по-видимому, формирование кайнозойской фауны Tenthredinidae действительно происходило в середине и второй половине мелового периода.

В предыдущей работе, посвященной низшим перепончатокрылым (Расницын, 1969), было проведено сравнение эволюционных путей этих насекомых и чешуекрылых, близких к ним по экологии личинок. Было предположено существование отрицательной корреляции между плодовитостью и индивидуальной устойчивостью, которая была использована в качестве критерия морфофункционального прогресса (Расницын, 1971а). Использование этого критерия позволило сделать вывод, что уже многие симфиты (в наименьшей степени — сирикоиды) морфофункционально значительно более прогрессивны, чем бабочки, т.е. эволюция в направлении, наиболее характерном для высших перепончатокрылых и в особенности для жалоносных, была весьма интенсивной и у симфит. При этом тентрединоиды не уступали бабочкам и по некоторым аспектам биологического прогресса (численность, определенная через биомассу личинок, в средних и особенно в высоких широтах: Чернов, Руденская, 1975). Однако динамика взаимоотношений симфит и бабочек в кайнозое не была прослежена, что можно сделать сейчас, сопоставив встречаемость экологически наиболее сравнимых групп — Tenthredinoidea и Macrolepidoptera. Среди прочих низших перепончатокрылых и бабочек слишком много скрытоживущих, различающихся в деталях экологии и недостаточно охарактеризованных по их современной численности. По данным В.В. Жерихина, процент местонахождений с тентрединоидами от общего числа местонахождений насекомых весьма стабилен, по крайней мере с эоцена по миоцен, и составляет около 20% (учтены только местонахождения, давшие не менее пяти разных неводных насекомых; ископаемые смолы исключены; данные по палеоцену и плиоцену, соответственно 50% и 17%, ненадежны из-за малого числа местонахождений). Macrolepidoptera впервые появляются только в олигоцене, но уже здесь встречаются чаще тентрединоидов (в 31% местонахождений), в миоцене этот процент равен 33, в плиоцене — 55. Из-за малого числа богатых плиоценовых местонахождений нельзя быть уверенным в реальности роста численности бабочек в это время, но доминирование их над тентрединоидами в плиоценовых тафоценозах (не обязательно — в биоценозах) подтверждается во много раз большим числом их остатков. Относительное постоянство встречаемости кайнозойских тентрединоидов на фоне резкого роста численности высших бабочек (в олигоцене и, может быть, в плиоцене) может указывать на небольшую роль конкуренции с бабочками в их эволюции. Из этих данных следует, что если доминирование тентрединоидов в высоких широтах, а бабочек — в низких, обусловлено конкурентным взаимодействием двух групп, то роль независимой переменной скорее играет численность тентрединоидов.

В современной фауне тентрединоиды распространены весьма неравномерно. Во всех регионах встречаются только тентрединиды и аргиды, причем первые наиболее многочисленны и разнообразны в Голарктике. Широко распространены также цимбициды, отсутствующие лишь в Австралийской области. Пергиды наиболее характерны для Австралийской и Неотропической областей, но в небольшом числе присутствуют также вNearктике и на о-ве Сулавеси. Бластикотомиды ныне ограничены Палеарктикой, но в олигоцене были и вNearктике.

ЭВОЛЮЦИЯ SIRICOMORPHA

Инфраотряд *Siricomorpha* включает три надсемейства — *Pamphilioidea*, *Cephoidea* и *Siricoidea* (*Orussoidea*, обычно сближаемые с *Siricoidea* и относимые к *Symphyla*, здесь рассматриваются в составе *Aprocrita*). Эволюция сирикоморф была связана в первую очередь с совершенствованием скрытого образа жизни личинок. Хотя направления экологической специализации в разных надсемействах отличаются (памфилиоиды развиваются в паутиных гнездах или вторично в свернутых и скрепленных паутиной листьях, цефоиды и сирикоиды — внутри стволов, стеблей и т.д.), морфологические изменения имеют довольно много общего. Не останавливаясь на признаках имаго, подробно описанных ранее (Расницын, 1969), укажем лишь на личиночные адаптации (рис. 57—59). В связи со скрытым образом жизни у личинок сирикоморф не получила дальнейшего развития тенденция образования брюшных ножек, столь характерная для *Tenthredinomorpha*; зачатки ложноножек, появившиеся у ксиелид, здесь исчезают практически полностью (следы заметны у некоторых цефид). Субанальные придатки (вероятно, гомологи церков и ног 11-го брюшного сегмента), напротив, испытывают прогрессивную дифференциацию, по крайней мере в начале эволюции инфраотряда. Сенсорные бугорки ксиелид, расположенные на вершине субанальной лопасти 10-го (в действительности 10 + 11, см. Ando, Okada, 1958) сегмента брюшка, превращаются в членистые образования, внешне сходные с личиночными антеннами, и сдвигаются вперед к углам анальной щели. Эти придатки сильно развиты у памфилиоидов, в более или менее редуцированном состоянии присутствуют у цефоидов и исчезают у сирикоидов. Очевидно, вполне эндофитный образ жизни (ксилофагия) личинок цефид и сирикоидов не способствует развитию или хотя бы сохранению членистых субанальных придатков, так что *Cephidae* должны были унаследовать их от предков, обладавших иной экологией. Этими предками едва ли могли быть памфилиоиды, точнее насекомые с биологией, характерной для современных *Pamphilioidea*, поскольку из их образа жизни вывести ксилофагию трудно. Более вероятно, что оба эти способа развития возникли независимо из того, что предполагается для первичных ксиелид: обитание в более или менее зрелых шишках голосеменных. Вполне возможно, впрочем, что личинки предковых сирикоморф уже в этих условиях использовали паутину, например, для изоляции своего убежища от врагов или каких-либо других внешних воздействий. Тогда становятся понятными причины, заставившие субанальные сенсорные бугорки превратиться в членистые придатки еще у общего предка *Siricomorpha*. Кроме того, появляется возможность объяснить многие из других признаков сходства не только параллельной адаптацией в сходных условиях, но и тем, что по крайней мере первые этапы соответствующих изменений произошли еще до дивергенции двух основных линий инфраотряда. Это относится к таким личиночным признакам, как дальнейшая (по сравнению с *Xyelidae*) редукция не только брюшных, но и грудных ног, упрощенное расчленение стернитов (редукция продольных и косых складок), значительное удлинение последнего брюшного сегмента с редукцией анальной подпорки (более ранние этапы этого процесса можно увидеть у *Pleroneura*, *Xyelinae*) и уменьшение размера головной капсулы по сравнению с поперечником тела, позволяющее личинкам проникать в более узкие скважины. Морфологически и имаго, и личинки первичных сирикоморф были, вероятно, более сходны с памфилиоидами, чем с цефоидами и сирикоидами. Хотя известные нам представители первого надсемейства обладают рядом характерных специализаций (апоморфий), однако наиболее важные из них (редукция яйцеклада, связанная с переходом к полуоткрытому размещению яиц, и своеобразное строение головной капсулы имаго) достоверно известны лишь для современных семейств. Вполне возможно, что первичные памфилиоиды были достаточно примитивны, чтобы стать предками



Р и с. 57—59. Личинки *Siricomorpha* (соврем.)

57 — *Pamphilus* sp., Pamphillidae; 58 — *Syrista parreyssi* Spin., Cephidae; 59 — *Xiphodria* sp., Xiphodriidae (57, 59 — из Yuasa, 1923; 58 — из Расницына, 1969).

Р и с. 60. *Sogutia leiassica* A. Rasn., н. юра Киргизии, Xyelydidae? (из Расницына, 19776)

всех остальных *Siricomorpha*. Не исключено даже, что *Sogutia* A. Rasn. (рис. 60), древнейший раннеюрский памфилиоид из местонахождения Согюты на оз. Иссык-Куль, условно отнесенный к семейству Xyelydidae, в действительности относится именно к этой предковой группе. Да и более поздние (возможно, среднеюрские) сирикоморфы из местонахождения Сай Сагул (Фергана), в большинстве еще не описанные, распределяются между сирикоидами и памфилиоидами в большой мере условно. Недостаток материала не позволяет пока делать более определенные выводы, но возможно, что будущие находки заставят нас говорить о происхождении сирикоидов от памфилиоидов.

Итак, сирикоморфы возникли не позднее начала юры. В отложениях, относящихся к ранней или средней юре (местонахождение Сай Сагул в районе Шураба, Фергана) уже появляются остатки представителей обеих главных ветвей инфраотряда — Pamphilioidea (виды семейства Xyelydidae) и Siricoidea (*Gigasiricidae*, *Sericoidea*, *Murgmiciidae* и *Pararchexyelidae*). Цефоиды не обнаружены, но поскольку они по ряду признаков примитивнее сирикоидов (многие особенности строения личинки, некоторые детали морфологии груди имаго, режущий пиловидный яйцеклад в отличие от колющего, игловидного у сирикоидов), то, казалось бы, одновременно с сирикоидами в юрское время должна существовать особая группа предков *Sericoidea*. О самих цефоидах, точнее, о единственном их семействе *Cephidae* речь не идет, поскольку цефиды связаны, насколько известно, с покрытосеменными растениями, остатки которых (как и остатки самих цефид) появляются впервые в отложениях нижнего мела (Вахрамеев, 1973). Однако совершенно неизвестно, обладали ли юрские сирикоиды теми специализациями, которые характеризуют современных представителей надсемейства. Из перечисленных выше признаков на палеонтологическом материале обычно видна только форма яйцеклада, но она не известна, например, для наиболее примитивных сирикоидов семейства *Gigasiricidae* (нижняя или средняя и верхняя юра Средней Азии и Южного Казахстана). Среди остатков *Gigasiricidae* лишь один принадлежит самке с сохранившимся яйцекладом, но это насекомое отпечаталось лежащим на спине, и строение яйцеклада определить не удастся. Если будущие находки покажут, что яйцеклад в этой группе был плоским, пиловидным, то *Gigasiricidae* можно будет рассматривать как наиболее вероятных предков *Sericoidea*.

Сирикоиды (рис. 61—71) достигают наибольшего разнообразия и обилия в позднеюрское время. В отложениях этого возраста в Каратау (Южный Казах-

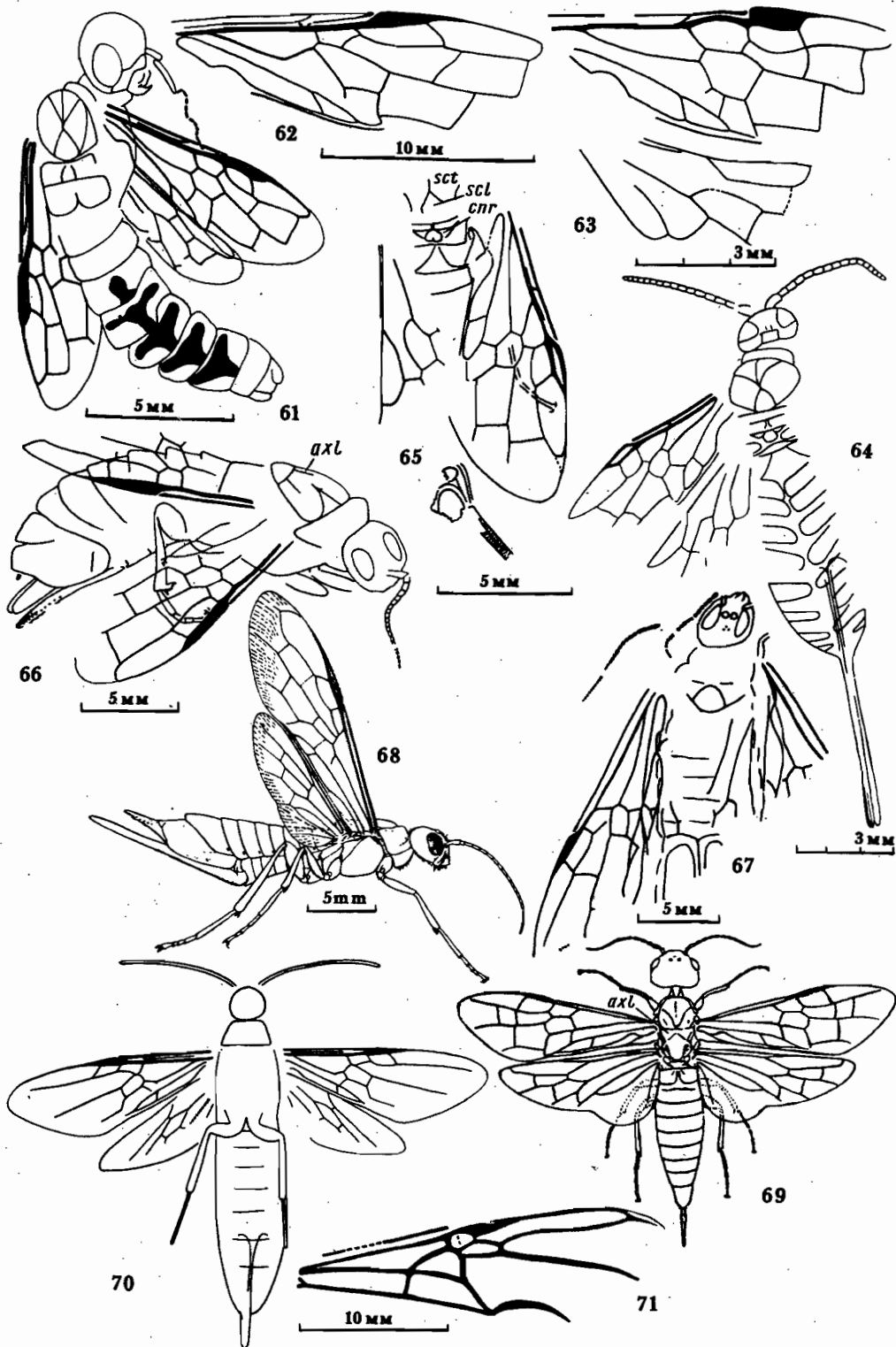


Рис. 61–71. Представители надсемейства Siricoidea

61 — *Protosirex xyelopterus* A. Rasn., в юра Южного Казахстана; Gigasiricidae; 62 — *Pararchexyela macroptera* A. Rasn., в юра Южного Казахстана; Pararchexyelidae; 63 — *Sepulca mirabilis* A. Rasn.; в юра Южного Казахстана; Sepulcidae; 64 — *Anaxyela gracilis* Mart., в юра Южного Казахстана; Анахелитиде; Анахелитинае; 65 — *Kempendaja jacutensis* A. Rasn.; н. мел Якутии; Ана-

xylidae, Kempendajinae, 66 — *Aulisca odontura* A. Rasn, в юра Южного Казахстана; Siricidae Auliscinae; 67 — *Sinosirex giganteus* Hong, н. мел Китая; Siricidae Sinosiricinae; 68 — *Sirex noctilio* F. соврем.; Siricidae Siricinae; 69 — *Xiphydria prolongata* (Geoffr.); соврем. Xiphydriidae; 70 — *Myrmicium schroeteri* (Germar.), в юра ФРГ; Myrmiciidae; 71 — *Europera berryi* Carp., эоцен США; Myrmiciidae (65, 71 — ориг. рис. по голотипу; 67 — по Hong, 1975, с дополнениями по фотографии голотипа; 68 — из Riek, 1970b; 69 — из Bouček, Padr, 1957; остальные из Расницына, 1969)

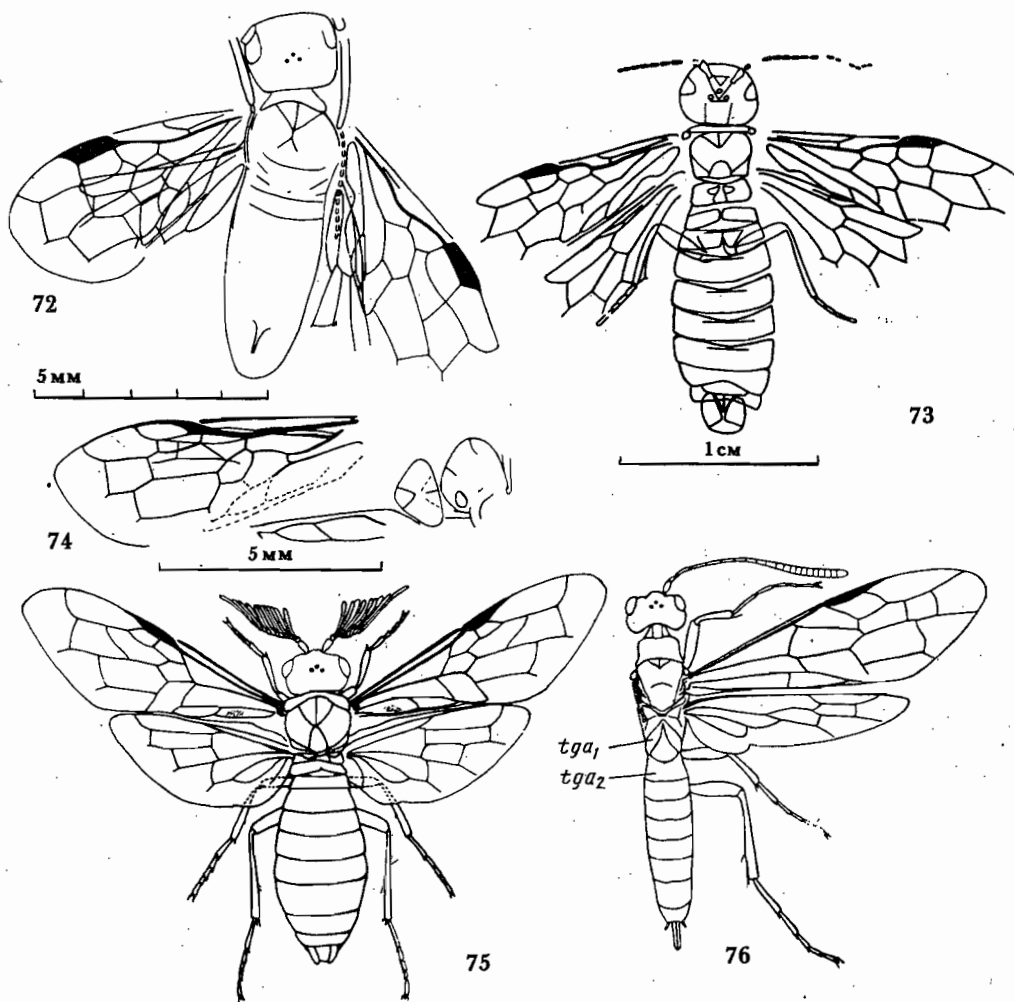
стан) найдены остатки представителей почти всех известных семейств Siricoidea (*Gigasiricidae*, *Anaxyelidae*, *Sepulcidae*, *Siricidae*, *Pararchexyelidae*). В приблизительно одновозрастных отложениях ФРГ и Англии найдено еще семейство *Myrmiciidae*¹. Отсутствуют только *Xiphydriidae*, семейство, почти не представленное в палеонтологических материалах (остатки, предположительно отнесенные к ксифидридам, обнаружены в новых сборах из Бон-Цагана, баррем—апт Монголии). Позднее сирикоиды становятся гораздо более редкими, играют подчиненную роль и в ископаемом состоянии попадают единично. В нижнем мелу найдены остатки *Siricidae*, *Anaxyelidae* и, предположительно, *Xiphydriidae*, в кайнозойских отложениях — *Siricidae* и *Myrmiciidae*, в современной фауне — *Siricidae*, *Xiphydriidae* и *Anaxyelidae*. Первые два семейства ныне широко распространены (особенно *Xiphydriidae*, обычные и в Южном полушарии, где *Siricidae* практически отсутствуют) и довольно разнообразны. *Anaxyelidae* представлены сейчас единственным видом *Syntexis libocedrii* Rohw. в Калифорнии.

Здесь необходимо дать некоторые дополнения к обзору 1969 г. Во-первых, оказалось, что один из раннемеловых представителей *Anaxyelidae*, *Kempendaja jacutensis* A. Rasn. (рис. 65), обладает некоторыми весьма примитивными признаками и заслуживает выделение в особое подсемейство *Kempendajinae* A. Rasnitsyn, subfam. nov. с диагнозом: щитик длинный с прямыми боковыми краями; сходящимися под острым углом; в переднем крыле развит продольный ствол SC, продолжающийся за SC₁ далеко вперед (как у *Pararchexyelidae*); в заднем крыле M+CuA ветвится дистальнее основания RS, а r-m расположена в дистальной трети ячейки r; ножны яйцеклада в основании резко отогнуты вниз.

Во-вторых, *Europera berryi* Carpenter, 1929 (рис. 71), из эоцена США (Puryear, штат Тенесси), описанная в качестве муравья, почти несомненно является вторым эоценовым представителем *Myrmiciidae* (первый — *Megapterites mirabilis* Cossk. из Борнеута в Англии, с которым *Europera* весьма сходна по жилкованию крыла).

Далее, описанное недавно семейство *Sinosiricidae* (Hong, 1975) с единственным видом *Sinosirex giganteus* Hong (рис. 67) из раннего мела Китая по жилкованию чрезвычайно сходно с сирицидами подсемейства *Siricinae* (исключая дистальную часть крыла, где отсутствует сильный гофр, характерный для сирицин, а радиальная ячейка замкнута на крае крыла). Строение тела *Sinosirex* значительно более примитивно, чем у сирицин, но не выходит по большинству признаков за пределы изменчивости сирицид в целом. Единственное серьезное отличие — отсутствие, согласно описанию, поперечного шва среднегруди. Если его действительно нет, то *Sinosiricidae* — не только самостоятельное, но и далекое от сирицид семейство, несмотря на необычайно высокий уровень сходства в жилковании и, возможно, в строении головы (судя по рис. 4 в цитированной работе, щеки *Sinosirex* несут глубокие борозды для вкладывания оснований антенн). Это кажется сравнительно маловероятным, тем более, что на фотографии просматривается структура, которая может быть интерпретирована как

¹ *Myrmiciidae* (= *Pseudosiricidae*) в объеме, принятом автором (Расницын, 1969), почти наверняка представляет собой сборную группу, объединенную признаками глубокой редукции жилкования. Они описаны преимущественно по изолированным крыльям, строение тела плохо известно даже у наиболее изученного *Myrmicium* (= *Pseudosirex*) *schroeteri* (Germar). Весьма вероятно, что новые находки заставят отнести многие, если не все отнесенные сюда роды к уже описанным семействам, (в первую очередь к *Siricidae*) в качестве их aberrантных представителей.



Р и с. 72–76. Представители Pamphilioidea и Cerphoidea

72 — *Prolya karatavica* A. Rasn., в. юра Южного Казахстана; Xyelidae; 73 — *Acantholyda carplani* (Cock.), в. олигоцен США; Pamphiliidae; 74 — *Parapamphilus confusus* A. Rasn., в. юра Южного Казахстана; Parapamphiliidae; 75 — *Megalodontes skornjakovi* (Freym.); соврем.; Megalodontidae; 76 — *Cerphus rugmaeus* (L.); соврем.; Cerphidae (72–74 — из Расницына, 1969; 75 — из Гуссаковского, 1935; 76 — из Bouček, Pádr, 1957)

поперечный шов. Включение *Sinosiricidae* в состав *Siricidae* на правах подсемейства кажется поэтому более оправданным, чем сохранение за ним ранга семейства.

Филогенетические отношения некоторых семейств *Siricoidea* (*Myrmiciidae*, *Serulcidae*, *Pararchexyelidae*) не ясны. Остальные семейства можно разделить на две группы — примитивные *Gigasiricidae* и *Anaxyelidae*, из которых вторые скорее всего являются потомками первых, и более продвинутые *Siricidae* и *Xiphodriidae*. Эти два семейства отошли, вероятно, общим стволом непосредственно от *Gigasiricidae* и дивергировали рано, вряд ли позже конца поздней юры.

Взаимоотношения семейств *Pamphilioidea* известны еще меньше, чем *Siricoidea*. Из четырех семейств этой группы (рис. 72–75) *Xyelidae* и *Pamphiliidae* более примитивны, но каждое из них обладает специализациями, не позволяющими легко вывести одно из другого. Правда, единственная апоморфия ксиелидид, редуц-

ция SC заднего крыла¹, установлена только для позднеюрских видов. Более древние могут быть ее лишены, и, если это подтвердится, они вполне могут претендовать на роль общего предка всех памфилиоидов. Paгарамphiliidae и Megalodontidae сильно изменены, и связи их друг с другом и с двумя первыми семействами установить не удается. Хуелыдыды и Pamphiliidae достоверно известны, начиная со средней или поздней юры (первое семейство — из ранней или средней юры Ферганы, поздней юры Каратау, средне- или верхнеюрского местонахождения Уда в Забайкалье; Pamphiliidae найдены только в Уде). Хуелыдыды обнаружены также в недавних сборах из монгольского нижнемелового (баррем—апт?) местонахождения Бон-Цаган (не описано); к этому же семейству, возможно, относится упоминавшаяся выше Sogutia из ранней юры Киргизии (местонахождение Согюты). Pamphillidae найдены, помимо юры, в эоцене (указание для балтийского янтаря, требующее подтверждения), в олигоцене США (Флориссант и Крид) и в миоцене Приморья (Ботчи); в современной фауне их распространение ограничено Голарктикой. Paгарамphiliidae описаны по единственному плохо сохранившемуся остатку из верхней юры Каратау; новые материалы по ним из мела Бон-Цагана еще ждут своего описания. Megalodontidae известны только в современной фауне Палеарктики (ископаемых остатков нет).

Цефоиды, как уже было сказано, представлены единственным семейством Cephidae (рис. 76) и известны уже из нижнемеловых отложений (неоком Забайкалья, баррем—апт? Монголии). Следующие по времени немногочисленные находки цефид относятся к эоцену и олигоцену. Современные цефиды распадаются на два подсемейства, из которых наиболее разнообразны и многочисленны Cephinae, распространенные в Голарктике. К цефидам относятся и все вымершие представители семейства. Подсемейство Athetocephinae известно по двум видам рода Athetocephus Benson с Мадагаскара. Биология их неизвестна.

Отличную от изложенной выше картину эволюции низших перепончатокрылых рисует Кёнигсман (Königsmann, 1977). К сожалению, эта работа появилась слишком поздно, чтобы можно было здесь провести ее детальный анализ. Основные отличия схемы Кёнигсмана от наших построений — отказ признать преемственность между Хуелыдыды и остальными перепончатокрылыми и отрицание связи между сирикоидами и цефоидами (Symphyta в узком смысле на его схеме образуют сестринскую группу к Cephioidea + Karatavitidae + Apocrita). Оба положения связаны между собой, так как только отрицание анцестральной природы ксиелид позволило сделать то же и для Symphyta s. str. по отношению к Cephioidea + Apocrita, хотя при этом Кёнигсману и пришлось объявить конвергенциями большое число признаков сходства между Cephidae и Siricoidea. Поскольку утверждение, что ксиелиды не могли быть предками других перепончатокрылых, по существу голословно, а альтернативные аргументы остаются непровергнутыми (см. введение), оба ключевых пункта схемы Кёнигсмана не могут быть приняты.

¹ Второй признак, ранее (Расницын, 1969) предполагавшийся апоморфным для Хуелыдыды (отсутствие дополнительной поперечной си— или хотя бы излома M + Cu на ее месте, как это характерно для Pamphiliidae) вполне может быть плейзиоморфным.

Часть III

ЭВОЛЮЦИЯ ВЫСШИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ (ПОДОТРЯД АРОСРИТА)

Глава I

ПРОИСХОЖДЕНИЕ АРОСРИТА

Проблема происхождения высших перепончатокрылых, вызвавшая продолжительную дискуссию (Handlirsch, 1906—1908; Теленга, 1952; Викторов, 1959; Малышев, 1959, 1966; Расницын, 1968а; Raspitsyn, 1971), решается с помощью палеонтологического материала (Расницын, 1975б). Наиболее важными здесь оказываются такие юрские группы, как Karatavidae и Ephialtitidae (Расницын, 1963, 1969, 1975а,б, а также табл. 3 и рис. 38 наст. работы). Karatavidae (рис. 77—78) до последнего времени рассматривались в составе Symphyta, так как по всем известным морфологическим признакам типичные представители семейства (виды рода Karatavites A. Rasn.) не обнаруживают принципиальных различий с другими низшими перепончатокрылыми, особенно цефоидами и сирикоидами. Правда, Karatavites обладает целым рядом признаков, характерных для апокрит (редукция аппарата фиксации сложенных крыльев, образованного ценхрами — кожистыми лопастинками заднеспинки и шероховатым полем в основании анальной ячейки переднего крыла; поперечный шов среднеспинки; некоторое сужение брюшка между двумя его первыми сегментами — первый шаг в образовании брюшного сочленения; слияние двух частей первого тергита брюшка в единую пластинку; игловидный яйцеклад), что и заставило в свое время предположить близость каратавитид к корням Аросрита (Расницын, 1969). Эти признаки встречаются и у тех или иных Symphyta, но не все вместе, а по одному-два в пределах каждой группы. В частности, редукция ценхров и шероховатого поля и резко усиленная подвижность сочленения двух первых сегментов брюшка характерны для цефид, поперечный шов среднеспинки — для ксифидриид и сирицид. Игловидный яйцеклад развит у всех или почти у всех сирикоилов; цельный первый тергит обычен у тентрединоидов.

Концентрация признаков, характерных для высших перепончатокрылых, но встречающихся иногда и у низших, сама по себе еще не позволяет отнести каратавитид к высшим перепончатокрылым. Но дело не только в этом сочетании признаков. Более существенно, что каратавитиды во многом сходны с Ephialtitidae, позднеюрским семейством с немногочисленными реликтами в раннем мелу (Монголия, Бон-Цаган; не описано). Принадлежность эфиалятитид к высшим перепончатокрылым уже несомненна, о чем говорит, во-первых, сходство общего облика разнообразных представителей эфиалятитид (рис. 79—82) с обликом паразитических перепончатокрылых (преимущественно Ichneumonidae, Braconidae и Stephanidae), во-вторых, характер их яйцеклада, свидетельствующий о паразитическом развитии¹. У многих эфиалятитид яйцеклад очень тонкий и длинный, иногда гораздо длиннее тела. Такой яйцеклад работает медленно и требует особо тонкого и точного управления; использование его оправданно лишь в случае, когда необходимо попасть в строго определенную точку в глубине плотного и притом однородного субстрата, т.е. для откладки яйца на жертву, обитающую глубоко в древесине. Насколько известно, помимо перепончатокрылых с такой биологией подобный яйцеклад встречается только у пермских равнокрылых архесцитинид, откладывавших яйца, вероятно, глубоко в стробилы голосеменных (Беккер-Мигдисова, 1972).

¹ Высшие перепончатокрылые здесь и далее именуется вслед за Г.А. Викторовым (1976) паразитами, а не паразитоидами, карниворидами и т.д., как это делают многие другие авторы.

Таблица 3

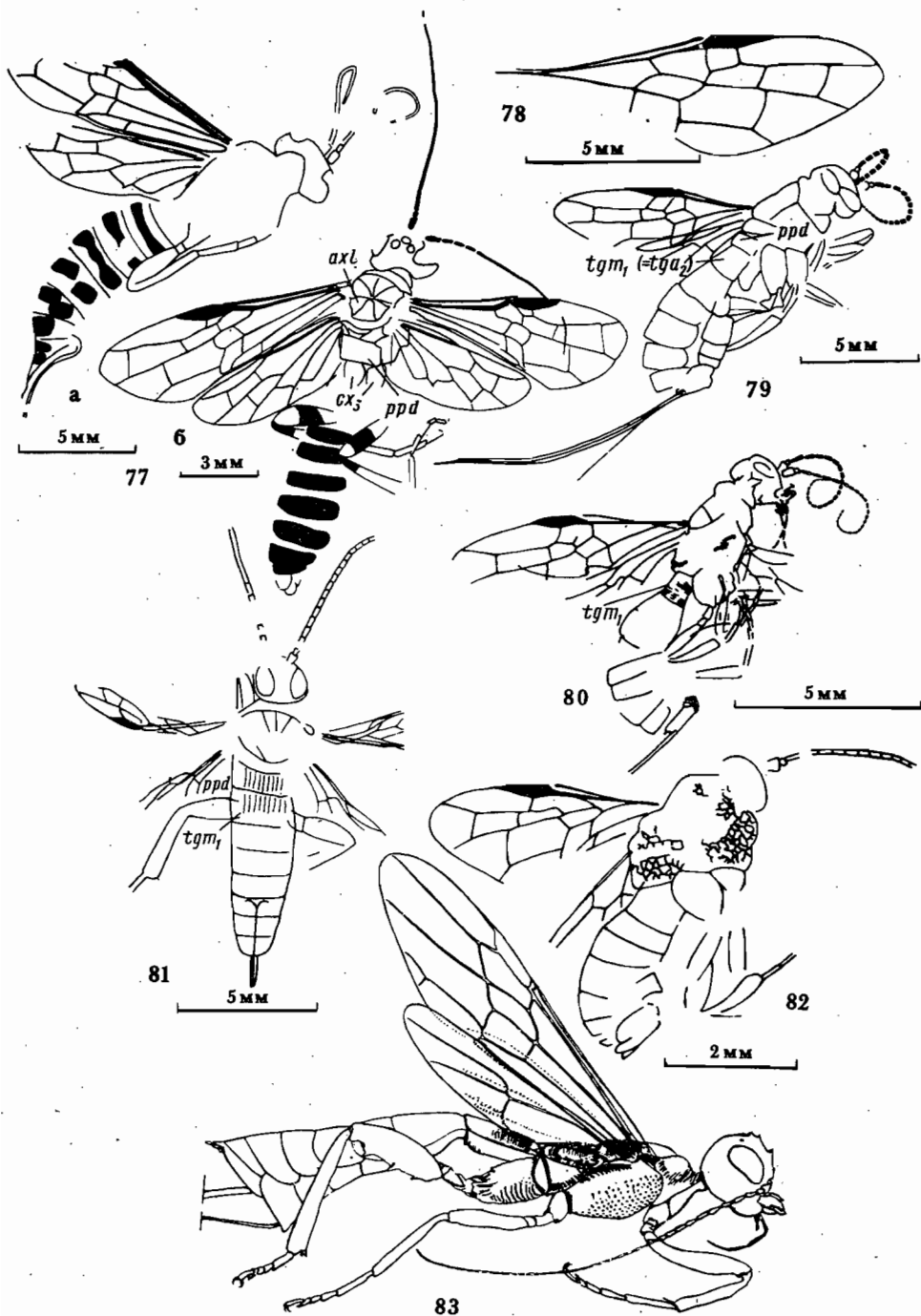
Система высших перепончатокрылых (подотряд Apocrita) принятая в работе

Ранг таксона	Название	Примечание
1	2	3
Подотряд	Apocrita	
Инфраотряд	Orussomorpha	
Надсемейство	Orussoidea	
Семейство	Paroryssidae	
Семейство	Orussidae	
Инфраотряд	Stephanomorpha	
Надсемейство	Stephanoidea	
Семейство	Karatavitidae	
Семейство	Ephialtitidae	
Семейство	Stephanidae	
Инфраотряд	Evaniomorpha	
Надсемейство	Ceraphronoidea	
Семейство	Megalyridae	
Семейство	Trigonalidae	
Семейство	Maimetshidae	
Семейство	Megaspilidae	
Семейство	Ceraphronidae	
Семейство	Stigmaphronidae	
Семейство	Ichneumonimidae	Положение в пределах Evaniomorpha не ясно
Надсемейство	Evanioidea	
Семейство	Praeaulacidae	
Семейство	Aulacidae	Включая Casteruptiidae Baissidae, Kotujellidae
Семейство	Cretevaniidae	
Семейство	Evaniidae	
Семейство	Anomopterellidae	Принадлежность к Evanioidea не доказана
Инфраотряд	?	Ichneumonomorpha или
Семейство	Karataidae	Vesptomorpha либо группа, близкая к их предку
Инфраотряд	Ichneumonomorpha	
Надсемейство	Ichneumonoidea	
Семейство	Ichneumonidae	Включая Pachylommatinae (=Hybrizontinae).
Семейство	Braconinae	Включая Aphidiinae
Надсемейство	Proctotrupeoidea	
Семейство	Mesoserphidae	
Семейство	Pelecinidae	Включая Pelecinopteridae
Семейство	Vanhorniidae	
Семейство	Heloridae	
Семейство	Roproniidae	
Надсемейство	Diaprioidea	
Семейство	Austroniidae	Включая Trupochalcidinae
Семейство	Monomachidae	
Семейство	Diapriidae	
Семейство	Platygastridae	
Семейство	Scelionidae	
Семейство	Serphitidae	Включая Mymarommatinae
Семейство	Mymaridae	
Надсемейство	Cynipoidea	
Семейство	Ibaliidae	Включая
Семейство	Figitidae	Liopterjinae, Mesocynipinae и Oberthurellinae
Семейство	Cynipidae	Включая Eucoilinae, Pycnostigmatinae, Charipinae
Надсемейство	Chalcidoidea	Включая только Cynipinae
Инфраотряд	Vesptomorpha	Подробнее не рассматривается
Надсемейство	Bethylonymoidea	
Семейство	Bethylonymidae	
Семейство	Aculeata	Группа нефиксированного ранга

Т а б л и ц а 3 (окончание)

1	2	3
Надсемейство	Chrysoidea	=Bethyloidea
Семейство	Plumariidae	Включая Heterogyna Nagy
Семейство	Sclerogibbidae	
Семейство	Dryinidae	
Семейство	Scölebythidae	
Семейство	Embolemidae	
Семейство	Bethylidae	
Семейство	Chrysididae	Включая Cleptidae и Loboscelidiinae
	Aculeata s. str.	Группа нефиксированного ранга
Семейство	Baissodidae	Систематическое положение не уточнено в интервале от архаичного семейства в составе Pompiloidea или Sphecoidea до особого надсемейства в корнях всех Aculeata s. str.
Надсемейство	Pompiloidea	
Семейство	Rhopalosomatidae	Включая Harpagocryptus Perk., Olixon Cam., et al.
Семейство	Pompilidae	Включая Ceropalinae
Надсемейство	Sphecoidea	
Семейство	Sphecidae	Включая ArchispheX Evans, AngarospheX A. Rasn., CretospheX A: Rasn.
Семейство	Apidae	= Apoidea auctorum
Надсемейство	Scolioidea	
Семейство	Sapygidae	Включая Fedtschenkiinae
Семейство	Scoliidae	
Семейство	Tiphiidae	
Семейство	Mutillidae	Включая Myrmosinae и Ticoptinae
Семейство	Bradynobaenidae	Включая Typhoctinae, Chyphotinae, Arterogyninae
Семейство	Falsiformicidae	Включая TaimyrispheX Evans
Семейство	Sierolomorphidae	
Надсемейство	Vespoidea	
Семейство	Masaridae	
Семейство	Eumenidae	
Семейство	Vespidae	
Надсемейство	Formicoidea	
Семейство	Formicidae	Включая Sphecomyrminae, Myrmeciinae, Pseudomyrmicinae и Dolichoderinae
Семейство	Myrmicidae	Включая Ponerinae, Cerapachyinae и условно — Dorylinae, Ectoninae и Leptanilinae

Эфиальтитиды отличаются от других апокрит, помимо полного жилкования, более или менее сидячим брюшком; характерное для высших перепончатокрылых узкое и очень подвижное сочленение между двумя первыми сегментами брюшка у них еще не развито, хотя тенденция к его образованию прослеживается вполне отчетливо. Наиболее продвинутые в этом отношении эфиальтитиды (см. рис. 80) несущественно отличаются от более примитивных представителей Stephanidae (рис. 83), ближайших своих родственников среди современных Apoсrita, тогда как другие еще настолько сходны с Symphyta, что один из видов Symphytopteris A. Rasn. был даже описан (по отпечатку со смятыми крыльями) среди сирикоидов (см. рис. 81). Таким образом, самые примитивные из несомненных апокрит по наиболее важному морфологическому признаку практически не отличаются от Karatavites, а какова биология последнего, был ли он паразитом или ксилофагом, неизвестно. Фактически Karatavites и эфиальтитиды различаются только в деталях жилкования передних крыльев, но Proapocritus A. Rasn. (см. рис. 78) из ранней или средней юры Ферганы (Сай Сагул), условно отнесенный к Karatavitidae, почти нацело закрывает и этот гиатус (Расницын, 1975а, б). Каратавитиды оказываются гораздо более близкими к эфиальтитидам, чем к любой другой известной группе перепончатокрылых, и за-



Р и с. 77–83. Представители надсемейства Stephanoidea, семейства Karatavitidae (77–78), Ephialtitidae (79–82), Stephanidae (83)

77 — *Karatavites angustus* A. Rasn., в. юра Южного Казахстана, а — самка, б — самец; 78 — *Proarocritus praecursor* A. Rasn., н.-ср. юра Ферганы; 79 — *Stephanogaster magna* A. Rasn., в. юра Южного Казахстана; 80 — *S. longipalpa* A. Rasn., в. юра Южного Казахстана; 81 — *Symphyopterus dubius* (A. Rasn.), в. юра Южного Казахстана; 82 — *Microepialtites minor* A. Rasn., в. юра Южного Казахстана; 83 — *Schlettererius cinctipes* (Cress.); соврем. (77а — из Расницына, 1969; 77б — из Расницына 1975б; 83 — из Townes, 1949, остальные — из Расницына, 1975а)

служивают объединения с ними не только в одном подотряде, но и в одном надсемействе *Stephanoidea*.

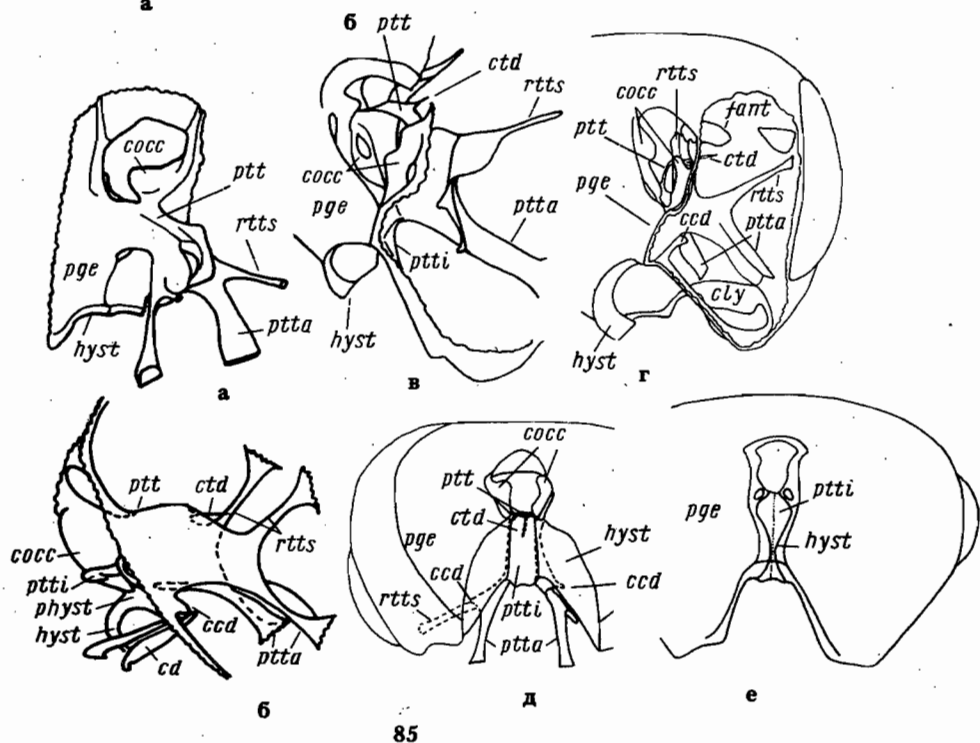
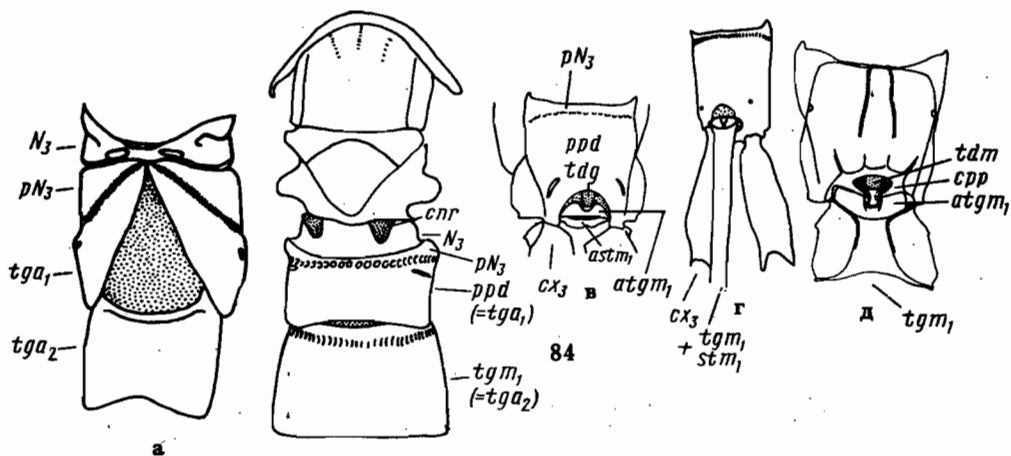
Каратавитиды морфологически примитивнее других апокрит и в палеонтологической летописи появляются приблизительно одновременно с наиболее древними из них (*Cleistogaster* A. Rasn. из *Megalyridae* *Cleistogastrinae* и *Paraulacus* Ping из *Mesoserphidae*) в ранне- или среднеюрское время. Скорее всего, каратавитиды были прямыми предками всех остальных *Aprocrita* (точнее, тех насекомых, которых сейчас включают в этот подотряд; смысл оговорки будет виден из дальнейшего обсуждения). Проблема происхождения подотряда сводится, таким образом, к вопросу о предках каратавитид.

Предполагавшаяся ранее (Расницын, 1963, 1968а, 1969) филогенетическая связь каратавитид (и с ними всех апокрит) непосредственно с сирикоидами сейчас вызывает сомнение (Расницын, 1975б). *Karatavidae* и *Ephialtitidae* известны только по ископаемым остаткам и притом не идеальной сохранности (отпечатки на сланцах Каратау и Сай-Сагула позволяют рассмотреть гораздо меньше деталей, чем это возможно не только для инклюзов в ископаемых смолах, но и для отпечатков из некоторых других, особенно забайкальских местонахождений). Поэтому в анализ необходимо включить других, в частности современных представителей примитивных апокрит, в первую очередь *Stephanidae* (группа наиболее близкая к *Ephialtitidae*). Кроме того, необходимо учесть признаки *Cephoidea* и *Orussoidea*. Первые из них многими авторами сближались с *Aprocrita* (Bischoff, 1927; Ross, 1937; Малышев, 1959, 1966; Oeser, 1961), однако против этого были выдвинуты возражения (Расницын, 1968а), основанные преимущественно на признаках морфологической специализации цефид и на отсутствии у них игловидного яйцеклада и поперечного шва среднеспинки, характерных для сирикоидов и высших перепончатокрылых. *Orussoidea* сходны с *Aprocrita* по такому важному признаку, как паразитическое развитие, и по некоторым особенностям их морфологии (см. ниже), однако широко сидячее брюшко и развитый аппарат фиксации сложенных крыльев препятствовали сближению оруссоидов с апокритами (Börner, 1919).

Среди признаков, сближающих три рассматриваемые группы и противопоставляющих их сирикоидам, можно указать прежде всего тенденцию усиления подвижности сочленения двух передних сегментов брюшка (рис. 84). Для апокрит и цефид факт подвижности сочленения хорошо известен (у каратавитид подвижность его доказывается наличием перетяжки между этими сегментами). У оруссид движения второго сегмента относительно первого не столь свободны, но, судя по положению борозды на втором тергите, определяющей амплитуду этих движений, они гораздо более сильные, чем между вторым и третьим тергитом, не говоря уже о сочленении между первым тергитом и заднеспинкой. Неподвижность последнего сочленения обусловлена срастанием заднего отдела постнотума заднегруды, отогнутого вниз (в полость тела) и образующего третью фрагму, с передним краем первого брюшного сегмента. Другой причиной, препятствующей усилению подвижности брюшка за счет сочленения его с заднегрудью, является сильное развитие (особенно у *Siricoidea*, *Cephoidea*, *Orussoidea* и *Aprocrita*) второй (среднегрудной) фрагмы. Фрагма занимает у них значительную часть полости заднегруды, не оставляя здесь места для развития сильной мускулатуры, двигающей брюшко.

Еще один признак, сближающий три группы — строение тенториума (для каратавитид, как и для других вымерших групп, строение эндоскелета головы неизвестно). У большинства симфит тенториальный мост плоский, расположенный на одном уровне с основанием передних ножек тенториума; у сирикоидов, цефид, оруссид и высших перепончатокрылых основания передних ножек опущены вниз по сравнению с мостом (рис. 85). При этом у цефид на переднем крае тенториального моста появляется медиальный отросток — корпотендон¹, сохраняющийся и у оруссид и апокрит. Наконец, в двух последних группах мост сужается (у оруссид еще слабо) и, изгибаясь П-образно, приподнимается над остальными частями тенториума.

¹ Отсутствует у *Syrista* Knw., но это, вероятно, вторичное явление.



Р и с. 84. Область брюшного сочленения *Syrista* (а), *Orussidae* (б), *Stephanidae* (в, г) и *Ichneumonidae* (д):

а — *Syrista parreyssi* (Spin.), б — *Orussus abietinus* Scop, в — *Schlettererius cinctipes* (Cress.), г — *Foenatorus turcomanorum* Sem., д — *Scambus* sp. (все соврем. в, д — из Расницына, 19756, остальные ориг.)

Р и с. 85. Тенториум и задняя стенка головной капсулы

а — *Urocerus gigas* L., *Siricidae*, б — *Cephus pigmaeus* L., *Cephidae*, в — *Orussus abietinus* Scop., *Orussidae*, г — *Rhyssa* sp., *Ichneumonidae*, д — *Helcon* sp., *Braconidae*, е — *Diplolepis* sp., *Cynipidae* (а-б — ориг., в-е — из Расницына, 19756)

Для сирикоидов характерна SC переднего крыла хотя бы в виде поперечной в костальном поле (известны формы, совсем лишенные ее, но нет ни одного семейства, где они доминируют). В трех других обсуждаемых группах SC отсутствует полностью. Для тех же трех групп характерна специфическая тенденция редукции поперечной 1r-rs переднего крыла, причем во всех случаях, где это удается проследить, редукция начинается с конца жилки, прилегающего к птеростигме.

Оруссиды сходны с апокритами биологически (паразиты насекомых, первично — ксилофагов) и по ряду морфологических признаков. Как уже упоминалось, тенториальный мост у них изогнут П-образно. Головная капсула в обеих группах (у *Aprocrita* первично) с постгенами, сомкнутыми по средней линии между затылочным и ротовым отверстиями (рис. 85в-г). У большинства симфит головная капсула в этом месте незамкнутая или замкнута вторичной пластинкой, по-видимому, тенториального происхождения, либо сомкнутыми гипостомами. Лишь у *Siricidae* и, судя по данным Росса (Ross, 1937), у *Anaxyelidae* *Syntexinae* гипостома вытеснены сомкнутыми постгенами (подробнее см. Расницын, 1969), как у *Orussoidea* и *Aprocrita*. Но, по крайней мере, у сирицид гребни, продолжающие задние ножки тенториума вниз, при этом укорочены и не смыкаются (рис. 85а). Напротив, у оруссид и апокрит они, как обычно, следуют границе между гипостомами и постгенами и в месте смыкания постген сливаются, образуя непарный гребень; далее, направляясь к сочленовным мышцелкам максилл, они вновь расходятся, ограничивая треугольную площадку (рис. 85в-г). Следы образования этой площадки за счет слияния склеритов (гипостом) отсутствуют, что делает более вероятной ее гомологию нижнему (вторичному) тенториальному мосту.

Первый тергит у оруссид цельный и соединен с постнотумом заднегруди встык. То же самое свойственно апокритам, тогда как у симфит, иных, чем оруссиды, тергит расщеплен вдоль (непарный только у некоторых тентрединоидов) и соединен с подогнутой вниз вершиной постнотума, так что между сегментами образуется поперечная щель. Расчленение среднеспинки оруссид (рис. 83б) существенно не отличается от широко распространенного у *Aprocrita* и, возможно, исходного для них типа расчленения: помимо обычного для *Symphyla* набора швов, присутствуют не только поперечный, развитый также у *Siricidae* и *Xiphidriidae*, но и дополнительные (боковые) продольные швы¹. Расчленение среднеспинки *Parorossoidea* неизвестно.

Своеобразное строение головы оруссид во многом очень похоже на то, что характерно для *Stephanidae* — одной из самых примитивных групп современных апокрит (венец шипов на темени, необычная форма мандибул; рис. 83, 88). Это сходство явно не унаследовано от общего предка, а приобретено независимо, параллельно. Тем не менее его следует принимать во внимание, поскольку параллелизмы, указывая на сходство эволюционных тенденций и, следовательно, на наличие какой-то общей основы для их реализации, тоже свидетельствуют о вероятной близости объединяемых ими групп. Правда, эти свидетельства менее надежны, и ими приходится оперировать с большой осторожностью.

Большое число общих признаков *Cephoidea*, *Orussoidea* и *Aprocrita* заставляет предположить единство их происхождения. Правда, две последние группы обнаруживают признаки, общие с сирикоидами, но отсутствующие у цефид, а именно игловидный яйцеклад, поперечный шов среднеспинки и сомкнутые (первично) постгены; кроме того, у оруссид, как и у сирикоидов, сохраняется аппарат фиксации сложенных крыльев, редуцированный у цефид и апокрит. Если цефиды, оруссоиды и апокриты действительно образуют монофилетическую группу, то игловидный яйцеклад и соединение постген у *Orussoidea* + *Aprocrita* должны были возникнуть независимо от сирикоидов. Одновременно это означает независимую редукцию фиксирующего аппарата крыльев у *Cephoidea* и *Aprocrita*. Для двух последних признаков параллельное их развитие почти несомненно. Действительно, в противном случае, предположив унаследованный характер сомкнутых постген, пришлось бы сблизить апокрит и оруссоидов непосредственно с сирикоидами, противопоставив последних не только цефидам, но и ксифидридам, что крайне мало вероятно. Если же принять однократную редукцию ценхров и шероховатого поля переднего крыла, то высших перепончатокрылых придется сблизить с цефидами и противопоставить их оруссоидам, которые по большинству признаков обнаруживают с ними гораздо большее сходство, чем цефиды (см. выше).

¹ Многие авторы, работающие с высшими перепончатокрылыми, особенно с жалоносными, именуют эти швы парасидальными, а гомологи парасид низших перепончатокрылых обозначают как нотаули.

Предположение об унаследованности сходства оруссоидов и апокрит с сирикоидами по признаку игловидного яйцеклада не встречает столь очевидных препятствий, однако оно значительно увеличивает число параллелизмов, поскольку таковы оказываются все признаки, общие для двух групп и для цефид. При этом нужно учитывать, что переход от плоского яйцеклада к игловидному у *Symphyta* заведомо осуществлялся неоднократно (по крайней мере, дважды в пределах рода *Xyela Dalm.*, *Xyelidae*; Расницын, 1965б). Все это делает более вероятной гипотезу о филогенетическом единстве *Cephoidea*, *Orussoidea* и *Apoqrta*.

Три обсуждаемые группы обладают значительным сходством с сирикоидами, и не вызывает сомнения, что их общий предок был по меньшей мере близок к примитивным *Siricoidea* типа *Gigasiricidae*. Своеобразное строение антенн гигасирицид (см. рис. 61), унаследованное ими от ксиелид, не доказывает обратного, поскольку преобразование гетерономных "ксиелидных" антенн в гомономные происходило параллельно и часто разными способами во всех основных стволах *Symphyta* (Расницын, 1969).

Общий предок *Cephoidea*, *Orussoidea* и *Apoqrta* обладал, по-видимому, следующим сочетанием признаков из числа обсуждавшихся выше: общий габитус сходный с таковым примитивных сирикоидов, мост тенториума с корпотендоном, расчленение среднеспинки, как у цефид (без поперечного и боковых продольных швов), аппарат фиксации крыльев развит, подвижность сочленения между первыми тергитами брюшка повышена; яйцеклад плоский, пиловидный. Головная капсула могла быть замкнута, как у цефид (рис. 85б), одновременно двумя мостами — наружным гипостомальным и скрытым под ним нижним тенториальным¹: слияние оснований передних ножек тенториума, описанное выше для оруссид и апокрит, вероятно, представляет собой рудимент нижнего тенториального моста.

Насекомое, обладающее перечисленными признаками, конечно, нельзя ни отнести к *Orussoidea*, ни включить в *Apoqrta*. Оно сильно отличается и от цефид, но последнее — единственное известное нам, хотя в действительности, вероятно, не единственное семейство *Cephoidea*. *A priori* трудно быть уверенным, что этого предка, когда мы его обнаружим, нельзя будет ввести в надсемейство *Cephoidea*, но такой исход кажется все же менее вероятным.

Теперь остается решить вопрос о положении оруссоидов: следует ли их, подобно цефоидам, оставить среди низших перепончатокрылых, где они сейчас и пребывают, или же их можно отнести к высшим. Решение зависит от того, какова была последовательность дивергенций: если от общего ствола первыми отделились цефоиды, а уже затем разошлись оруссоиды и апокриты, объединение двух последних групп верно. Если же первыми отделились оруссоиды или апокриты, такое объединение приведет к созданию полифилетического таксона, от чего без крайней необходимости лучше воздерживаться².

Обратившись к конкретному распределению признаков, можно видеть, что последний вариант последовательности дивергенций наименее вероятен. Он предполагает более тесное родство между оруссоидами и цефидами, чем каждой из этих групп и *Apoqrta*, в то время как признаки, объединяющие и противопоставляющие их апокритам, по-видимому отсутствуют. Остаются два первых варианта, одному из которых (раннее обособление оруссоидов) соответствует предположение, что они независимо от апокрит перешли к паразитизму, приобрели игловидный яйцеклад, сходное строение тенториума и задней стенки головы, практически одинаковое расчленение среднеспинки и цельный первый тергит брюшка, соединенный встык с заднеспинкой. Второй вариант — более раннее отхождение *Cephoidea* — позволяет считать сходство по перечисленным признакам унаследованным, но требует признать параллельными изменения, приведшие обе группы к редукции механизма фиксации крыльев в покое. Хотя других примеров независимой редукции этого

¹ Ранее (Расницын, 1969, с. 84) эти два моста были ошибочно приняты за один.

² Отношение автора к проблеме полифилетического таксона изложено в работе Пономаренко, Расницын, 1971.

аппарата у перепончатокрылых не отмечено, все же последний вариант кажется предпочтительным, так как в этом случае число параллелизмов оказывается намного меньшим. Кроме того, он позволяет включить оруссоидов в апокрит и тем самым сделать эту группу резко очерченной биологически. Поэтому далее мы рассматриваем Orussoidea в составе Apocrita, выделяя их в особый инфраотряд Orussomorpha A. Rasnitsyn, infraordo nov.

Основываясь на изложенных выше соображениях, можно сформулировать следующую гипотезу происхождения высших перепончатокрылых.

Эволюционный ствол Cephidae + Apocrita s.l. отходит, по-видимому, от примитивных Siricoidea, сходных с Gigasiricidae, или прямо от них (если яйцеклад гигапсирицид был пиловидным). Его обособление сопровождалось определенными изменениями морфологии имаго, коснувшимися строения тенториума, взаимоотношений заднеспинки и двух первых сегментов брюшка, и жилкования крыльев, а также строения антенн (см. выше). Функциональный смысл первого и последнего морфологического изменения неясен, остальные в той или иной мере связаны, по-видимому, с совершенствованием полета.

Сложнее вопрос с биологией и морфологией личинки. Современные сирикоиды поселяются преимущественно в мертвой древесине, свободной от грибного мицелия, и сами заражают ее симбиотическими грибами; последнее установлено для Siricidae и Xiphydriidae (Benson, 1950), но кажется вероятным и для Anaxyelidae: по данным Миддлкауфа (Middlekauff, 1964), Syntexis libocedrii Rohw. поселяется на стволах Libocedrus decurrens Torr. вскоре после гибели дерева от огня, т.е. не ожидая естественного грибного заражения древесины. Для большинства юрских сирикоидов, по крайней мере тех, у кого известен сильный игловидный яйцеклад (Siricidae, Anaxyelidae, Myrmiciidae) можно предполагать сходный способ развития на стволах голосеменных растений, скорее всего беннетитов и саговников или брахифильных хвойных; на связь с ними указывает параллелизм в географическом распространении (подобно сирикоидам, эти растения были обильно представлены в Индоевропейской палеофлористической области, а в Сибирской встречались весьма редко, см. Вахрамеев и др., 1970).

Цефиды в отличие от сирикоидов развиваются в живых покрытосеменных растениях, первично в деревянистых ветвях и побегах. Сходным образом развиваются, как мы видели, некоторые Xyelinae (Pteroneura) — в живых побегах, правда, голосеменных растений. Большинство ксиелид, равно как и цефиды, обладают плоским, пиловидным яйцекладом, приспособленным для откладки яиц в живые ткани растений; плоский яйцеклад предполагается и для предков Cephidae + Apocrita. Все эти факты можно расценить как указание на то, что многие черты развития примитивных цефид унаследованы ими еще от тех ксиелид, которые были предками сирикоморф (развитие среди живых тканей растений, но, конечно, не покрытосеменных, как у Cephidae, а голосеменных).

Морфологически личинки многих цефид (см. рис. 58) представляются очень примитивными, мало редуцированными для эндофитных личинок. Поэтому можно думать, что предки этого семейства, как близкие, так и достаточно далекие (вплоть до наиболее примитивных сирикоидов) обладали сходными личинками, и что в этом ряду морфологическая эволюция личинок была довольно слабой.

Итак, гипотетическая группа предков Apocrita и Cephidae по морфологии и биологии личинок была сходна с цефидами (исключая, конечно, таксономическую принадлежность кормовых растений, хотя развитие в живой древесине предков покрытосеменных отнюдь не исключено); имаго габитуально были, вероятно, сходны с примитивными сирикоидами, но отличались от них некоторыми деталями морфологии (см. выше). Эта группа появилась, скорее всего, в раннеюрское время и существовала по крайней мере до начала мела, поскольку более раннее возникновение Cephidae, связанных с покрытосеменными растениями, мало вероятно. Становление цефид сопровождалось сменой кормового растения (переход на покрытосеменные) и значительными изменениями морфологии взрослых насекомых (Расницын, 1969). Изменился и общий облик цефид, ставших стройными узкокрылыми насекомыми со сдвинутым с боков и очень подвижным брюшком.

Высшие перепончатокрылые возникли как паразитическая группа, обладающая, подобно более продвинутым сирикоидам, игловидным яйцекладом и еще сильнее, чем у них, редуцированными (ювенилизированными) личинками. Примитивные апокриты развиваются чаще всего на личинках насекомых-ксилофагов; возможно, что это первичная их особенность. В таком случае хозяевами им служили скорее всего личинки сирикоидов, других насекомых, в частности жуков, достоверно развивавшихся в плотной, не переработанной грибами древесине, в юрское время еще почти не было (см. Пономаренко, 1977б). Однако возможен и другой вариант. Дело в том, что *Karatavites* мог паразитировать, по-видимому, только на насекомых-подкорниках, либо обитателях тонких ветвей или стеблей, поскольку обладал коротким яйцекладом и сравнительно небольшими висками (т.е. слабо развитой жевательной мускулатурой, крепящейся к вискам); что не характерно для перепончатокрылых, развивающихся в глубине плотной древесины. Те же признаки характерны и для нескольких родов *Ephialtitidae* (*Symphytopterus* A. Rasn., рис. 81, *Micrephialtites* A. Rasn., рис. 82, *Symphygaster* A. Rasn., *Karataviola* A. Rasn., *Trigonalopterus* A. Rasn.; Расницын, 1975а). Эта группа родов достаточно единая для ее выделения в особое подсемейство *Symphytopterinae* A. Rasnitsyn, subfam. nov. (отличия от номинального подсемейства *Ephialtitinae* A. Rasn., включающего все остальные описанные роды эфялтитид — короткий яйцеклад и дистальное положение си-а в переднем крыле). *Symphytopterinae* обладают как плезиоморфными, так и апоморфными признаками по сравнению с *Ephialtitinae*: у них более примитивно положение поперечной си-а, но направление основания RS дальше от исходного, чем у некоторых эфялтитид (*Stephanogaster* A. Rasn., см. рис. 79–80). Поэтому неясно, какая из двух групп морфологически и биологически ближе к предку.

Для решения вопроса об исходном образе жизни апокрит необходимы, прежде всего, сведения о строении тела *Proarocritus* или подобных ему форм, а также находки эфялтитид, более примитивных, чем известные нам. Однако основной вывод о паразитировании первых апокрит на личинках ксилофагов можно сделать уже сейчас.

Переход личинок перепончатокрылых к паразитизму был возможен лишь при совместном их обитании с будущими жертвами, например через хищничество, при случайных встречах личинок (Теленга, 1952; Расницын, 1968а, 1969; Тобиас, 1975а); отчетливые следы такого поведения сохраняются у оруссид, личинки которых активно отыскивают свои жертвы в их ходах (Powell, Turner, 1975). Отсюда следует, параллельный и приблизительно одновременный переход сирикоидов и предков апокрит с живой древесины на мертвую (или отмирающую). При этом трудность усвоения новой пищи стимулировала появление симбиоза с грибами — у сирикоидов, и переход к паразитизму — у *Arocrita*. Переход обеих групп в новую среду обитания мог быть вызван одним и тем же фактором, например совершенствованием защитных реакций растения-хозяина, либо вымиранием или хотя бы сокращением численности хозяина, лишённого таких реакций. Конкурентное вытеснение из живых растительных тканей какими-то другими насекомыми менее вероятно — по не вполне понятным причинам численность организмов, питающихся живыми частями растений (кроме семян), в естественных условиях редко достигает уровня, достаточного для появления пищевой конкуренции (Van Valen, 1973).

Переход к развитию в плотной древесине вызвал у высших перепончатокрылых и у сирикоидов ряд сходных изменений — превращение плоского яйцеклада в игловидный и усиление мышц мандибул, обеспечивающее выход взрослого насекомого из древесины и внешне проявляющееся в гипертрофии висков. Аналогичными были и некоторые способы совершенствования механизма полета (появление поперечного шва облегчающего изгибание среднегруди под действием не прямых летательных мышц), однако в остальном направления морфологической эволюции, не говоря уже о биологической, у апокрит и сирикоидов были различными. Пожалуй, наиболее важная после паразитизма особенность апокрит — устойчивая тенденция, направленная на совершенствование аппарата, обеспечивающего подвижность брюшка.

РАННЯЯ ЭВОЛЮЦИЯ АРОСРИТА

Среди высших перепончатокрылых наиболее обособлен инфраотряд *Orussomorpha* с двумя семействами *Paroryssidae* (рис. 86) и *Orussidae* (рис. 87–88). Первое семейство известно по многочисленным и разнообразным остаткам из верхнеюрских отложений хребта Каратау (Расницын, 1968б, 1969). Кроме того, оруссоид, промежуточный между двумя семействами, но более близкий, по-видимому, к парориссидам, недавно обнаружен в раннем мелу Монголии (Бон-Цаган); он еще не описан. Морфологически сильно измененные (особенно строение головы, ног и яйцеклада; Расницын, 1969) оруссиды появились не позднее начала позднего мела. Сейчас они распространены всесветно, но встречаются редко и представлены немногими родами и видами. Эта реликтовая группа почти несомненно произошла непосредственно от парориссид. Экологически оруссиды — паразиты личинок насекомых ксилобионтов, причем современные развиваются на златках и рогахвостах (Burke, 1917; Rawlings, 1957). Большинство юрских *Paroryssidae*, судя по их малым размерам и сравнительно короткому яйцекладу, паразитировали, вероятно, на насекомых-подкорниках или обитателях тонких побегов. Оруссиды, по крайней мере более крупные их представители, отыскивают своих хозяев в глубине стволов деревьев. Относительно крупные размеры многих современных оруссид (до 1 см и более), по-видимому, вторичны, о чем свидетельствует не только миниатюрность их вероятных предков — парориссид, но и глубокая редукция жилкования, обычно связанная с измельчанием насекомых и, как правило, сохраняющаяся при вторичном увеличении размеров (подробнее об этом см. Расницын, 1969).

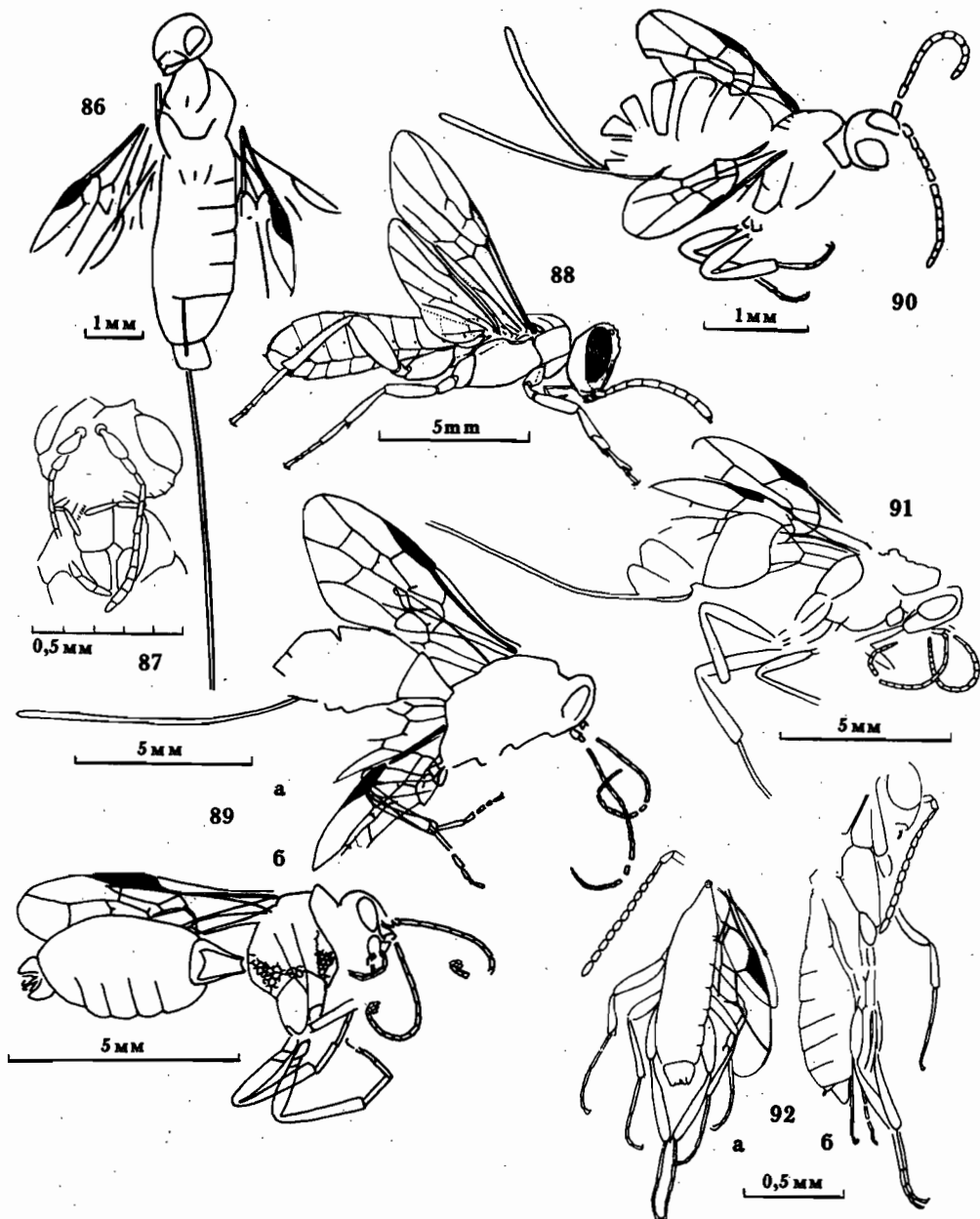
Основная масса высших перепончатокрылых образует единую монофилетическую группу, обособившуюся от общего предка с оруссидами, по-видимому, до среднеюрской эпохи. В основании этого ствола стоят каратавитиды, причем *Proarocritus* образует переход от них к эфальтитидам — семейству, с которого, по существу, и начинается адаптивная радиация высших перепончатокрылых. Выделение этой филогенетической линии и в значительной мере ее дальнейшая эволюция характеризуются в первую очередь тремя довольно устойчивыми тенденциями. Одна из них — совершенствование полета, вызвавшее перестройку жилкования (дистальный сдвиг основания RS , редукция A_2) и сужение крыльев, особенно заднего (за счет югальной лопасти), позволившее отказаться от фиксации крыльев в положении покоя. Редукция аппарата фиксации крыльев значительно сократила время, необходимое на подготовку к полету: во-первых, отпала необходимость в движениях, освобождающих крылья от сцепления с ценхрами, во-вторых появилась возможность изменить само положение покоя. У очень многих апокрыт крылья в покое не сложены плоско одно на другом, а подняты вверх и не касаются друг друга, так что движения крыльев при взлете становятся более свободными.

Вторая тенденция, характерная для эволюции потомков каратавитид — повышение подвижности брюшка, в значительной мере связанная, по-видимому, с третьим направлением эволюции — изменением и совершенствованием отношений паразита со своими хозяевами. Однако эта связь недостаточно ясна. Как будет видно из дальнейшего, повышение подвижности брюшка достигается разными способами, причем и направление изменений, и достигнутый уровень подвижности сочленения не обнаруживают ясной корреляции с особенностями жертвы и со способами ее заражения. Так, целый ряд шагов в совершенствовании брюшного сочленения, сделанный стефаноморфами, не сопровождался, по-видимому, заметными изменениями способа поражения личинок хозяина. По крайней мере крупные эфальтитиды заражали личинок насекомых, живущих в глубине древесины; то же самое делают и современные стефаниды. Однако у *Stephanogaster magna* A. Raŕn., например, брюшное сочленение было еще очень широким и малоподвижным (см. рис. 79), а у *Foenatorpus Smith*, одного из самых специализированных родов *Stephanidae*, оно уже весьма узкое и подвижное (см. рис. 84г). Более того, заднее проподоальное отверстие

Foenatorpus обособлено от задних тазиковых впадин, что обычно характерно для значительно более поздних этапов эволюции апокрит. Впрочем, эти изменения нельзя считать действительно кардинальными, и вполне возможно, что здесь мы имеем дело с явлением, по-видимому, распространенным в эволюции: медленным приближением к оптимуму в пределах устойчивой системы взаимодействий. Сложнее ситуация с наиболее совершенным типом брюшного сочленения, достигнутым инфраотрядами *Ichneumonomorpha* и *Vespomorpha* (см. рис. 84д; подробнее см. ниже, а также Расницын, 1975б). Для веспоморф, перешедших к заражению добычи, вероятно, более или менее подвижной, в условиях непосредственного контакта с нею в тесных пространствах скважин субстрата, необходимость резкого усиления подвижности брюшка вполне очевидна. Однако тот же способ сочленения развит и у ихнемономорф, многие и притом наиболее примитивные представители которых (примитивные *Ichneumonidae* и *Braconidae*, наиболее архаичные проктотрупоиды из юрского семейства *Mesoserphidae*) паразитируют на личинках ксилофагов, подобно *Ephialtitidae*. Можно, конечно, предположить, что и первичные ихневономорфы обладали коротким яйцекладом и паразитировали на подвижных открытоживущих насекомых, а развитие на ксилобионтах — хотя и древняя, но вторичная особенность их потомков. Все же это кажется менее вероятным, так как, во-первых, *Ephialtitidae* *Symphlyopterinae*, обладающие коротким яйцекладом и связанные, вероятно, с открытоживущими насекомыми, отнюдь не опережают эфялтитин в усилении подвижности брюшка; во-вторых, известен еще один пример совершенствования брюшного сочленения, осуществленный независимо и совершенно по-иному (перемещением сочленовного отверстия далеко вверх по проподоуму; рис. 89—99) другой группой паразитов ксилобионтов — эваноидами семейства *Praeaulacidae* (Расницын, 1972а). Таким образом, функциональные причины конкретных способов усиления подвижности брюшка еще далеко не ясны.

Здесь необходимо остановиться на терминологических проблемах, связанных с положением брюшного сочленения на границе первого и второго брюшного сегментов. Еще с тех времен, когда гомология проподоума первому брюшному сегменту не была известна, в литературе по высшим перепончатокрылым широко используется нумерация сегментов брюшка, начинающаяся с первого постпроподоального, т.е. с морфологически второго, который считается первым. Фактически здесь имеется в виду брюшко не в морфологическом, а в функциональном смысле; во избежание противоречий для него был предложен и получил широкое распространение (преимущественно в зарубежной литературе) термин метасома, морфологически нейтральный и потому очень удобный в данном случае.

Третья основная тенденция в эволюции высших перепончатокрылых — изменение способов взаимодействия паразита со своей жертвой — имеет, вероятно, наибольшее значение, поскольку именно с этим связано колоссальное обилие и разнообразие высших перепончатокрылых и важнейшая их роль в биоценозах. Однако дать подробный анализ этой проблемы невозможно, да и едва ли необходимо из-за существования обширной литературы по биологии и эволюции поведения перепончатокрылых (Bischoff, 1927; Малышев, 1962, 1966; Clausen, 1962; Evans, West Eberhard, 1970; Wilson, 1971; Lin, Michener, 1972; Викторов, 1976; Iwata, 1976).. В дальнейшем будут рассмотрены лишь некоторые аспекты этой проблемы, связанные с процессами обособления высших таксонов апокрит (надсемейств и в отдельных случаях семейств). Здесь же можно вкратце остановиться на одной из особенностей экологической эволюции высших перепончатокрылых, хотя и не универсальной, но широко распространенной и наложившей сильный отпечаток на морфологию многих групп и на реализацию у них рассматривавшихся выше эволюционных тенденций. Речь идет о развитии за счет все более мелких хозяев и о дающем сходный эффект множественном паразитизме (развитие нескольких паразитов на одном хозяине). Оба эти явления вызывают уменьшение размеров насекомого, что в свою очередь оказывает влияние и на характер полета и на подвижность брюшка. Миниатюризация значительно ухудшает летные качества насекомого, поскольку условия полета для него становятся более сходными с тем, что характерно для плавания (Прингл, 1963). Насекомые отвечают на это или отказом от полета или глубокой



Р и с. 86—88. Представители надсемейства Orussoidea

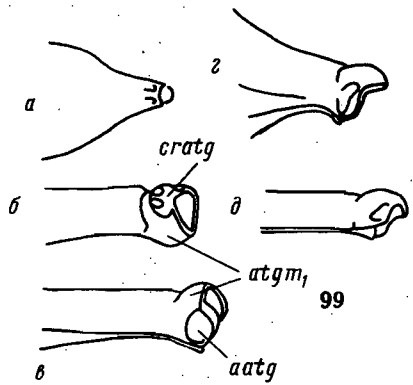
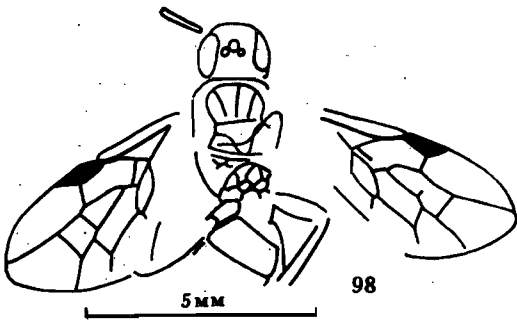
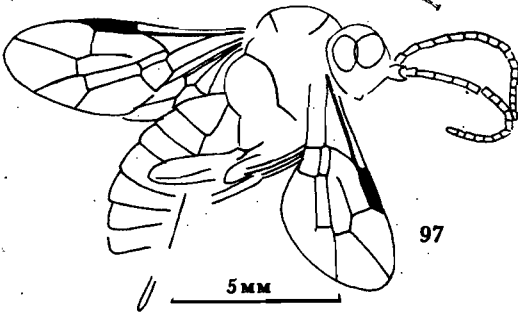
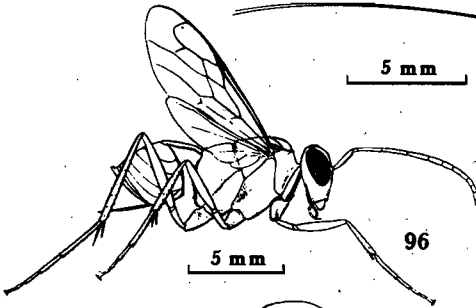
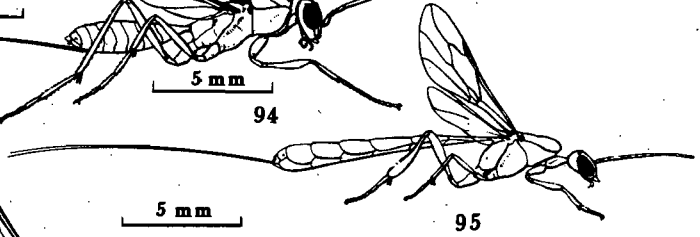
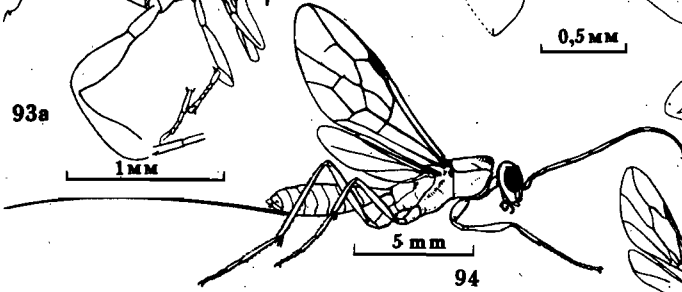
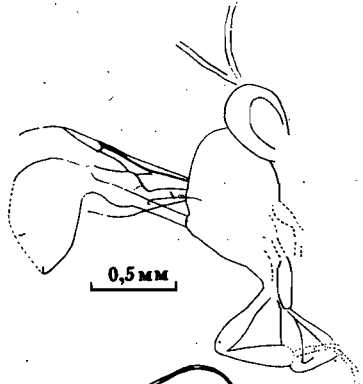
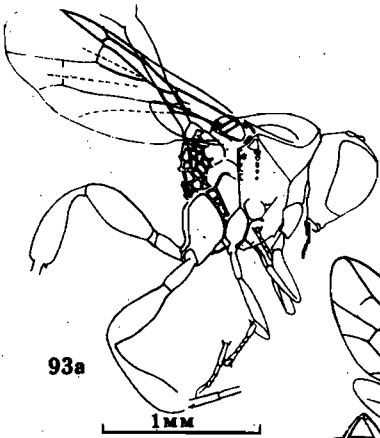
86 — *Paroryssus extensus* Mart., в юра Южного Казахстана, Paroryssidae; 87 — *Mesorussus tai-myrensis* A. Rasn. в мел Таймыра, Orussidae Mesorussinae; 88 — *Guiglia sericata* (Mocsáry); соврем.; Orussidae Ophrynopinae (86— из Расницына, 1969, 87 — из Расницына, 1977, 88 — из Riek, 1970b)

Р и с. 89—98. Представители надсемейства Evanioidea, семейства Praeaulacidae (89—91), Crete-vaniidae (93), Gasteruptiidae (92, 94—95, 98), Evaniidae (96), Anomopterellidae (97).

89 — *Praeaulacus ramosus* A. Rasn., в юра Казахстана: а — самка, б — самец; 90 — *Praeaula-cites minimus* A. Rasn.; в юра Казахстана; 91 — *Evaniops rostratus* A. Rasn., в юра Казахстана; 92 — *Kotujella crucis* A. Rasn.; мел (альб-сеноман) Таймыра: а — сверху, б — сбоку; 93а — *Cre-tevania minor* A. Rasn.; в мел Таймыра; 93б — *Cretevania minuta* A. Rasn.; в мел Таймыра; 94 — *Aulacostethus* sp.; соврем.; 95 — *Gasteruption* sp., соврем.; 96 — *Evania* sp., соврем.; 97 — *Anomopterella mirabilis* A. Rasn.; в юра Казахстана, 98 — *Baissa anomala* A. Rasn.; н мел Забай-калья (95—97 из Riek, 1970b; остальные из Расницына, 1975а)

Р и с. 99. Основание метасомы Evanioidea

а — *Kotujella crucis* A. Rasn., б — *Evania dimidiata* Spin., в — *Aulacostethus latreilleanus* Nees, г — *Aulacus striatus* Jur., д — *Gasteruption jaculator* L. (все соврем.; ориг.)



перестройкой летательного аппарата. Сюда относится редукция жилкования, связанная с освобождением от жилок внешней и задней части функционального крыла (т.е. соединенных переднего и заднего крыла)¹, изменение формы крыла, увеличение, а затем полная редукция птеростигмы, на более поздних этапах специализации — развитие бахромы на крыльях, обеспечение повышенной частоты взмаха, нередко увеличение относительного объема крыловой мускулатуры и т.д. (некоторые из этих вопросов были рассмотрены нами более подробно; Расницын, 1969). Однако, несмотря на все эти изменения, мелкие насекомые в большинстве своем летают медленнее крупных, более уязвимы для врагов и хуже противостоят порывам ветра.

По не вполне понятным причинам миниатюризация часто сопровождается уменьшением подвижности метасомы. Это хорошо заметно на примере юрских *Megalynidae* подсемейства *Cleistogastrinae* (рис. 100—101), а среди современных форм — на ихневмономорфах, наиболее мелкие представители которых иногда обладают вторично сидячей метасомой (многие *Mymaridae* и некоторые *Chalcidoidea*). Кроме того, мелкие апокриты часто становятся эфемерными, роль имагинального питания у них падает, что отражается на строении ротового аппарата и связанных с ним частей головной капсулы. Эти процессы необходимо учитывать при изучении эволюции некоторых групп, особенно ихневмономорф.

Широко распространенное явление — олигомеризация (уменьшение числа члеников) антенн при уменьшении размеров. Оно легко обратимо (при увеличении размеров антенны полимеризуются) и, казалось бы, не заслуживает специального упоминания. Однако неожиданно существование порогового "магического" числа 13—15 члеников, преодолеваемого с трудом в обоих направлениях (как при олигомеризации, так и при полимеризации антенн). Огромное большинство семейств и многие старшие таксоны обладают либо полимерными (обычно более 15 члеников), либо олигомерными (до 13—15) антеннами. К первым относятся *Pamphilioidea*, *Cerhoidea*, *Siricoidea*, *Stephanoidea*, *Ichneumonidea* (сравнительно много исключений среди *Braconidae*, преимущественно в *Aphidiinae*¹ и *Sclerogibbidae* из *Vesptomorpha*). Олигомерными антеннами характеризуются большинство *Xyelidae*, *Tenthredinoidea* (кроме *Diprioninae* из *Tenthredinidae*, *Philomastiginae* и *Pterygophorinae* из *Pergidae*), *Orussidae*, *Evaniomorpha*, *Ichneumonomorpha* (кроме *Ichneumonoidea*) и *Vesptomorpha* (кроме *Sclerogibbidae*). Сказанное относится к современной и к другой кайнозойской фауне, а также к фауне позднего мела. В юрское время разделения семейств на обладающие полимерными и олигомерными антеннами не ощущается, так что пороговое значение 13—15-члениковых антенн возникло, вероятно, на границе юры и мела либо в течение раннемеловой эпохи.

Далеко не всегда очевидно, что олигомерность антенн — обязательно следствие испытанного в эволюции уменьшения размеров. Не удастся найти доказательств этого, например, для тентрединоидов. На первый взгляд такая связь маловероятна для веспоморф и эваноидов, включающих значительное число крупных насекомых с полным жилкованием. Однако в обоих этих случаях предковые группы (соответственно *Bethylonymidae* и *Praeaulacidae*) включают мелких насекомых с полным жилкованием и олигомерными антеннами, которые могут служить моделью непосредственных предков других эваноидов и веспоморф. Кроме того, эваноиды — потомки праэулацид обладают еще одним, более определенным признаком однажды испытанной миниатюризации — значительно редуцированным жилкованием заднего крыла. Уменьшение общих размеров представляется почти необходимым, но, конечно, не достаточным условием для олигомеризации антенн, равно как и для редукции жилкования и других обсуждавшихся выше процессов.

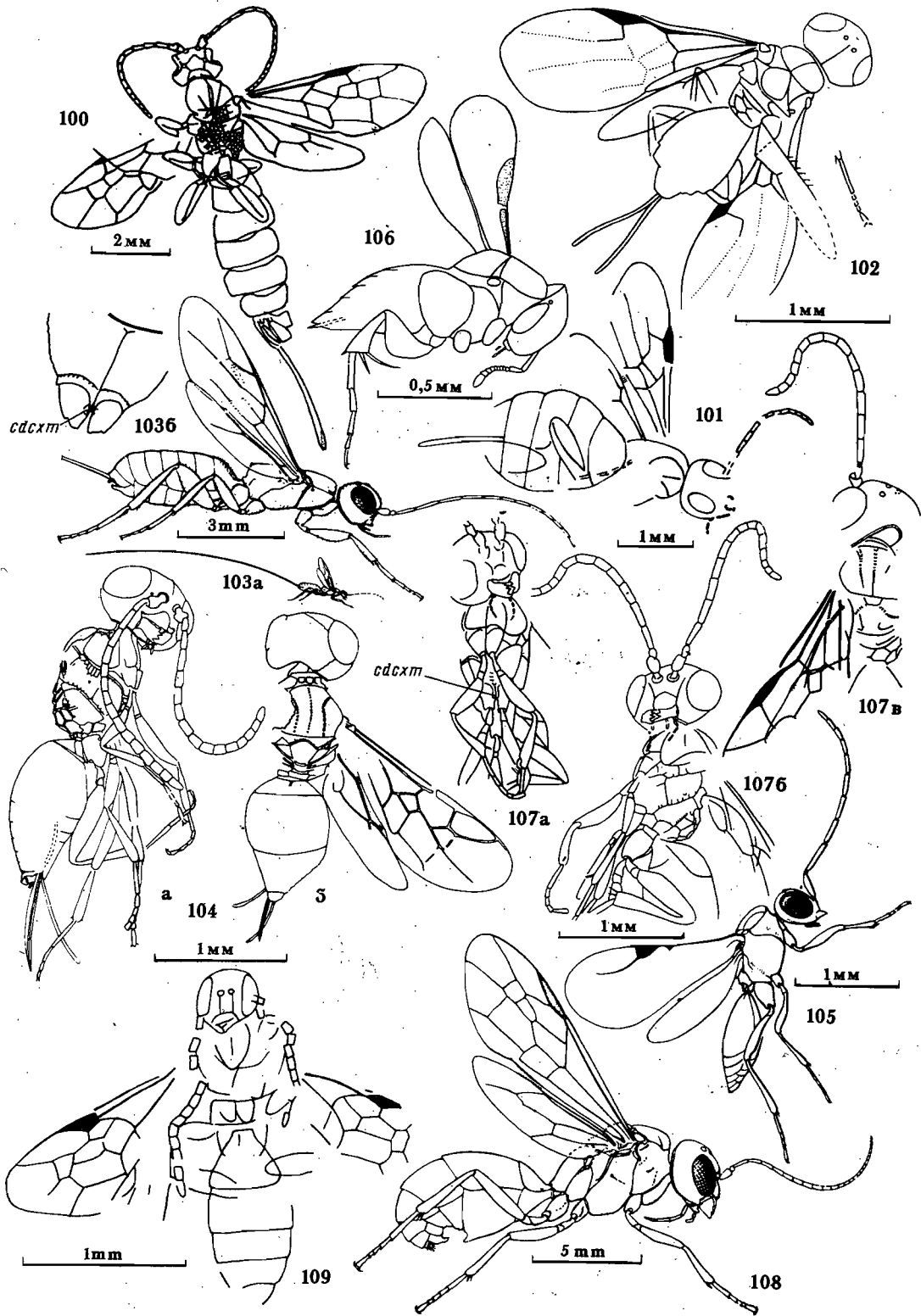
Обратимся теперь к процессам обособления главных эволюционных стволов высших перепончатокрылых (см. рис. 38). Многочисленные потомки семейства *Ephialtitidae* образуют пять основных групп. Одна из них представлена единствен-

¹ По данным В.И. Тобиаса (1977), внешняя часть крыла может освобождаться от жилок также при переходе перепончатокрылых к обитанию в более аридных условиях. Значение этого, в общем, частного фактора для редукции жилкования перепончатокрылых требует дополнительного исследования.

ным семейством Stephanidae, широко распространенным в современной фауне, но редким и мало разнообразным. Стефаниды глубоко специализированы по целому ряду признаков (своеобразный общий облик, строение головы, ног, особенно задних, узкие крылья с сильно редуцированным жилкованием, свидетельствующим об испытанном на каком-то этапе эволюции значительном уменьшении размеров тела, и т.д.). В то же время они обладают многими архаичными особенностями, среди которых, пожалуй, наиболее важно примитивное строение брюшного сочленения. По этому признаку примитивные стефаниды едва ли существенно отличаются от некоторых эфиальтитид. Каких-либо связей стефанид с другими апокритами обнаружить не удается, поэтому они были объединены в одном надсемействе (Stephanoidea) и инфраотряде (Stephanomorpha); туда же были отнесены и Karatavitidae (Расницын, 1975б). Стефанид можно считать потомками эфиальтитид, наименее измененными по таксономически важным признакам. В ископаемом состоянии семейство известно только из эоцена и олигоцена (Жерихин, 1978).

Несмотря на близость стефанид и эфиальтитид, гиатус между ними достаточно глубокий и четкий. В совершенно ином положении находятся Megalyridae. Представители номинального подсемейства Megalyrinae (включая Dinapsini), известные начиная приблизительно с середины мелового периода, отличаются значительно суженным и довольно подвижным, хотя и не специализированным брюшным сочленением, своеобразным сильно редуцированным жилкованием крыльев и некоторыми другими признаками (борозды на голове для вкладывания оснований антенн, сокращенное число зацепок на переднем крае заднего крыла и т.д.). Однако морфологический разрыв между ними и эфиальтитидами почти совершенно заполняет мезозойское подсемейство Cleistogastrinae (см. рис. 100, 101). Наиболее мелкие и редуцированные его представители, в частности виды рода *Microcleistogaster* A. Rasn., в особенности близки к Megalyrinae и прежде всего к позднемеловым их представителям (см. рис. 101 и 102). В то же время примитивные формы, особенно из рода *Cleistogaster* A. Rasn. еще весьма сходны с эфиальтитидами. Единственный диагностический признак, отличающий два семейства — редукция свободного окончания *Su* в заднем крыле, и ему едва ли стоило бы придавать большое значение (в других группах по этим признакам нередко различаются близкие роды и даже виды), если бы дело было только в этом. Обособление мегалирид от эфиальтитид сопровождалось таким серьезным изменением, как сужение брюшного сочленения, но стабилизация этого приобретения у них еще не произошла, и многие Cleistogastrinae, особенно более мелкие из них (*Brachycleistogaster* A. Rasn. и др.), часто обладают вторично сидячей метасомой. Поэтому граница между двумя семействами в действительности резче, чем если о ней судить по диагнозу. Однако этот гиатус не настолько велик, чтобы взятый сам по себе, он мог оправдать отнесение двух семейств к разным надсемействам, не говоря уже об инфраотрядах. Тем не менее приходится принимать именно такое решение, поскольку мегалириды (в частности, клейстогастрины типа *Microcleistogaster*) связаны плавным переходом с типичными *Ceraphronoidea* посредством семейства *Maimetshidae* (рис. 104) (подробнее см. Расницын, 1975а). Церафронииды раньше включались в виде единственного семейства *Ceraphronidae* в *Proctotrupoidea*. Однако сходство их с проктотрупоидами было весьма поверхностным и Маснер (Masner, 1956) выделил церафронид в особое надсемейство. Позднее (Masner, Dessart, 1967) группа была разделена на два семейства: *Ceraphronidae* и *Megaspilidae* (рис. 105), а затем (Козлов, 1975) сюда же было добавлено третье, позднемеловое семейство *Stigmaphronidae* (рис. 106). Существование перехода от клейстогастрин к церафронидам, более плавного, чем к *Ephialtitidae*, и заставило включить мегалирид в *Ceraphronoidea*, а не в *Stephanoidea* (Расницын, 1975б).

Кроме перечисленных выше семейств, к церафронидам следует отнести также *Trigonalidae*, типичные представители которых (рис. 108) довольно сильно отличаются от других церафрониодов, но гиатус между ними и клейстогастринами в значительной мере заполняют позднемеловые *Cretogoninae* (рис. 107). Биология тригоналид своеобразна (Clausen, 1962). Они откладывают свои мелкие и многочисленные яйца на листья растений. Личинка выходит лишь после того, как яйцо



съедено гусеницей бабочки или личинкой пилильщика. Некоторые тригоналиды развиваются как первичные паразиты пилильщиков, но более обычен вторичный паразитизм на личинках наездников и паразитических мух. Еще чаще тригоналиды выходят из личинок складчатокрылых ос, выкормленных зараженной добычей.

Ближайшими родичами церафроноидов являются, по-видимому, эваноиды (см. рис. 89—99). Их объединяет только один апоморфный признак — своеобразный способ сочленения средних тазиков с постэпистернами среднегруды, при котором постэпистерны медиально образуют длинный отросток, перекрывающий тазик и образующий сочленение на его поверхности (рис. 103б, 107а). У других перепончатокрылых постэпистерн сочленен с краем тазика и, хотя иногда он бывает сильно удлинненным, дело не заходит дальше поверхностного сходства. У некоторых *Sphexidae*, например, постэпистерн внешне налегает на тазик, но сочленение в действительности расположено на крае тазика, который под постэпистерном глубоко вырезан.

Функциональный смысл характерного для церафроноидов и эваноидов способа сочленения тазиков неясен, поэтому трудно что-либо сказать о возможности независимого его развития. Все же кажется маловероятным, чтобы он был жизненно важным приспособлением, дающим его обладателям какие-то значительные преимущества в борьбе за существование. Скорее всего это просто внешнее проявление каких-то общих особенностей организации двух подсемейств (может быть, признак, коррелятивно связанный с другими, более важными, но нам пока не известными). Но даже если это и неверно, отсутствие примеров заведомо параллельного развития подобного способа сочленения и редкость появления хотя бы внешне сходных структур указывает на невысокую вероятность параллелизмов в этом отношении. Более вероятно, что сходство церафроноидов и эваноидов унаследовано и что мы имеем здесь дело с монофилетической группой (инфраотряд *Evaniomorpha*; Расницын, 1975б).

Эваноиды отличаются от церафроноидов в первую очередь направлением развития брюшного сочленения. У церафроноидов сочленовное отверстие пропodeума довольно долго остается неотделенным от задних тазиковых впадин, и преобразование первого метасомального (второго брюшного) сегмента из органа, участвующего в образовании емкости для содержимого брюшка, в короткую сочленовную трубку между пропodeумом и собственно брюшком, опережает замыкание пропodeального отверстия. Этот момент эволюции демонстрируют *Maimetshidae*, а следующего этапа — разобщения пропodeального и тазиковых отверстий — достигают лишь *Ceraphronidae*, *Megaspilidae* и, может быть, *Stigmaphronidae* (строение их брюшного сочленения неизвестно). Но и здесь основание метасомы остается приближенным к тазикам.

У эваноидов эволюция брюшного сочленения была совершенно иной. В первую очередь произошло сужение и замыкание брюшного сочленения, затем оно очень быстро сдвинулось вверх и удалилось от задних тазиков. Даже такие примитивные эваноиды, как позднюрские *Praeaulacidae* (см. рис. 89—91), демонстрируют типичное для надсемейства верхнее положение брюшного сочленения (Расницын, 1972а).

Рис. 100—103. Представители сем. *Megalynidae*

100 — *Cleistogaster buriatca* A. Rasn.; н. ср. юра Забайкалья; *Cleistogastrinae*; 101 — *Microcleistogaster leptocera* A. Rasn.; в. юра Казахстана; *Cleistogastrinae*; 102 — *Cretodinapsis caucasica* A. Rasn.; в. мел (н. семоман) Закавказья, *Megalyninae Cretodinapsini*; 103а — *Megalyna* sp., соврем.; 103б — *M. fasciipennis* Westw.; среднегрудь снизу (100—101 из Расницына, 1975а; 102 — из Расницына, 1977б; 103а — из Riek, 1970b; 103б — ориг.)

Рис. 104—109. Представители надсемейства *Ceraphronoidea*, семейства *Maimetshidae* (104), *Megaspilidae* (105), *Stigmaphronidae* (106), *Trigonalidae* (107—108), *Ichneumonomimidae* (109)

104 — *Maimetsha arctica* A. Rasn.; в. мел Таймыра: а — сверху, б — сбоку; 105 — *Conostigmus* sp.; соврем.; 106 — *Stigmaphron orphne* Kozl., в. мел Таймыра; 107 — *Cretogonalyis taimyrius* A. Rasn.; в. мел Таймыра: а — снизу, б — сбоку, в — сверху; 108 — *Taeniogonalyis* sp.; соврем.; 109 — *Ichneumonomima paradoxa* A. Rasn., н. мел Забайкалья (104, 109 — из Расницына, 1975в; 105, 108 из Riek, 1970 б; 106 — из Козлова, 1975; 107 — из Расницына, 1977б)

Как показал Таунс (Townes, 1950), сдвигание брюшного сочленения вверх связано с определенным способом работы длинного яйцеклада, когда для предотвращения его изгиба во время сверления древесины яйцеклад зажимается между задними тазиками.

Первый метасомальный сегмент может превращаться в сочленовную трубку и у эваноидов (Evaniiidae, Cretevaniidae, в меньшей степени — Aulacidae¹, см. рис. 93—96), но в отличие от церафроноидов он не укорачивается, а остается длинным. Кроме того, для эваноидов характерно своеобразное преобразование головки этого сегмента, точнее, его акротергита (см. рис. 99). У праеулацид медиальный гребень, к которому крепятся сухожилия мышц, поднимающих метасому, короткий и узкий, как у Stephanidae; у Evaniiidae он заметно расширен в стороны и назад, а у Aulacostethus Phil. (Aulacidae) он еще крупнее; вздут и выступает далеко над поверхностью собственно тергита. У Aulacus Jur. и Gasteruptiinae, а также, по-видимому, у Cretevaniidae гребень распространился на всю поверхность акротергита и как таковой уже фактически не выражен, а его боковые ямки сместились к самым боковым краям акротергита. Головка тергита превратилась внешне в настоящую шаровидную суставную головку, слабо обособленную от лежащей позади части сегмента, хотя самого шарового сустава, по-видимому, не возникло. Во всяком случае брюшное сочленение аулацид не обнаруживает ни особой прочности, ни способности к вращению брюшка вокруг продольной оси. Почему последний и, казалось бы, легко осуществимый шаг в избранном эваноидами направлении эволюции не был реализован аулацидами остается совершенно непонятным. Ведь среди гастерупций есть формы с коротким яйцекладом, у которых движения метасомы при откладке яиц (в гнезда пчел) должны быть гораздо более свободными, чем, например, у аулацин.

Примитивные эваноиды (Praeaulacidae, Aulacinae) паразитируют на ксилофагах, Evaniiidae развиваются в оотеках тараканов, Aulacidae Gasteruptiinae — инквилины в гнездах пчел. Биология Cretevaniidae не известна.

Дивергенция первичных эваниоморф на эваноидов и церафроноидов произошла, видимо, очень рано, еще до стабилизации узкого брюшного сочленения. Действительно Cleistogastrinae с еще не стабилизировавшимся узким основанием метасомы уже обладают типичным для церафроноидов типом редукции жилкования заднего крыла (CuA без свободного окончания, намечается редукция окончаний RS и M, M между cu-a и r-m прямая или чаще изогнутая наружу). Примитивные эваноиды (Praeaulacidae), наоборот, сохраняют полное жилкование с M заднего крыла, изогнутой внутрь, но уже обладают верхним брюшным сочленением. Общий предок двух надсемейств должен был, следовательно, обладать примитивным жилкованием и еще слабо измененным брюшным сочленением, не отличаясь по этим признакам от эфиальтитид. Однако это не означает полифилии эваниоморф: если, как предполагается, характерный способ сочленения средних тазиков возник у общего предка эваниоморф, этого предка можно включить в Evaniomorpha даже при широком брюшном сочленении.

Новые находки в монгольских местонахождениях раннемеловых насекомых заставляют внести некоторые изменения в систематику эваниоморф по сравнению с предыдущим обзором (Расницын, 1975а). Подробнее этот вопрос будет рассмотрен в другом месте, а здесь воспользуемся наиболее существенными выводами. Baissa A. Rasn. из раннего мела Забайкаья, выделенная ранее в особое семейство, оказалась aberrantным представителем Aulacidae. То же самое относится к Creto-cleistogaster A. Rasn., описанному из тех же отложений среди мегалирид подсемейства Cleistogastrinae. Kotujellidae из пограничных нижне- или верхнемеловых смол Таймыра также заслуживают введения в Aulacidae на правах подсемейства. Характерными чертами аулацид в таком расширенном объеме остаются наружный

¹ Вслед за Таунсом (Townes, 1950), Aulacinae и Gasteruptiinae здесь принимаются в составе одного семейства, но в качестве его названия сохраняется Aulacidae как приоритетное (Aulacidae Schuckard, 1841, versus Gasteruptioninae Ashmead, 1900).

яйцеклад, примитивное строение брюшка (по сравнению с *Evaniiidae* и *Cretevaniidae*) и многочисленные следы испытанного ими уменьшения общих размеров: редукция жилкования, особенно заднего крыла, обычно полулунная птеростигма (вероятно, след былого увеличения ее относительных размеров) и антенны, олигомеризованные до 13—14 члеников.

Церафронииды пополняются за счет семейства *Ichneumonomimidae* (рис. 109), описанного из неокома Забайкалья как возможный представитель ихневмоидов. Хотя бесспорные доказательства принадлежности *Ichneumonomima* A. Rasn. к *Ceraphronoidea* также отсутствуют, новые материалы из Бон-Цагана указывают скорее на близость этих насекомых к *Cleistogastrinae* и *Trigonalidae*.

Палеонтологическая история эваниоморф¹ начинается с ранней или средней юры, откуда (из местонахождения Новоспасское в Забайкалье) происходит древнейший известный представитель инфраотряда, а может быть, и всех высших перепончатокрылых — *Cleistogaster buriatca* A. Rasn., из верхнеюрских отложений Южного Казахстана (Каратау) описаны многочисленные *Megalyridae* *Cleistogastrinae* и *Praeaulacidae*; кроме того, здесь найдены два вида семейства *Anopterotrellidae*, отнесенного к эваниоидам с некоторым сомнением.

Из неокома (первая и наибольшая часть нижнего мела) Забайкалья известны только немногочисленные остатки аулацид (*Cretocleistogaster* A. Rasn. и *Baissa* A. Rasn.) и ихневмономимид. В несколько более молодых отложениях Монголии (вероятно, верхний неоком или апт; местонахождение Бон-Цаган) найдены древнейшие *Trigonalidae*, один из последних *Cleistogastrinae* (*Leptocleistogaster* sp. nov.), *Ichneumonomimidae*, различные аулациды (типа *Cretocleistogaster* A. Rasn. и другие, более обычного облика) и первые *Cretevaniidae*, *Stigmaphronidae* и *Megaspilidae*, более обычные в поздне меловых или (последние) кайнозойских фаунах. В Забайкалье (местонахождение Дая; апт-альб?) найден представитель самого примитивного рода клейстогастрин, *Cleistogaster dahurica* A. Rasn. В смолах из пограничных альб-сен-танс их отложений Таймыра найдены *Aulacidae* *Kotujellinae*, в закавказских смолах предположительно раннесеноманского возраста (Алиев, 1977) обнаружен *Cretodinapsis saucasica* A. Rasn., принадлежащий к особой трибе *Megalyrinae*, но обнаруживающий еще значительное сходство с продвинутыми *Cleistogastrinae* типа *Microcleistogaster* A. Rasn. В несколько более молодых, поздне сеноманских смолах Таймыра (*Арапа*) найдены многочисленные и довольно разнообразные *Stigmaphronidae*; обычны, хотя и более редки, *Cretevaniidae*; здесь же найдены *Trigonalidae* *Cretogonalinae* и последний представитель *Kotujellinae*. Сеноманские эваниоморфы еще не описаны, кроме *Cretevania minuta* A. Rasn. и *Cretogonalis taimyrius* A. Rasn. *Stigmaphronidae* и *Cretevaniidae* встречаются и в еще более поздних меловых смолах — первые в турон-коньякских (Пачник, Аляска) и сантонских (Янтардах, Таймыр), вторые — только в сантонских, где они, как и *Stigmaphronidae*, становятся менее многочисленными, чем в сеномане. Для начала кайнозоя (палеоцен Приморья, Зеркальная) известны *Trigonalidae* и *Aulacinae*. Для эоцена известны *Megaspilidae* и *Evaniiidae*. Ископаемые *Gasteruptiinae* найдены только в бирманском янтаре предположительно поздне мелового возраста (Ковалев, 1978).

Orussomorpha, *Stephanomorpha* и *Evanionomorpha*, составляя большую часть инфраотрядов *Arocrita*, дают лишь малую долю семейств и ничтожную — родов и видов. Подавляющее большинство перепончатокрылых относится к инфраотрядам *Vesporomorpha* и *Ichneumonomorpha*. Эти две группы резко различны по направлениям их биологической и в значительной мере морфологической эволюции. Веспоморфы, включающие жалоносных перепончатокрылых (*Aculeata*) и вымершее юрское надсемейство *Bethylonyminoidea* с единственным семейством *Bethylonymidae* (Расницын, 1975а), отделились от эфиальтитид в результате изменения охотничьего поведения. Сохранив связь с насекомыми, обитающими в толще субстрата (перво-

¹ Для мезозоя здесь и далее, по всем *Arocrita* — данные из работ Расницына (1975а, 1977б), для кайнозоя — в основном из работы Жерихина (1978).

начально, вероятно, в гнилой древесине), они стали активно отыскивать их в убежищах и заражать в условиях прямого контакта. Это привело к появлению характерной "осиной" формы тела, укорочению яйцеклада, а впоследствии к значительному изменению его строения (у жалоносных) и к развитию совершенной конструкции брюшного сочленения, которая подробнее рассматривается ниже. Направление эволюции, которое избрали веспоморфы, оказалось необычайно перспективным. Им удалось достичь колоссального биологического прогресса как в отношении численного обилия, так и таксономического и экологического разнообразия, и занять положение важнейшего регулятора многих биоценозов (Панфилов, 1961). Кроме того, организация веспоморф сделала возможным такое усложнение поведения, вплоть до развития социальности, которое подняло жалоносных на высший среди беспозвоночных уровень интеллектуального развития (Мазохин-Поршняков, 1975).

В отличие от веспоморф, многие группы ихневмономорф обнаруживают те же особенности биологии, что их предки среди эфальтитид, а именно паразитизм на личинках насекомых — ксилофагов. Биология других ихневмономорф изменилась, но в основном в тех же направлениях, какие характерны, например, для эваниоморф. Правда, появились и новые типы трофических связей — развитие внутри яиц насекомых и в семенах, галлообразование, но роль этих новых направлений в биологическом прогрессе группы была сравнительно скромной. Основным успех в борьбе за существование, притом не меньший, чем у веспоморф, здесь был обеспечен более традиционными направлениями, для которых ихневмономорфы оказались более подготовленными, чем другие апокрыты.

В частности, среди паразитов ксилофагов роль ихневмономорф в юре была ничтожной. В верхнеюрских отложениях Каратау найдено около 340 определенных отпечатков апокрыт, из которых приблизительно 150 принадлежат паразитам ксилофагов. Среди них ихневмономорфы представлены, по-видимому, всего 7—10 экземплярами, относящимися к *Mesoserphus Kozlov* и, возможно, к другим, но близким родам семейства *Mesoserphidae* (*Proctotrupoidea*). Для мелового времени данных о составе паразитов ксилофагов пока недостаточно, но уже в самом начале кайнозоя (палеоцен Приморья, местонахождение Зеркальная) ихневмономорфы и, в частности, *Ichneumonidae* *Pimplinae* составляют подавляющее большинство паразитов ксилофагов. В современных биоценозах практически во всех экологических нишах, занятых паразитическими перепончатокрылыми, почти безраздельно господствуют ихневмономорфы.

Направление и интенсивность морфологических изменений, сопровождавших становление и дальнейшую эволюцию *Ichneumonomorpha*, значительно отличаются от таковых *Vesptomorpha*. Габитус и морфологическое строение веспоморф гораздо более однообразны, чем у ихневмономорф. В эволюции последних необычайно сильна тенденция к уменьшению размеров и связанной с ним редукции жилкования и лабиомаксиллярного комплекса, что мало характерно для веспоморф. Главные процессы преобразования морфологии последних (кроме развития брюшного сочленения) начинаются, видимо, довольно поздно и палеонтологически фиксируются только в раннемеловое время. У ихневмономорф же и обособление главных филогенетических линий (в частности, появление *Proctotrupoidea*) и развитие многих важных изменений морфологии начинаются по крайней мере в позднеюрскую эпоху, если не раньше. Уже у юрских *Mesoserphidae* обнаружено характерное для инфраотряда строение головной капсулы, на котором здесь нужно остановиться подробнее.

Как уже отмечалось, в головной капсуле высших перепончатокрылых ротовое и затылочное отверстие первично разделены сомкнутыми постгенами (см. рис. 85). Кили, идущие вниз от задних ножек тенториума вдоль внутреннего края постген, в месте соединения последних сливаются в единый гребень, а затем вновь расходятся, направляясь к мышцелкам, служащим для сочленения с кардо максилл. Между расходящимися киями лежит треугольная пластинка (нижний тенториальный мост), первично (у *Orussidae*) скрытая в полости головы, но уже у *Stephanidae* выходящая на поверхность в средней части бортика ротовой ямы. Подобное строе-

ние с теми или иными модификациями, включая смыкание ген (щек) и образования генального моста вместо постгенального (у многих веспоморф и среди эвониоморф у *Gasteruptiinae*), сохраняется практически у всех современных апокрит, исключая ихневмономорф. Если происходит удлинение лабиомаксиллярного аппарата и, в частности, кардо максилл, оно сопровождается в первую очередь сдвигом максиллярных мышечков головной капсулы в латеродистальном направлении вдоль края бортика ротовой ямы; последняя достигает уровня тенториальных входов очень редко (только у высших пчел). У ихневмономорф характерное для них удлинение кардо вызывает иные изменения. Мышечки сближаются, почти вытесняя наружный участок нижнего тенториального моста, и сдвигаются вперед в результате удлинения задней части бортика, срастающегося с нижними краями задних ножек тенториума (см. рис. 85 г). На первой стадии этого процесса, которую демонстрируют лишь немногие примитивные ихневмономорфы (*Ichneumonidae* *Pimplinae*—*Ephialtes* Schrank, *Rhyssa* Grav., *Xorides* Latr.), гипостомальный мост сохраняется. В дальнейшем удлинение лабиомаксиллярного комплекса вызывает столь сильное увеличение ротовой ямы, что ее задний край, раздвигая сомкнутые постгены, достигает уровня задних тенториальных входов; кили, идущие вдоль медиального края постген, расходятся, несколько расходятся и максиллярные мышечки, и образовавшийся промежуток заполняет нижний тенториальный мост (см. рис. 85 д). Это состояние характерно для ихневмоноидов (кроме упомянутых родов и *Hybrizon* = *Pachylumma*), проктотрупоидов (в принятом здесь объеме надсемейства), большинства хальцидоидов, части орехотворок, а среди диаприоидов только у *Ismarus* Hal. (о причинах выделения последнего надсемейства из *Proctotrupoidea* см. следующую главу). У остальных *Ichneumonomorpha*, т.е. *Hybrizon*, большинства *Diaprioidea* и части *Chalcidoidea* и *Cynipoidea*, нижний тенториальный мост вторично сократился в связи с уменьшением лабиомаксиллярного комплекса и соответственно укорочением ротовой ямы. Это было вызвано, вероятно, характерным для них уменьшением размеров и падением роли имагинального питания. Редукция нижнего тенториального моста происходила независимо в разных группах *Ichneumonomorpha*. При этом она не привела, за редким исключением, к восстановлению исходного состояния: с укорочением ротовой ямы пространство между ней и затылочным отверстием заполняли гипостомы, а не постгены (см. рис. 85 е).

Таким образом, направления и биологической и морфологической эволюции *Vesptomorpha* и *Ichneumonomorpha* сильно различаются. Тем более удивительно, что оба эти инфраотряда обладают одинаковым и притом своеобразным и весьма совершенным механизмом брюшного сочленения (см. рис. 84 д). Этот механизм был описан Снодграссом (Snodgrass, 1933), а затем Шортом (Short, 1959). Его особенностью является удлинение сочленовных мышечков проподоума, превратившихся в треугольные выступы или, чаще, в более или менее длинные зубцы, перегородившие заднее отверстие проподоума. Соответственно сочленовные ямки первого тергита метасомы, первично располагавшиеся у его переднебоковых углов, переместились на медиальный гребень акротергита (образование, появившееся, видимо, еще у *Ephialtitidae* и служащее для прикрепления сухожилий мышц, поднимающих метасому). Для приема мышечков на боках гребня появились глубокие ямки, так что в разрезе гребень здесь имеет Т-образную форму. У некоторых *Vesptomorpha* (*Scolia* F., *Tiphia* F.) дело зашло еще дальше — проподоальные зубцы сомкнуты, а вертикальная перегородка, разделяющая сочленовные ямки, исчезла, так что гребень превратился в кольцо, надетое на перекладину (сомкнутые зубцы, рис. 194 а) и вращающееся на ней вместе со всей метасомой.

Функциональный смысл удлинения мышечков, т.е. сдвигания сочленовных поверхностей к средней линии тела, достаточно ясен. Мышечки образуют поперечную ось вращения, определяющую движения метасомы в сагиттальной плоскости. Кроме того, сочленение допускает небольшой люфт, позволяющий метасоме поворачиваться вдоль продольной оси и двигаться в косых плоскостях, отклоняющихся от сагиттальной. Максимальный наклон плоскости вращения определяется величиной люфта и расстоянием между мышечками, так что тангенс угла между плоскостью

вращения и сагиттальной плоскостью в первом приближении равен отношению удвоенной величины люфта к расстоянию между мышцелками. Увеличение подвижности метасомы и, в частности, максимального угла наклона плоскости его вращения, может достигаться как увеличением люфта, так и сближением мышцелков. Первый путь менее перспективен, поскольку он связан с уменьшением прочности сочленения. Сближение мышцелков путем простого сужения сочленовного отверстия не может быть слишком сильным, поскольку через это отверстие сообщаются внутренние органы груди и метасомы. По-видимому, задача может быть решена всего двумя способами — отказом от мышцелкового сочленения и переходом к шаровому (но этот путь не реализовали даже аулациды, ближе всего подошедшие к его осуществлению) или же описанным выше удлинением мышцелков и смещением сочленовных поверхностей второго сегмента на дно боковых ямок его медиального гребня. Очевидная адаптивная ценность механизма сочленения, характерного для ихневмономорф и веспоморф, открывает возможность для интерпретации сходства этих инфраотрядов по данному признаку как результата параллельной эволюции. Но для того чтобы гипотеза о параллелизме ихневмономорф и веспоморф была убедительной, необходимо причинное объяснение параллельной эволюции. Поскольку паразитизм на ксилофагах характерен для наиболее примитивных ихневмономорф, его можно считать унаследованным, а не вторично приобретенным. Следовательно, совершенный механизм брюшного сочленения развился у них в условиях относительного постоянства способа заражения хозяев. Как видно из изложенных выше фактов, у других групп в этих условиях часто происходит значительное изменение и некоторое совершенствование брюшного сочленения, но действительно совершенный механизм при этом не появляется. Если у ихневмономорф он появился, значит, эта группа была предрасположена, ее организация каким-то образом облегчала развитие высокоэффективного брюшного сочленения.

Для веспоморф возможен иной механизм развития совершенного сочленения — интенсивный отбор на этот признак при переходе к характерному для них методу нападения на жертву. Однако сам этот переход должен быть весьма трудным для насекомого с низкой подвижностью метасомы. Процесс возникновения веспоморф становится понятным, если предположить, что они перешли к поиску и заражению добычи в тесных пространствах, уже обладая подвижным сочленением и будучи из-за этого преадаптированными к подобному образу жизни. Но предковая для них группа, обладавшая соответствующим механизмом брюшного сочленения, а в остальном примитивная, вполне могла относиться к ихневмономорфам.

Правдоподобность этой гипотезы трудно оценить, не зная конкретных признаков непосредственных предков *Ichneumonomorpha* и *Vesptomorpha*. Примитивные веспоморфы (*Bethylonymidae*) отличаются от *Ephiaitidae* лишь общим обликом и узким брюшным сочленением, однако сблизить их с какой-либо группой внутри эфиялтитид не удастся. Известные нам ихневмономорфы, наоборот, очень резко отличаются от *Ephiaitidae*, и в этом случае переходные формы тоже отсутствуют. Находка *Karataidae* (рис. 110, Расницын, 19776), сочетающих чрезвычайно архаичное жилкование с узким брюшным сочленением, возможно, подобным таковому *Vesptomorpha* и *Ichneumonomorpha*, также не решает вопроса: они могут быть предками или группой, близкой к предкам обоих инфраотрядов или только какого-либо одного из них. Признаки, связывающие *Karataus A. Rasp.* с веспоморфами и ихневмономорфами, иные, чем строение брюшного сочленения, обнаружить не удается.

Таким образом, родственные отношения *Ichneumonomorpha* и *Vesptomorpha* остаются неясными.

Помимо строения брюшного сочленения, едва ли не единственной синапоморфией двух инфраотрядов является присутствие у большинства жалоносных, ихневмонид и у некоторых браконид тормозных пластинок (*Hemmplätchen*) — небольших перепончатых лопастей на первых створках яйцеклада, служащих для выведения ядовитого секрета из канала яйцеклада (Oeser, 1961). Упомянутый автор, основываясь на различиях в строении и положении этих пластинок в разных группах (у ихневмоноидов они обычно находятся в дистальной части яйцеклада и прич-

леняются головчатым основанием к ямке на внутренней поверхности створки, у жалоносных они сидят на выросте верхнего края створки в ее базальной части, у бетилоидов по одной, у остальных Aculeata — по две на выросте) и на отсутствии их у части представителей этих групп, считает тормозные пластинки возникающими многократно. Однако пластинки веспоморф вполне могут быть выведены из таковых ихневмоноидов, а постоянство их достаточно своеобразного строения у всех Aculeata s. str. (см. ниже) делает более вероятным предположение о их вторичной редукции (по крайней мере у Pompilidae, Sapygidae, Typhostinae из Bradynobaenidae и Vespoidea), чем о многократном их появлении. Единственное, что не вполне соответствует этой гипотезе — наличие пластинок у продвинутых браконид (*Viprio* Latr., *Meteorus* Hal., *Apanteles* Foerst.), тогда как у более примитивных они неизвестны (автором исследованы представители *Helcon* Nees, *Helconidea* Vier., *Doryctes* Hal.). По-видимому, наличие тормозных пластинок у большинства веспоморф и многих из низших ихневмоноидов все же можно расценить, как дополнительное свидетельство возможного филогенетического единства этих инфраотрядов.

Глава 3

ЭВОЛЮЦИЯ ICHNEUMONOMORPHA

ICHNEUMONOIDEA

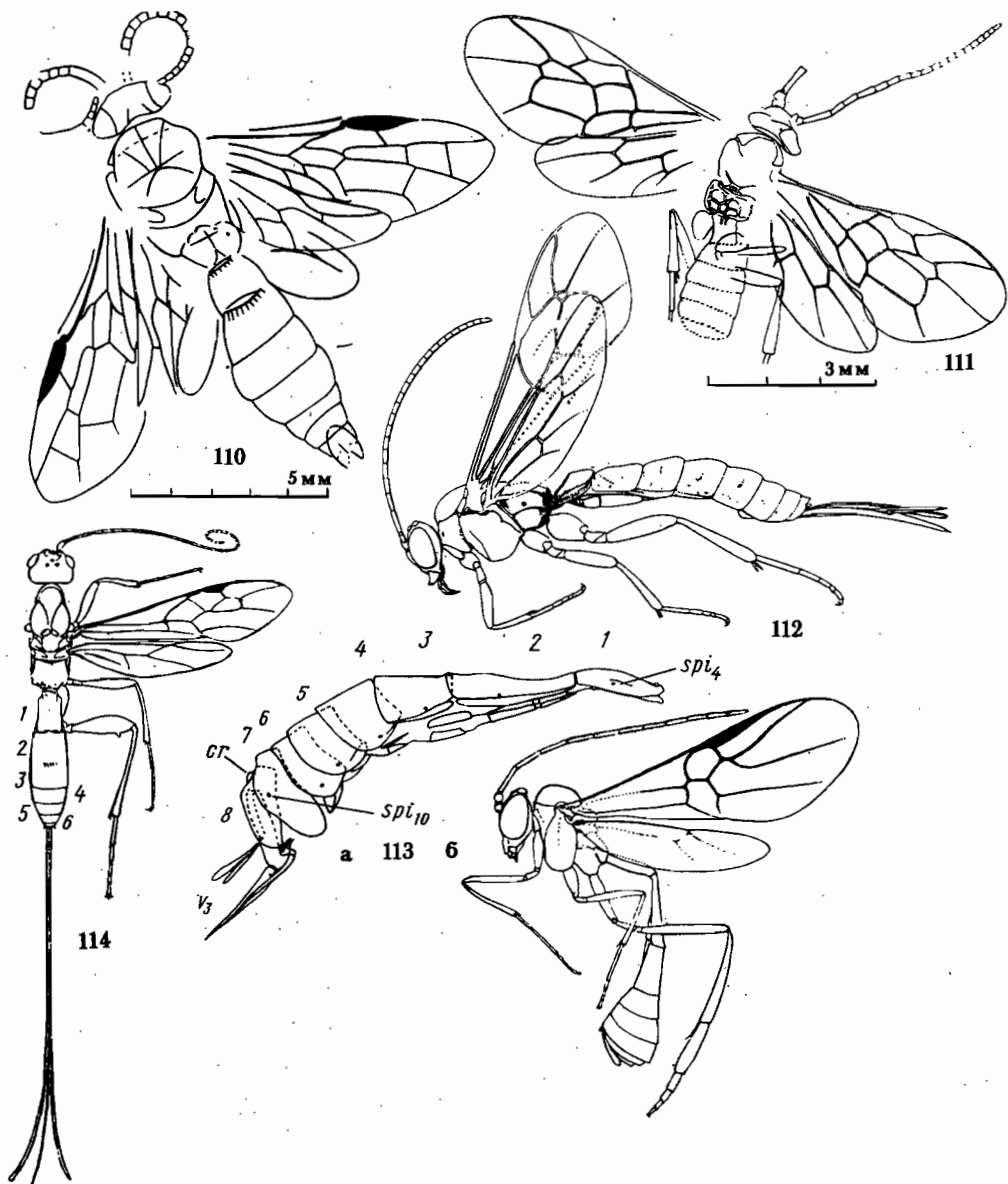
Среди ихневмоноидов наиболее примитивную группу образует надсемейство Ichneumonoidea. Морфология многих Ichneumonidae (рис. 111—113) обнаруживает лишь слабые изменения, связанные с уменьшением размеров. В частности, редукция жилкования в дистальной части крыла проявляется только в ослаблении концов продольных жилок и некотором сдвиге поперечной 3r-m к основанию крыла, с чем, по-видимому, было связано исчезновение 2r-m и объединение 2r и 3r с образованием характерного "зеркальца" (areolet). При этом у раннемеловых Ichneumonidae (*Tanychora* Townes) и в меньшей степени у *Tanychorella* A. Rasn., (Townes, 1973; Расницын, 1975а) настоящего зеркальца еще нет.

Еще один признак жилкования, общий для Ichneumonomorpha, но не специфичный для них, который может быть связан с влиянием уменьшения размеров — выпрямление отрезка M между развилком M+Cu и r-m в заднем крыле. Этот отрезок резко изогнут внутрь ячейки rm у многих, особенно более примитивных Ephialtitidae, преимущественно у более крупных Praeaulacinae и у большинства Vespomorpha. Между его выпрямлением (и даже изгибанием в противоположную сторону — у Megalyridae и Trigonalidae) и уменьшением размеров существует определенная, хотя и не очень строгая корреляция. Если это предположение справедливо, крупные размеры тела у представителей Trigonalidae и Evanioidea (кроме наиболее примитивных Praeaulacidae) придется считать вторичным признаком.

Кроме богатства жилкования, к примитивным признакам ихневмоноидов по сравнению с другими ихневмоноидоморфами относится, во-первых, сохранение у некоторых из них постгенального моста и почти полное отсутствие случаев вторичного появления гипостомального моста и, во-вторых, почти всегда многочлениковые антенны (более 15 члеников). Эти признаки также характерны преимущественно для более крупных насекомых.

К числу продвинутых (апоморфных) признаков ихневмоноидов, препятствующих выведению остальных надсемейств инфраотряда непосредственно из этой группы, можно отнести только узкое костальное поле (тесно сближенные C и R) и, по-видимому, отсутствие постспиракулярного склерита среднегруди.

Ichneumonoidea здесь принимаются состоящими из Ichneumonidae и Braconidae (рис. 111—114). Многие авторы признают самостоятельными семействами Aphidii-



Р и с. 110. *Karataus pedalis* A. Rasn. (Karataidae) (из Расницына, 19756)

Р и с. 111—114. Представители надсемейства Ichneumonoidea, семейства Ichneumonidae (111—113), Braconidae (114).

111 — *Tanychora petiolata* Townes; н. мел Забайкалья, 112 — *Iseropus stercorator* (F); соврем.; 113 — *Hybrizon buccatum* Bréb.; соврем.; а — общий вид, б — брюшко сбоку; 114 — *Helcon* sp.; соврем.; (111 — из Townes, 1973, 112 — из Townes, 1960, 113а, 114 из Bouček, Stary, 1957, 1126 — ориг.)

dae, Pachylommatidae (=Hybrizontidae) и иногда Agriotypidae; при этом первые два сближают с Braconidae, а последнее — с Ichneumonidae. Если сравнить стандарт семейства в других группах перепончатокрылых с тем, что наблюдается в Ichneumonoidea, то объем Ichneumonidae и Braconidae действительно окажется сильно завышенным. Эти семейства своим разнообразием и объемом значительно превосходят большинство других семейств, и разделение их было бы рационально. Однако если их делить, то делать это надо таким образом, чтобы получившиеся семейства были сравнимы друг с другом. Выделение же трех упомянутых семейств мало

что дает в этом плане, поскольку Ichneumonidae и Braconidae все равно остаются огромными и крайне разнообразными группами, не сопоставимыми в этих отношениях с выделяемыми семействами и не отделенными от них достаточно глубокими гиатусами (особенно Aphidiidae, которые морфологически связаны с Braconidae, в частности с Euphorinae, практически непрерывным переходом; см., например, Сарек, 1965, 1969; Tremblay, 1967).

Однако более радикальное расчленение Ichneumonidae и Braconidae при современном уровне знаний невозможно: эти два семейства, в особенности первое из них, пока не поддаются дроблению.

Попутно можно остановиться на систематическом положении Hybrizon Fall. (= Pachylomma Gréb. = Pachylomma Först). Как уже упоминалось, Pachylommatinae (рис. 113) обычно выделяются в особое семейство, сближаемое с браконидами (Тобиас, 1968), или рассматриваются как подсемейство среди Braconidae (Achterberg, 1976a, b). Однако второй видимый сегмент метасомы Hybrizon — это действительно второй, подвижно сочлененный с третьим, а не слитые второй и третий. В противном случае после него не могло бы располагаться шесть стигмоносных тергитов (рис. 113б), поскольку последняя (десятая) пара дыхалец у насекомых расположена на восьмом брюшном (соответственно седьмом метасомальном) сегменте. Поэтому нет оснований сближать Hybrizon с браконидами. Своеобразное жилкование крыльев гибрисона весьма сходно с жилкованием Neogracodes Hedicke и особенно Rhacodopteron Сарек. Последние считаются аберрантными, но несомненными представителями Ichneumonidae, куда, очевидно, следует отнести и Pachylommatinae.

Близость браконид и ихневмонид достаточно очевидна. Диагностика этих семейств иногда бывает сложной, сформулировать четкий диагноз довольно трудно, но граница между ними тем не менее вполне четкая (переходных форм нет, есть лишь вторично сходные по отдельным признакам; Тобиас, 1968). Основные различия касаются жилкования крыльев и строения метасомы. У Ichneumonidae жилкование в норме полное, в частности развита 2m-cu переднего крыла (у наиболее мелких форм иногда исчезает до следа, очень редко — полностью), заднее крыло примитивного для ихневмономорф строения, r-m всегда впадает в RS и почти всегда — далеко от его основания. В переднем крыле позднемеловых и кайнозойских ихневмонид, а также у некоторых раннемеловых (в барреме-апте Монголии, Бон-Цаган) ячейки 1+2r и 1m-cu слиты и образуют центральную ячейку своеобразной формы, ячейки 2r-m и 3r-m слиты и превращены в маленькое "зеркальце". У раннемеловых Tanychora Townes (рис. 111), Tanychorella A. Rasp. и близких к ним ихневмонид из Забайкалья и Монголии эти изменения только намечаются: RS+M, разделяющая ячейки 1+2r и 1 m-cu, полная, хотя и слабая; 2+3r-m сравнительно длинная, особенно у Tanychora, где она сильно оттянута базально. Систематическое положение этих примитивных ихневмонид в первоописаниях (Townes, 1973; Расницын, 1975a) не было определено, поскольку признаки, используемые при выделении подсемейств Ichneumonidae, для них неизвестны. Однако их жилкование (особенно у Tanychora) достаточно сильно отличается от того, что характерно для более поздних представителей семейства, чтобы оправдать выделение по крайней мере последнего рода в особое подсемейство, Tanychorinae A. Rasnitsyn, subfam. nov. Систематическое положение Tanychorella пока остается не вполне определенным.

В переднем крыле Braconidae (рис. 11) 2m-cu всегда отсутствует, ячейки 1+2r и 1m-cu обычно разделены, 2+3r-m часто длинная. В заднем крыле r-m впадает в R проксимальнее основания RS, очень редко в самое начало RS. Второй и третий тергиты метасомы браконид сросшиеся или даже слитые, без ясной границы (у Ichneumonidae они свободно подвижные, кроме Agriotypus Curtis и Rhacodopteron Сарек).

Функциональное значение срастания второго и третьего тергитов метасомы браконид и образования центральной ячейки и зеркальца у ихневмонид неясны. Остальные признаки, различающие два семейства, коррелированы с размерами и свидетельствуют о том, что становление Braconidae сопровождалось их измельчением.

Бракониды и сейчас в среднем мельче ихневмонид, а продвинутые их группы обычно мельче примитивных (Тобиас, 1975б). Это, однако, еще не означает, что крупные размеры примитивных браконид первичны; более вероятным кажется предположение, что примитивные особенности таких форм сохранились, "законсервировались" в результате раннего вторичного увеличения размеров. Подтверждением этого может оказаться факт, приведенный Тобиасом (1. с.) в пользу противоположной точки зрения — более крупные размеры многих тропических браконид. Тропическая биота, по-видимому, не древнее других, как это обычно считают, а намного моложе, по крайней мере субтропической и теплоумеренной (Разумовский, 1971; Жерихин, 1978). Правда, это относится к тропикам в узком смысле (Разумовский, 1. с.), поэтому необходимо уточнить, происходят ли наиболее крупные бракониды из тропиков или из субтропиков. Впрочем, даже концентрацию крупных браконид в субтропиках трудно будет принять в качестве доказательства первичности крупных размеров — для насекомых размером более 5–7 мм редукция жилкования типа, характерного для браконид, слишком маловероятна. Связь редукции жилкования с уменьшением размеров браконид отмечает в более поздней работе и сам Тобиас (1977).

Филогенетически бракониды представляют, по-видимому, потомков примитивных ихневмонид типа *Tanuchoginae*, которые не обнаруживают существенных аутапоморфий по отношению к браконидам, исключая лишь несколько ослабленную $RS+M$. В пользу этого предположения свидетельствует и более позднее (в середине мелового периода) появление браконид в палеонтологической летописи (альб-сеноманские смолы Таймыра) по сравнению с ихневмонидами, появляющимися в начале мела (неоком Забайкалья). Однако современный облик по составу родов бракониды приобрели очень рано: все определенные до сих пор позднемеловые бракониды (сантон и кампан, более древние пока не определены) относятся к современным родам. Среди меловых ихневмонид представители современных родов не обнаружены. Впрочем, к этим данным нужно относиться с некоторой осторожностью. Раннемеловые ихневмониды, среди которых есть формы с нормальным для семейства жилкованием, еще не изучены, а позднемеловые происходят из ископаемых смол Таймыра, в которых сохранились только мелкие насекомые (обычно размером не более 2–3 мм). Естественно, что в среднем гораздо более крупные ихневмониды в такой выборке будут представлены преимущественно aberrantными формами, а для браконид этот размерный класс близок к норме. Тем же обстоятельством объясняется, вероятно, и гораздо более высокая численность браконид в меловых янтарях; в исходной фауне их может оказаться и меньше, чем ихневмонид.

Экологически *Ichneumonidae* и *Braconidae* довольно сходны. Обособление последних едва ли сопровождалось какими-либо серьезными изменениями в их связях с насекомыми-хозяевами, однако в дальнейшей эволюции переход к эндопаразитизму у них происходил в гораздо более широких масштабах, чем у ихневмонид. Эктопаразитизм сохранился только у *Braconinae* и близких к ним подсемейств, образующих разнообразную, но морфологически довольно специализированную группу.

PROCTOTRUPOIDEA

Надсемейства *Proctotrupoidea* (включая выделяемых здесь *Diaprioidea*), *Cynipoidea* и *Chalcidoidea* иногда объединяются под названием *Microhymenoptera*. Это действительно филогенетически единая группировка, огромное большинство членов которой — мелкие и очень мелкие насекомые. Само становление ее было связано, вероятно, с миниатюризацией, о чем говорит не только редукция жилкования, но и удивительный параллелизм с браконидами, проявляющийся в целом ряде признаков. Помимо широкого костального поля (примитивный признак по сравнению с *Ichneumonoidea*), микрогименоптер объединяет сокращенное жилкование (в крайних случаях — до единственной короткой жилки) и уменьшенное число зацепок, сближенных и вынесенных на выступ переднего края заднего крыла

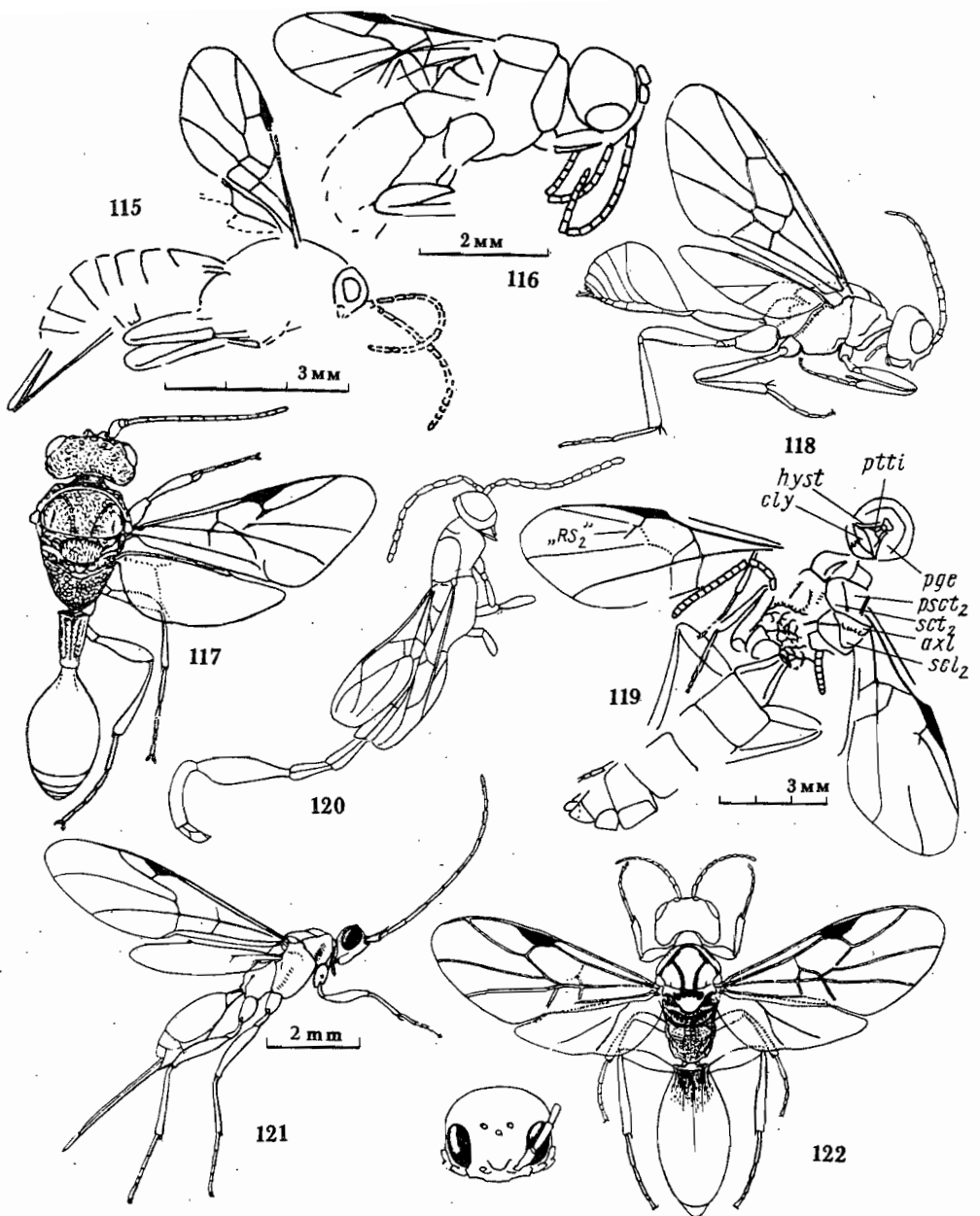
(обычно зацепок 2–3, редко по 5–6, крайне редко и, видимо, вторично — у *Pelesinus* Latr. — до 8). Еще один общий признак микрогименоптер — утрата типичного для перепончатокрылых кокона (согласно Кочетовой, 1966; Gilmour, 1970, и Ву Куанг Кон, 1974, коконы *Scelionidae* и *Chalcidoidea* иного происхождения и, следовательно, вторичны). Кроме того, для случаев относительно полного жилкования характерна выпрямленная *Cu* (во всяком случае без обычного резкого изгиба назад в месте впадения $1m-cu$).

Кроме перечисленных признаков, микрогименоптер объединяет несколько характерных эволюционных тенденций: уменьшение лабиомаксиллярного комплекса и ротовой ямы, сопровождаемое появлением гипостомального моста (см. рис. 85e); олигомеризация антенн (полимерные сохранились лишь у некоторых юрских проктотрупоидов), редукция брюшных дыхалец; кроме пропodeального и последнего (седьмого метасомального); утрата зубцевидных мышечков пропodeума; превращение первого сегмента метасомы в узкую или (и) короткую сочленовную трубку; в мужских гениталиях редукция кусписов, переход дигитусов на эдеагус, укорочение параметер (сросшихся гоноксиса и гоностилей) и также срастание их с эдеагусом, а в результате переход основной фиксаторной функции с параметер на дигитусы и эдеагус; переход к эндопаразитизму (эктопаразитизм известен только среди хальцид). Почти все эти изменения в той или иной мере связаны с уменьшением размеров; некоторые из них, особенно последние, касающиеся гениталий и способа развития, а также обсуждавшиеся выше (редукция жилкования и строение сцепочного аппарата крыльев) также наблюдаются у браконид, особенно у более мелких их представителей.

Судя по широкому костальному полю и сохранению в некоторых группах свободного постспиракулярного склерита, микрогименоптеры происходят не от типичных ихневмоноидов, лишенных этих признаков, а от более примитивных форм, нам не известных. Поскольку у некоторых ихневмонид характерные изменения головной капсулы только намечены и постгены еще не до конца раздвинуты нижним тенториальным мостом, приходится предполагать, что раздвигание постген у микрогименоптер и у ихневмоноидов происходило независимо. Сходство микрогименоптер с браконидами также следует считать результатом параллельной эволюции. В противном случае, предполагая происхождение этой группы от браконид, пришлось бы признать возможность вторичного появления практически исчезнувшего у ихневмоноидов широкого костального поля и восстановления внешне совершенно не выраженного у последних постспиракулярного склерита. Теоретически и это возможно, если в онтогенезе ихневмоноидов сохранились необходимые для этого предпосылки. Однако другие примеры обратимой редукции обсуждаемых структур нам пока не известны.

Наиболее примитивные и самые древние *Microhymenoptera* относятся к проктотрупоидам. Это надсемейство понимается здесь гораздо уже, чем обычно. Дело в том, что различия между выделенными Козловым (1968) "группой *Heloridae*" и "группой *Diapriidae*", по-видимому, более глубокие, чем между последней и *Cynipoidea*. Сохранение проктотрупоидов в прежнем объеме потребовало бы введения туда и орехотворок, что едва ли разумно. Более рациональным представляется выделение "группы *Diapriidae*" в надсемейство *Diaprioidea*.

Proctotrupoidea s. str., т.е. *Mesoserphidae*, *Proctotrupidae*, *Heloridae* и близкие к ним группы (рис. 115–122) отличаются от других микрогименоптер антеннами, одинаковыми у обоих полов и с коротким (не более чем вдвое длиннее своей ширины) скапусом, и обычно длинной (занимающей более трети заднего крыла) анальной областью, в пределах которой заднее крыло достигает наибольшей ширины. Кроме того, у проктотрупоидов сохраняются характерные для ихневмоноидов строение головы и обычно брюшного сочленения, ячейки $1+2r$ и $1m-cu$ разделены $RS+M$, есть птеростигма, круг хозяев, по-видимому, близок к исходному (личинки жуков, редко сетчатокрылых и низших перепончатокрылых и лишь крайне редко — двукрылых). У других надсемейств антенны с более длинным скапусом (кроме части орехотворок, где скапус вторично укорочен), строение, а часто и число их члеников у самцов и самок различно; анальная лопасть заднего крыла короткая и



Р и с. 115.—122. Представители надсемейства Proctotrupoidea, семейства Mesoserphidae (115), Heloridae (116–117), Roproniidae (118), Pelecinidae (119–120), Proctotrupidae (121), Vanhorniidae (122)

115 — *Mesoserphus* sp., в. юра Южного Казахстана; 116 — *Protocyrtus jurassicus* Rohd.; в. юра Южного Казахстана; 117 — *Helorus rugosus* Thoms.; соврем.; 118 — *Ropronia garmani* Ashm.; соврем.; 119 — *Iscorinus baissicus* Kozl.; н. мел Забайкалья; 120 — *Pelecinopteron tubuliforme* Brues; в. олигоцен Прибалтики; 121 — *Austroserphus* sp.; соврем.; 122 — *Vanhornia euchnemidarum* Crawford; соврем. (115, 116, 119 — ориг.: 115 — Каратау, экз. ПИН № 2335/28, 116, 119 — голотип; 117 из Masner, 1957; 118 — из Townes, 1948; 120 — из Козлова, 1974; 121 — из Riek, 1970в; 122 — из Handlirsch, 1925)

не достигает уровня наибольшей ширины крыла; ихневмоидное строение головы часто, а брюшного сочленения — почти всегда (кроме некоторых *Scelionidae*) утрачено; ячейки 1+2r и 1mcu не разделены, птеростигма сохраняется только у части *Diapriodea* ("птеростигма" орехотворок подсемейства *Pycnostigmatinae* не гомологична настоящей птеростигме), а паразитизм на личинках жуков известен, по-видимому, только для хальцид.

Все проктотрупоиды, для которых описан способ развития — эндопаразиты, но поскольку среди их вероятных потомков есть эктопаразиты (многие хальциды) и пока надежно не показана возможность возврата от эндо- к эктопаразитизму, последний приходится предполагать и для примитивных проктотрупоидов, в частности для мезосерфид типа *Mesoserphus Kozlov* (рис. 115), которые по строению брюшка и по форме яйцеклада практически не отличаются от ихневмонид.

Взаимоотношения и объем семейств проктотрупоидов не вполне ясны. В немалой степени это связано с тем, что многочисленные мезозойские проктотрупоиды лишь едва затронуты исследованием. Предварительный просмотр этих материалов показывает, что большая часть юрских проктотрупоидов образует спектр, ограниченный архаичными *Mesoserphus* и продвинутыми *Protohelorus Kozlov*, *Mesohehorus Mart.* и *Protocyrtus Rohdendorf* (см. рис. 116). Первые обладают длинной мягкой метасомой с наружным яйцекладом, в переднем крыле — широкой на вершине ячейкой 1r (базальной) и узкими кубитоанальными ячейками, вторые — жесткой овальной метасомой, иногда даже с обособленным цилиндрическим первым сегментом, хотя и не таким узким, как у *Helorus Latr.* (см. рис. 117). Яйцеклад скрытый, в переднем крыле ячейка 1r узкая, суа наоборот, очень широкая. Уже эти формы необычайно похожи на *Helorus*, иногда вплоть до появления вторичной серповидной жилки у задненаружного угла ячейки 2суа, а позднемеловые формы из Бон-Цагана в Монголии в значительной мере перекрывают оставшийся гиатус. Промежуточное положение между *Mesoserphus* и *Protohelorus* занимают проктотрупоиды с наружным яйцекладом и жилкованием, подобным таковому *Mesoserphus*, очень мелкие с округлой метасомой или среднего размера с более или менее цилиндрической жесткой метасомой.

Уже эти предварительные данные показывают корни семейства *Heloridae*, куда, по-видимому, рационально включить *Mesohehorus*, *Protohelorus*, *Protocyrtus* и близкие формы на правах подсемейства *Protohelorinae* A. Rasnitsyn, subfam. nov. (остальные упомянутые выше типы юрских проктотрупоидов предварительно, до систематического описания, отнесены к семейству *Mesoserphidae*). Можно надеяться, что более подробное изучение обнаружит корни и других семейств проктотрупоидов.

Среди четырех оставшихся семейств *Roproniidae* с их стебельчатой, как у *Heloridae*, но сжатой с боков и не столь сильно склеротизованной метасомой, скрытым яйцекладом и более примитивным, чем у гелорид, жилкованием, во многом сходны с последними, но их независимое и параллельное развитие от каких-то мезосерфид кажется не менее вероятным.

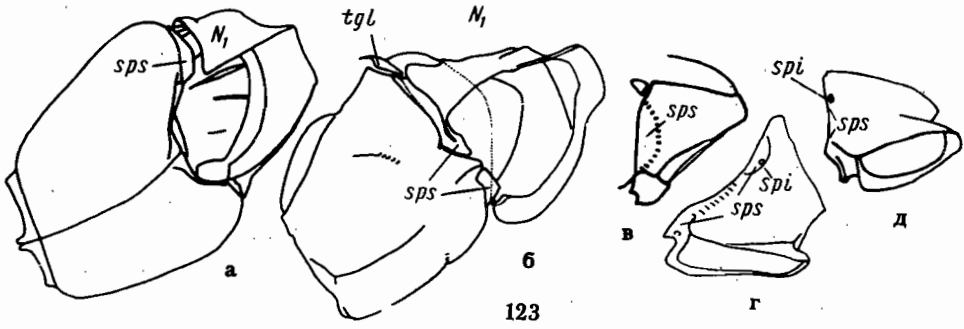
Семейства *Proctotrupoidea*, *Vanhorniidae* и *Peleciniidae* объединяются, помимо паразитизма почти исключительно на личинках жуков (в противоположность *Helorus* и *Ropronia*, развивающихся на личинках соответственно сетчатокрылых и тентрединид), кольцевидной переднеспинкой, которая среди микрогигеноптер есть также у *Scelionidae* и *Platygastridae*. Кольцо во всех этих группах получается, по-видимому, в результате срастания переднеспинки с гипертрофированными и сросшимися посредине постпиракулярными склеритами (рис. 123). Эти склериты, вероятно, гомологичные первому базалю низших перепончатокрылых, очень характерны для *Stephanidae* и многих *Aculeata*, где они также иногда сливаются между собой в полукольцо (у многих *Bethylodea*); есть они и у *Chalcidoidea*, но об этом речь ниже. Ранний этап развития кольца демонстрируют *Monomachidae*, у которых склериты еще даже не соприкасаются, четко отделены от среднегруди и прикрыты задними краями переднеспинки, срастание с которой только намечается. Более поздняя стадия сохранилась у *Vanhornia Crawfordi* и некоторых *Scelionidae* (триба *Caloteleini*): кольцо развито, но граница между собственно переднеспинкой

и сросшимся с ее задним краем постспиракулярным склеритом четко обозначена, а сам склерит широкий, овальный. В дальнейшем (у Proctotrupidae, Peleciniidae, Platygastriidae и большинства Scelionidae) склерит теряет свою обособленность. При этом проктотрупиды и пелециниды приобретают дополнительное сходство из-за необычного положения среднегрудного дыхальца, сдвинутого на боковую поверхность переднеспинки (по-видимому, зажатого между ней и верхней частью постспиракулярного склерита, причем их граница у Peleciniidae еще сохраняется). Кроме того, эти два семейства объединяются широким распространением паразитизма на почвообитающих личинках жуков и тенденцией к удлинению метасомы.

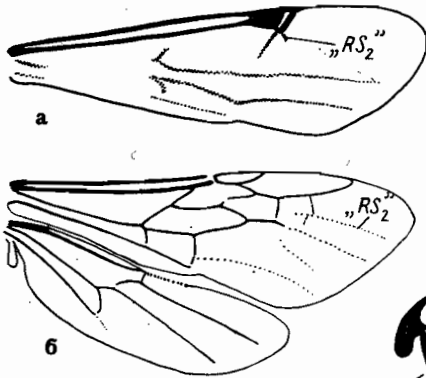
Наиболее примитивным строением в данной группе обладает раннемеловой Iscopinus Kozl. (рис. 119), относящийся к Peleciniidae (Козлов, 1974). Он сохраняет такие признаки, как многочленистые (по-видимому, 18-члениковые) антенны; нормальные не менее чем 3-зубчатые мандибулы; развитый окципитальный гребень; хорошо развитые и не сливающиеся сзади парапсиды; мало измененное, лишь слегка вытянутое брюшко с гомономными сегментами; ножны яйцекада, не выступающие за вершину брюшка. Однако задние крылья у него уже лишены ясно го жилкования, подобно другим Peleciniidae, Proctotrupidae и Vanhorniidae. Дополнительная жилка "RS₂" (Козлов, 1974, обозначал ее как 2r-m), послужившая одним из аргументов для отнесения Iscopinus к Peleciniidae, в действительности еще более сходна с жилкой некоторых Proctotrupidae (рис. 124a). Эта жилка представляет, по-видимому, вторичное образование, появляющееся независимо у многих перепончатокрылых. Нередко она по положению и форме очень похожа на RS₂, сохранившуюся у некоторых симфит (см. рис. 41—42). Вторичная "RS₂" характерна для Peleciniidae, Mutillidae, Plumariidae (см. рис. 120, 148, 189—190), некоторых Chrysididae; ее следы сохраняются также у сцелионид (Macroteleia Westw.) и у некоторых, особенно у вторично увеличенных в размерах хальцид (наиболее четко у Leucospis F.). При этом у Pseudophopsis André, одной из наиболее примитивных немок (Mutillidae), хорошо видна вторичная природа RS₂: здесь эта жилка пересекает 3r-m и проникает внутрь ячейки 3r-m (рис. 124б). "RS₂" в виде короткого отростка на 3r-m распространена гораздо шире (у некоторых Pergidae, Bracopidae, у Murgesia из муравьев и др.).

Характерными для Peleciniidae особенностями Iscopinus являются удлинение брюшка, правда, выраженное еще относительно слабо, и короткий яйцекад. Однако его отличия от Pelecinus Latr. и Pelecinopteron Brues, прежде всего в строении брюшка и в форме обсуждавшейся жилки "RS₂", настолько серьезны, что заставляют выделить этот род в особое подсемейство Iscopininae A. Rasnitsyn, subfam. nov. (номинальное подсемейство Pelecininae Haliday 1840, stat. nov., образуют Pelecinus и Pelecinopteron).

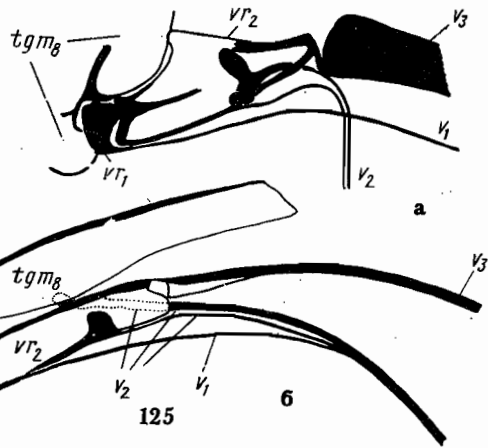
Сложность взаимоотношений Peleciniidae, Proctotrupidae и Vanhorniidae состоит в том, что проктотрупиды разделяют с пелецинидами одни апоморфные признаки (положение первого грудного дыхальца и тенденция к образованию "RS₂"), а с вангоринидами — другие, в частности — непропорционально увеличенный первый сегмент метасомы и своеобразное строение яйцекада, на котором нужно остановиться подробнее (рис. 125). Третьи створки яйцекада здесь, так же как у мекоптероидов, невроптероидов и жуков, из ножен превратились в рабочую часть яйцекада и активно проникают в субстрат. В результате дистального смещения базального сочленения вторых створок яйцекада может отгибаться вниз, не увлекая за собой вершину последнего стернита брюшка, края которого остаются плотно прижатыми к краям вершинных тергитов. Это означает, что у предков этих двух групп вершина брюшка была плотно сомкнута, а яйцекад втянут, как почти у всех проктотрупоидов и диаприоидов; следовательно, наружный яйцекад Proctotrupidae и Vanhornia вторичен. Дополнительным аргументом в пользу этого предположения служит строение яйцекада Diapriidae. Здесь яйцекад в покое втянут в брюшко, а его третьи створки часто по крайней мере внешне более похожи на стилеты, чем на ножны (узкие, блестящие и почти голые, лишь с немногими щетинками на вершине).



123



124



125

Р и с. 123. Постспиракулярный склерит

а — *Schlettererius cinctipes* (Cress.), Stephanidae; б — *Monomachus* sp., Monomachidae; в — *Caloteleia* sp., Scelionidae; г — *Pelecinus polyturator* (Drury), Pelecinidae; д — *Proctotrupes gladiator* Hal., Proctotrupidae (все соврем., ориг.)

Р и с. 124. Переднее крыло: а — *Proctotrupes gladiator* Hal. (Proctotrupidae), б — *Pseudophotopsis* sp. (Mutillidae) (соврем., ориг.)

Р и с. 125. Яйцеклад

а — *Proctotrupes gravidator* L., б — *Vanhornia eucnemidarum* Crawford: (соврем., ориг.)

У многих проктотрупид в отличие от вангорний третья створка, несмотря на изменение функции, еще весьма похожи на ножны, а сегменты метасомы нередко очень сильно удлинены (Riek, 1955 a, рис. 4), хотя и способны еще к телескопическому втягиванию. Удлинение сегментов, связанное с их проникновением в субстрат вслед за яйцекладом в условиях паразитизма на почвообитающих насекомых, образует явную параллель с направлением эволюции метасомы у пелецинид. Однако яйцеклад у *Pelecinus* совсем иного строения — скрытый, укороченный и несколько редуцированный; в частности утрачено базальное сочленение вторых створок; третья створка функционирует, как ножны, но довольно своеобразны из-за наличия на их вершинах крупных сенсорных полей.

Среди описанных признаков наиболее важными (не встречающимися у других перепончатокрылых и, видимо, менее других склонными к параллельному развитию) являются строение яйцеклада и расположение дыхальца на поверхности переднеспинки. Однако распределение этих признаков противоречит гипотезе их однократного возникновения, так что по крайней мере для одного из них приходится допустить независимое происхождение. Судя по меньшей глубине морфологических преобразований, параллельное развитие кажется более вероятным для второго признака (положение дыхальца), откуда следует близость Proctotrupidae к Vanhorniidae (и происхождение обоих от Pelecinidae, близких к Iscorpininae). Об этом же свидетельствует глубокое сходство не только принципиальной организации, но и многих деталей строения яйцеклада вангорний и проктотрупид.

Из шести семейств проктотрупоидов Mesoserphidae наиболее многочисленно и разнообразно в юрское время (большое число остатков происходит из верхнеюрских отложений Каратау в Южном Казахстане, кроме того, их остатки известны из средней или верхней юры р. Уда в Забайкалье и ниже- или среднеюрского местонахождения Бэйбяо в Восточном Китае) и доживает до раннего мела (Байса в Забайкалье и Бон-Цаган в Монголии). Гелориды обычны в поздней юре Казахстана (Каратау) и раннем мелу Монголии (Бон-Цаган) и, кроме того, найдены в позднем олигоцене (род *Helorus* в Ротте, ФРГ). *Roproniidae* в ископаемом состоянии неизвестны. Проктотрупоиды появляются в раннем мелу Забайкалья (Байса) и Монголии (Бон-Цаган) и далее известны из ряда палеогеновых местонахождений, начиная с палеоцена Приморья (Зеркальная). Пелециниды также известны начиная с раннего мела (*Isoripinae* в Забайкалье; *Pelecininae* в Монголии в местонахождении Бон-Цаган); позднее *Pelecininae* обнаружены в эоценовом балтийском янтаре и в янтаре Сахалина, возраст которого в пределах палеогена не установлен. Ископаемые вангорнии неизвестны. В современной фауне широко распространены только *Proctotrupidae* и *Heloridae*; *Pelecinidae* ограничены Новым Светом, *Roproniidae* — Неарктикой и Восточной Палеарктикой, *Vanhorniidae* — Неарктикой.

DIAPRIOIDEA

Надсемейство *Diaprioidea* (рис. 126—134) характеризуются прежде всего антеннами с удлинненным скапусом и половым диморфизмом по числу члеников или по строению антенн (булавовидные у самки, нитевидные у самца). В переднем крыле $RS + M$ между ячейками 1 + 2 r и 1 mcu не развита даже при относительно полном жилковании. Заднее крыло с короткой анальной лопастью, расширенное далеко за ее вершиной (кроме *Austronia Riek*). Головная капсула лишь у *Ismarus Hal.* (*Diapriidae*) с несомкнутыми гипостомами (строение этой области головы *Austroniidae* неизвестно). Проподеальное отверстие почти всегда без зубцов. Чрезвычайно характерны развитие в личинках и пупариях двукрылых и производный из последнего способа развития (через морфотипическую специализацию, т.е. изменение специализации по хозяевам в пределах, ограниченных габитуальным сходством жертв; Козлов, 1970, 1972) паразитизм в яйце (см. Козлов, 1968); на иных хозяевах диаприоиды паразитируют очень редко и почти наверняка вторично.

В надсемействе *Diaprioidea* объединяются семейства *Austroniidae* (включая *Trupoalacididae*), *Monomachidae*, *Diapriidae*, *Platygastridae*, *Scelionidae*, *Serphitidae* (включая *Mymarommatidae*) и *Mymaridae*. По сравнению с "группой *Diapriidae*" (Козлов, 1968) объем надсемейства увеличен за счет *Austroniidae*, *Mymaridae* и *Mymarommatidae* (здесь подсемейство в *Serphitidae*). Первое семейство Козлов в 1968 отнес к "группе *Heloridae*", два последних обычно объединяют и включают в *Chalcidoidea*. Основанием для отнесения австрионид к *Diaprioidea* служит половой диморфизм в строении антенн (установлено только для *Austronia*) и сходство строения их груди с *Monomachidae*. Близость *Mymarommatinae* к *Serphitinae* подтверждается признаками позднемеловых *Microserphites* A. Rasn. (Козлов, Расницын, 1979) и *Distylopus Yoshimoto*. Последний описан в качестве особого подсемейства *Distylopinae* среди хальцид семейства *Tetracampidae* (Yoshimoto, 1975), но принадлежность к серфитидам более вероятна (Козлов, Расницын, 1979).

Таксономическое положение *Mymaridae* всегда было не очень ясным, промежуточным между хальцидоидами и проктотрупоидами (Debauche, 1948; Никольская, 1952). Некоторые наиболее важные диагностические признаки у мимарид оказываются изменчивыми: переднеспинка может достигать или не достигать тегул; свободный постспиракулярный склерит то развит, то отсутствует, а иногда выглядит как часть мезоплевры, отделенная неполным надрезом. Возможно, что здесь это действительно вторичное образование, не гомологичное настоящему постспиракулярному склериту.

Другие признаки мимарид дают противоречивые указания на их родственные отношения и по большей части тоже ненадежны. Так, отсутствие колечек (мелких члеников в основании жгутика антенн) сближает мимарид с диаприоидами, однако и у хальцид колечки могут отсутствовать (например, у *Chalcididae Leucospidi-pae*). Наоборот, плотно не сомкнутая вершина метасомы самки и более или менее наружный яйцеклад характерны для мимарид и хальцид, но и среди диаприоидов есть группа (*Serphitidae*, особенно *Mymarommatinae*), где зияющая вершина метасомы и открытое положение яйцеклада достаточно обычны. Сенсорные гребни на антеннах свойственны мимаридам и хальцидам, но не диаприоидам. Типичные сенсорные гребни у других диаприоидов неизвестны, однако наличие их у орехотворок указывает на возможность независимого появления этих образований если не у самих диаприоидов, то у их потомков. Ранние этапы формирования сенсорных гребней, по-видимому, наблюдаются и у некоторых представителей *Diaprioidea*. Так, по крайней мере дистальные членики антенн *Trupochalcis* несут крупные удлинено-овальные сенсиллы. Иные структуры, пожалуй, еще более похожие на предшественников сенсорных гребней, развиты на дистальных члениках антенн некоторых *Mymarommatinae* группы, по многим признакам эволюционировавшей параллельно мимаридам. У некоторых позднемеловых мимаромматин на этих члениках, помимо обычных волосков, имеются более толстые, в основании резко изогнутые и далее идущие вблизи поверхности членика параллельно его оси; при этом на внутренней, адаксиальной стороне волоска намечается перепончатый гребень (Козлов, Расницын, 1979). Легко представить себе превращение такого волоска в сенсорный гребень в результате прирастания его к членику.

По-видимому, наиболее надежные указания на родственные отношения мимарид дает строение их личинок, принадлежащих к тому же весьма своеобразному типу, что и личинки сцелионид (Никольская, 1952). Этот факт вместе с обсуждавшимися выше важными чертами строения постспиракулярного склерита мимарид и обилием параллелизмов с *Mymarommatinae* заставляет перенести *Mymaridae* в *Diaprioidea* и сблизить их с *Scelionidae* и *Serphitidae*.

Предками *Diaprioidea* были, судя по сравнительно короткой С-образно изогнутой г-м заднего крыла и по примитивному строению метасомы и яйцеклада австроинид, мезосерфиды, подобные еще неописанным их представителям из средней или поздней юры Забайкалья (Уда) и раннего мела Монголии (Бон-Цаган).

Среди диаприоидов наиболее примитивно по большинству признаков семейство *Austroniidae*, состоящее из двух монотипных подсемейств — *Austroniinae* с современным родом *Austronia* Riek (Riek, 1955b, 1970b) и *Trupochalcidinae*, включающее *Trupochalcis* Kozl. из позднего мела Таймыра (Козлов, 1975). *Trupochalcis* при описании был выделен в особое семейство *Trupochalcidae*, сходное с *Austroniidae*, однако различия между ними представляются соответствующими скорее уровню подсемейства, чем семейства. Австроиниды сохраняют примитивный, первично наружный яйцеклад; зияющую вершину метасомы; наружные палочковидные церки; примитивное строение крыльев, особенно у австроинии, обладающей несуженными к основанию задними крыльями (в отношении полноты жилкования, особенно задних крыльев, австроиниды несколько уступают монсмахидам). К числу продвинутых признаков относятся, во-первых, короткий и узкий трубчатый первый метасомальный сегмент без следов границы между тергитом и стернитом, и, во-вторых, узкая и сравнительно длинная переднеспинка с суженными и стянутыми назад и в стороны (к тегуле) задними углами (достоверно установлено для *Trupochalcis*, но, по крайней мере, оттянутые задние углы есть и у *Austronia*). Указание Козлова (1973) на наличие промежуточной формы между проктотрусидами и хальцидами в фауне верхнемеловых янтарей Таймыра относится именно к *Trupochalcis* и основано на примитивном строении метасомы и на форме переднеспинки этого насекомого. Сиднаки *Austronia* и *Monomachidae* также обладают подобным строением переднеспинки, а у последних, сверх того, развиты и характерные для хальцид свободные постспиракулярные склериты (рис. 123б). Впрочем, весьма возможно, что эти

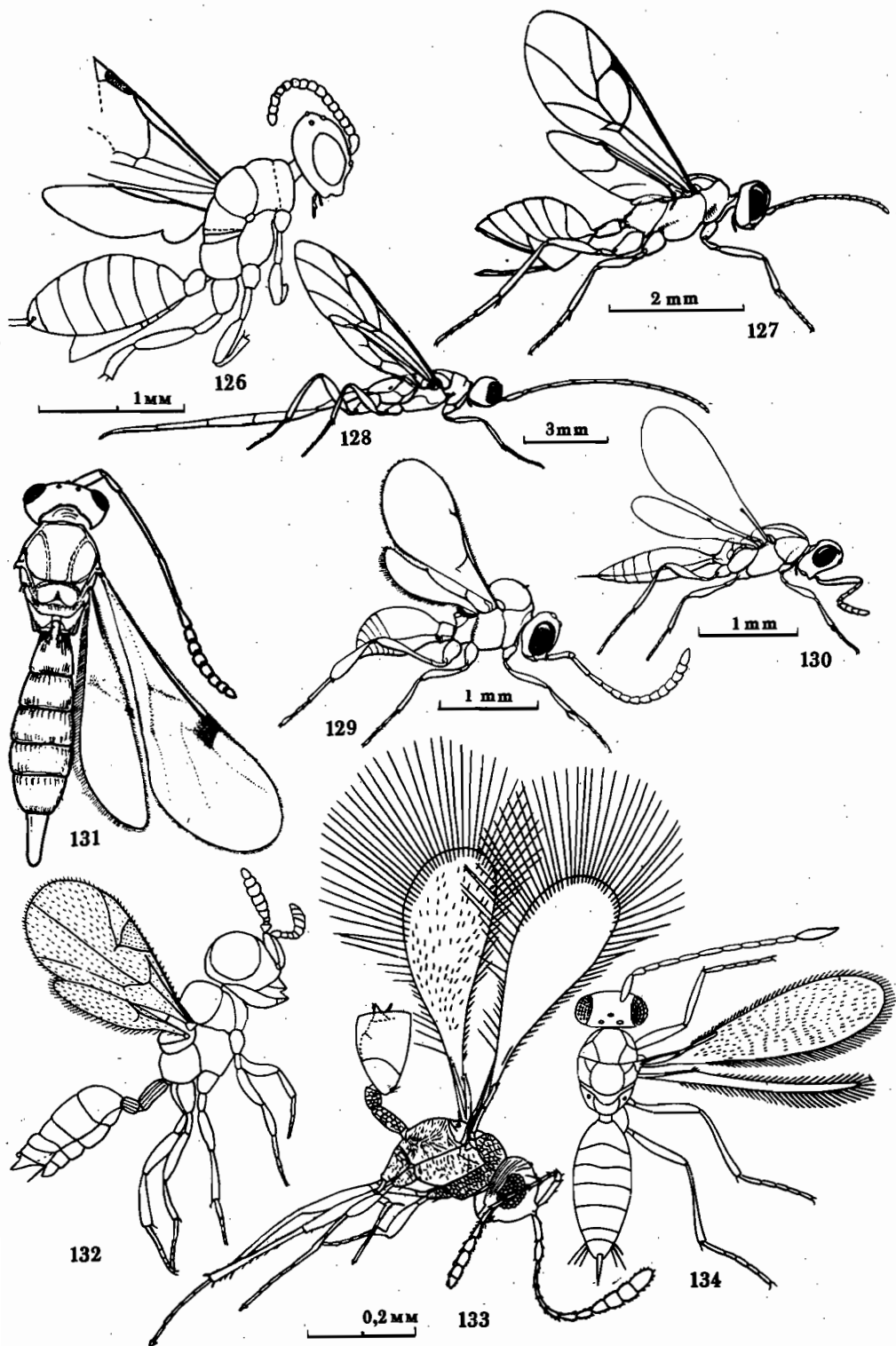


Рис. 126—134. Представители надсемейства Diaprioidea

126 — *Trupoalcalis inops* Kozl.; в. мел Таймыра, Austroniidae Trupoalcalcinae; 127 — *Austronia* sp.; соврем.; Austroniidae Austroniinae; 128 — *Monomachus* sp.; соврем.; Monomachidae; 129 — *Ismarus* sp.; соврем.; Diapriidae; 130 — *Brachinostemma* sp.; соврем.; Platygastriidae; 131 — *Archaeoteleia novaezelandiae* Masner; соврем.; Scelionidae; 132 — *Serphites dux* Kozlov; в. мел Тай-

мыра; Serphitidae Serphitinae; 133 — *Palaeomyrmar agara* A. Rasn.; в мел Таймыра; Serphitidae Myrmarommatinae; 134 — *Gonatocerus cicadellae* Nik.; соврем.; Myrmaridae (126 — из Козлова, 1975; 127—130 — из Riek, 1970b; 131 — из Masner, 1968; 132—133 — из Козлова, Расницына, 1977; 134 — из Никольской, 1952).

←

склериты свободны и у австрониид. Родственные связи Chalcidoidea подробнее обсуждаются дальше.

Уже из сказанного выше видно, что примитивную и близкую к австронидам группу представляют распространенные в Австралии и Южной Америке Monomachidae (в ископаемом состоянии не найдены). Сходство двух семейств усиливает трубчатый первый метасомальный сегмент мономахид, правда, длинный и со следом границы между тергитом и стернитом. Трубчатый сегмент характерен также для Diapriidae, но там он обычно ребристый и более массивный; более похожий, действительно образующий тонкую и гладкую трубку, первый сегмент метасомы встречается среди Serphitidae и Myrmaridae, но в этом случае независимое его возникновение несомненно.

К мономахидам и австронидам довольно близки Diapriidae, наиболее обширная и широко распространенная группа в надсемействе. Для диаприид характерны обычно вздутое и удлиненное лицо (кроме некоторых, еще не описанных, поздне-меловых форм; М.А. Козлов, устное сообщение), несколько более редуцированное, чем у австрониид и мономахид, жилкование, без птеростигмы и не более чем с одной (3r) или реже двумя (1rm и 3r) замкнутыми ячейками в переднем крыле; обычно толстый и ребристый, округлый в сечении первый метасомальный сегмент без ясной границы между тергитом и стернитом; нормальная, не удлиненная стода сильно, как у мономахид, метасома с сомкнутой вершиной и втянутым в покое яйцекладом.

Значительно сильнее обособлено от трех предыдущих семейств еще одно крупное семейство диаприоидов — Scelionidae. Для сцелионид характерны поперечный щитик, сильно расширенный в стороны и обычно не отделенный впереди глубокой и широкой ямкой (в трех первых семействах щитик узкий, впереди с глубоким, часто разделенным посередине вдавлением); переднеспинка кольцевидная; метасома обычно с резко обособленными латеротергитами, образующими резкий угол с тергитами (среди обсуждавшихся диаприоидов известна только у Ambositrinae, небольшого и довольно продвинутого подсемейства диаприид); нормальный, не трубчатый первый сегмент; второй тергит метасомы, часто не увеличенный по сравнению с последующими, как это характерно для Diapriidae (кроме некоторых, еще не описанных поздне-меловых диаприид); в гениталиях самца, подобно хальцидоидам, гоностили сильно редуцированы, а дигитусы приросли к здеагусу, но базальное кольцо, в отличие от хальцидоидов, сохранилось. В противоположность диаприидам, развивающимся, как правило, в личинках и пупариях двукрылых, все сцелиониды — яйцееды.

По мнению М.А. Козлова (1968 и устное сообщение), сцелиониды происходят от примитивных диаприид, причем промежуточные этапы этого процесса демонстрируют некоторые еще не описанные диаприониды из поздне-меловых (сантонских) смол Янтардаха на Таймыре. К числу вероятных потомков сцелионид относятся серфитиды и мимариды. Оба семейства утратили кольцевидную переднеспинку и в той или иной мере плотно сомкнутую вершину метасомы и втянутый яйцеклад (слабее выражено у Serphitinae). Для обоих весьма характерна тенденция к крайней миниатюризации, редукции жилкования (вплоть до утраты всей пластинки заднего крыла у Myrmarommatinae и Myrmar Curtis) и развитию длинной бахромы по краю крыла, к внедрению мезоплекры между переднеспинкой и тегулой и превращению первого, а у серфитид двух первых метасомальных сегментов в сочленовную трубку. Непосредственно одно от другого эти два семейства не выводятся, поскольку серфитиды, наследуя от сцелионид множество характерных для них признаков, в то же время обладают двучлениковым стебельком, сохраняющимся

и у мимаромматин. Мимарида, наоборот, наследуют первично неизмененное строение основания метасомы и отличаются от сцелионид другими признаками, часто параллельными таковым Мутагомматинае (в строении антенн, груди, крыльев, вершины метасомы, включая положение яйцеклада, и т.д.). Очевидно, мимарида и серфитиды отошли от сцелионид независимо и, видимо, в разное время: серфитиды в палеонтологической летописи появляются в начале мела (в неокоме), мимарида — только в начале позднего мела, и здесь встречаются гораздо реже, чем серфитиды и, в частности, мимаромматини.

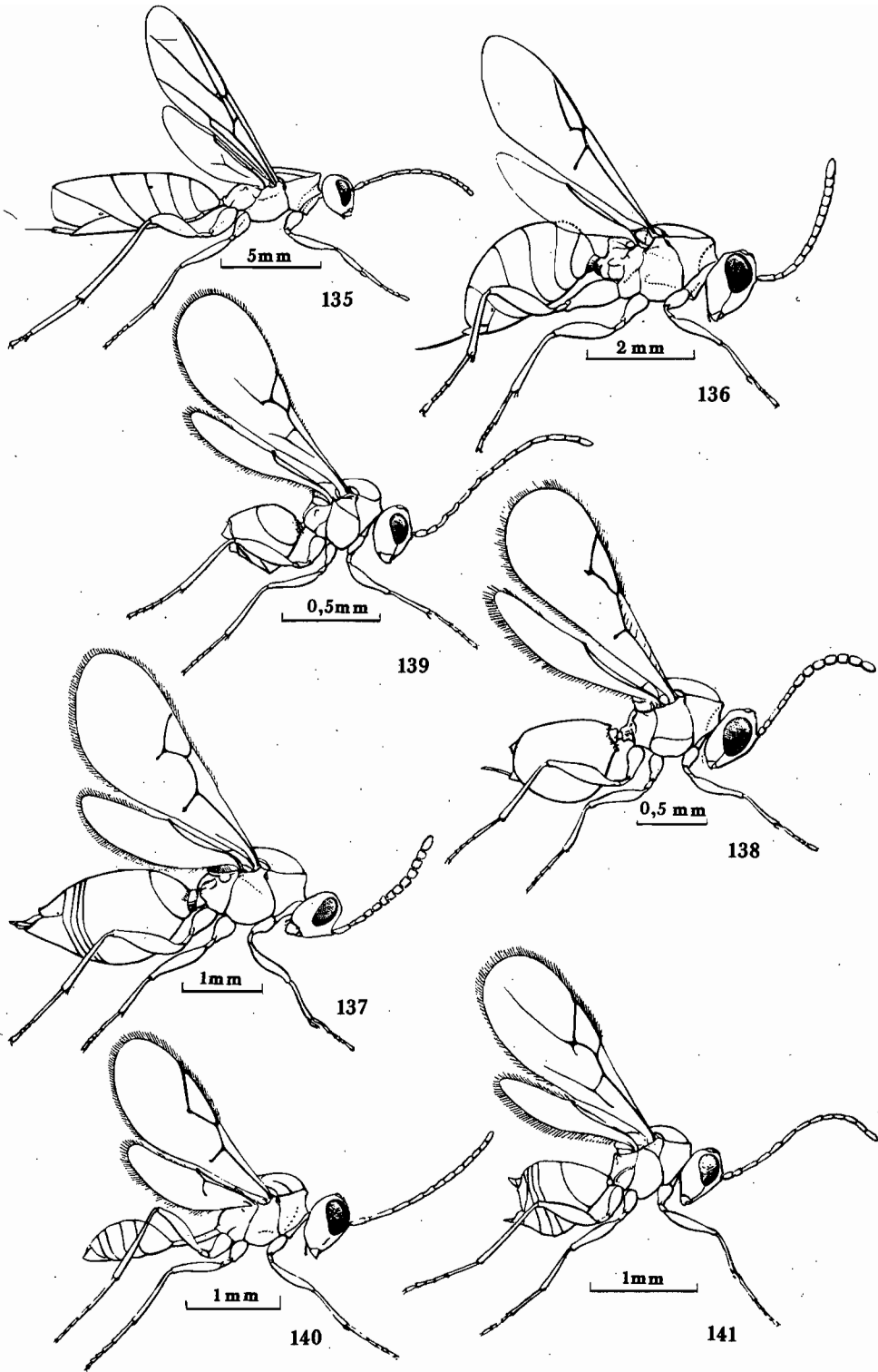
Последнее семейство диаприоидов, *Platygastridae*, столь же обширно, как и *Scelionidae*, и уступает по объему только диаприидам и мимаридам. Несколькими, в основном примитивными признаками (строение среднеспинки, увеличенный второй тергит и паразитизм на личинках двукрылых), оно сближается с диаприидами. В то же время у платигастрид есть как синапоморфии (общие специализации) со сцелионидами (кольцевидная переднеспинка, сходным образом редуцированные гениталии самцов), так и симплезиоморфии (первый метасомальный сегмент явно разделен на тергит и стернит и, хотя более изменен в сторону превращения его в сочленовную трубку, чем у сцелионид, все же сходен скорее с первым сегментом, чем с сочленовной трубкой диаприид). Молодые личинки обоих семейств сильно ювенилизированы, но организация их при этом оказывается различной, что свидетельствует скорее против тесного родства платигастрид и сцелионид. Согласно М.А. Козлову (1968 и устное сообщение), сходство платигастрид со сцелионидами преимущественно вторичного характера, и генетически это семейство связано непосредственно с диаприидами.

Палеонтологическая история диаприоидов начинается с раннего мела. Из неокома Забайкалья (Байса) происходит остаток *Serphitidae* (*Serphitinae*), а из верхнего неокома или апта Монголии (Бон-Цаган) — *Scelionidae* и, предположительно, *Serphitidae*. В середине мела появились *Mutaгомматинае*, стали многочисленными сцелиониды (таймырские местонахождения Кресты и Бедией и Агджакент в Закавказье). В течение позднего мела сцелиониды и мимаромматини сохраняли высокую численность, а численность серфитин сначала росла к сантону, затем к кампану снова снизилась. В начале позднего мела (поздний сеноман Таймыра, Агапа) появились *Mutaгаidae*, но их обилие, как и разнообразие, еще не достигло больших значений. *Diapriidae* известны с турона (Тиммердах-Хая в Якутии), *Platygastridae* — только с палеогена (эоценовый балтийский янтарь и янтарь Сахалина, возраст которого в интервал даний — эоцен неясен). До сих пор описана лишь малая часть ископаемых диаприоидов (для мела см. Brues, 1937; Yoshimoto, 1975; Козлов, Расницын, 1979; данные по кайнозою сведены Жерихиным, 1978).

СУНИПОИДЕА

Орехотворки (надсемейство *Synipoidea*) (рис. 135–141) морфологически и биологически весьма сходны с диаприоидами, особенно с диаприидами и австрионидами, и происходят, вероятно, от каких-то форм, близких к последним. Антенны не более чем с 15 члениками¹, в их строении наблюдается половой диморфизм, аналогичный таковому диаприоидов, включая даже вырезки на базальных члениках жгутика, характерные для диаприид. Скапус часто удлинённый, особенно в более примитивных группах (среди *Figitidae*, *Ibaliidae* s.l.). Однако в отличие от большинства диаприоидов (кроме *Mutaгаidae*), членики антенн орехотворок снабжены сенсорными гребнями. Подобно диаприоидам, антенны прикреплены высоко над наличником, но лицо при этом не вздуто. Весьма характерна и стабильна форма головы, широкой, суженной книзу, с обычно короткими и широкими, сближенными мандибулами и маленьким наличником. В отличие от диаприоидов, где гипостомы

¹ У *Rusnostigmatinae* у самок 12–19, у самцов 15–24 члеников антенн; очевидно, это вторичное изменение.



Р и с. 135–141. Представители надсемейства Cynipoidea (все соврем.)

135 – *Ibalia* sp., Ibalidae Ibalini; 136 – *Mesocynips* sp., Ibalidae Mesocynipinae; 137 – *Xyalophora* sp., Figitidae Figitinae; 138 – *Heptamerocera* sp., Figitidae Eucolinae; 139 – *Charipsaustraliae*, Figitidae Charipinae; 140 – *Anacharis* sp., Figitidae Anacharitinae; 141 – *Aylax hypochoeridis* Kieff., Cynipidae (из Riek, 1970b)

полностью разделены нижним тенториальным мостом только у *Ismaqus*, здесь это более примитивное строение головной капсулы широко распространено, хотя нередок и гипостомальный мост, внешне иногда очень похожий на постгенальный (см. рис. 85e).

Весьма сходно строение груди орехотворок и диаприид, включая и сильно уменьшенный пропodeум, характерный, правда, лишь для части диаприид (в меньшей степени также и для *Trupochalcis*). У многих орехотворок развит продольный шов среднеспинки, признак, неизвестный у диаприоидов и вообще редкий у ихневмономорф. По-видимому, здесь, как и у других представителей инфраотряда, он появляется вторично как способ укрепления границы между двумя мощными дорзентральными мышцами груди. Во всяком случае, у более примитивных форм (большинство *Figitidae* и *Ibaliidae Mesocynipinae*) он не развит или лишь намечен в виде ямки или короткого продольного вдавления перед щитком.

Строение крыльев во многих отношениях сходно с таковым многих диаприид (включая форму и жилкование заднего крыла), но обладает рядом специфических особенностей. Радиальная ячейка в большинстве случаев сильно увеличена (примитивная ее форма сохранилась у многих *Ibaliidae*). Составная жилка $1m-cu + RS$, снаружи ограничивающая у *Austronia* и *Mopomachus* центральную ячейку, у большинства орехотворок своим нижним концом передвинута антеробазально и идет приблизительно параллельно оси крыла; впрочем, такой сдвиг намечен уже у австронии. Наиболее важная особенность крыла орехотворок — наличие у многих из них ареолы — ячейки, по форме и положению соответствующей зеркальцу ($2 + 3gm$) ихневмонид. У остальных микрогименоптер этой ячейки нет. Предположение о постоянном ее наличии в ряду предков *Cynipoidea*, означая обособление надсемейства от более примитивных форм, чем даже *Mesoserphidae*, противоречит как глубокому их сходству с потомками мезосерфид — диаприоидами, так и позднему появлению орехотворок (известны начиная с позднего мела). По-видимому, ареола у орехотворок возникла вторично, о чем может свидетельствовать и отсутствие ее у такой во многом примитивной группы, как *Ibaliidae*. По мнению Козлова, высказанному им в беседе с автором настоящей работы, ареола могла замкнуться вторичной жилкой (RS_2), развитой у некоторых проктотруpid. Возможен и другой, более необычный путь, на который указывает жилкование *Mesocynips Sam.*, одной из довольно примитивных орехотворок (табл. III, фиг. 9). У этого насекомого жилка, ограничивающая центральную ячейку, вполне склеротизована лишь на коротком участке под задним углом радиальной ячейки, а дальше резко изогнута базально и ослаблена. Склеротизованный участок окружен П-образно изогнутым вторичным утолщением, которое четко ограничено от мембраны и выглядит настоящей жилкой, слабой по сравнению с окруженным ею отрезком, но более сильной, чем проксимально прилегающая к ней жилка. Легко представить себе появление ареолы в результате мембранизации участка, окруженного вторичной жилкой, или же смещения проксимального отрезка последней с последующим слиянием ее дистального участка с первичной жилкой. Предположение о прохождении истинной жилки по наружному краю ареолы основано на том, что наружная жилка ареолы более устойчива и часто остается склеротизованной при редукции (десклеротизации) внутренней жилки.

Метасома орехотворок обычно сильно изменена. Ее первый сегмент превращен в сочленовную трубку или кольцо без границы между тергитом и стернитом, как у многих диаприоидов, но в отличие от них он часто очень короткий, плотно приросший ко второму сегменту (в других случаях он может быть весьма сходным со стебельком австрониид и особенно мономахид — у *Anacharis Dalm.*, или диаприид — у *Pagamblynotus Sam.*). Основная часть метасомы более или менее сдавлена с боков, иногда до листовидной или ножевидной формы, но нередко лишь до овальной в поперечном сечении. Характерна тенденция к нарушению пропорций сегментов. Судя по ихневмоноидам, в наименее измененной метасоме ихневмономорф, особенно у самок, длина сегментов начиная со второго монотонно и более или менее равномерно убывает к вершине. Ни у одной из орехотворок такая картина, по-видимому, не наблюдается, но в отношении тергитов мало измененные пропорции ха-

рактены для некоторых *Cynipinae* (например, в роде *Isocolus* Förster). Пропорции стернитов у большинства самок орехотворок принципиально сходны с тем, что характерно для *Trupochalcis* (наружные части со второго по пятый стернит уменьшаются, шестой резко удлинены). У самки *Anacharis* Dalm. они почти гомономные, даже шестой увеличен сравнительно слабо (приблизительно равной длины с двумя предыдущими, вместе взятыми). Кроме того, стерниты *Anacharis* умеренно выпуклые, а не резко согнутые по средней линии, как у самок других орехотворок.

Пропорции тергитов у орехотворок имеют большое таксономическое значение. Более или менее резко увеличенный второй (первый после стебелька) тергит считается характерным для *Cynipinae*, *Charipinae*, *Eucoilinae*, *Pucnostigmatinae* и большинства *Anacharitinae*. В действительности он бывает хотя бы немного длиннее любого из последующих тергитов и в других группах, причем не только у самцов, но и у самок. Так, для *Figitinae* характерна наибольшая длина третьего тергита, а у *Ibaliidae* обычно шестого, реже четвертого или пятого. Однако у самок *Sarothrus* (*Amblynotus*) *opacus* Hart. (*Figitinae*) и *Kiefferiella* *rugosa* Ashm. (*Mesocynipinae*) наибольший тергит второй. У *Charipinae*, наоборот, второй тергит бывает практически не длиннее третьего. У *Eucoilinae* и *Pucnostigmatinae* "второй" тергит, судя по числу расположенных после него, представляет слитые второй—третий у самцов, второй—четвертый у самок (слияние второго и третьего тергитов характерно и для некоторых *Cynipinae*, но там полового диморфизма по этому признаку нет). Кроме того, в большинстве групп орехотворок более или менее увеличен седьмой тергит, который, часто вместе с несколькими предыдущими более или менее резко отогнут вниз и расположен почти перпендикулярно оси метасомы (в наименьшей степени это характерно для *Cynipinae*). Вершина метасомы у орехотворок может быть зияющей или замкнутой, но все же не столь плотно, как это характерно для большинства диаприоидов.

Своеобразно строение яйцеклада большинства орехотворок, у которых второй вальвифер свернут в почти полное кольцо, так что его концы направлены в одну сторону и находятся почти на одном уровне. Однако среди *Anacharitinae* (*Anacharis* sp.), *Figitinae* (*Sarothrus opacus*) и *Cynipinae* (*Adleria caput-medusae* Hart., см. Jonescu, 1957, фиг. 15A) яйцеклад вполне нормальный или (у *Adleria*) лишь слегка измененный.

Личинки многих орехотворок, особенно молодые, характерны реактивацией закладок ног грудных и брюшных сегментов с образованием мясистых выростов — ложноножек, подобно тому, что наблюдается у *Proctotrupidae* и *Heloridae* (Clausen, 1962). Личинки диаприоидов с ложноножками неизвестны, но наиболее близкая к орехотворкам группа их семейств (*Diapriidae*, *Monomachidae* и *Austroniidae*) в этом отношении изучена слабо.

Все орехотворки, кроме галлообразователей и инквилинов в галлах, бразующих подсемейство *Cynipinae*, эндопаразиты, причем большинство паразитируют в личинках и пупариях двукрылых (*Figitinae*, *Aspiceratinae*, *Eucoilinae*); *Ibalia* связана с *Siricidae*, *Anacharitinae* — с сетчатокрылыми, *Charipinae* — гиперпаразиты в тлях, зараженных браконидами подсемейства *Aphidiinae*. *Mesocynipinae*, по-видимому, развиваются в личинках различных насекомых — ксилофагов (Weld, 1952).

Если свести воедино все примитивные признаки, известные у орехотворок (антенны с длинным скапусом, 14—15-члениковые у самца, 13-члениковые у самки, среднеспинка без срединного шва, жилкование крыльев по полноте, форме радиальной ячейки и отсутствию ареолы — как у *Mesocynipinae*, форма центральной ячейки как у *Figitinae*, первый сегмент метасомы, как у *Paramblynotus* или короткостебельчатых *Anacharitinae* типа *Aegilips* Wilkr., тергиты 2—8, как у *Isocolus*, стерниты как у *Anacharitinae*, яйцеклад как у *Sarothrus opacus*), то такое "синтетическое" насекомое будет, пожалуй, ближе по всем признакам к упоминавшимся выше трем семействам диаприоидов, чем последние к "группе *Scelionidae*". Это не значит, конечно, что граница между цинипоидами и диаприоидами выражена слабо (наиболее резкое отличие — сенсорные гребни на антеннах, среди диаприоидов развитые только у мимарид, резко отличных от орехотворок по другим признакам). Однако самостоятельность двух надсемейств требует, по-видимому, дополнительного обоснования.

Система орехотворок своеобразна в том отношении, что подсемейства здесь выражены гораздо более определенно, чем семейства, по числу и объему которых существуют значительные разногласия. В настоящей работе принята система, заметно отличающаяся от систем, используемых большинством других авторов (Hedicke, Kerrich 1940; Muesebeck, Krombein, Townes, 1951; Weld, 1952; Riek, 1970b), кроме Ричардса (Richards, 1956), и включающая всего три семейства: Cynipidae, Figitidae и Ibalidae. В последнем семействе объединены Ibalidae и Liopteridae на основании сходного жилкования (примитивная, не расширенная радиальная ячейка и вторично суженная центральная, заднебазальный угол которой ближе к R, чем к M+Cu), пропорций тергитов (шестой, реже четвертый или пятый наибольшие или по крайней мере длиннее третьего), сходного строения задних ног (сильно увеличенные, особенно тазики и первый членик лапки; присутствие сильного шипа на втором членике лапки у Ibalia и некоторых Liopterinae и Mesocynipinae) и паразитизма на ксилофагах. Гедике и Керрич (Hedicke, Kerrich 1940) характеризуют лиоптерид, помимо пропорций тергитов, приподнятым над тазиками сочленением проподоума, причем нижняя поверхность последнего (под сочленовым отверстием) несет продольный киль. Киль характерен также для Ibalia и Anacharis; сочленовое отверстие у некоторых Mesocynipinae (особенно у Kiefferiella Ashm.) не поднято над тазиками, а сдвинуто назад (нижняя поверхность проподоума удлинена, как и у других лиоптерид, но расположена горизонтально, а не скошена вверх); то же характерно для Ibalia, а также и для ряда других орехотворок. Ibalia отличается от Liopteridae ножевидным уплощенным длинным брюшком, очень узкой радиальной ячейкой, присутствием ареолы и особенно сильно удлиненным первым члеником задней лапки; эти особенности представляются не более существенными, чем те, что разделяют Liopterinae, Oberthuerellinae и Mesocynipinae, составлявшие прежнее семейство Liopteridae.

К Figitidae отнесены, помимо постоянно включаемых туда Figitinae, Aspiceratinae и Anacharitinae, также Eucoilinae, Pucnostigmatinae и Charipinae, обычно включаемые в Cynipidae из-за резко увеличенного второго тергита. Поскольку "второй" тергит Eucoilinae и Pucnostigmatinae в действительности образован слитыми вторым и третьим у самцов или вторым — четвертым у самок и истинные пропорции их неизвестны, этот признак здесь теряет свое значение. По жилкованию Eucoilinae и Pucnostigmatinae сходны с Figitidae (центральная ячейка достигает Cu, тогда как у Cynipinae в норме далеко не достигает ее, хотя и ближе к ней, чем к R, в противоположность Ibalidae); характерные для них увеличенный и подогнутый седьмой тергит и отсутствие продольного шва среднеспинки при развитых парапсидах также более типичны для Figitidae, чем для Cynipinae, хотя встречаются и у последних. Дополнительное, хотя и не слишком надежное, как всякая симплезиоморфия, указание на близость Eucoilinae к Figitinae и Aspiceratinae дает сохранение ими исходного круга хозяев (двукрылые; биология Pucnostigmatinae неизвестна). Все эти соображения заставляют включить два обсуждаемых семейства в Figitidae.

Харипины сближаются с цинипинами формой центральной ячейки, в норме далеко не достигающей Cu, и крупным вторым тергитом метасомы. Первый признак продвинутой, апоморфный, но квалифицировать его как приобретение, унаследованное от общего предка, рискованно, поскольку в обеих группах есть формы с ячейкой, задний край которой проксимально изогнут назад и направлен к Cu (среди цинипин это наблюдается, например, у *Aulacidea salviae* Först., среди харипин — у видов рода *Alloxysta* Först.). Что касается метасомы, то наряду со вторым тергитом у харипин сильно увеличен и третий, иногда он даже явственно более длинный, чем предыдущий (у тех же *Alloxysta*). Второй тергит и у цинипин может быть короче третьего (например, у *Ceroptres* Hartig), но независимо от этого харипины по строению метасомы оказываются не менее сходными с фигитинами, чем с цинипинами. Учитывая, что паразитические харипины не могли быть потомками вторично растительноядных цинипин и что некоторые харипины по строению брюшка (*Dilyta* Först.) или иными признаками (см. Riek, 1970b) сходны с эвкоилинами, более логично сближать Charipinae с другими паразитическими орехо-

творками и рассматривать их в составе семейства Figitidae, а Cynipidae ограничить номинальным подсемейством.

Большинство семейств и подсемейств орехотворок широко распространены в современной фауне; сравнительно узкие ареалы характерны лишь для подсемейств Ibaliiidae (Ibaliinae в Голарктике, Liopterinae в Неотропической области, Oberthuerellinae в Эфиопской, Mesocynipinae преимущественно в Австралийской и Ориентальной, но заходят также вNearктику и Восточную Палеарктику, включая и наш Дальний Восток; Белизин, 1961). Дополнительно нужно отметить удивительную бедность фауны орехотворок Австралии и, в частности, отсутствие там не завезенных галлообразователей, которые здесь заменены главным образом галлообразующими хальцидами (Riek, 1970b).

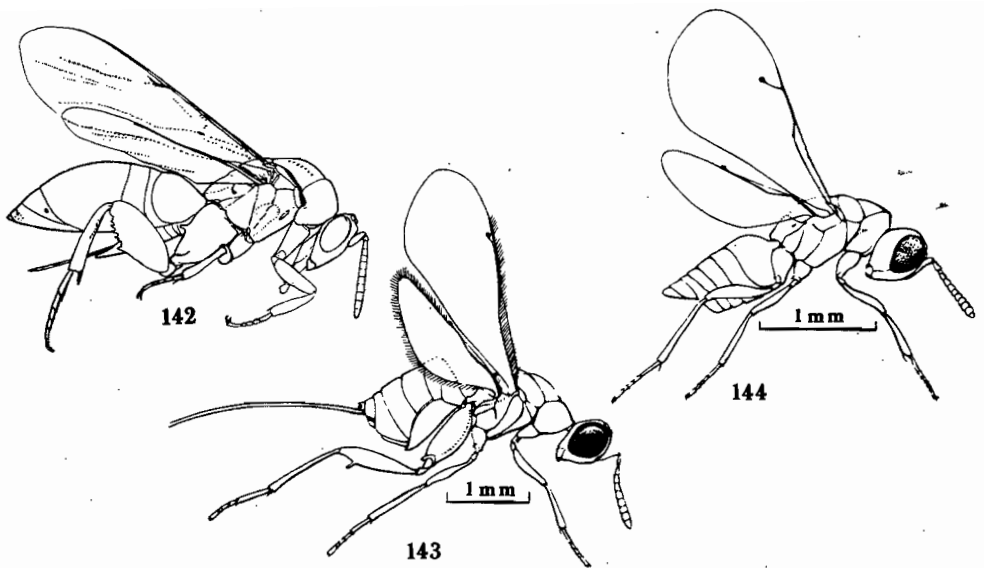
Древнейшие из известных орехотворок происходят из таймырских и канадских смол второй половины мела (сантон Янтардаха, кампан Сидерлейк), где найдены Cynipidae самой примитивной трибы Aulaxini (ее представители доминируют и среди кайнозойских ископаемых орехотворок), а в Янтардахе — также Ibaliiidae Mesocynipinae. Первые Figitinae найдены в эоценовом балтийском янтаре, а также в янтаре о-ва Сахалин, возраст которого в пределах палеогена точно не установлен. Остальные подсемейства в ископаемом состоянии достоверно неизвестны¹, что особенно удивительно в отношении обширного и сравнительно легко диагностируемого подсемейства Eucosilinae.

Все три семейства орехотворок обладают как примитивными, так и продвинутыми признаками, и ни одно из них не удается вывести из какого-либо другого. Все же по совокупности признаков наименее измененными кажутся Figitidae. Правда, они появляются позже других семейств, но причиной тому может быть не позднее их возникновение, а поздний расцвет основных их хозяев — высших двукрылых, и связанная с этим редкость всех паразитов этих насекомых до неогена.

CHALCIDOIDEA

Хальциды (надсемейство Chalcidoidea) (рис. 142—144) образуют одну из крупных и довольно обособленных групп перепончатокрылых. Для них характерно следующее сочетание признаков. Антенны не более чем 13-члениковые, с длинным скапусом и почти всегда несколькими колечками (маленькими члениками) после педицеллуса, членики обычно с сенсорными гребнями (колечки и сенсорные гребни не развиты, например у Leucospidinae), хорошо выражен половой диморфизм антенн. Голова замкнута нижним тенториальным мостом или, чаще у наиболее мелких форм, сомкнутыми гипостомами. Переднегрудь с укороченными задними углами, не достигающими тегул (если только последние не дают узкий направленный вперед выступ, как у Leucospis F.). Постспиракулярные склериты почти всегда свободные (очень редко слитые с задними углами переднеспинки, например у Stilbula Spin., но не с мезоплеврой), наружные (скрытые под переднеспинкой у Chalcis F.), обособленные друг от друга или слитые в полукольцо. Проподеальное отверстие без зубцевидных мышелков. Крылья с сильно редуцированным своеобразным жилкованием; птеростигмы нет, единственная разветвленная на вершине жилка переднего крыла образована R и отходящей от нее 2r-rs, иногда и эта жилка сильно укорочена. Во многих случаях 2r-rs на вершине оканчивается двумя направленными дистально отростками, которые у вторично увеличенных форм могут продолжаться размытыми продолжениями (следами жилок); дополненные следами других жилок, они создают картину, очень похожую на жилкование Pelecinus. В заднем крыле, кроме R, несущей на вершине 2—3, редко до 6 сближенных зацепков, может присутствовать r-m (обычно в виде следа), по своей форме похожая на соответствующую жилку мезосерфид и диаприоидов (сравнительно

¹ Protoibalia Brues из олигоцена США (Флориссант), описанная как представитель Ibaliinae (Brues, 1910), в действительности относится, по-видимому, к Mesocynipinae.



Р и с. 142–144. Представители надсемейства Chalcidoidea. (все соврем.)

142 — *Polistomorpha surinamensis* Westw., Leucospidae, 143 — *Diomorus* sp., Torymidae; 144 — *Nasonia vitripennis* Walk., Pteromalidae (142 — из Bouček, 1974; 143–144 — из Riek, 1970b)

короткая, С-образная), в других случаях (у *Leucospis*) — на жилку проктотруpid и гелорид (длинная, почти параллельная переднему краю крыла; S-образной формы). Первый сегмент метасомы кольцевидный или трубчатый, обычно без ясной границы тергита и стернита (тергит и стернит не слиты, например у *Leucospis*, но это может быть побочным результатом редукции этого сегмента, весьма значительной как в данном случае, так и у ряда других хальцид). Длина и форма последующих тергитов и стернитов очень разнообразна, вершинные склериты плотно не сомкнуты, яйцеклад наружный или втянут в метасому. Гениталии самцов без базального кольца. Развитие экто- или эндопаразитическое, круг хозяев очень широк, много яйцеедов, есть и растительноядные формы (семееды и галлообразователи). Ряд хальцид, в том числе и эктопаразитических, развивается на личинках насекомых ксилофагов. Окуклиние почти всегда без кокона, а если кокон и выделяется, выделяемого через анальное отверстие.

Среди перечисленных признаков наибольшую диагностическую ценность имеют наличие колечек, обычно более одного (единственное колечко среди других ихнемоморф встречается, например, у *Ichneumonidae*, *Heloridae* и *Diapriidae* *Ambositrinae*, более одного известно только у хальцид), наружных постспиракулярных склеритов (есть редкие исключения), характер жилкования (аналогичное жилкование встречается также у сцелионид) и отсутствие базального кольца в гениталиях (то же свойственно мимаридам).

Для установления связей хальцид с другими микрогименоптерами наиболее важны жилкование (рудименты жилок, отходящих от 2r-rs, и форма r-m заднего крыла), длинный скапус и половой диморфизм антенн, свободные постспиракулярные склериты и эктопаразитизм (особенно присутствие эктопаразитов ксилофагов). Последний признак указывает на связь непосредственно с *Mesoserphidae*, тогда как строение антенн более похоже на таковое диаприоидов. Жилкование переднего крыла и некоторые варианты — заднего (у *Leucospis*), сближает хальцид с проктотрупоидами, но доминирование жилкования заднего крыла, более типичного для *Mesoserphidae* и *Diaprioidea*, свидетельствует о том, что это скорее общие тенденции, чем унаследованное сходство. Свободный постспиракулярный склерит, кроме хальцид, известен у примитивных диаприоидов, которые, вероятно, унаследовали его от мезосерфид. Строение антенн, а также форма переднеспинки у *Austroniidae* и *Monomachidae*, напоминающая таковую хальцид, сближают последних с диаприоидами.

Перечисленные признаки дают, таким образом, противоречивые указания на филогенетические связи хальцид: одни связывают их с мезосерфидами, другие — с более продвинутыми проктотрупоидами, третьи — с диаприоидами. Второй вариант наименее правдоподобен. Происхождение хальцид от диаприоидов возможно лишь в случае, если примитивные представители последних были еще эктопаразитами, либо если возможен возврат от эндо- к эктопаразитизму. В противном случае хальцид придется выводить непосредственно из мезосерфид. Сравнительно позднее (в середине мела) появление хальцид в палеонтологической летописи, казалось бы, свидетельствует в пользу их происхождения от диаприоидов. Однако отсутствие более древних хальцид может быть связано с тем, что эти мелкие насекомые в палеонтологическую летопись обычно попадают в виде инклюзов в смолах, а раннемеловые и тем более юрские насекомоносные смолы неизвестны или (ливанские) недостаточно изучены.

Недостаток знаний по обсуждаемой группе заставляет автора отказаться от попытки анализа системы и филогенетических отношений внутри надсемейства Chalcidoidea. Эти же причины, а также крайне недостаточная изученность третичных хальцид не позволяют дать сколько-нибудь детального анализа палеонтологической истории надсемейства. Лишь для поздне мелового этапа, опираясь на работу Йосимото (Yoshimoto, 1975) и данные В.А. Тряпицына по хальцидам таймырских смол (личное сообщение), можно сказать, что здесь постоянно доминируют Tetracampidae Baemorphinae. Кроме них, в сантоне Таймыра (Янтардах) присутствуют архаичные Toxymidae и Ormyridae, в кампане Канады (Сидар-Лейк) Tetracampidae Vouceklytinae и Trichogrammatidae. В начале позднего мела (поздний сенман Таймыра, Агапа) хальциды еще очень редки, но затем становятся все более и более обычными. Для кайнозоя указываются преимущественно Toxymidae (абсолютно доминируют в эоценовом балтийском янтаре — определение В.А. Тряпицына) и Chalcididae. Кроме того, известны находки Agaonidae, Cleonymidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Perilampidae, Pteromalidae (Yoshimoto, 1975).

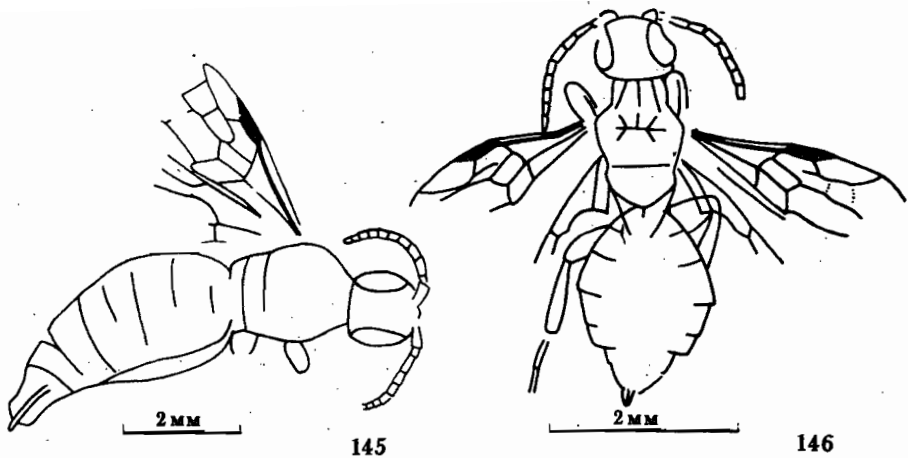
Глава 4

ЭВОЛЮЦИЯ VESPOMORPHA

РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ

Как уже отмечалось, становление веспоморф было связано преимущественно с изменением охотничьего поведения самок: поиск добычи в толще субстрата, вероятно, личинок жуков в гнилой древесине, и заражение их при прямом контакте¹ вместо поражения жертвы яйцекладом сквозь субстрат, как это делали их предки — Ephialtitidae. Все это сопровождалось вначале сравнительно неглубокими морфологическими изменениями: приобретением характерного "осинового" облика, резким сокращением наружных частей яйцеклада и, может быть, олигомеризацией члеников антенн. Характерное для веспоморф совершенное строение брюшного сочленения могло быть приобретено еще у общего предка веспоморф и ихневмономорф. Что касается антенн, то полимерные антенны известны всего в двух семействах инфраотряда — у Sclerogibbidae и двух родов Bethylonymidae (Arthrogaster A. Rasn. и Leptogastrella A. Rasn.). Последние имеют не слишком много общего с другими бетилонимидами (особенно первый род) и вполне могут

¹ Предположение, что первичные жалоносные или их предки охотились на открыто живущих насекомых (Тобиас, 1975а; Brothers, 1975), на юрских бетилонимоидах не оправдывается: эти насекомые очень похожи по своему облику на бетилид и тифиид, и мало вероятно, чтобы они охотились не в толще субстрата, как эти два семейства, а открыто.



Р и с. 145—146. Представители семейства Bethyloynymidae (в. юра Ю. Казахстана, из Расницына, 1975а)

145 — *Bethylonymus curtipes* A. Rasn.; 146 — *Bethylonymellus cervicalis* A. Rasn.

оказаться не принадлежащими к веспоморфам вообще. *Sclerogibbidae* относятся к одним из самых aberrантных веспоморф, и многочленистые антенны могут быть просто еще одной необычной специализацией, которыми так богаты эти насекомые.

Первичными веспоморфами были, по-видимому, *Bethylonymidae* (рис. 145—146), образующие особое надсемейство *Bethylonymoidea*.

Большинство известных форм происходит из поздней юры Каратау, один остаток найден в отложениях средней или верхней юры Забайкалья (Уда). Бетилонимиды характеризуются обликом, сходным с таковым *Bethylidae*, первично полным жилкованием, лишенным каких-либо специфических особенностей, и короткими, обычно очень короткими, но наружными ножнами яйцекада. Последний признак позволяет предположить, что внутренний яйцекад веспоморф развивался вначале путем редукции наружных его частей, а не втягивания внутрь метасомы, и что изменения внутренних частей яйцекада, отличающие жалоносных (т.е. *Vespotomorpha* без *Bethylonymoidea*) от остальных перепончатокрылых произошли на более поздних этапах эволюции инфраотряда, а именно при возникновении жалоносных. У бетилонимомидов строение яйцекада могло принципиально не отличаться от того, что свойственно другим высшим перепончатокрылым.

Жалоносные (*Aculeata*) произошли от бетилонимомидов приблизительно на рубеже юрского и мелового периодов; первые и притом не максимально примитивные их представители известны уже из неокома.

Становление жалоносных сопровождалось преимущественно изменениями в строении яйцекада, возможно, связанными с более совершенной его инвагинацией в метасому, обеспечением более точных и свободных движений яйцекада при поражении добычи и, может быть, утратой первичной его функции — проведения яйца. По крайней мере считается, что яйцекад жалоносных лишен этой функции, хотя далеко не все из наиболее интересных в этом отношении форм исследованы, и есть указания, что у некоторых бетилоидов яйцекад используется для проведения не только яда, но и яйца (Imms, 1957, цит. по: Oeser, 1961). Действительно, мало вероятно, чтобы *Embolemitidae* и *Dryinidae*, яйца которых целиком или большей частью погружены в тело хозяина (Bridwell, 1958, Пономаренко, 1975а), в процессе яйцекадки могли обойтись без проведения яйца через канал яйцекада. Возможно, не обходятся без этого и *Sapygidae* (Lith, 1957).

К специфическим особенностям яйцекада и прилежащих склеритов метасомы жалоносных (рис. 147) относятся следующие признаки [здесь использованы многие данные и выводы Эзера (Oeser, 1961)]:

1. Глубокая вырезка вентрального края второго вальвифера, достигающая его утолщенного дорзального края и начинающаяся дистальнее сочленения вторых

створок яйцеклада с вальвифером; последний в результате оказывается расчлененным на дистальный и проксимальный склериты, из которых первый несет ножны (третьи створки яйцеклада), а со вторым первично сочленены основания вторых створок (вторично это сочленение может теряться, а затем, вероятно, восстанавливаться вновь с отростком дистального склерита, в частности у *Bethylidae*).

2. Наличие единственной тормозной пластинки на внутренне-дорзальном ребре каждой из створок первой пары, причем пластинка образована одним или двумя лепестками мембраны, приподнятыми над створкой на рукоятке (выросте дорзального края створки) и расположена на уровне базальной части слитых вторых створок. Эзер (l.c.) считает тормозные пластинки появляющимися многократно, но по крайней мере в отношении жалоносных с этим трудно согласиться. Насколько известно, здесь они отсутствуют у *Plumariidae*, *Pompilidae*, *Sapygidae* s. l. (включая *Fedtschenkiinae*), *Tiphidae* *Thynninae*, части *Bradynobaenidae* (у *Bradynobaeninae* и *Typhoctinae*, но не у *Apterogyninae* и *Chyphotinae*), *Vespoidea* и у некоторых муравьев, т.е. преимущественно у представителей *Aculeata* s. str. (жалоносные без *Chysidoidea* = *Bethyloidea*; приоритет первого названия показал Дей Дэй, 1977). В этой группе строение тормозных пластинок, когда они развиты, слишком стандартно и характерно (по два лепестка на рукоятке), чтобы принять гипотезу о многократном их появлении.

3. Ножны яйцеклада часто и, вероятно первично, разделены на два членика.

4. Восьмой тергит самки без базальных апофизов.

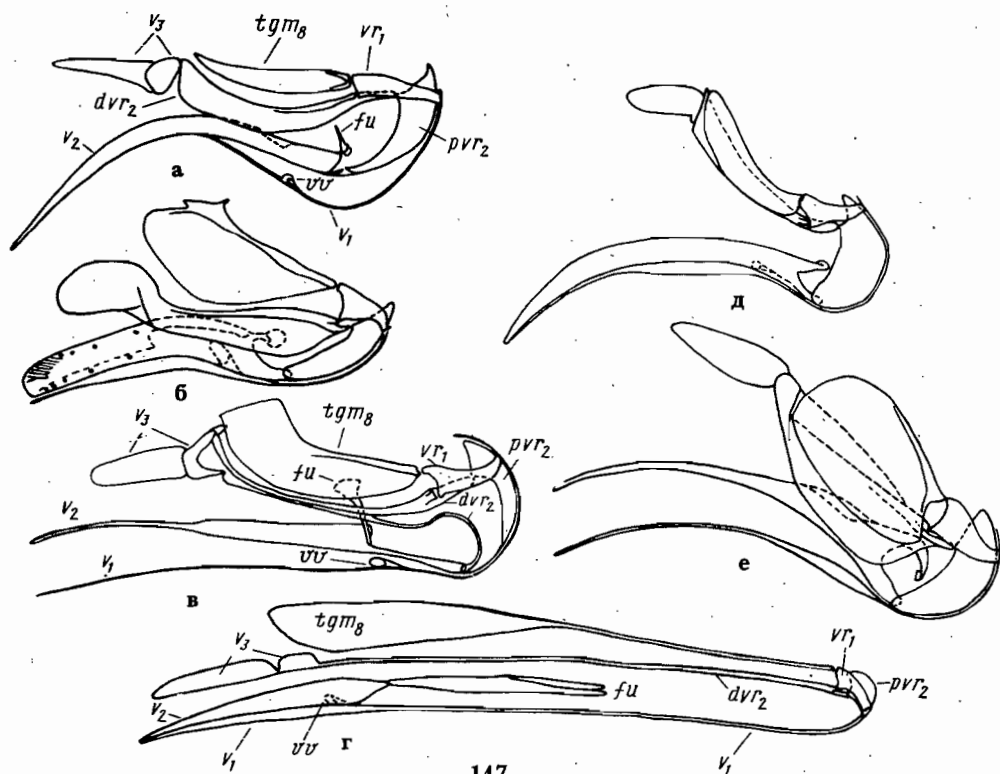
5. Церки у самок редуцированы.

Более сложен вопрос с вилочкой (*furgula*) — дополнительным склеритом в основании вторых створок. Типичная вилочка, вершинами ветвей сочлененная с основанием вторых створок, действительно характерна только для жалоносных, но у некоторых из них отсутствует или иного строения. Вилочки нет у части хризидоидов (*Sclerogibbidae*, *Dryinidae*, *Embolemidae*) и у некоторых муравьев; у ряда форм нет не только ветвей, но даже и расширения в месте сочленения со створками — у *Chrysididae*, где, кроме того, расщеплен противоположный конец вилочки; у *Scolebythidae* ветви развиты, но не принимают участия в сочленении. Присутствие просто устроенного, но по положению сходного с вилочкой склерита у некоторых ихневмоноидов и эваноидов (см. Oeser, 1961) указывает на возможность независимого появления вилочки, а отсутствие ее у некоторых муравьев — на возможность редукции. Поэтому вопрос о том, первично или вторично отсутствие вилочки у трех упомянутых выше семейств хризидоидов приходится оставить открытым, а характеризовать жалоносных может быть более правильно не появлением вилочки у их общего предка, а лишь сильной тенденцией к ее образованию.

ЖАЛОНОСНЫЕ (ACULEATA)

Система и филогенез жалоносных недавно были подробно проанализированы Бразерсом (Brothers, 1975). Вызоды этого автора относительно филогении *Aculeata* и данные настоящего исследования, в значительной степени полученные независимо от Бразерса, расходятся лишь в немногих пунктах. Это касается прежде всего родственных связей *Scoliidae*, *Sapygidae* и группы *Pompilidae* + *Rhopalosomatidae* и в меньшей степени — отношений между *Scolebythidae*, *Plumariidae* и остальными хризидоидами, связи между которыми Бразерс не разбирает. Эти расхождения связаны отчасти с тем, что Бразерсу еще не были известны описания многих вымерших (*Baissodidae* и другие раннемеловые осы) и некоторых современных жалоносных (*Proscolia* A. Rasn., *Scoliidae*), важных для понимания проблемы, отчасти же с различиями в оценке плезиоморфного и апоморфного состояния некоторых признаков.

Система жалоносных, принятая здесь, носит более традиционный характер в отношении надсемейств, чем у Бразерса. Бразерс включает *Pompiloidea*, *Scolioidea* и *Formicoidea* в *Vespoidea*, считая, что все они отошли единым стволом от общего предка с *Sphecoidea* (в отношении *Pompiloidea* это представляется сомнительным) и



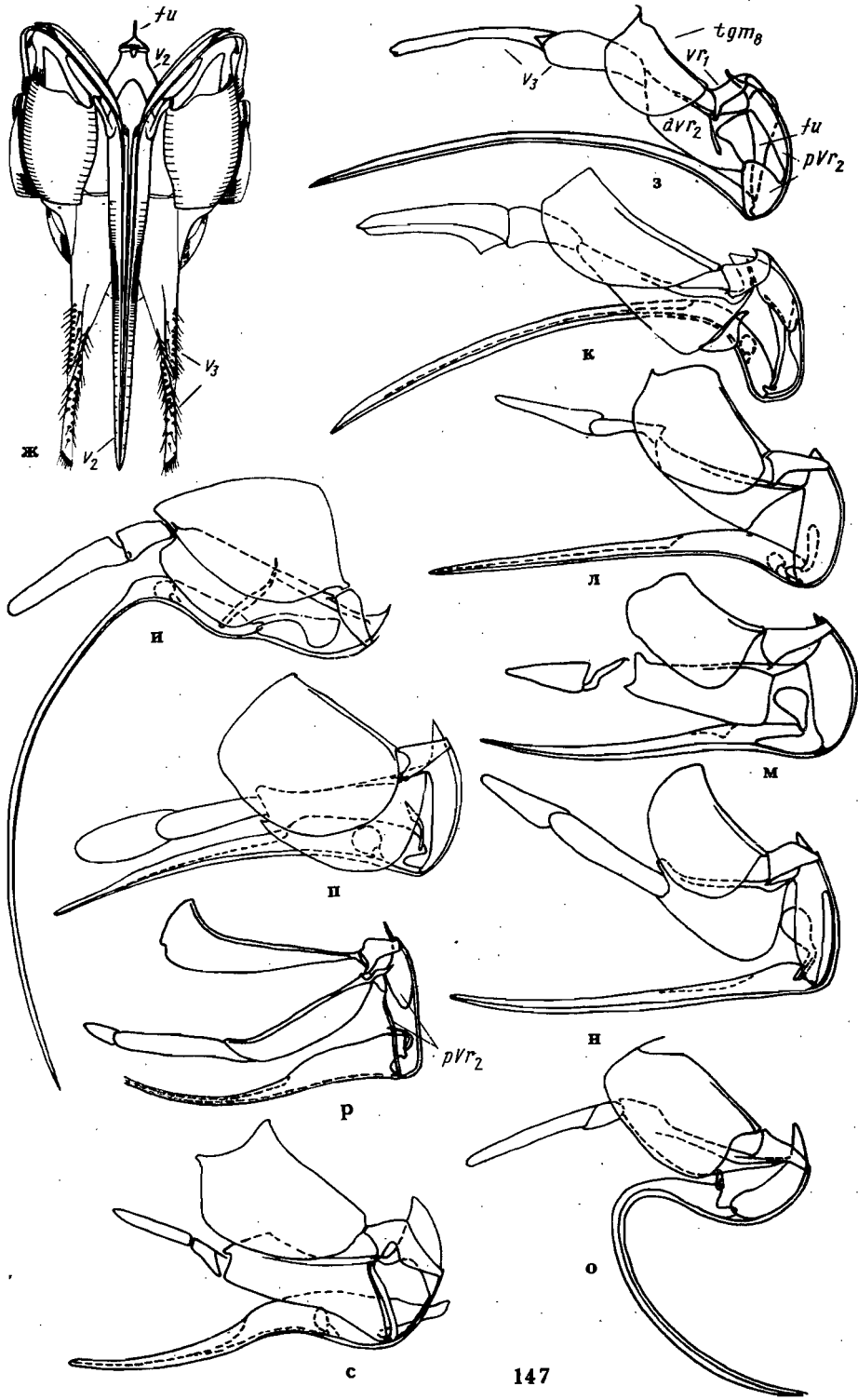
147

Р и с. 147. Яйцеклад жалоносных (схематизировано):

а — *Clistopsenella longiventris* Kieff., Scolebythidae; б — *Embolemus ruddii* Westw., Embolemidae; в — *Bethylus* sp., Bethylidae; г — *Cleptes* sp., Chrysididae; д — *Anteon brevicorne* (Dalm), Dryinidae; е — *Sclerogibba* sp., Sclerogibbidae; ж — *Bembix rostrata* L., Sphecidae; з — *Fedtschenkia anthracina* Ashm., Sapygidae; и — *Methocha ichneumonoides* Latr., Tiphidae; к — *Myrmosa brunripes* Lep., Mutillidae; л — *Apterogyne mikosiewitzi* Rad.; м — *Chyphotes petiolata* Fox.; н — *Typhoctes peculiaris* Cress.; о — *Bradynobaenus gayi* Spin. (л-о — все Bradynobaenidae); п — *Sierolomorpha canadensis* Prov., Sierolomorphiade; р — *Myrmecia vindex* F. Smith, Formicidae; с — *Eciton burchellii* Westw., Myrmecidae (все соврем.; ж — из Oeser; 1961; п — по Hermann, 1975, упрощено, все остальные ориг.)

что различия внутри Vespoidea в его понимании недостаточны для разделения этой группы на надсемейства. Здесь расхождения носят уже более субъективный характер, несмотря на то, что система Бразерса основана на математической оценке различий между группами. Дело в том, что объективность математических методов в систематике весьма относительна, поскольку результаты их применения сильно зависят от выбора метода оценки, т.е. достаточно субъективного фактора (Пономаренко, Расницын, 1971; Расницын, 1972 б). Еще более субъективный характер носит различие между системой Бразерса и принятой здесь в отношении пчел и роющих ос (в первом случае это две "неформальные группы семейств", во втором — два семейства в одном надсемействе). Совпадение результатов (признание пчел и роющих ос равноценными группами с аналогичной структурой и принадлежащих к одному надсемейству) кажется гораздо более важным, чем расхождение в оценке рангов подчиненных таксонов. Бразерс "подравнивает" роющих ос под пчел, разделяя их на семейства и выделяя неформальные группы Apiformes и Spheciformes; нам кажется более оправданным противоположное решение — объединение всех пчел в одно семейство, подобно тому, что принято для роющих ос; к этой же точке зрения фактически склоняется и крупнейший специалист по пчелам Миченер (Michener, 1974, с. 3, 21).

Сказанное выше позволяет в дальнейшем не фиксировать все совпадения и расхождения во взглядах с Бразерсом, а ограничиваться лишь обсуждением наиболее важных случаев несовпадения результатов.



Р и с. 147 (окончание)

Первая фиксируемая дивергенция жалоносных произошла не позднее самого начала мелового периода и привела к возникновению, с одной стороны, хризидоидов, а с другой — предка всех остальных жалоносных, которых вслед за Эзером (Oeser, 1961) можно именовать собственно жалоносными (*Aculeata s. str.*). Время дивергенции определяется присутствием представителей обеих групп в неокоме (начало раннего мела).

Становление хризидоидов сопровождалось, согласно Бразерсу, появлением сочленения внутри второго вальвифера яйцеклада (у Бразерса — гонококсит IX ♀) и редукцией югальной лопасти заднего крыла. Последний признак, однако, вполне может быть и плезиоморфным, поскольку из всех юрских *Arocrita* югальная лопасть обнаружена только у *Karatavitidae* и предполагать ее существование у предка жалоносных пока нет оснований. Более вероятно, что югальная лопасть, уже у *Karatavitidae* слабо обособленная от анальной, у *Ephialtitidae* утратила свою самостоятельность; это состояние сохранилось у большинства из многочисленных потомков эфиалятитид, и лишь у собственно жалоносных и независимо от них у *Evaniiidae* анальная лопасть вновь подразделяется на две — собственно анальную и аналог (не обязательно полный гомолог) югальной лопасти низших перепончатокрылых.

С другой стороны, существуют дополнительные аутапоморфии хризидоидов, не упомянутые Бразерсом: тонкие прямые передние ножки тенториума (у *Embolemidae* они вторично осложнены пластинчатыми выростами), "заваленная" вперед фурка переднегруди (вторично сильно изменена у *Sclerogibbidae*), редукция жилкования (по меньшей мере 2m-cu отсутствует или имеется в виде слабого следа), связанная, вероятно, с уменьшением размеров, столь характерным для хризидоидов.

Иные изменения сопровождали становление собственно жалоносных. К их аутапоморфиям Бразерс относит стабилизацию диморфного состава антенн (12-члениковые у самки, 13-члениковые у самца) и скрытый, мембранизованный посредине седьмой метасомальный тергит самки. Сюда же относятся, по-видимому, двухлепестковые тормозные пластинки первых створок яйцеклада и югальная лопасть заднего крыла. Исходной для собственно жалоносных может оказаться и измененная форма мандибул с режущим краем, вывернутым параллельно плоскости движения мандибулы. Более примитивные мандибулы, похожие на таковые многих бетилоидов и более примитивных перепончатокрылых (с четырьмя зубцами, расположенными скорее перпендикулярно плоскости движения мандибулы, чем параллельно ему), имеются у *Vespidae* *Polistinae*, но унаследована ли их форма или приобретена вторично, пока остается неясным.

ХРИЗИДОИДЫ— CHRYSIDOIDEA

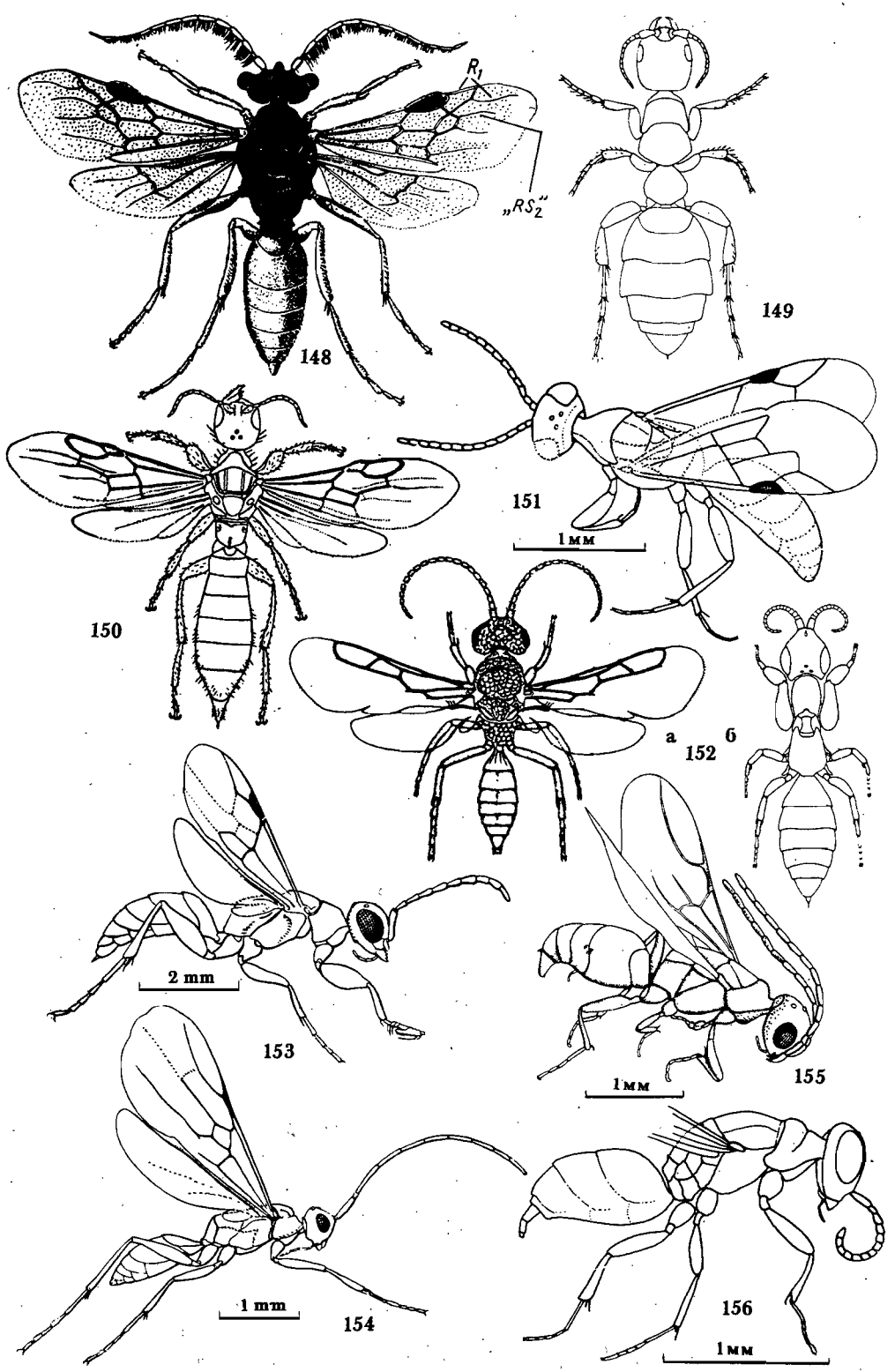
Надсемейство *Chrysoidea* (= *Bethylodea*) (рис. 148—158) здесь принято в том же объеме, что у Бразерса, но структура его несколько отлична от общепринятой. Объем семейств *Bethylidae*, *Dryinidae*, *Embolemidae*, *Sclerogibbidae* и *Scolybythidae* не изменен; в *Plumariidae* вслед за Бразерсом включено номинальное подсемейство семейства *Heterogynidae*, выделенного Надем (Nagy, 1969, 1970); второе подсемейство *Ticopliinae* относится, согласно Бразерсу, к *Mutillidae*. В *Chrysididae* включены не только *Cleptinae*, *Amiseginae* и *Adelphinae* (Muesebeck, Krombein, Townes, 1951), но и *Loboscelidiinae* (Krombein, 1957). Близость последних к амизегинам и адельфинам подтверждается, во-первых, чрезвычайно сходным строением гениталий и последних сегментов брюшка самца (строение яйцеклада и вершины брюшка самки не описано) и, во-вторых, своеобразной биологией — паразитизмом в яйцах палочников (Krombein, 1957, 1960; Riek, 1970b). Единство всех *Chrysididae* проявляется в своеобразном строении последних сегментов брюшка самки, превращенных в телескопический яйцеклад, и в сходном строении собственно яйцеклада (для лобосцелидиин эти органы не описаны, но сходство по другим признакам позволяет предположить, что сказанное справедливо и для

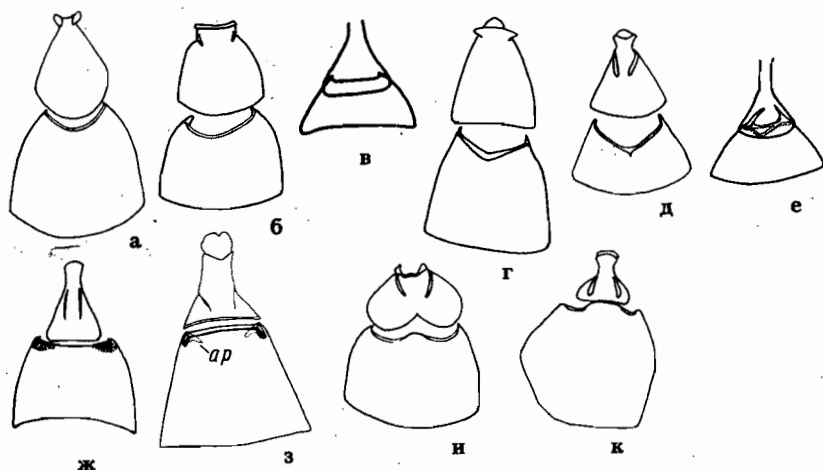
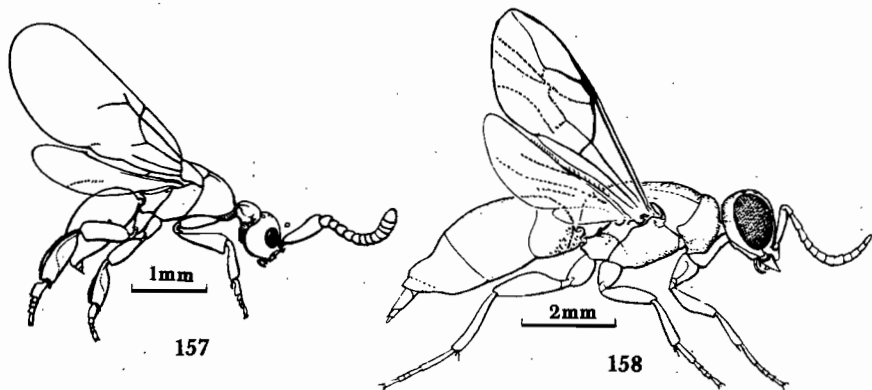
них). Нечто общее есть и в биологии хризидид: первично они (именно *Cleptinae* и многие *Chrysidinae*) паразитируют на личинках перепончатокрылых и чешуекрылых, заключенных в коконах или ячейках, при этом кокон не прокалывается яйцекладом, а прогрызается (Clausen, 1962). Три другие подсемейства перешли к развитию во внешне сходных объектах — яйцах палочников (морфотипическая эволюция паразитизма по Козлову, 1970), но сохранили прежний способ откладки яиц — через прогрызенные отверстия (Krombein, 1960).

Хризидиды наиболее близки к бетилидам. На это указывает, прежде всего, существование группы, занимающей промежуточное положение между ними — бетилид подсемейства *Mesitiinae*, причем эоценовый *Uromesitius* Brues практически закрывает hiatus между двумя семействами (Brues, 1933a). Интересно, что мезитиины по крайней мере иногда нападают на личинок листоедов *Clytrinae*, живущих в чехликах (Mócsár, 1971), что тоже можно расценить как признак, сближающий мезитиин с хризидидами, для которых паразитизм на насекомых в коконах скорее всего первичен. Кроме того, оба семейства лишены сочленения вторых створок яйцеклада с проксимальной частью второго вальвифера (у бетилид они сочленяются с отростками дистальной части вальвифера, это сочленение, видимо, вторично). По-видимому, бетилиды и хризидиды действительно близки друг к другу. Вопрос о том, могут ли последние быть выведены из бетилид, в частности мезитиин, требует дополнительного исследования.

Ряд признаков объединяет обсуждавшиеся семейства с *Embolemidae*. Последних обычно сближают с *Dryinidae*, основываясь на десятичлениковых антеннах (у других бетилоидов антенны 13-члениковые, лишь у *Bethylidae* *Cephalonomiini* и *Myrmicopterinella* Day из *Plumariidae* 12-члениковые, а у *Sclerogibbidae* — 17–40-члениковые) и на паразитизме на равнокрылых (Brothers, 1975). Однако антенны в этих двух семействах сходны только по числу члеников, строение же их резко различно. У эмболемид, несмотря на длинный скапус, антенны не коленчатые, а педицеллус неподвижно соединен с жгутиком. У дриинид скапус короткий, тем не менее коленчатость антенн нередко выражена; сочленение педицеллуса с первым члеником жгутика подвижное. Поэтому унаследованный характер сходства сомнителен. Далее, эмболемиды действительно развиваются подобно дриинидам на цикадках (Bridwell, 1958), но их хозяева (*Achilidae*) ведут необычный для цикадок скрытый образ жизни (развиваются в гнилой древесине). Сходство с *Bethylidae* и *Chrysididae* по местообитанию хозяина (топологическая специализация по терминологии Козлова, 1970) представляется ничуть не менее важным, чем таксономическая близость хозяев *Embolemidae* и *Dryinidae*. Кроме того, вполне эндопаразитическое развитие эмболемид среди всех жалоносных находит аналогию только у *Chrysididae*, но не у дриинид с их чрезвычайно своеобразной биологией (Н. Пономаренко, 1975a). По другим признакам сходство эмболемид и дриинид проявляется, видимо, только в отсутствии вилочки в основании вторых створок яйцеклада, но у первых оттянутое основание створок сплющено в вертикальный лепесток, подобный непарной части вилочки бетилид и, может быть, гомологичный ей.

Признаки сходства эмболемид с бетилидами и хризидидами кажутся более существенными. Кроме местообитания хозяев, это в первую очередь строение двух первых стернитов метасомы (рис. 159). Задний край первого стернита соединен со вторым стернитом встык, первично более или менее толстый (вторично у *Cleptinae* и *Chrysidinae* стернит оканчивается парными перепончатыми лопастинами, перекрывающими основание третьего стернита) и прямой (у *Chrysididae* более или менее выемчатый посредине). У других бетилоидов задний край первого стернита такой же тонкий, что и у других сегментов, широко округленный и налегает на второй стернит (у *Dryinidae* *Aphelopinae* задний край стернита двулопастный; это связано, по-видимому, с тем, что стерниты сдавлены с боков и по средней линии практически ножевидно заострены, так что сходство с хризидинами и клептинами весьма поверхностное). Передний край второго стернита у бетилид и эмболемид в большей своей части прямой, лишь у боковых углов с небольшими выемками; непосредственно латеральнее их и отступя от края стернита располо-





159

Р и с. 148–158. Представители семейства Chrysoidea

148 — *Plumarius topali* Nagy, ♂; соврем.; Plumariidae; 149 — *P. sp.*, ♀; соврем.; Plumariidae; 150 — *Ycaploca evansi* Nagy, соврем.; Scolebythidae; 151 — *Cretabythus sibiricus* Evans, в мел Таймыра; Scolebythidae; 152 — *Probethylus schwarzi* Ashm., соврем.: а — самец, б — самка; Sclerogibbidae; 153 — *Chelogyne* sp. соврем.; Dryinidae; 154 — *Embolemus* sp., соврем.; Embolemidae; 155 — *Holepyrus precursor* Brues; в. эоцен Прибалтики; Bethylidae; 156 — *Hypocleptes rasnitsyni* Evans; в. мел Таймыра; Chrysididae Cleptinae; 157 — *Loboscelidia* sp.; соврем.; Chrysididae Loboscelidiinae; 158 — *Holochrysis* sp.; соврем.; Chrysidinae (148 — из Nagy, 1973; 149 — из Evans, 1966; 150 — из Nagy, 1975; 151, 156 — из Evans, 1973; 152 — из Shetlar, 1973; 153, 154, 157, 158 — из Riek, 1970b; 155 — из Brues, 1933a)

Р и с. 159. Первый и второй метасомальные стерниты Chrysoidea:

а — *Plumarius* sp., ♂, Plumariidae; б — *Clistopsenella longiventris* Kieff., ♀, Scolebythidae; в — *Cretabythus sibiricus* Evans, ♂, Scolebythidae (вид косо сзади; з. край стернитов в действительности округлен); г — *Sclerogibba* sp., ♀, Sclerogibbidae; д — *Anteon brevicorne* (Dalm.) ♀, Dryinidae; е — *Pseudogonatopus distinctus* Kieff., ♀, Dryinidae; ж — *Embolemus ruddii* Westw., ♂, Embolemidae; з — *Pristocera depressa* (F.), ♂, Bethylidae; и — *Cleptes semicyaneus* Turn., ♂, Chrysididae Cleptinae; к — *Loboscelidia rufa* Fouts, ♂, Chrysididae Loboscelidiinae (в — в. мел Таймыра, голотип, остальные — соврем.; все — ориг.)

жены направленные вверх (внутрь брюшка) апофизы (впячивание кутикулы), позади которых расположены небольшие десклеротизованные участки. У хризидид эти участки сильно разрастаются и часто выходят на передний край, который выгибается тогда глубоко выемчатым по бокам, а апофизы редуцируются (их рудименты заметны у адельфин). У других хризидоидов передний край стернита ровный, широко вогнутый (у дриинид и склерогиббид посредине угловато выемчатый), без инвагинационных апофизов, но с оттянутыми вперед боковыми углами.

Еще один признак сходства бетилид, хризидид и эмболемид дает строение заднегруди. У бетилид средняя ее часть приподнята в виде четко ограниченной площадки, широко раздвигающей средние тазики, с прямым передним краем и двуплощадным (у *Bethylinae*) или заостренным (*Epyrinae*, *Pristocerinae*, *Mesitiinae*) задним краем. У эмболемид и хризидид она несет срединный киль (у *Cleptinae* — двойной), представляющий, видимо, предшественника широкой площадки или ее рудимент. У остальных хризидоидов (включая, вопреки мнению Brothers, 1975 и *Scolebythidae*) заднегрудка более или менее ровная (без обособленной площадки или килля), лишь у самок *Plumariidae*, по данным того же автора, площадка развита, но имеет иную форму (к сожалению, ни рисунка, ни подробного описания ее не приводится). Бразерс считает приподнятую площадку на заднегрудке примитивным признаком для всех жалоносных, с чем трудно согласиться. Такая площадка действительно весьма характерна для тех жалоносных, которые ведут поиск добычи в толще субстрата (*Bethylidae*, *Scoliidae*, *Tiphiidae*; развита она и у *Bradynobaenidae*, но их биология неизвестна), а при переходе к иному способу охоты может редуцироваться, как у *Mutillidae* (см. ниже). Другим примером редукции площадки могут оказаться эмболемиды и хризиды.

Поскольку поиск добычи в субстрате предполагается исходным для всех весломорф, логично считать исходной для них и приподнятую площадку на заднегрудке. Однако фактические данные свидетельствуют против этого. У юрских бетилонимид эта площадка, по-видимому, еще не возникла (строение нижней поверхности груди лучше всего видно на голотипе *Bethylonyrmellus bethyloides* A. Rasn). Многозначительно отсутствие приподнятой площадки у склерогиббид и муравьев, многие из которых по способу охоты (в толще субстрата) близки к формам, обладающим такой площадкой. Половой диморфизм по этому признаку у *Plumariidae*, самки которых, вероятно, ведут роющий образ жизни (Evans, 1966), также может свидетельствовать о независимом приобретении этой особенности (другие случаи столь сильного диморфизма в строении заднегруди, по-видимому, неизвестны).

Учитывая все это, можно говорить скорее о синапоморфии бетилид, хризидид и эмболиид по строению заднегруди, чем о симплезиоморфии.

Среди оставшихся четырех семейств бетилоидов определенные связи, основанные на предполагаемых синапоморфиях, можно усмотреть между дриинидами и склерогиббидами. Обе группы специализированы в различных направлениях и внешне совершенно несходны. Достаточно упомянуть многочленистые (по-видимому, вторично) антенны, прикрепляющиеся под выступом лба, и очень короткие ноги склерогиббид, нормально расположенные 10-члениковые антенны и нормальные, а часто весьма длинные ноги дриинид. Однако есть и немаловажные признаки сходства: угловато выемчатый посредине второй стернит метасомы с расширенным здесь акростернитом, оттянутое основание вторых створок яйцеклада (правда, форма этого отростка в двух группах различна), увеличенные коготки передних лапок самки (у дриинид увеличен только один коготок, причем не у всех, так что речь здесь идет не об общем признаке, а лишь об общей тенденции) и, наконец, эктопаразитизм на активных хозяевах не относящихся к тому же к насекомым с полным превращением, как у других хризидоидов (исключая эмболемид и часть хризидид).

Оставшиеся два семейства, *Scolebythidae* и *Plumariidae*, по-видимому, ранее всего обособились от общего ствола хризидоидов. Об этом свидетельствуют примитивное строение базальных стернитов метасомы, яйцеклада (у *Scolebythidae*; яйцеклад плюмариид подробно не описан) и заднегруди (кроме самок плюмариид) и полное жилкование крыльев, особенно задних (у *Plumariidae*; жилкование передних крыльев у них также очень богатое, но осложненное Z-образным изгибом R и присутствием вторичной "RS₂"). Дей (Day, 1977) указывает на сходство плюмариид и сколебитид. Бразерс, наоборот, считает плюмариид отделившимися от ствола хризидоидов (у него бетилоидов) гораздо раньше, чем сколебитиды, но в его анализе не учтены наиболее примитивные представители последних (*Cretabythus* Evans и *Ycarloca* Nagy; Evans, 1973; Nagy, 1975), а хризидоиды, не относящиеся к двум упомянутым семействам, рассматриваются совместно

("Bethylid group"). По существу, в пользу этой точки зрения свидетельствует только обедненное жилкование сколебитид (особенно в заднем крыле), сходное с жилкованием более продвинутых хризидоидов, но этот признак не слишком надежен. Правда, характерная для большинства хризидоидов (кроме плюмариид) почти полная редукция жилкования заднего крыла при весьма умеренной (первично) редукции жилок переднего, необычна для жалоносных, хотя и встречается изредка в других группах (*Nitela* Latr., Sphecidae). Но одного этого признака недостаточно для уверенного суждения о близости сколебитид к продвинутым хризидоидам. Что же касается признака, который по данным Бразерса, нужно рассматривать как синапоморфию сколебитид с его "bethylid group", а именно редукция медиального участка границы метапостнотума и проподоума, то в действительности эта граница полная и у сколебитид (рис. 150), причем постнотум посредине расширен назад. Возможно, это примитивное состояние, поскольку его обнаруживают, например, *Stephanidae* и *Trigonalidae*; то же самое характерно для *Ceropales* Latr. из *Pompilidae*, а в гипертрофированном состоянии — у *Sphecoidea*. Задняя граница метапостнотума сохраняется также у примитивных дриинид (*Aphelopinae*, *Anteoninae*).

Сколебитиды, особенно недавно описанные и не учтенные Бразерсом *Cretabythus* Evans и *Ycarloca* Nagy (Evans, 1973; Nagy, 1975) обнаруживают много примитивных признаков, утраченных как плюмаридами, так и многими из высших хризидоидов. Таковы минимальный половой диморфизм; примитивное по сравнению с другими сколебитидами строение простернума и передних тазиков (установлено только для *Cretabythus*); умеренно стройные ноги; заднегрудка без кия или приподнятой площадки; описанное выше строение метапостнотума; сравнительно небольшой (у *Cretabythus*) первый стернит метасомы с округленным тонким задним краем. Строение яйцеклада примитивное по сравнению с продвинутыми хризидоидами (рис. 147, яйцеклад плюмариид подробно не описан; Бразерс указывает только один признак, который может быть апоморфным — отсутствие тормозных пластинок на первых створках). Известные черты биологии сколебитид (паразиты древогрызущих насекомых, в частности *Cerambycidae*; Nagy, 1975) и плюмариид (вероятно, нападают на почвообитающих насекомых, Evans, 1966) равно близки к предполагаемой биологии предков жалоносных (охота на личинок насекомых, вероятно, жуков, обитающих в подстилке или скорее, в гниющей древесине). Учитывая все это, разумнее пока воздержаться от определенных выводов о том, какое из двух обсуждаемых семейств раньше обособилось от основного ствола хризидоидов.

Палеонтологическая история хризидоидов начинается с раннемелового периода. Наиболее древним неожиданно оказалось весьма специализированное семейство *Dryinidae*. Новые сборы из монгольского местонахождения Бон-Цаган (баррем-апт) содержат представителей этого семейства, по своим признакам близких к более древнему *Baissobius* A. Rasn. из раннего мела (неокома) Байсы в Забайкалье (описан как *Apoecrita incertae sedis*, Расницын, 1975а) и указывающих на принадлежность и этого насекомого к дриинидам. Последние регулярно обнаруживаются в более молодых, поздне меловых фаунах Таймыра (верхний сеноман, Агапа; сантон, Янтардах) и Канады (кампан, Сидар-Лейк) и, кроме того, известны из эоцена (балтийский янтарь; Н. Пономаренко, 1975в) и миоцена (Приморье).

В Бон-Цагане найдены также *Chrysididae*, различные подсемейства которых представлены в фаунах верхнемеловых смол Таймыра и Канады (*Cleptinae*, *Amiseginae*) и в различных кайнозойских фаунах. *Bethylidae* найдены в различных верхнемеловых смолах Таймыра и Канады начиная с сеномана (Агапа) и во многих кайнозойских местонахождениях. *Scolebythidae* обнаружены только в позднем мелу (сантоне) Таймыра (Янтардах), *Embolemidae* — в эоценовом балтийском янтаре. *Sclerogibbidae* и *Plumariidae* в ископаемом состоянии не найдены. В современной фауне большинство семейств широко распространены, но более или менее многочисленны только бетилиды и хризидиды. Эмболемиды известны из Голарктики, Неотрописа (Чили) и Австралии, сколебитиды — из основных областей Южного полушария (Неотропис, Южная Африка, включая о-в Мадагаскар, и Австралия), плюмарииды — из Южной Америки, Южной Африки и Средиземноморья.

Собственно жалоносные распадаются на две основные группы — сфекоидную — (*Sphecoidea* и *Pompiloides*) и вespoидную (*Scolioidea*, *Vespoidea* и *Formicoidea*). К характерным признакам сфекоидной группы относятся: 1) сохранение опущенного гипофаринкса; 2) увеличение задних лопастей переднеспинки, прикрывающих стигмы (рис. 169—177) (сравнительно слабо выражено у *Rhopalosomatidae*); 3) сохранение (у *Ceropales* Latr. из *Pompilidae*, рис. 160а, и у *Sphecoidea*, рис. 160б) медиально-расширенного назад метапостнотума; 4) появление чистящего аппарата задних ног (рис. 161), состоящего из двух щеток волосков в основании первого членика и, первично, в основании одной из шпор голени; вторично щетка на шпоре может распространяться на всю ее длину или дополняться хитиновым гребнем, может и исчезать (у *Astata* Latr.); у пчел обе щетки не развиты (вероятно, исчезли с расширением первого членика лапки), но хитиновый гребень на шпоре иногда присутствует; 5) сохранение в большинстве случаев крупного аролия с орбикулой, нередко достигающей половины длины коготка; 6) полное отсутствие случаев сочленения первого метасомального стернита со вторым тергитом и плоской скошенной площадки на вершине первого стернита (скошенная площадка есть у *Argogorytes* Ashm. из *Sphecidae*, но здесь она неровная, грубо скульптурированная); задний край первого стернита первично тонкий, как у последующих стернитов, округленный и широко налегает на основание второго стернита (рис. 162а); 7) латеротергиты первого сегмента метасомы (рис. 162а) очень редко и только при стельчатом брюшке сильно сужены; 8) вторые створки яйцеклада часто и, вероятно, первично без резкой дифференциации на тонкую дистальную и толстую проксимальную часть; их основание, по-видимому, не бывает вытянутым в медиальный отросток, но часто несет латеральные отростки, сочлененные с ветвями вилочки (см. рис. 147); 9) исходный для вespoиморф тип жертвы (скрытоживущие личинки жуков) вторично утрачен; случаи поиска жертвы в толще субстрата (у некоторых *Sphecidae*) также скорее всего вторичны¹. Круг жертв чрезвычайно разнообразен, причем доминируют открытоживущие насекомые и пауки. Добыча обычно транспортируется в гнездо, часто содержащее несколько индивидуальных ячеек; не транспортируют добычу только осы, личинки которых развиваются на активном (открытоживущем или обитающем в норках) хозяине, реже на постоянно парализуемом в его собственной норке. Все случаи отсутствия транспортировки вполне могут быть вторичными (менее вероятно для *Eripompilus*).

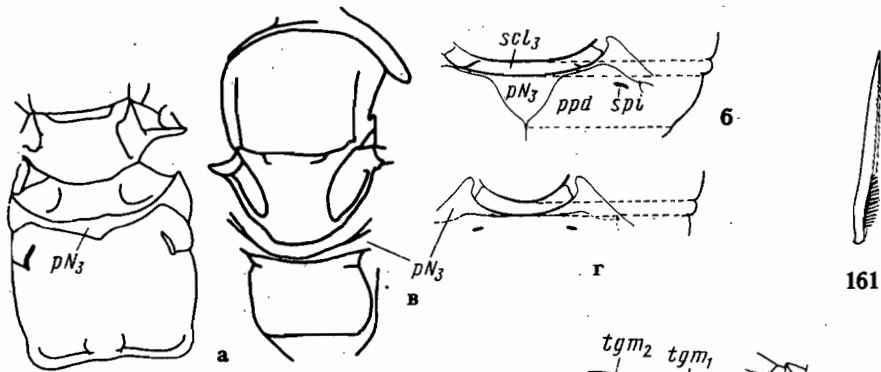
Альтернативные признаки вespoидной группы выглядят следующим образом: 1) опущение гипофаринкса всегда редуцировано; 2) плечевые бугры первично и обычно небольшие; 3) метапостнотум не расширен посредине, обычно наоборот, более или менее утоплен и часто почти незаметен снаружи (рис. 160в, г); 4) чистящий аппарат задних ног если и развит, то по-другому (короткой щетки в основании шпоры не бывает; подробнее см. Brothers, 1975); 5) более или менее крупный аролий обнаружен только у позднемеловых *Falsiformicidae*, но и здесь орбикула вполне могла не достигать половины длины коготка; 6) первый метасомальный стернит (рис. 162б—м), по-видимому, всегда с более толстым, чем у последующих, прямым или выемчатым задним краем, широко не перекрывающим основание второго стернита; задние углы первого стернита только у наиболее примитивных групп (*Sierolomorphidae*, *Falsiformicidae*, *Sapygidae* и часть *Tiphiidae* и *Scoliidae*) не сочленены со вторым тергитом; ровная скошенная площадка широко распространена среди сколиоидов (многие *Tiphiidae* и *Mutillidae*; рудимент такой площадки есть у самцов *Sapyginae*) и встречается у вespoидов (*Polistes* Latr.) и муравьев (*Dorylus* F.); 7) латеротергиты первого сегмента сохраняются широкими только у более примитивных групп, лишенных сочленения между первым стернитом и

¹ Охота некоторых помпилид на пауков, живущих под корой, может носить примитивный характер (*Eripompilus* Kohl., развивающийся в яйцевых коконах пауков и, по-видимому, как эктопаразит на самих пауках; Evans, 1972).

вторым тергитом; 8) вторые створки яйцеклада обычно и, вероятно, первично с четко различающимися по толщине базальным и дистальным отделами, в основании часто с ясным медиальным отростком и, по-видимому, всегда без парных отростков, сочлененных с вилочкой (рис. 147); 9) исходный тип жертвы (личинки жуков, живущие в почве и гнилой древесине) сохраняется у большинства сколиоидов; сколиоиды, перешедшие на другую добычу, тем не менее ищут ее в укрытиях; то же самое свойственно многим примитивным муравьям (особенно среди *Pogoninae*), и лишь веспоиды охотятся почти исключительно на открытоживущих насекомых. Транспортировка добычи характерна только для веспоидов и муравьев, у сколиоидов она развита очень слабо; гнездо с индивидуальными ячейками характерны только для веспоидов.

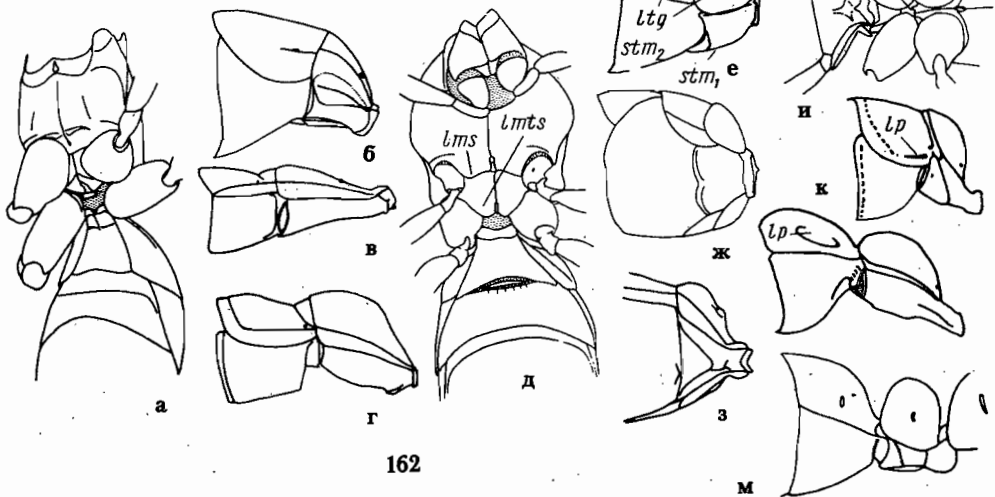
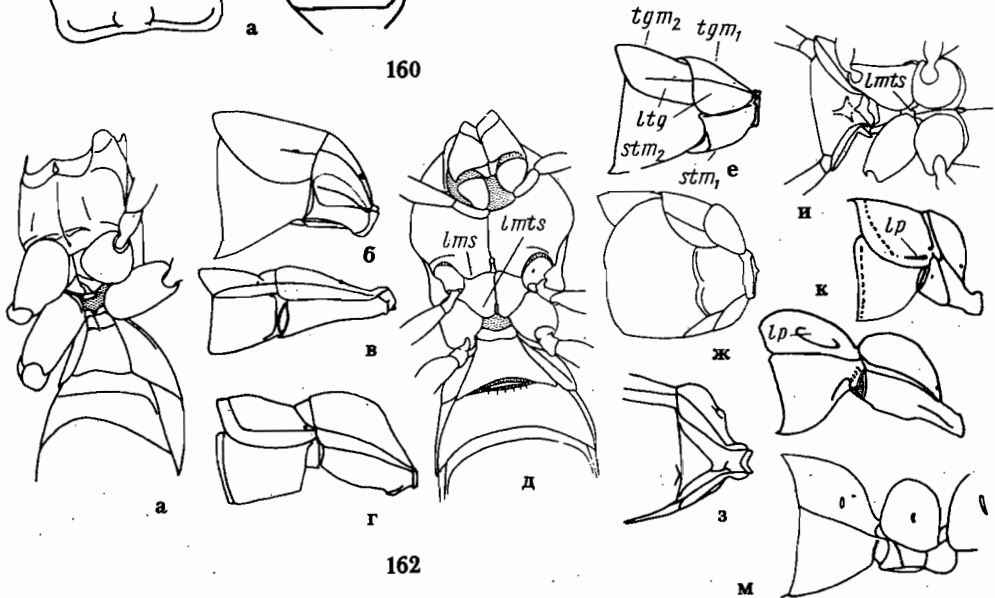
Бразерс (Brothers, 1975) считает важным признаком также положение шва метаплевры, направленного вперед от ямки (выхода аподемы), расположенной на заднем крае склерита (рис. 163). По его мнению, исходным является состояние, когда ямка касается не только заднего, но и переднего края метаплевры, и указанный шов отсутствует; промежуточным — когда шов развит и направлен прямо вперед; и крайним, представляющим синапоморфию сфекоидов, — когда шов направлен вниз и достигает ямки над основанием средних тазиков. В действительности последнее состояние, судя по его широкому распространению у ихневмоноидов и эвзаниморф, скорее исходное, плезиоморфное. Кроме того, среди жалоносных оно не ограничено сфекоидами, встречаясь также у *Pompilidae* (рис. 163б), *Vespidae* (рис. 163в), *Sapygidae* (*Sapyga clavicornis* L., *S. similis* F.), *Tiphiidae* (*Pterombrus rufiventris* Cress.). Поэтому использовать данный признак для разделения сфекоидной и веспоидной групп не удастся.

Предлагаемое деление собственно жалоносных на сфекоидную и веспоидную группы отличается от системы Бразерса (Brothers, 1975) тем, что Бразерс включает помпилоидов в свое надсемейство *Vespoidea*. Надежные синапоморфии *Pompilidae* и *Rhopalosomatidae* с другими веспоидами (в принятом им объеме), по его же словам, неизвестны; в качестве менее надежных указываются следующие. 1. Сомкнутые по всей длине проплевры, но простернут, более или менее широко раздвигающийся проплевры, и у сфекоидов встречаются очень редко (например, у *Apis* L.) и, вероятно, вторичен. Чаще же проплевры сомкнуты или едва раздвинуты на вершине (не сильнее, чем, например, у *Ceropales*). 2. Укороченные (далеко расставленные) склериты префектуса (постспиракулярные склериты в принятой здесь терминологии), но, во-первых, примитивность смыкающихся, как у многих хризидоидов, постспиракулярных склеритов далеко не очевидна (они широко расставлены у низших перепончатокрылых и *Stephanidae*; рис. 123а), а во-вторых, гомологизация отогнутого полукольцом края среднегруди сфекоидов с этими склеритами не имеет под собой сколько-нибудь надежного обоснования. 3. Заднегрудка впереди не приподнята, но это примитивный признак. 4. Редукция жилки А (= А₂) и J заднего крыла, но они и у сфекоидов встречаются редко, особенно J, а рудименты А₂ известны и для сколиоидов. 5. Глубокий аксиллярный надраз (отделяющий югальную лопасть заднего крыла) — но это же характерно и для многих сфекоидов. 6. Сходное строение гениталий у *Pompilidae* и *Sierolomorphidae*, но конкретные черты сходства не указаны, а обнаружить их на материале автору этой работы не удалось. 7. Сближенные базальные зацепки заднего крыла, но, во-первых, апоморфность этого признака далеко не очевидна (у низших перепончатокрылых известны три группы зацепок — более плотные базальная и дистальная и более редкая медиальная; среди высших перепончатокрылых, помимо жалоносных, базальная группа зацепок встречается, например, у *Ichneumonidae*, *Braconidae*, *Trigonidae*, а медиальная группа, более характерная для жалоносных, там редка), во-вторых, сближенными зацепками обладают и некоторые сфекоиды (*Sphex* L., *Sceliphron* Klug), хотя здесь они расположены несколько дистальнее, чем у помпилоидов. 8) Небольшая птеростигма, но ее размеры весьма изменчивы, в том числе и среди помпилид, где встречается и птеростигма средних размеров (см. фототаблицы в работе Townes, 1957); 9) Редукция зубцов личиночных манди-

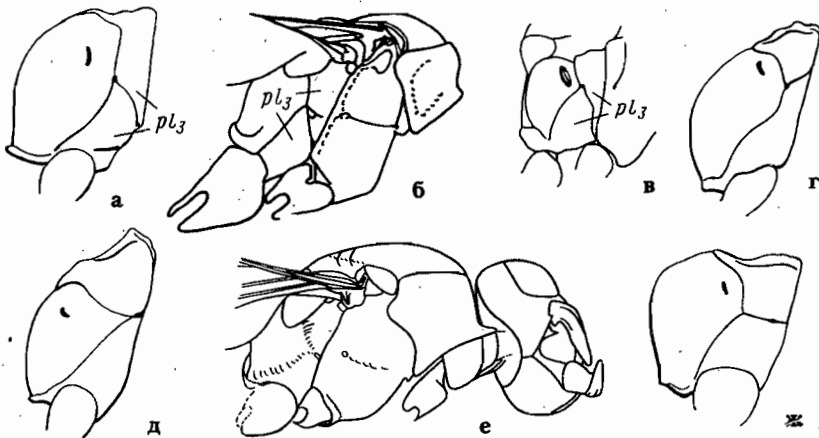


160

161



162



163

Рис. 160. Метапостнотум

а — *Ceropales maculata* F., Pompilidae; б — *Cerceris* sp., Sphecidae; в — *Brachycistis carinata* Fox, г — *Methocha* sp., Tiphiidae (а, в — ориг., б, г — из Brothers, 1975)

Рис. 161. Чистящая шпора задней голени *Pepsis* sp., Pompilidae (Brothers, 1975)

Рис. 162. Основание метасомы снизу и сбоку

а — *Cryptochelilus versicolor* Scop., Pompilidae; б — *Cosila chilensis* G.-M., Tiphiidae Anthoboscinae; в — *Scotaeana paraguayensis* (Schrottky), Tiphiidae Thynninae; г — *Rhagigaster nigrifolius* Turner; Tiphiidae Thynninae; д — *Proscolia archaica* A. Rasn., Scoliidae Proscoliinae; е — *Fedtschenkia*

Окончание подписи к рис. 162.

grossa Sauss., Sapygidae Fedtschenkiinae; ж — *Polochrum repandum* Spin., Sapygidae Sapyginae; з — *Myrmosa melanocephala* F., Mutillidae Myrmosinae; и — *Pseudophotopsis incerta* (Rad.), Mutillidae Pseudophotopsidinae; к — *Bradynobaenus gayi* Spin., Bradynobaenidae Bradynobaeninae; л — *Apterogyne mlkosiewitzi* Rad., Bradynobaenidae Apterogyninae; м — *Dorylus* sp. (♂) Myrmicidae (ориг.)

Рис. 163. Металлелсы

а — *Cerceris* sp., Sphecidae; б — *Ceropales maculata* F., Pompilidae; в — *Vespa orientalis* L., Vespidae; г — *Pseudophotopsis* sp., Mutillidae; д — *Anthobosca* sp., Tiphiidae; е — *Proscolia archaica* A. Rasn., Scoliidae; ж — *Trielis* sp., Scoliidae (а, г, д, ж — из Brothers, 1975; б, в — ориг.; е — из Расницына, 1977в)

бул до трех и менее, но это характерно и для пчел. Таким образом, сходство помпилоидов с вespoидной группой оказывается гораздо менее глубоким, чем со сфекоидами, что свидетельствует в пользу традиционного сближения Pompiloidea и Sphecoidea.

СФЕКОИДНАЯ ГРУППА НАДСЕМЕЙСТВ

Два четко обособленных надсемейства сфекоидной группы, Pompiloidea (рис. 167–170) и Sphecoidea (рис. 171–177), характеризуются следующими особенностями.

Pompiloidea: переднеспинка всегда достигает тегул, со свободными, округленными или приостренными нижними углами, не заходящими на нижнюю сторону груди; задний край переднеспинки перед плечевыми буграми невыемчатый, иногда (у Rhopalosomatidae) даже выступающий назад, как у многих сколиоидов. Мезоплевры с единственным тонким косым швом или без него. Среднегрудь снизу не выступает назад между средними тазиками, но может давать назад пластинчатые или (у Rhopalosoma, Ceropales) лопастевидные выросты постэпистерн над основанием средних тазиков. Последние сомкнуты, с узким, трубчатым основанием. Заднегрудка плоская. Метапостнотум умеренно или (у Rhopalosoma) очень короткий, реже слегка расширен посредине. Ноги стройные. Заднее крыло со сближенными базальными зацепками и более или менее редуцированным свободным окончанием A_1 . Охотятся на пауков (Pompilidae) или прямокрылых (Rhopalosomatidae), причем личинки ропалозоматид и некоторых помпидил (Homonotus и многие Ceropalinae) развиваются как паразиты на активном хозяине. Другие помпидилы обычно транспортируют парализованную добычу в гнездо, построенное либо до начала охоты, либо после этого (в последнем случае гнездо всегда одноячейковое, в первом — обычно многоячейковое), иногда в качестве гнезда используется готовое укрытие. Некоторые помпидилы ведут клептопаразитический образ жизни. Основная литература по биологии помпилоидов сведена в книгах Эванса и Вест Эберхард (Evans, West Eberhard, 1970) и Иваты (Iwata, 1976).

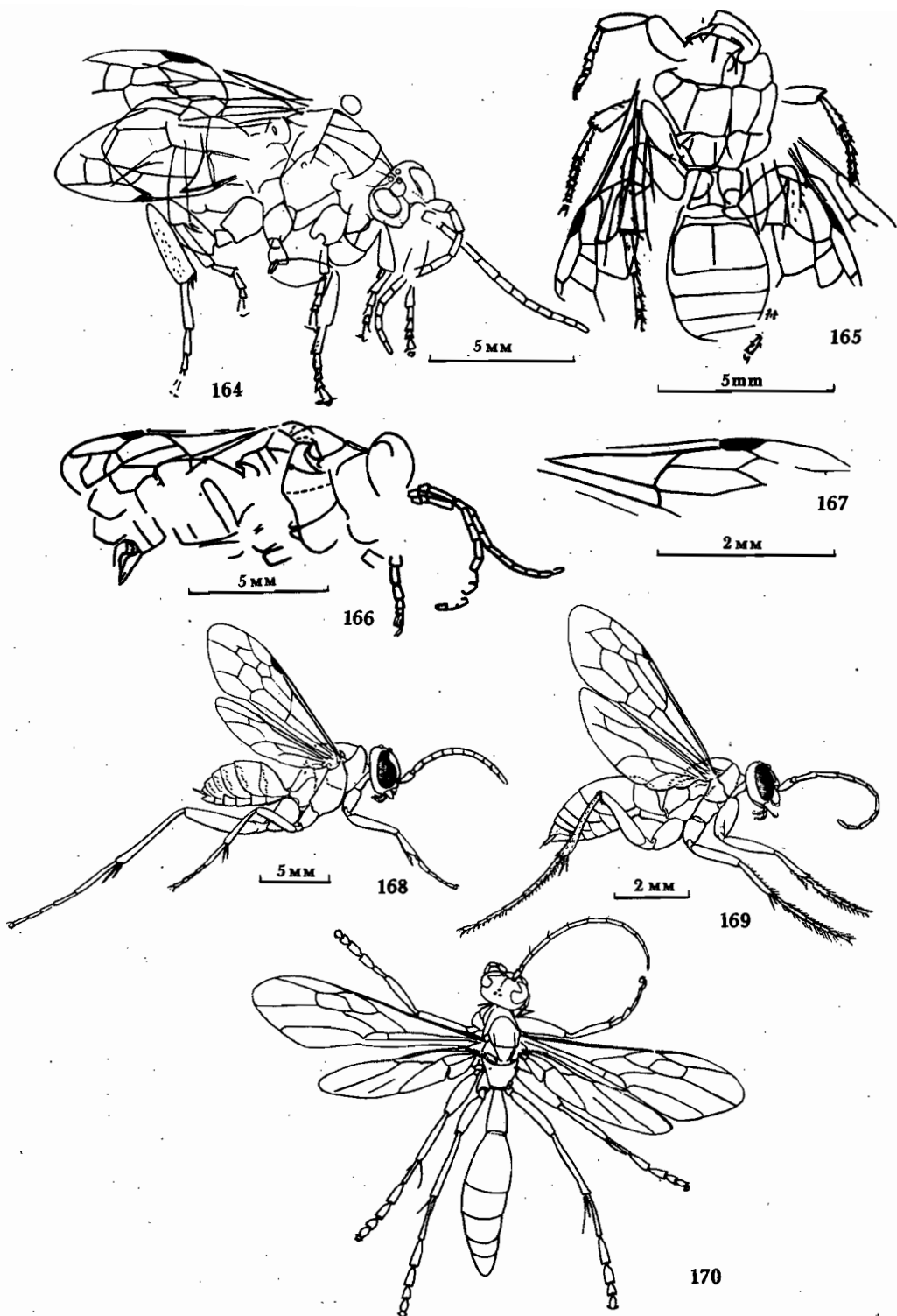
Sphecoidea: переднеспинка почти всегда не достигает тегул, ее задний край перед плечевыми буграми выемчатый, а нижние углы сильно оттянуты и почти смыкаются на нижней стороне груди¹. Мезоплевры обычно и, видимо, первично с несколькими грубыми швами. Среднегрудка часто выступает между средними тазиками (у Atrulex и многих пчел ее задний край прямой). Средние тазики более или менее расставленные, с широким основанием. Заднегрудка между тазиками приподнята в виде площадки или по крайней мере продольного кия. Метапостнотум посредине сильно удлиннен, образуя "диск проподоума". Ноги часто более или менее короткие. Заднее крыло в основании очень редко (у некоторых Sphecipae) со сближенными зацепками, которые тогда расположены несколько дистальнее, чем у помпилоидов; свободное окончание A обычно развито. Круг хозяев у Sphecidae очень широк (различные наземные членистоногие), но личинки насекомых с полным превращением используются сравнительно редко; пчелы снабжают

¹ Кроме Dolichurus (личное сообщение В. Пулавского).

своих личинок пыльцой и нектаром. Почти всегда вначале делается гнездо (чаще многоячейковое) и лишь у *Prionyx Vander Linden*, *Podalonia Fernald* — после овладения добычей. Некоторые сфекоиды используют готовые укрытия. *Chlogion maxillosum* Poiret и *Larra* spp. развиваются как эктопаразиты на активных, но живущих в норах хозяевах, соответственно сверчках и медведках, но этот способ развития, несмотря на его кажущуюся примитивность, скорее всего вторичен; по наблюдениям Малышева (1966) *Larra anathema* Rossi иногда делает попытку транспортировать добычу, что не свойственно настоящим эктопаразитам. Первичность подобного образа жизни *Ch. maxillosum* еще менее вероятна, поскольку другие виды того же рода обладают более типичной для роющих ос биологией (Bohart, Menke, 1976). По-видимому, развитие на норных сверчкообразных само по себе сильно способствует переходу ко вторичному эктопаразитизму на активном хозяине (еще один пример такого перехода — сколиоид *Diamma bicolor* Westw. из *Tiphiidae* *Thynninae*; Clausen, 1962). Данные и литература по биологии сфекоидов сведены в цитированной выше работе Иваты (1976) и только для роющих ос — у Богарта и Менке (1976).

Помпилоиды в общем гораздо примитивнее сфекоидов, но ни одно из двух их семейств не может претендовать на роль предков сфекоидов из-за узкого основания задних тазиков, кроме того, *Pompilidae* — прежде всего из-за редукции тормозных пластинок яйцеклада и своеобразного строения мужских гениталий с длинными дорзальными отростками гонококситов, *Rhopalosomatidae* — из-за специализированного жилкования и сильно расширенных лапок у самки. Раннемеловые (неокомские) *Baissodidae* (рис. 164—166), особенно такие, как *Baissodes* A. Rasn. из Байсы в Забайкалье, — по-видимому, более реальные претенденты на эту роль. Древнейшие из собственно жалоносных, байсодиды были описаны (Расницын, 1975а) как семейство неясного положения, главным образом из-за необычайно примитивного набора признаков, включая проксимальное у основания ячейки 2mm положение поперечной 1m-cu (известно только у некоторых *Sphécidae* и у очень немногих из низших *Tiphiidae*) и полный набор швов среднеспинки (у всех других жалоносных срединный шов редуцирован или неполный и в виде тонкой линии, а не борозды). Нельзя исключить возможность, что байсодиды были общим предком всех *Aculeata* s. str., хотя увеличенные плечевые бугры (у *Oryctobaissodes* A. Rasn. и несколько слабее, у *Baissodes*) свидетельствуют скорее о принадлежности их к сфекоидной ветви. Новые сборы из Бон-Цагана в Монголии (поздний неоком-апт), во многом изменившие и уточнившие наши представления об эволюции различных перепончатокрылых, хотя и не обнаружили байсодид, но показали прямые связи их со сфекоидами и помогли увидеть на проподоуме голотипа *Baissodes robustus* A. Rasn. (см. рис. 164) структуры, напоминающие удлинённый и с продольной бороздой метапостному бон-цаганских сфецид. Против введения байсодид в *Sphécidae* или даже в *Sphécoidea* может свидетельствовать отсутствие или по крайней мере весьма слабое развитие у них (в частности, у *B. robustus*) чистящего аппарата задних ног. Однако это свидетельство неоднозначное, так как и у роющих ос (*Sphécidae*) он бывает развит недостаточно сильно для уверенного опознания на отпечатках даже хорошей сохранности. Поэтому байсодиды здесь рассматриваются как группа, очевидно, предковая для сфекоидов, возможно также для сфекоидной ветви в целом, и не исключено, но менее вероятно — для всех собственно жалоносных.

Из двух надсемейств сфекоидной ветви *Pompiloidea* образованы семействами *Pompilidae* и *Rhopalosomatidae*. Помпилоиды (рис. 167—169), несмотря на богатство видами и широкое всесветное распространение, морфологически и биологически разнообразны. Ископаемые помпилоиды происходят из раннего мела Забайкалья (Байса, неоком) и Монголии (Бон-Цаган, поздний неоком-апт) и из различных палеогеновых и неогеновых фаун. Ропалозоматиды (рис. 170) — маленькая группа всего с четырьмя родами, но морфологически весьма разнородная. Отношения между типовым родом и тремя другими (*Olixon* Cam./= *Neolico* Brues/, *Algoa* Brues и *Harpagocryptus* Perkins) были предметом продолжительной дискуссии (Perkins, 1908, Brues 1922; Reid, 1939; Townes, 1957; Riek, 1970b; Brothers,



Р и с. 164–166. Представители семейства Baissodidae (Забайкалье, ранний мел)

164 — *Baissodes robustus* A. Rasn.; 165 — *Oryctobaissodes armatus* A. Rasn.; 166 — *Trichobaissodes antennatus* A. Rasn. (из Расницына, 1975а; 164 — с изменениями)

Р и с. 167–170. Представители надсемейства Pompiloidea, семейства Pompilidae (167–169) и Rhopalosomatidae (170)

167 — *Pompilopterus ciliatus* A. Rasn.; нижний мел Забайкалья; 168 — *Ceropales* sp.; соврем.; 169 — *Cryptocheilus* sp.; соврем.; 170 — *Rhopalosoma* sp.; соврем. (167 — из Расницына 1975а; 168, 169 — из Riek, 1970b; 170 — ориг.)

1975), но теперь принадлежность их всех к одному семейству можно считать установленной (основные общие признаки — расширенные лапки самок, отсутствие косяго шва метаплевр, наличие лопастинок постэпистерн над средними тазиками, эктопаразитическое развитие на активных древесных прямокрылых с образованием твердой капсулы из сброшенных шкурок личинки). В ископаемом состоянии семейство неизвестно; в современной фауне ропалозоматиды распространены в Северной и Южной Америке (*Rhopalosoma*, *Olixon*), Южной Африке (*Algoa*) и Австралии (*Harpagocryptus*).

Надсемейство *Sphecoidea* (рис. 171—177), как уже упоминалось, здесь принято в составе двух семейств, *Sphecidae* и *Apidae*. Аргументы против наиболее распространенного в литературе деления этой группы на два надсемейства, одно из которых (*Sphecoidea*) содержит единственное семейство, а второе (*Apoidea*) делится на несколько семейств, приведены Бразерсом (Brothers, 1975). Этот автор, однако, принимает большое число семейств в составе *Sphecoidea*, что также кажется нерациональным, во-первых, из-за утраты таксономического выражения четкой обособленности роющих пчел и ос (Бразерс предлагает считать их "неформальными группами" *Spheciformes* и *Apiformes*, но это не самый лучший выход из положения), во-вторых, ввиду того что различия между "семействами" оказываются по крайней мере на интуитивном уровне оценки (а объективные методы измерения таксономических различий пока разработаны недостаточно) менее глубокими, чем между другими семействами жалоносных.

Отношения между *Sphecidae* и *Apidae* соответствуют, по-видимому, отношениям между предком и потомком. Бразерс, например, приводит только следующие синапоморфии роющих ос по отношению к пчелам: у первых переднеспинка всегда не достигает тегул, а поверхность средних и задних голеней несет умеренно развитые шипы, у вторых контакт между переднеспинкой и тегулами изредка сохраняется, а шипы на голених слабые. Второе различие не слишком существенно, а первое не совсем точно: тегулы и переднеспинка соприкасаются у *Dolichurus* и некоторых *Pemphredoninae*. Предок двух семейств, т.е. насекомое, обладающее плезиоморфным состоянием этих признаков, а в остальном сходное со *Sphecidae*, несомненно заслуживает отнесения к этому же семейству, что дает основание считать пчел потомками роющих ос. Время обособления пчел точно неизвестно, ориентиры для его оценки дает, с одной стороны, появление роющих ос в неокоме, с другой — первые находки самих пчел в эоцене (балтийский янтарь). Становление пчел сопровождалось, прежде всего, переходом к собиранию пыльцы и нектара вместо охоты на насекомых и соответствующими морфологическими и биологическими изменениями (перистое опушение, расширение первого членика задней лапки, утрата чистящего аппарата задних ног; с несколько меньшей уверенностью сюда же можно отнести такие особенности, как удлинение лабиомаксиллярного комплекса, переход к массовому снабжению гнезда вместо однократного и строительство гнезда до сбора корма, так как те же признаки характерны и для большинства роющих ос). Некоторые синапоморфии пчел не обнаруживают ясной связи с изменением пищевой специализации, в частности утрата перемычки между долями седьмого тергита самки.

Палеонтологическая история сфекоидов и, в частности, роющих ос начинается с раннего мела. Многие из древнейших ос, в том числе описанные из неокома Англии (*ArchispheX* Evans) и Забайкалья (*AngarospheX* A. Rasn., *CretospheX* A. Rasn., рис. 171—172) оказались представителями *Sphecidae*, в соответствии с предположением Эванса (Evans, 1969) относительно первого рода и в противоположность прежним утверждениям автора, выделявшего *AngarospheX* в особое семейство (Расницын, 1975а). Выяснить это позволили новые сборы в позднем неокоме-апте Монголии, обнаружившие обширную фауну ос, явно близких к трем указанным родам и в то же время обладающих такими характерными признаками роющих ос, как специфическая форма переднеспинки (включая оттянутые и сближенные нижние углы) и сильно расширенный назад метапостнотум. Это, по-видимому, предковая для остальных сфекоидов группировка, таксономический статус которой не вполне ясен. Длинная переднеспинка и сильно развитые парапсиды остав-

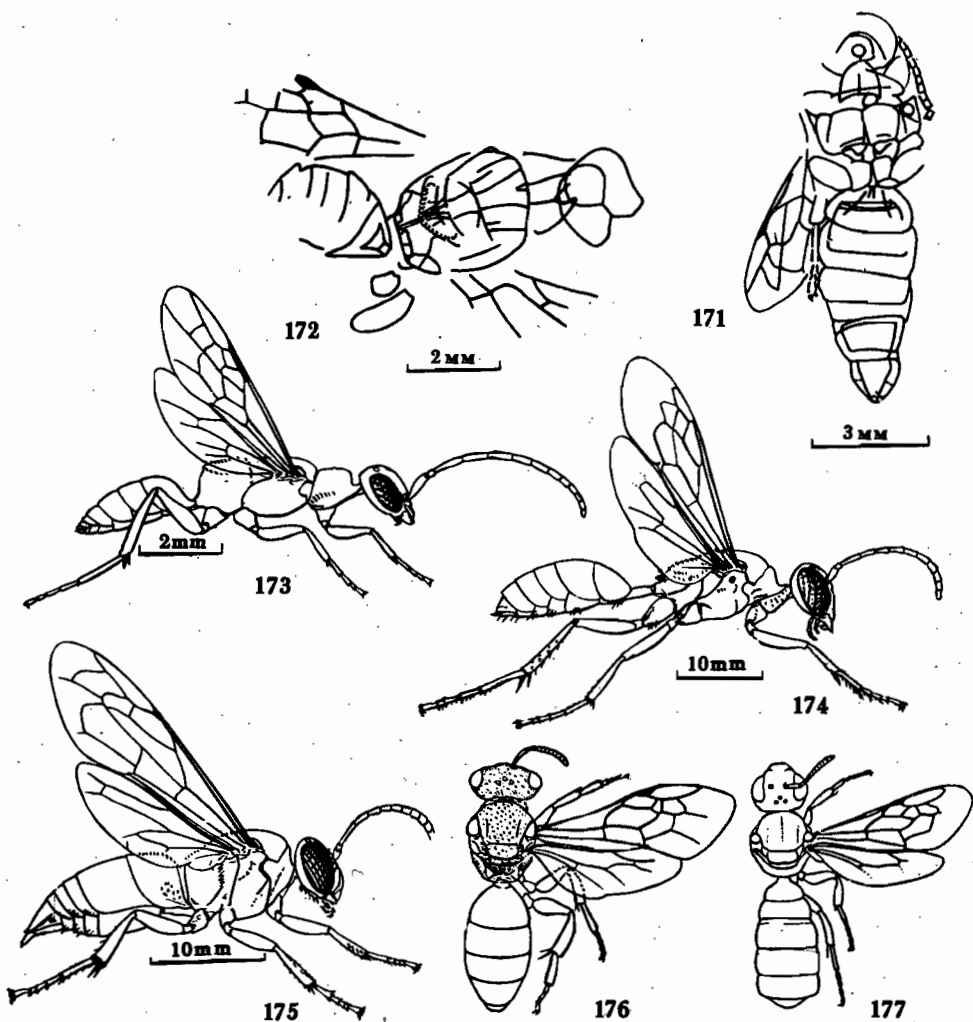


Рис. 171–177. Представители надсемейства Sphecoidea, семейства Sphecidae (171–175) и Apidae (176–177)

171 – *Cretosphex incertus* A. Rasn.; 172 – *Angarosphex myrmicopterus* A. Rasn.; 173 – *Aphelotoma* sp.; 174 – *Sphex* sp.; 175 – *Sphecius pectoralis* (Smith); 176 – *Sphecodes gibbus* (L.); 177 – *Ceratina cyanea* (Kirby); (171–172 – Забайкалье; ранний мел; из Расницына, 1975а, 172 – с изменениями; все остальные – соврем.; 173–175 – из Riek, 1970b; 176–177 – из Bouček, Štšstera, 1957)

ляют возможность включения ее в подсемейство Ampulicinae, еще больше оснований предполагать, что предстоящее более детальное изучение покажет их обособленность как самостоятельного подсемейства.

Для дальнейшей истории сфекоидов характерно, во-первых, отсутствие кого-либо из них, кроме Pemphredoninae, в течение всего позднего мела, что нельзя объяснить только тафономическими причинами (основной материал происходит из мелких кусков ископаемых смол, что делает наиболее вероятными находки мелких насекомых, связанных с деревьями, но среди Sphecoidea этими особенностями обладают далеко не только Pemphredoninae), и во-вторых, доминирование социальных Apidae при редкости примитивных пчел в течение всего палеогена. Высказано предположение (Жерихин, 1978), что последнее может быть связано с относительно малым распространением в палеогене открытых пространств – основных мест обитания одиночных пчел.

Как уже упоминалось, Бразерс (Brothers, 1975) отказался от выделения большинства общепринятых надсемейств собственно жалоносных и объединил Vespoidea, Formicoidea, Scolioidea и Pompiloidea в одном надсемействе. Его Vespoidea образуют два основных ствола, один из которых объединяет Tiphiidae, Sapygidae и Mutillidae, второй Sierolomorphidae, Pompiloidea, Bradynobaenidae, Formicoidea, Scoliidae и Vespoidea (таксоны перечислены в порядке их дивергенций по схеме Бразерса, но в объеме и ранге, принятом в настоящей работе). Подобная схема филогенетических отношений действительно затрудняет выделение традиционных надсемейств, однако с ней трудно согласиться. Прежде всего, филогенетическая близость помпилоидов со сфекоидами намного более вероятна, чем со сколиоидами и, в частности, с Sierolomorphidae и Bradynobaenidae, как следует из схемы Бразерса. Сходство Scoliidae с Vespoidea после находки примитивной сколии подсемейства Proscoliinae (Пасницын, 1977в) также оказалось поверхностным или, во всяком случае, приобретенным независимо (подробнее см. ниже). Близость Formicoidea и Vespoidea к Bradynobaenidae хотя и не исключена, но кажется менее вероятной, чем к Sierolomorphidae и близким к ним вымершим Falsiformicidae. С учетом этих, а также и некоторых других изменений сколиоиды оказываются гораздо более гомогенной группой.

Структура веспоидной группы здесь подробно не рассматривается: Vespoidea и Formicoidea происходят, по-видимому, непосредственно от Scolioidea, и обсуждать взаимоотношения трех надсемейств до анализа системы и филогенеза сколиоидов невозможно. Первое появление группы, именно примитивных Scoliidae и Masariidae Euparagiinae в палеонтологической летописи относится ко второй половине раннего мела (поздний неоком—апт Монголии, Бон-Цаган).

НАДСЕМЕЙСТВО SCOLIOIDEA

Объем семейств, относимых к сколиоидам (рис. 178—192), принят здесь в полном соответствии со взглядами Бразерса (Brothers, 1975), но их взаимоотношения представляются несколько иными. Расхождения в значительной мере связаны с тем, что Бразерс считает приподнятую площадку посредине заднегрудки, раздвигающую средние тазики (рис. 193) плезиоморфным признаком, тогда как, по нашим данным, это скорее апоморфное состояние. Действительно у перепончатокрылых, не относящихся к жалоносным, заднегрудка обычно и первично плоская. Среди жалоносных плоская заднегрудка характерна для многих хризидоидов, для помпилоидов, муравьев, складчатокрылых ос и некоторых сколиоидов (Sapygidae, Sierolomorphidae и, по-видимому, Falsiformicidae; аналогичное состояние у Mutillidae и Tiphiidae Methochinae, по-видимому, возникло вторично, см. ниже). Приподнятая площадка или продольный гребень характерны для группы Chrysididae + Bethyidae + Embolemidae и для самок Plumariidae среди хризидоидов, для сфекоидов и для многих сколиоидов, исключая упомянутые выше семейства. В случае хризидоидов есть основания полагать, что плюмарииды приобрели площадку заднегрудки независимо от других семейств (см. выше). Еще больше таких оснований дает строение заднегрудки сколиоидов. У Tiphiidae эта площадка имеет очень характерную треугольную форму, причем основание треугольника, несущее две лопасти, примыкает спереди к задним тазикам, а вершина расположена существенно ниже уровня среднегрудки; одновременно над основанием средних тазиков присутствуют аналогичные, но более крупные лопасти среднегрудки. Площадка заднегрудки, равно как и лопасти среднегрудки, может редуцироваться, но при этом нередко сохраняются их рудименты (особенно ясный остаток площадки сохраняется у самок Mutillidae рода Pseudophotopsis André (см. рис. 162и). Из состояния, характерного для тифид, можно вывести и строение груди сколий с сильно расширенной площадкой, далеко раздвигающей средние и задние тазики (лопасти средне- и заднегрудки при

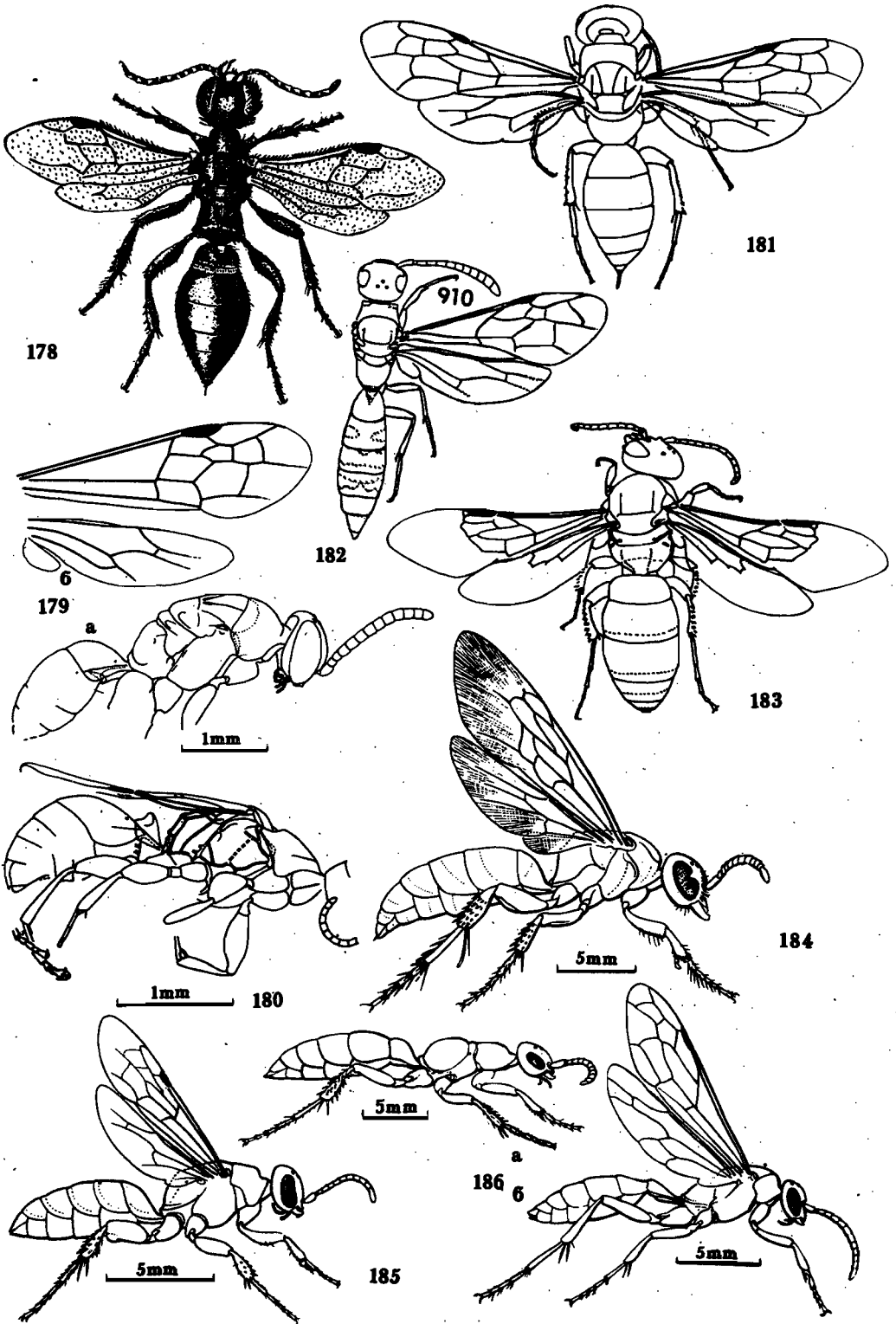
этом становятся менее выраженными, но не исчезают). Напротив, параллельностороннюю площадку *Bradynobaenidae* с тупым передним краем, врезанным в среднегрудку и расположенным на ее уровне, лишенную лопастинок по заднему краю (одновременно отсутствуют и лопастинок среднегрудки), довольно трудно вывести из таковой тифид или, наоборот, считать исходной для нее структурой. Гораздо большее сходство, но явно вторичного характера, брадиобениды обнаруживают по этому признаку с некоторыми пчелами, особенно *Hylaeus* F.

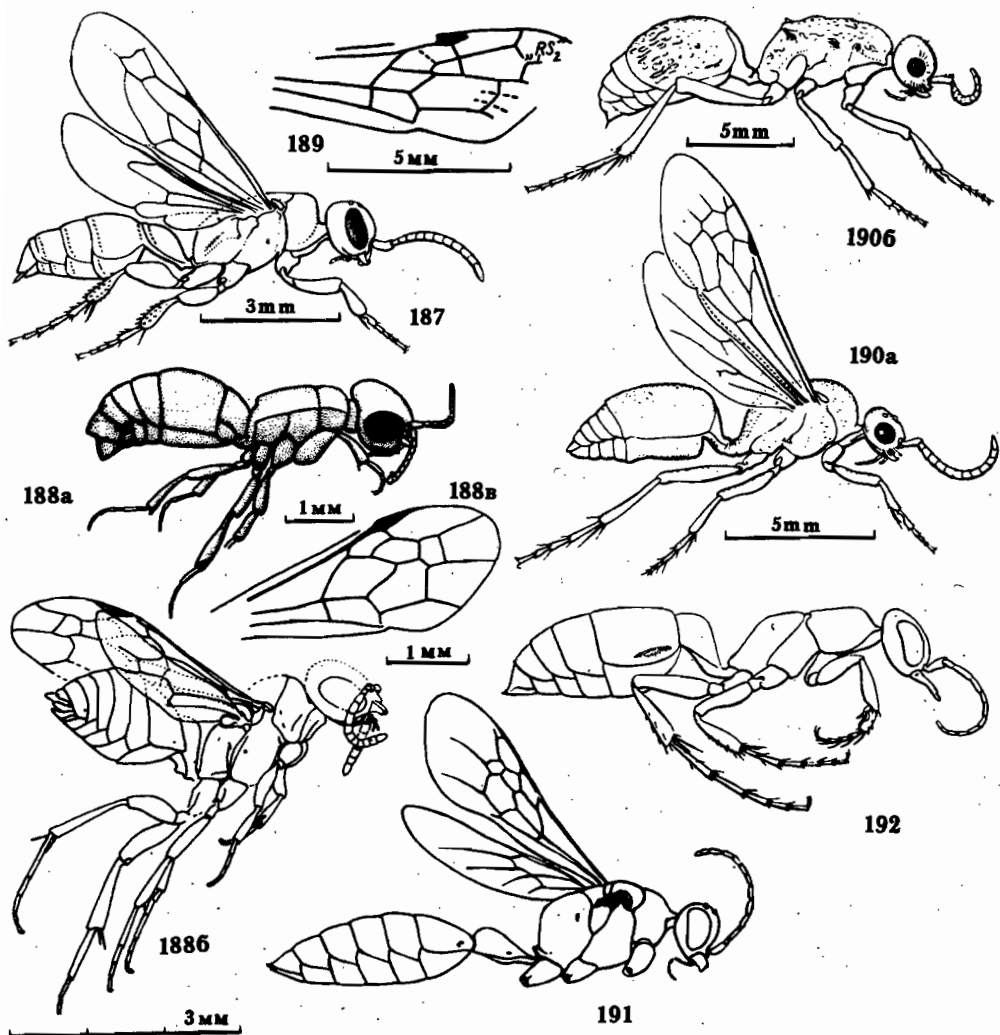
Независимое происхождение площадки на среднегрудке брадиобенид, тифид, сфекоидов и хризидоидов кажется более вероятным, причем не только из-за различий в ее строении, но и из-за отсутствия даже ее следов у многих из примитивных жалоносных (*Scolecbythidae*, *Pompilidae*, *Sierolomorphidae*) и у потомков примитивных сколиоидов — муравьев и складчатокрылых.

В более поздней работе Бразерс (Brothers, 1976) приводит новый признак, сближающий сколий со складчатокрылыми осами — сильное развитие заднегрудной фрагмы. Однако просмотр дополнительного материала показал ненадежность и этого признака (рис. 194). Фрагма заднегрудки у сколий и веспоидов действительно развита очень сильно, но строение ее различно. У сколий фрагма очень длинная не только по бокам, но и посередине, причем именно от средней части отходит мышца к среднегрудной фрагме (боковые отделы заняты мощными мышцами, идущими на переднюю стенку щитика среднегрудки, у веспоидов эти мышцы не найдены). У складчатокрылых ос заднегрудная фрагма посередине очень узкая (*Polistes* sp., *Ceramius caucasicus* André) или вообще прервана (*Ancistrocerus* sp., *Vespa crabro* L.), причем у шершня ее половинки медиально выклиниваются, а у *Ancistrocerus* сливаются с поверхностью проподоума, оставаясь весьма широкими. Мышцы, идущие на среднегрудную фрагму, расположены латерально и прикрепляются к последней гораздо ближе к ее переднему краю, чем у сколий. У сколиоидов строение фрагмы весьма изменчиво, причем у *Saruga* оно очень сходно с таковым *Polistes* — гораздо сильнее, чем у любых веспоидов со сколиями.

Существенные аргументы против схемы Бразерса дает также строение недавно описанной *Proscolia archaica* A. Rasn. (*Scoliidae*, *Proscoliinae*, Расницын, 1977в; см. рис. 162д, 163е, 183). Оно показывает, что сходство сколиид и веспоидов по таким признакам, как длинный наличник, почковидные глаза, удлинённый за счет глосс и пароглосс лабиомаксиллярный комплекс, мембранизированная птеростигма, удаленный от мезоплевры вход метаплевральной аподемы, проявляется лишь у высших сколиид и не доказывает тесного родства *Scoliidae* и *Vespoidea*. Другие признаки, сближающие сколий со складчатокрылыми осами, а также иногда с муравьями и брадиобенидами (все эти группы Бразерс считает родственными) также не вполне надежны: острые и, по-видимому, неподвижные углы переднеспинки, а также полностью утопленный и снизу незаметный простернум среди брадиобенид развиты только у типового рода и, следовательно, здесь возникают независимо; выступ заднего угла переднеспинки над тегулой у сколий и складчатокрылых ос выглядит, как отмечает сам Бразерс, неодинаково (гораздо большее сходство с веспоидами здесь обнаруживают некоторые муравьи, в частности *Dorylinae*), что можно истолковать как свидетельство независимого развития этой особенности из более примитивного состояния, характерного для низших сколиоидов. Конечно, все эти признаки не теряют своего значения, однако, обсуждаемые ниже черты сходства сколий с *Tiphidae* представляются более существенными.

Наиболее важным фактором, заставившим автора не согласиться полностью со схемой Бразерса, оказалось распределение некоторых признаков, не учтенных Бразерсом или недостаточно подробно им проанализированных. Прежде всего речь идет об области сочленения двух первых сегментов метасомы, где у сколиоидов развивается, подобно многим другим *Apoecrita*, но, пожалуй, более интенсивно, чем где бы то ни было, еще одно высоко подвижное сочленение. Причиной его развития была, скорее всего, необходимость обеспечить должную подвижность метасомы при поражении жертвы в узких полостях субстрата. Этот процесс со-





Р и с. 178—192. Представители надсемейства Scoliidea

178 — *Sierolomorpha atropos* Nagy, Sierolomorphidae; соврем.; 179 — *Taimyrisphex pristinus* Evans ♂ Falsiformicidae; в. мел Таймыра; а — строение тела, б — крылья; 180 — *Falsiformica sretacea* A. Rasn. ♀, Falsiformicidae; в. мел Таймыра; 181 — *Fedtschenkia grossa* Sauss., Sapygidae Fedtschenkiinae; соврем.; 182 — *Sapyga clavicornis* (L.), Sapygidae Sapyginae; соврем.; 183 — *Proscolia archaica* A. Rasn., Scoliidae Proscoliinae; соврем.; 184 — *Campsomeris* sp., Scoliidae Scoliinae; соврем.; 185 — *Anthobosca* sp., Tiphidae Anthoboscinae; соврем.; 186 — *Diamma bicolor* Westw., Tiphidae Tiphinae; а — самка, б — самец; соврем.; 187 — *Tiphia* sp., Tiphidae, Tiphinae; соврем.; 188 — *Protomutilla* Bishoff, Mutillidae Myrmosinae: а — *P. megalophthalma* Bishoff, ♀, б — *P. sp.*, ♂ общий вид, в — *P. sp.*, ♂ переднее крыло; в. эоцен Прибалтики; 189 — *Cretavus sibiricus* Sharov, Mutillidae?; в. мел З. Сибири; 190 — *Ephutomorpha* sp., Mutillidae Mutillinae: а — самец, б — самка, 191 — *Typhoctes williamsi* Krombein, Schuster, ♂; Bradynobaenidae; соврем.; 192 — *Typhoctoides aphelonix* Brothers, ♀; Bradynobaenidae; соврем.; (178 — из Nagy, 1971; 179a — ориг., голотип; 179b — из Evans, 1973; 180, 189 — из Расницына, 1975a; 181 — ориг.; 182 — из Bouček, 1957; 183 — из Расницына, 1977a; 184, 187, 190 — из Riek, 1970b; 188a — из Brues, 1933; 188 б-в — ориг. экз. ПИН № 364/280—281; 191 — из Krombein, Schuster, 1957; 192 — из Brothers, 1970)

вершенствования в разных группах протекал параллельно и в деталях независимо, однако два основных направления выделяются четко.

Наиболее распространенный способ усиления подвижности состоял в увеличении амплитуды вертикальных движений метасомы. Исходное состояние с первым стернитом, широко перекрывающим основание второго (см. рис. 162a) было

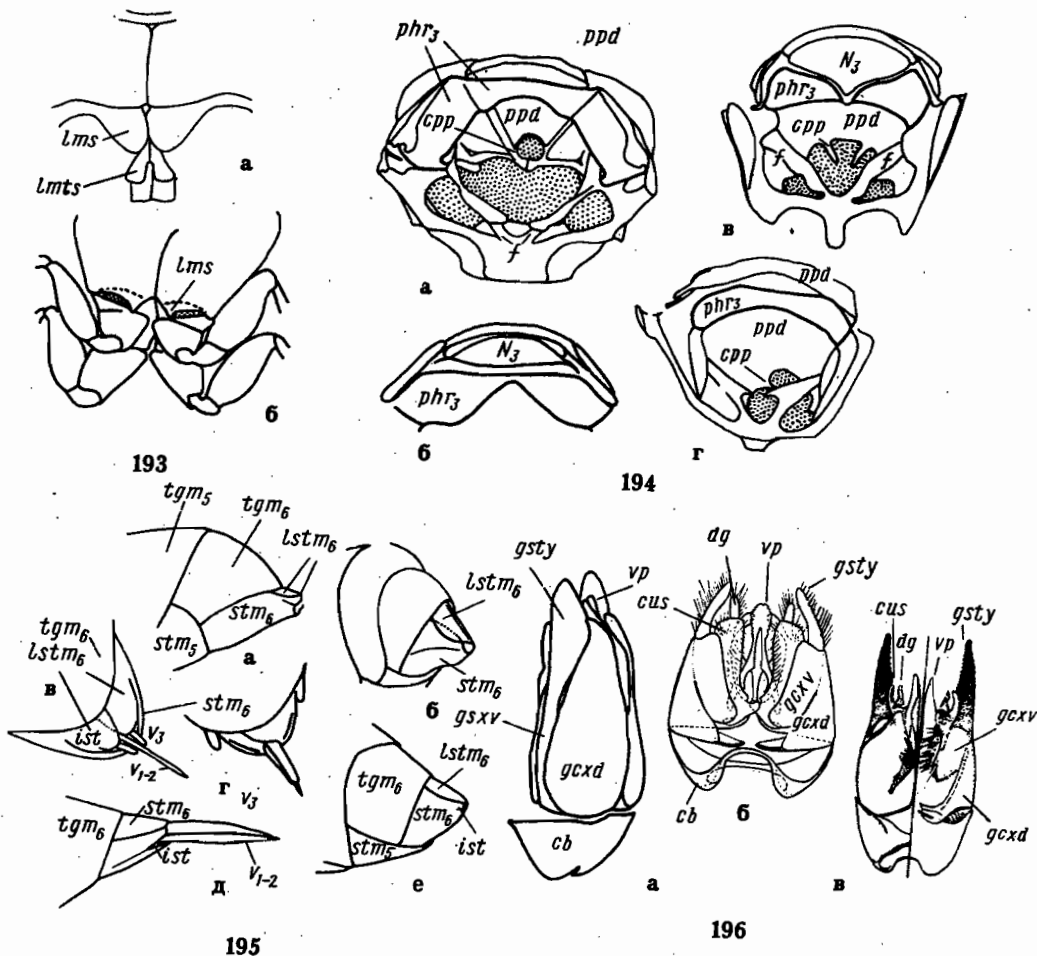


Рис. 193. Грудь снизу

а — *Cosila chilensis* G.-M., Tiphidae Anthoboscinae, б — *Fedtschenkia grossa* Sauss., Sapygidae Fedtschenkiinae (соврем., ориг.)

Рис. 194. Задняя часть груди изнутри (жирной линией оконтурены границы третьей фрагмы)

а — *Scolia maculata* (Drury), Scoliidae; б — *Polistes* sp., Vespidae; в — *Vespa crabro* L., Vespidae; г — *Sapyga similis* (F.), Sapygidae (все соврем.; ориг.)

Рис. 195. Шестой метасомальный стернит самки

а — *Podalonia hirsuta* (Scop.), Sphecidae; б — *Myrmecia gulosa* F., Formicidae; в — *Cosila chilensis* G.-M., Tiphidae; г — *Pseudophotopsis incerta* (Rad.), Mutillidae; д — *Fedtschenkia indigotea* Rad., Sapygidae Fedtschenkiinae; е — *Polochrum repandum* Spin., Sapygidae Sapyginae (все соврем.; ориг.)

Рис. 196. Гениталии самцов

а — *Anthobosca erythropygus* (Burm.), Tiphidae; б — *Polochrum repandum* Spin., Sapygidae; в — *Turhocetes peculiaris* (Cress.), Bradynobaenidae (все соврем.; а — ориг.; б — из Тобиаса, 1965; в — из Krombein, Schuster, 1957)

утеряно уже предком сколиоидов. Внешне примитивны по этому признаку самки Sapyginae, особенно из доступного автору материала *Polochrum repandum* Spin. (см. рис. 162ж), но измененный первый стернит у самцов сапигин и у Fedtschenkiinae (см. рис. 162е), более примитивного подсемейства сапигид, указывает на вторичную природу "примитивности" в данном случае. Наиболее примитивное строение сохраняют Tiphidae Anthoboscinae и Scoliidae Proscollinae (см. рис. 162б, д), где профиль первого стернита слегка вогнутый, поперечное сечение — выпуклое, а задний край несколько выемчатый. Второй стернит в поперечном

сечении выпуклый, но в меньшей степени, чем первый, так что при выпрямленной метасоме углы первого стернита налегают на поверхность второго, а его середина отстает, открывая серповидную щель, прикрытую слегка склеротизованной мембраной.

При подгибании метасомы основание второго стернита скользит под вершину первого, пока его выпуклая середина не упирается в выемку заднего края первого стернита. Склеротизованная пластинка замыкающей мембраны при этом ложится на поверхность основания второго стернита. Следующий этап демонстрируют *Tiphiidae* подсемейства *Thynninae* (см. рис. 162в, г). У них задний край первого стернита прямой, так же как основание второго стернита в поперечном сечении; щель между стернитами, замкнутая пластинкой склеротизованной мембраны, сохраняется, но становится из серповидной более или менее прямой; одновременно в основании второго стернита появляется более или менее широкая поперечная ложбинка, куда при подгибании метасомы входит задний край первого стернита вместе с замыкающей пластинкой. У многих тиннин первый стернит в профиль становится выпуклым или угловато выступающим в средней части из-за появления скошенной площадки на его вершине; это позволяет уменьшить высоту заднего отверстия первого сегмента относительно его собственной высоты и тем самым обеспечить как необходимую емкость сегмента, так и большую амплитуду вертикальных движений метасомы. Появление скошенной площадки приводит к тому, что уменьшается вертикальный диаметр сочленовного отверстия не только первого, но и второго сегмента. Это выражается в сильно выпуклом профиле его стернита, из-за чего высота сегмента позади основания быстро увеличивается. Появляется столь характерная для большинства сколиоидов выемка между первым и вторым стернитами. Этой выемки нет у *Sarygidae*, несмотря на наличие скошенной площадки у *Fedtschenkiinae* (см. рис. 162е) и ее рудимента — у самцов и некоторых самок *Saryginae*. Здесь не происходит ни уплощения основания второго стернита и выпрямления заднего края первого, ни появления ясной поперечной ложбинки в основании второго стернита. По-видимому, у сапигид изменения в том же направлении, что характерно для тифиид и ряда других сколиоидов, происходили независимо и параллельно.

Дальнейшие изменения — переход сочленения между задними углами первого стернита и вторым сегментом с второго стернита на второй тергит (см. рис. 162з-м) начинаются у *Tiphiidae* (*Myzininae*) и в полном виде выражены у высших тифиид, у сколий (*Scoliinae*) и у немок (*Mutillidae*; у *Myrmosinae* это сочленение развито слабо). Независимо такое же сочленение появляется у брадинобенид, муравьев и складчатокрылых ос. Переходу сочленения на второй тергит предшествует (у *Methochinae* и самцов многих *Thynninae*) сужение латеротергитов первого сегмента метасомы.

Приблизительно параллельно со смещением сочленения с стернита на тергит второго сегмента у сколиоидов происходит практически полное устранение скользящих движений между стернитами (сохраняется только качание одного из них относительно второго). Одновременно теряет свою функцию и становится слабо выраженной поперечная ложбинка в основании второго стернита.

При развитии сочленения базальных сегментов метасомы по второму направлению усиливается подвижность не только вертикальных движений, но и вращательных. Их сочетание обеспечивает метасоме возможность сгибаться в разных плоскостях, как в вертикальной, так и в косых. Начальные этапы здесь демонстрируют *Sierolomorphidae* и *Falsiformicidae* (см. рис. 179—180), у которых строение первого стернита сохраняется почти таким же, как у *Anthoboscinae* и *Proscollinae*, лишь выпуклость его поперечного сечения усиливается. Более выпуклым в поперечном направлении становится и второй стернит, одновременно его основание сужается, и здесь появляется такая же, как у *Thynninae*, поперечная ложбинка. Однако расположенная впереди ложбинки "шейка" стернита удлиняется неравномерно или преимущественно по бокам, а главным образом посередине, и располагается под углом к оси сегмента. При выпрямлении метасомы эта шейка закрывает щель под краем первого стернита, а при сгибании ее край скользит

по внутренней поверхности первого стернита, пока выемчатый задний край последнего не упрется в выпуклое (в поперечном направлении) дно ложбинки. Функциональный смысл отличий этого механизма от описанного выше состоит в том, что он обеспечивает нормальное функционирование сочленения при повороте одного сегмента относительно второго по их продольной оси.

Аналогичное строение, но осложненное сочленением углов первого стернита с углами второго тергита и сужением первых латеротергитов, наблюдается также у веспоидов и у муравьев. У последних оно обычно еще более осложнено дополнительными выступами второго стернита, слиянием тергитов с их стернитами и т.д.; достаточно примитивное, по крайней мере внешне, состояние сохраняется у *Dorylinae* (рис. 162м) и у *Leptanillinae*. То же самое характерно для *Arterogyninae* (рис. 162л), но остальные *Bradynobaenidae* по строению сочленения ближе к большинству сколиоидов (рис. 162к): первый стернит и основание второго плоские в поперечном направлении; у *Bradynobaeninae* и *Tyrhochtinae* (менее четко также у некоторых *Chyphotinae*) обособлена скошенная площадка¹; ложбинка в основании второго стернита узкая, шейка перед ней не расширена поперек, хотя иногда (у *Chyphotinae*) сильно отогнута; первый стернит сочленен со вторым тергитом. Очевидно, сходство *Arterogyninae* по характеру сочленения с *Sierolomorphidae*, *Vespoidea* и особенно с *Formicoidea* обусловлено параллелизмом (противоположный пример параллелизма демонстрируют веспоиды рода *Polistes* Latr., по характеру сочленения сходные с высшими *Tiphiidae*, *Mutillidae* и др.).

Аналогичным образом, но более четко распределены различные варианты строения шестого стернита метасомы у самок (рис. 195). Примитивная форма стернита, подобная таковой многих сфекоидов и помпилоидов (более или менее коническая, с округлым задним отверстием и с утоньшенными боковыми долями, ограниченными от основной части стернита только резким уменьшением толщины склерита), сохраняется у *Sierolomorphidae* (+*Falsiformicidae*?), *Formicoidea* и *Vespoidea*, но у последних стернит часто более или менее уплощен снизу.

У большинства сколиоидов (*Tiphiidae*, *Scoliidae*, *Bradynobaenidae*) шестой стернит самки снизу уплощен, а боковые его доли увеличены, отделены надрезом, обычно продолжающимся базально в виде десклеротизованной полоски, прижаты и занимают почти горизонтальное положение, нередко даже перекрываясь по средней линии. В результате отверстие для выхода яйцеклада приобретает форму более или менее широкой поперечной щели, давая свободу боковым движениям жала. При переходе к развитию за счет малоподвижной добычи, когда свобода движений яйцеклада становится менее актуальной, размер отверстия вторично уменьшается, но примитивное строение стернита не восстанавливается. Такие изменения характерны для *Sapygidae* и *Mutillidae*, паразитов или инквилинов сфекоидов (вторично также и других насекомых), но сходный результат достигается здесь разными методами, что свидетельствует против предполагаемой Бразерсом (Brothers, 1975) близости двух семейств. У сапигид восстанавливается коническая форма стернита, сам стернит удлиняется, но надрезы, отделяющие его боковые лопасти, первично (у *Fedtschenkiinae*) сохраняются. У немок, наоборот, уплощенность и относительно небольшая длина стернита сохраняются, но лопасти вторично прирастают, причем десклеротизованная полоска вдоль их границы сохраняется.

Некоторые признаки мужских гениталий сколиоидов (рис. 196) представляют еще одно свидетельство в пользу близости брадинобенид к группе *Tiphiidae*—*Scoliidae*—*Mutillidae*—*Sapygidae*. Для сапигид и многих тифиид (*Anthoboscinae*, *Tiphiinae*, некоторые *Myzininae*) очень характерен продольный шов, отделяющий вентролатеральную часть коксита, несущую гоностиль, от дорзолатеральной. То же свойственно и брадинобенидам подсемейств *Tyrhochtinae* и *Chyphotinae*, тогда как у прочих жалоносных подобное расчленение не наблюдается.

¹ Рудимент скошенной площадки сохраняется, по-видимому, и у самцов самих аптерогинин.

Необычность признака, не имеющего очевидного функционального значения (подвижность частей коксита при этом не возникает), делает его многократное появление менее вероятным, чем однократное возникновение у предка пяти перечисленных выше семейств сколиоидов и последующая его утрата у *Scoliidae*, *Mutillidae*, части *Tiphiidae* и *Bradynobaenidae*.

То же самое можно сказать по поводу вооружения голеней, особенно средних. В каждом из пяти сближаемых здесь семейств присутствуют, а чаще доминируют формы с поперечными рядами мощных шипов на наружной поверхности голени (рис. 181—192). Связь этого вооружения с роющей деятельностью несомненна: вооружение сильнее развито у самок, но при ослаблении такой деятельности и у них становится более слабым, например у *Methochinae* и *Pterombus* из *Myzini* пае. Однако наличие рядов шипов даже в группах, биология которых не требует прокладывания ходов в субстрате (*Sapygidae Fedtschenkiinae*, некоторые немки и, в частности, *Myrmosinae* и *Pseudophotopsidinae*; сюда же, вероятно, относятся *Typhoctinae*, *Chyphotinae* и *Bradynobaeninae* из *Bradynobaenidae*, но биология этого семейства неизвестна), заставляет считать отсутствие рядов шипов на голених вторичным в обсуждаемой группе семейств.

У *Sierolomorphidae* и *Falsiformicidae* шипы не только не образуют поперечных рядов, но и развиты чрезвычайно слабо. При неизвестной биологии этих насекомых слабость вооружения ног сама по себе ни о чем не говорит, но оно остается гораздо более слабым, чем у большинства сколиоидов, так же как и у муравьев и складчатокрылых ос, несмотря на то что некоторые из них роют весьма активно. Вероятная близость двух последних групп к сieroломорфидам и фальсиформицидам позволяет предположить, что во всей этой эволюционной ветви в отличие от той, что объединяет большинство сколиоидов, мощное вооружение голеней не только не было исходным состоянием, но и появление его на более поздних этапах эволюции не происходило, по-видимому, из-за отсутствия каких-то необходимых предпосылок (например, из-за того, что роющее поведение в этой группе, возникая, оказывается иным, чем у основной массы сколиоидов).

Большое значение для выяснения структуры надсемейства *Scolioidea* могли бы иметь биологические данные, но в отсутствии каких-либо сведений о биологии наиболее важных в этом отношении семейств *Bradynobaenidae* и *Sierolomorphidae* приходится довольствоваться данными морфологии. Морфология же, как показано выше, свидетельствует скорее в пользу существования двух основных эволюционных линий сколиоидов, одна из которых ведет к *Bradynobaenidae*, *Sapygidae*, *Scoliidae*, *Tiphiidae* и *Mutillidae*, вторая — к *Sierolomorphidae* и *Falsiformicidae*, далее, по-видимому, — к *Vespoidea* и *Formicoidea*. Признаки сходства некоторых брадинобенид с муравьями (строение сочленения между первыми сегментами метасомы, а также глубокая перетяжка между вторым и третьим сегментами у *Arterogyninae*; изогнутое вверх, как у муравьев, жало *Typhoctinae* и *Chyphotinae*; упоминавшиеся ранее особенности строения переднеспинки и переднегрудки *Bradynobaeninae*) имеют, вероятно, независимое происхождение.

Обособление первой группировки, образующей основную ствол сколиоидов, сопровождалось, по-видимому, описанными выше изменениями в строении сочленения базальных сегментов метасомы (усиление вертикальных движений в сочленении), шестого стернита самки (уплощение с образованием широкой поперечной щели на вершине метасомы) и гениталий самца (подольное расчленение кокситов), а также возникновением мощного вооружения голеней. Для этой группы характерны также некоторые общие тенденции, а именно появление приподнятой площадки на заднегрудке, удлинение дистального отдела жала и появление сильного изгиба у его границы с базальным отделом, развитие зубцов или лопастей на последнем стерните у самца. Инвагинация метапостнотума также свойственна членам этой группы в отличие от сieroломорфид и фальсиформицид, но она характерна и для близких к последним *Vespoidea* и *Formicoidea*.

Время появления группы *Bradynobaenidae*—*Sapygidae*—*Scoliidae*—*Tiphiidae*—*Mutillidae* определяется находкой примитивного представителя *Scoliidae* (более

примитивного, чем *Proscolia*) в раннемеловой фауне Бон-Цагана в Монголии. Отождествление следующей по времени позднемеловой находки (*Cretavus* Sharov из турана Зап. Сибири, Большой Кас) с *Mutillidae* (Расницын, 1975а) сейчас представляется не бесспорным. *Cretavus* (рис. 189) несомненно имеет общие черты с немками, но он известен лишь по переднему крылу, притом не идеальной сохранности, и сходство здесь не настолько полное, чтобы считать принадлежность этого насекомого к *Mutillidae* несомненной. Указание на находку сколиоида в неокоме Забайкалья (Расницын, 1975а) было ошибочным: *Oryctopterus* A.Rasn., описанный по обрывку крыла как сколиоид неясного положения, оказался клопом особого семейства, близкого к *Hebriidae* (определение Ю.А. Попова).

Последовательность дивергенции семейств главного ствола сколиоидов не до конца ясна. Судя по строению нижней поверхности средне- и заднегруди, и, в частности, по наличию среднегрудных лопастинок или их рудиментов, *Tiphidae*, *Mutillidae* и *Scoliidae* образуют единую группу, в которой центральное место занимают тифиды. Сколииды, судя по сохранившемуся у *Proscolia* чрезвычайно примитивному строению брюшного сочленения, происходят от наиболее примитивных тифид типа *Anthoboscinae*, если не от еще более примитивного предка. Немки не сохранили столь примитивных особенностей (может быть, исключая сближенное положение базальных зацепок заднего крыла, но примитивность этого признака здесь не очевидна) и могут быть отведены, например, от того же ствола, который дал продвинутых тифид подсемейств *Muziniinae*, *Tiphinae* и *Brachycistidinae*. С перечисленными группами немки объединяет сходное строение брюшного сочленения, а также суженное в трубку основание средних тазиков (последний признак менее надежен из-за независимого появления его у большинства брадинобенид, кроме аптерогинин, у группы *Sierolomorphidae*, *Falsiformicidae* и *Formicoidea*); строение последнего стернита самца более примитивное, что препятствует выведению немки от непосредственного предка трех упомянутых подсемейств тифид.

Находящиеся на несколько более низком морфологическом уровне *Thynpinae* и очень близкие к ним, особенно по строению гениталий, *Methochinae*, также обладают рядом общих признаков с немками. Самки бескрылые, но еще с относительно полным расчленением груди. Хорошо выражена тенденция к образованию скошенной площадки на вершине первого стернита метасомы и сочленению его задних углов с углами второго тергита, а также к появлению ямки вокруг соединения скапуса с его корешком. Эти особенности хорошо заметны, например, у *Rhagigaster* Guerin. У метохин появляются другие признаки немки — редукция лопастинок перед средними тазиками и приподнятой площадки позади них, а также сужение в трубку основания этих тазиков. Для многих самок тиннин, как и для самок немки, характерно утолщение заднего края седьмого стернита, а часто и сужение отверстия для яйцеклада (последнее, правда, достигается здесь не прирастанием лопастинок, а изменением формы основной части стернита). Учитывая все это, немку можно считать потомками тифид, близких к тиннинам, а становление семейства связывать, помимо совершенствования брюшного сочленения, с появлением других морфологических признаков (редукция швов на груди самок, уплощение боков их груди, связанное с ослаблением роющей деятельности, сужение отверстия на вершине брюшка самки, и т.д.), в первую очередь, конечно, с изменением биологии — развитием на личинках сфекоидов вместо личинок жуков.

Иного мнения о родственных связях немки придерживается Бразерс (Brothers, 1975), сближающий их с сапигидами и выводящий оба семейства из общего предка с тифидами. Сапигиды и немки действительно близки биологически: развиваются в гнездах жалоносных, преимущественно пчел, но сапигиды, судя по биологии фэдченки (*Bohart, Shuster, 1972*) первично нападают на веспидов сем. *Eumenidae*. Немки вторично могут переходить на совсем иных хозяев, например на пупарии двукрылых, личинок жуков и бабочек, и даже развиваться в оотеках тараканов, по-видимому, за счет личинок *Evanidae* (Mickel, 1974); способность к овладению активной добычей, по-видимому, при этом не восстанавливается.

Однако, изменения в строении последнего стернита у самки, связанные с переходом на малоподвижную добычу, как уже упоминалось, у Mutillidae и Sapygidae весьма различны. Существует и ряд общих черт в морфологии двух семейств, но трактовка их Бразерсом далеко не бесспорна. Отсутствие площадки на заднегрудке и лопастинок на среднегрудке, по-видимому, имеет различное происхождение (у сапигид первично, у немок вторично, судя по наличию их рудиментов; рис. 162и). Лоб над антеннами у немок и сапигид, по Бразерсу, образует изолированные бугорки (лопастилки), а у тифиид приподнят в виде поперечного ребра; в действительности у сапигид бугорки характерны лишь для федченкий (причем практически то же самое встречается и у тифиид, например у самцов *Pterombrus Sm.*), а у сапигин развивается типичное ребро. Маленькая югальная область заднего крыла, отделенная глубоким надрезом, встречается во многих группах собственно жалоносных и вряд ли может считаться хорошим признаком, а редукция свободного окончания Cu задних крыльев характерна далеко не для всех немок. Его действительно нет у наиболее примитивных групп (*Mugmosinae*, включая *Protomutilla Bischoff*, и *Pseudophotopsidinae*), но многие другие немки обладают свободным окончанием Cu , и объяснять это эволюционной реверсией (восстановлением ранее исчезнувшей жилки), как делает Бразерс, едва ли есть необходимость. Оба примитивные подсемейства обладают одновременно и рядом собственных специализаций, одной из таких специализаций вполне может оказаться и редукция окончания Cu . То же самое, но с еще большим основанием, можно сказать и по поводу наличия у личинок сапигид (именно сапигин, т.к. личинка федченкий неизвестна) заднегрудного дыхальца, утраченного тифидами и немками. Последние, вероятно, просто унаследовали этот признак от тифиид. Сходство между немками и сапигидами в строении гениталий (вальвы пениса соединены мембраной и притом лишь в основании) в значительной мере разделяют некоторые тифииды (*Meria F.*, *Pterombrus Sm.*), многие муравьи, а еще более похожи на них в этом отношении некоторые пчелы (например, *Hylaeus F.*), что не позволяет считать этот признак особенно надежным. По общей структуре мужских гениталий сапигиды гораздо более похожи на некоторых брадинобенид (особенно *Typhoctes Ashm.*, где, кстати, вальвы тоже соединены довольно подвижно и отнюдь не до самой вершины), чем на немок. Гениталии последних и, напротив, обнаруживают определенное сходство с гениталиями *Thynninae* и *Methochinae* (укороченные основания вользелл, тесная связь между пенисом и участком, обычно выемчатым, медиального края дорзальных лопастей гонокоситов).

Обобщая, можно сказать, что признаки сходства сапигид с немками выглядят гораздо менее убедительно, чем их примитивные черты по сравнению со всем комплексом *Scoliidae + Tiphidae + Mutillidae* (прежде всего, в строении нижней поверхности груди). Вероятно, сапигиды обособились от основного ствола сколиоидов еще до дивергенции членов этого комплекса, причем становление семейства сопровождалось прежде всего изменением пищевых связей и связанным с этим изменением формы последнего стернита самки, а также редукцией тормозных пластинок яйцеклада и некоторыми другими особенностями. Определить время деления *Sapygidae* относительно момента дивергенции другой рано обособившейся группы *Bradynobaenidae*, довольно трудно. Оба семейства изменены в разных направлениях, причем брадинобеиды обладают на первый взгляд еще более глубоким сходством с немками (по другим признакам, чем сапигиды), но вторичная природа этого сходства убедительно показана Бразерсом. Надежные признаки, объединяющие какое-либо из двух семейств с тремя упомянутыми выше и противопоставляющие им всем другое семейство, обнаружить не удастся, и этот вопрос приходится оставить открытым. К числу наиболее важных морфологических изменений, сопровождавших становление брадинобенид (биология их неизвестна), нужно отнести появление приблизительно прямоугольной приподнятой площадки на заднегрудке, несколько вдвинутой в край среднегрудки; развитие секреторного органа — "войлочной линии" (*felt-line*) на боках второго тергита метасомы, внешне сходной с войлочной линией немок, но в деталях отличающейся от нее (Brothers, 1975); смещение поперечной $cu-a$ проксимальнее развилка M

и *Si* в заднем крыле (Brothers, 1975, считает это состояние первичным, но резкое доминирование дистального положения *si-a* у юрских и раннемеловых веспоморф и широкое его распространение у более молодых жалоносных свидетельствует об обратном); редукцию крыльев и характерное изменение груди у самок (подробнее см. Brothers, 1975) и появление парных стридуляционных полей на метасоме.

Второй, "малый" ствол сколиоидов представлен всего двумя сравнительно слабо изученными семействами *Sierolomorphidae* и *Falsiformicidae*. Если ограничиться рассмотрением их общих признаков, то это будет, по существу, характеристика примитивного сколиоида, отличающегося от прототипа надсемейства в основном описанным выше строением сочленения базальных сегментов метасомы (совершенствование одновременно вертикальных и вращательных движений). Что касается редукции жилкования, то она свойственна не всем *Falsiformicidae*. Дополнительное изучение *Taimyrisphex* Evans (рис. 179) из позднего мела Таймыра (сантон, Янтардах), описанного в качестве вероятного представителя *Sphécidae* (Evans, 1973), и сравнение его с самцом *Falsiformica* A. Rasn. (известен по неполному остатку из сеномана Таймыра, Агапа) и с еще одним, оставшимся неописанным представителем фальсиформицид из Янтардаха, показало, что первый сегмент метасомы превращен в типично "муравьиный" узелок только у самок этого семейства, но не у самцов, и что *Taimyrisphex*, обладающий весьма полным жилкованием, также относится к *Falsiformicidae*.

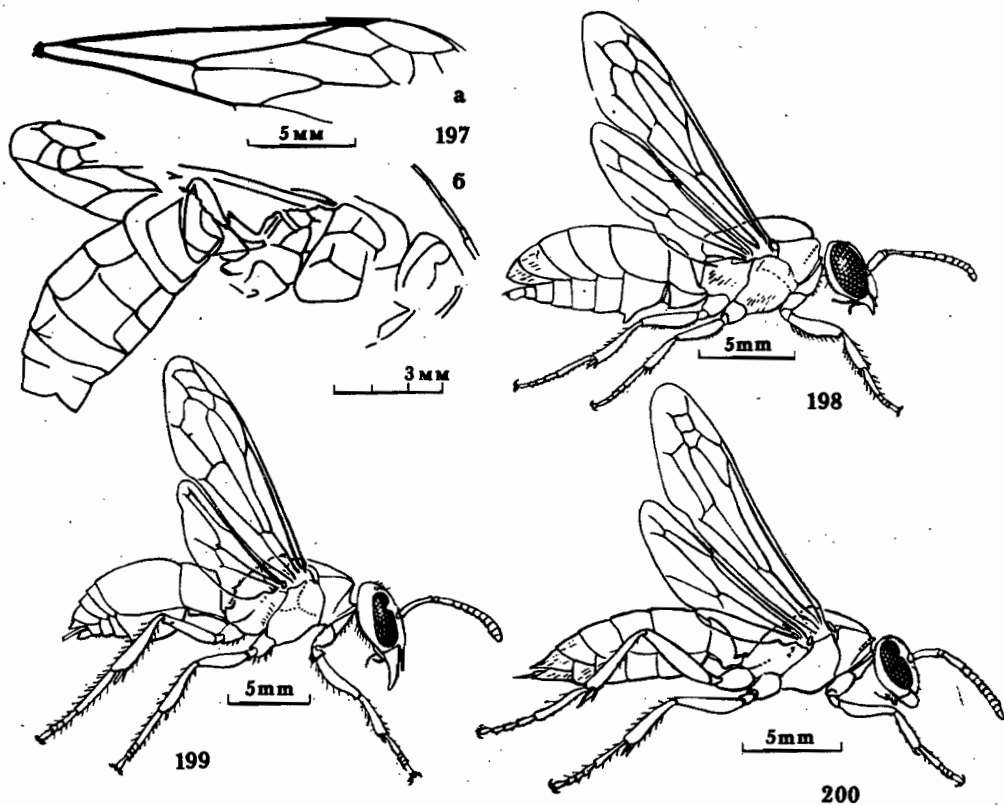
Поскольку у самцов муравьев узелок часто развит немного слабее, чем у самок, не только само присутствие узелка, но и половой диморфизм фальсиформицид по этому признаку можно отнести к числу сходств с *Formicoidea*. Конечно, далеко не очевидно, что форма узелка муравьев унаследована от фальсиформицид, но существование сходной тенденции бесспорно, и ее можно рассматривать как дополнительное свидетельство в пользу происхождения муравьев, а с ними и веспойдов, от той же эволюционной линии в пределах сколиоидов.

В заключение раздела, как обычно приведем основные сведения по геологическому и географическому распространению сколиоидов. *Vradynobaenidae* и *Sarygidae* в ископаемом состоянии неизвестны (для сапигид есть непроверенное указание на находку в эоценовом балтийском янтаре). В современной фауне первые ограничены Голарктикой и Неотропиком, вторые распространены всемирно. Распространение *Scoliidae* аналогично таковому сапигид, с тем отличием, что ненадежные указания на ископаемые находки относятся к олигоцену и миоцену, а более надежная — ко второй половине раннего мела (см. выше). *Tiphidae* и *Mutillidae* также ныне широко распространены, но для первых надежные палеонтологические свидетельства есть, начиная с олигоцена (Флориссан в США и Светловодная в Приморье), а менее надежные — с эоцена (балтийский яantarь).

Немки в балтийском янтаре присутствуют несомненно, и есть значительно более древняя, но и менее достоверная находка (турон Сибири, Большой Кас). *Sierolomorphidae* в ископаемом состоянии не обнаружены, в современной фауне известны только из Голарктики. *Falsiformicidae*, напротив, пока не найдены нигде, кроме верхнемеловых янтарей Таймыра.

НАДСЕМЕЙСТВА VESPOIDEA И FORMICOIDEA

Складчатокрылые осы (надсемейство *Vespoidea*; рис. 197–200) и муравьи (надсемейство *Formicoidea*; рис. 201–209) обладают рядом общих признаков и характерных тенденций. Помимо особенностей, свойственных всем членам веспойдной группы надсемейств, к таким признакам относятся коленчатые антенны. Они не развиты у некоторых из более продвинутых *Masaridae* и у многих самцов муравьев, включая и таких примитивных, как *Sphecomyrminae*; если у мазарид неколенчатые антенны почти наверное вторичны, то у муравьев половой диморфизм по этому признаку вполне может быть первичным. Сильно редуци-

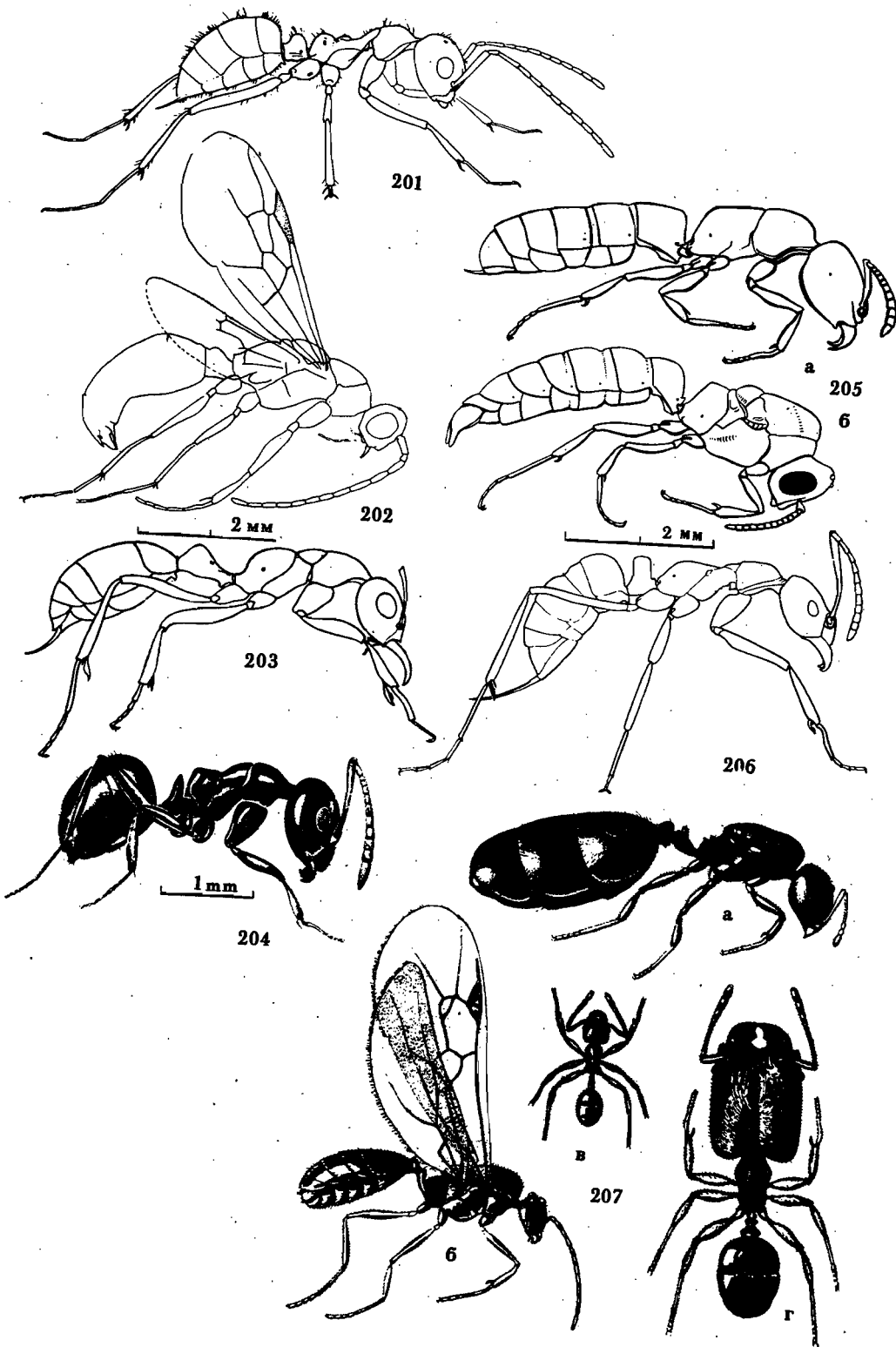


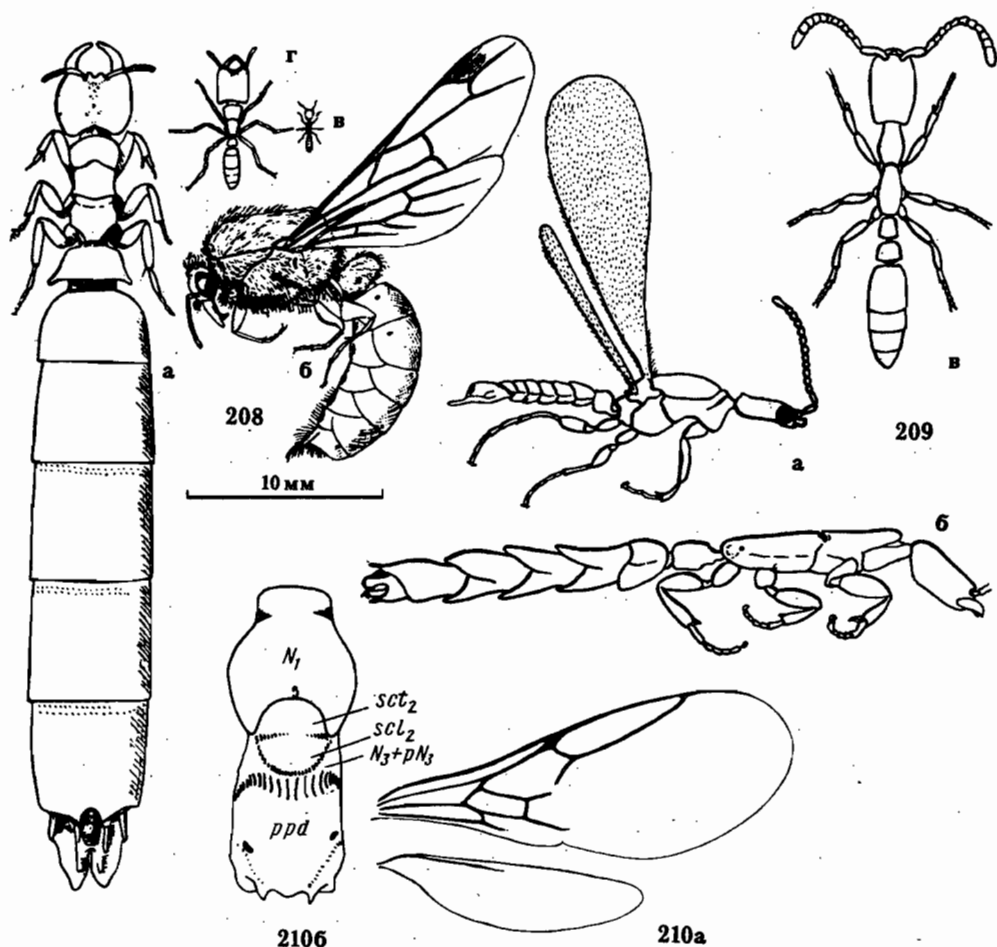
Р и с. 197–200. Представители надсемейства Vespoidea

197 — *Curiosivespa magna* A. Rasn., Masaridae Euparagiinae; в. мел. Ю. Казахстана: а — голотип, б — экз. № 2783/261, отнесенный к этому виду предположительно; 198 — *Paragia* sp., Masaridae Paragiinae; соврем.; 199 — *Abispa* sp., Eumenidae; соврем.; 200 — *Polistes* sp., Vespidae; соврем.; (197а — из Расницына, 1975а, 1975б — ориг., остальные из Riek, 1970b)

рованные и сросшиеся с мезоплеврами постспиракулярные склериты также характерны для обоих надсемейств, а кроме них для Falsiformicidae и некоторых других сколиоидов, например немок. Задние ноги первично с чистящим аппаратом, причем щетка занимает почти всю длину шпоры. Сочленение первых сегментов метасомы модифицировано в том же направлении, что у Falsiformicidae и Sierolomorphidae (см. рис. 178–180), но дополнительно осложнено сочленением первого стернита со вторым тергитом; у складчатокрылых ос при этом исчезла способность к вращательным движениям в сочленении. Профиль стернита очень часто выпуклый, и это вполне может оказаться синапоморфией двух надсемейств. Иногда возникает и настоящая скошенная площадка на вершине первого стернита (у *Polistes* Latr, *Dorylus* F., рис. 162м). Наблюдаются и иные формы этого стернита у некоторых Masaridae (*Masarina* Rich., *Celonites* Latr). Обеим группам свойственны острые нижние углы переднеспинки, нередко неподвижно соединенные с мезоплеврами, но этот признак встречается и у сколиоидов. Немало общего обнаруживает и биология двух надсемейств, в частности отказ от снабжения каждой личинки единственной жертвой и соответственно переход к регулярной транспортировке добычи в гнездо; откладка яиц в пустое гнездо. Все эти особенности совершенно не характерны для сколиоидов, по крайней мере тех, чья биология сколько-нибудь изучена, однако говорить об уникальности муравьев и складчатокрылых ос по этому признаку (в пределах вespoидной группы надсемейств), равно как и об унаследованном характере сходства, преждевременно, пока не изучена биология sierolomorphид.

К числу характерных для обсуждаемых надсемейств эволюционных тенденций можно отнести слияние первого тергита и стернита и развитие многозубчатых





Р и с. 201—209. Представители надсемейства Formicoidea

201 — *Sphecomyrma freyi* Wilson et Brown, Formicidae Sphecomyrminae; рабочий, в. мел Канады; 202 — *Palaeomyrmex zherichini* Dlussky, Formicidae Sphecomyrminae; самец, в. мел Таймыра; 203 — *Nothomyrmecia macrops* Clark, Formicidae Myrmeciinae; рабочий; соврем.; 204 — *Prolasius* sp., Formicidae Formicinae, соврем.; 205 — *Amblyopone pluto* Gotwald et Léviaux, Myrmicidae Ponerinae: а — рабочий, б — самец, (без крыльев); соврем.; 206 — *Leptogenys purpurea* Emery, Myrmicidae Ponerinae, рабочий, соврем.; 207 — *Pheidole kingi instabilis* Emery, Myrmicidae Myrmicinae: а — самка, б — самец, в — рабочий, г — солдат; соврем.; 208 — *Dorylus helvolus* L., Myrmicidae Dorylinae: а — самка, б — самец, в — рабочий, г — солдат; соврем.; 209 — *Leptanilla* spp., Myrmicidae Leptanillinae: а — *L. minuscula* Sant, самец; б — в — *L. ravelierii* Emery, самка и рабочий (201 — из Wilson, Carpenter, Brown, 1967; 202 — из Длусского, 1975; 203, 206—209 — из Wilson, 1971; 204 — из Brown, Taylor, 1970; 205 — из Gotwald, Léviaux, 1972)

Р и с. 210. Детали строения муравьев

а — крыло *Apomyrma stygia* Brown, Gotwald et Léviaux; Myrmicidae Ponerinae, б — грудь рабочего *Manica rubida* (Latr.), Myrmicidae Myrmicinae (а — из Brown, Gotwald, Léviaux, 1970, б — ориг.)

мандибул, часто значительно удлинённых, у продвинутых муравьев и ос; появление длинного и острого верхнебокового угла переднеспинки, налегающего на тегулу сверху у всех ос и Dorylinae из муравьев (последние сходны с вespoидами также по сильно сдвинутому проксимально развилку M + Cu переднего крыла); утрата югальной лопасти у большинства муравьев и многих ос (то же самое характерно для Siegiomorphae, но редко встречается в основной группе сколиоидов — только у продвинутых немок и у Eotillini из Bradynobaenidae); наконец, социальность и прямое кормление личинок (Vespidae и все муравьи).

Примитивные особенности *Vespoidea* и *Formicoidea* сближают их преимущественно с *Sierolomorphidae* и *Falsiformicidae* из числа сколиоидов. К таким признакам относятся очень слабое вооружение голеней, плоская заднегрудка (характерно также для *Sapygidae*), примитивное строение шестого стернита самки (подробнее описано выше), отсутствие случаев сильно удлиненного или резко изогнутого вниз жала и расчлененных вдоль гонокситов самца; невывернутые (первично) мандибулы с режущим краем, скорее перпендикулярным плоскости их движения, чем параллельным ей (в "главной" группе сколиоидов близкая картина наблюдается, по-видимому, только у *Methochinae* и некоторых *Brachycistidinae*, но по крайней мере у последних это почти наверно вторично), причем у *Polistinae* мандибулы на вершине несут слабо скошенный ряд из четырех зубцов, как у хризидоидов; если это состояние первично, то полистины примитивнее всех остальных собственно жалоносных по данному признаку, однако вторичность четырехзубчатости их мандибул не менее вероятна. Здесь, однако нужно напомнить и о другой примитивной относительно муравьев, сieroломорфид и фальсиформицид особенности складчатокрылых ос — о сохранении у них широкого основания средних тазиков, а также о том, что широкие, невывернутые и слабо изогнутые мандибулы среди собственно жалоносных встречаются (сохраняются?) только в двух обсуждаемых надсемействах.

Все сказанное выше вместе с фактом преобразования первого тергита метасомы у самок *Falsiformicidae* в структуру, вполне аналогичную узелку муравьев, позволяет считать *Vespoidea* и *Formicoidea* близкими друг другу и семействам "малой" ветви сколиоидов. Определить отношения между ними более четко (обособились ли муравьи и складчатокрылые осы от сколиоидов единым стволом или поодиночке) пока невозможно, так как наши знания о *Sierolomorphidae* и *Falsiformicidae* слишком ограничены, а общие специализации двух рассматриваемых надсемейств или легко возникают независимо (перечисленные в начале раздела морфологические признаки) или же недоступны для сравнения с соответствующими признаками сieroломорфид и фальсиформицид (особенности биологии). Естественным образом это препятствует и выявлению изменений, сопровождавших становление *Vespoidea* и *Formicoidea*. Для первых можно указать, пожалуй, только гипертрофию задних углов переднеспинки и срастание ее нижних углов со среднегрудью и редукцию тормозных пластинок жала. Часто упоминаемые как признаки вespoидов способность складывать вдоль передние крылья, оттянутое базально основание ячейки 1m-cu и почковидные глаза не характерны для многих примитивных *Masaridae*. Для муравьев наиболее характерны, помимо социальности и других биологических особенностей, не известных для *Sierolomorphidae* и *Falsiformicidae*, диморфизм самок (наличие бескрылой рабочей касты) и присутствие метаплевральных желез, несущих антисептическую функцию и, вероятно, также генетически связанных с социальностью (см. Wilson, 1971). Наличие узелка не столь диагностично для муравьев: он сравнительно слабо выражен у многих *Amblyopini*, причем это состояние скорее всего первично.

Вespoиды принимаются здесь вслед за Ричардсом (Richards, 1962) в составе трех семейств *Masaridae*, *Eumenidae* и *Vespidae*. Эти семейства гораздо лучше различаются по биологии, чем по морфологии, хотя и здесь не все различия абсолютны (данные из Wilson, 1971; Lin, Michener, 1972; Iwata, 1976). Для *Vespidae* характерна социальность (но *Stenogastrinae* часто субсоциальны, т.е. самка воспитывает свое потомство в одиночестве; в других случаях в одном гнезде работает несколько самок, причем, по крайней мере иногда, имеются рабочие особи). В качестве добычи наряду с личинками насекомых (преимущественно бабочек) используют имаго, причем различной таксономической принадлежности (наблюдается уже у *Stenogastrinae*, но, по-видимому, свойственно далеко не всем членам семейства). Кормление прямое, разжеванной добычей (изредка наблюдается и у *Eumenidae*), причем выкармливают одновременно несколько (более двух) личинок. Гнездо "бумажное" (из пережеванной древесины), лишь у части *Stenogastrinae* гнездо глиняное (в других семействах целиком "бумажные" гнезда встречаются в виде редчайшего исключения и, по-видимому, не служат постоянным

признаком даже для отдельных видов). Ячейки не сужены к вершине, отверстие часто (первично?) направлено вниз, реже в сторону, но не вверх.

Eumenidae и Masaridae одиночны или субсоциальны, охотятся обычно на личинок насекомых (преимущественно бабочек, реже жуков, иногда пилильщиков и т.д.), изредка на пауков. Большинство Masaridae (кроме Euraagiinae, охотящихся на личинок долгоносиков) собирают пыльцу и нектар. Случаи нападения на имаго насекомых неизвестны; случаи разжевывания добычи и прямого кормления известны для Eumenidae, но крайне редки; крайне редко наблюдается и одновременное выкармливание двух (но не более) личинок. Гнезда обычно земляные, глиняные, реже с применением смолы, разжеванных листьев и т.д., но крайне редко с применением разжеванной древесины; часто используют уже готовые помещения для гнезда. Ячейки, не суженные к выходу и обращенные вниз, по-видимому, неизвестны. Отличия большинства Masaridae от Eumenidae вполне четкие (снабжение гнезда пыльцой и нектаром), но Euraagiinae, охотящиеся на минирующих личинок долгоносиков, по этому признаку не отличаются от некоторых Eumenidae.

Что касается морфологических признаков, то по ним хорошо различаются подсемейства, но не семейства (Richards, 1962).

Все три семейства веслоидов широко распространены в современной фауне, причем Masaridae, связанные в основном с аридными районами, не характерны для тропиков. В ископаемом состоянии надсемейство известно со второй половины раннего мела (баррем—апт? Монголии, Бон-Цаган); здесь найдены отпечатки, по-видимому, разнообразных мазарид, близких к Euraagiinae, в том числе и очень сходных с *Curiosivespa A. Rasp.* из позднего мела (турона) Казахстана (Кзыл-Жар). Eumenidae и Vespidae известны только из кайнозоя, первые начиная с палеоцена (Зеркальная в Приморье), вторые — с эоцена (балтийский янтарь и ряд других местонахождений).

Муравьев (рис. 201—209) относят к единственному семейству Formicidae, но морфологические и биологические различия внутри этой группы слишком велики, чтобы семейство по своему объему было сравнимо с другими семействами перепончатокрылых. Современные представления о филогении муравьев позволяют наметить способ расчленения этой группы. Согласно Брауну (Brown, 1954; Wilson, Carpenter, Brown, 1967), выделяются два основных филогенетических ствола муравьев, названных им мирмеционным и понероидным комплексами. В основании первого стоят Sphecomyrminae, от которых произошли, с одной стороны, Myrmecinae, с другой — Aneuretinae, впоследствии переведенные в ранг трибы в составе Dolichoderinae; примитивные мирмециины типа *Nothomyrmecia Wheeler* дали, в свою очередь, начало подсемейству Pseudomyrmecinae. Положение Formicinae в этой группе, по Брауну, не вполне ясно, но Эйзнер (Eisner, 1957), основываясь на строении провентрикулуса, выводит их общим стволом с Dolichoderinae (включая Aneuretini); кроме того, он считает, что и псевдомирмецины произошли не непосредственно от мирмециин, а от основания ствола, давшего формицин и долиходерин.

В основании понероидного комплекса Браун ставит Ponerinae (предположительно трибу Amblyoponini, которых Эйзнер показывает как группу, хотя и примитивную, но резко обособленную из-за своеобразного строения провентрикулуса). Примитивные понерины дали начало как более продвинутому члену подсемейства, так и другим подсемействам — непосредственно (Cecropachyinae) или через продвинутые группы: Myrmecinae через трибу Ectatommini, Dorylinae¹ и Leptanillinae — от каких-то продвинутых понерин, возможно, двумя—четырьмя независимыми корнями. Эйзнер сближает дорилин непосредственно с мирмецинами из-за редукции провентрикулуса в обеих группах. Оценка положения дорилин (вместе с эцитонинами) и близких к ним лептаниллин в этих схемах вызы-

¹ Позже (Brown, 1973) триба Ecitonini была выделена из Dorylinae в особое подсемейство, но, судя по их положению в принятой там системе, родственное Dorylinae.

вает некоторые сомнения: сходство дорилин с мирмицинами по редукции провентрикулуса, которое легко может быть результатом параллельной эволюции, кажется менее существенным, чем признаки, объединяющие эту группу и лептаниллин с примитивными понеринами, в особенности с амблиопонинами. К таким признакам относятся: 1) строение груди самца с очень длинной среднеспинкой и с переднеспинкой, сильно суженной посредине и удлинненной по бокам, причем ее боковые углы вытянуты за плечевыми буграми и заострены; среди амблиопонин таким строением груди обладают, по-видимому, самцы *Aromyrgma Brown*, *Gotwald et Léviéux*; 2) жилкование крыльев с расширенной к основанию крыла ячейкой *Imcu*, основание которой расположено значительно проксимальнее поперечной *cu-a* (*Dorylinae*, рис. 208, *Ecitoninae*, *Aromyrgma*, рис. 210а, и в меньшей степени *Typhlomurgmex Mayr* из амблиопонин; у лептаниллин жилкование редуцировано); 3) метасома без перетяжки между вторым и третьим сегментами у самцов и самок, а у *Dorylus F.* и *Cheliomyrgmex Mayr* также и у рабочих; у примитивных понерин перетяжка тоже изредка отсутствует, причем у *Aromyrgma* намечается и половой диморфизм по этому признаку; 4) номадизм, характерный для перечисленных подсемейств, наблюдается и у некоторых понерин, причем особенно большое сходство обнаруживает именно представитель амблиопонин (*Opuchomyrgmex Emery; Taylor, 1972*). Все это делает более вероятным ранее обособление *Dorylinae*, *Leptanillinae* и *Ecitoninae* от *Ponerinae*, близких к *Amblyoponini*.

Сомнительно также выведение *Murgicinae* из продвинутых понерин трибы *Ectatommini*. Среднеспинка у рабочих многих мирмицин в гораздо большей степени сохраняет нормальный, свойственный крылатым кастам, облик с обособленным щитком, чем это наблюдается даже у рабочих *Sphesomyrgminae*, не говоря уже о понеринах, хотя бы и самых примитивных. Особенно четко такое строение среднеспинки наблюдается у примитивных мирмицин, в частности у *Manica rubida Latr.* (рис. 210б).

Наиболее простым и очевидным способом деления муравьев на семейства оказывается, таким образом, использование двух выделенных Брауном комплексов — мирмециодного (*Formicidae s. str.*) и понероидного (*Myrmicidae*). Учитывая морфологическую и в меньшей степени биологическую обособленность *Dorylinae + Ecitoninae + Leptanillinae* от остальных *Myrmicidae*, соблазнительно разделить муравьев не на два, а на три семейства, но для этого необходимо сначала доказать монофилетичность "*Dorylidae*". Пока она не доказана, разумнее ограничиться выделением *Myrmicidae* и *Formicidae*. В качестве их формального диагноза сейчас можно указать, видимо, только различие в строении провентрикулуса: у *Formicidae* он в основании резко сужен и отделен от средней кишки узким и сравнительно длинным трубчатым участком, у *Myrmicidae* провентрикулус сужается плавно, и узкий трубчатый (цилиндрический) участок перед средней кишкой почти не выражен; это справедливо и для случаев редукции провентрикулуса (*Eisner, 1957*).

Обособленность двух семейств подтверждается также разными путями формирования характерного для муравьев петиолюса — первого сегмента метасомы, резко отделенного перетяжкой от остальных. У мирмицид, судя по *Amblyopone* (рис. 205), тергит вначале оставался совершенно нормальным, а обособление шло за счет перетяжки основания второго сегмента, потом распространившейся и на вершину первого; довольно близкое строение сохраняется и у самцов *Leptanillinae* (рис. 209). У формицид перетяжки вначале (у *Sphesomyrgminae*, особенно у *Palaeomyrgmex Dlussky, 1952*) вообще не было, и выделение петиолюса было связано с появлением бугра на поверхности первого тергита, как у самки *Falsiformica* (рис. 180). Действительно, петиолюс многих мирмицид — *Dorylinae*, *Ecitoninae*, *Leptanillinae* и многих *Ponerinae* своей формой напоминает нормальный сегмент; у формицид этого, по-видимому, не бывает.

Древнейшие муравьи происходят из позднего мела (турона) Казахстана (Кзыл-Жар), где обнаружены представители обоих семейств, именно несколько родов понерин и род неясного положения, относящейся либо к *Sphesomyrgminae*, либо

к Dolichoderinae (Длусский, 1975). В более молодых раннемеловых смолах обнаружены только Sphesomyrmacinae (сантон США, Мэготи, Wilson, Carpenter, Brown, 1967; сантон Таймыра, Янтардах, Длусский, 1975; кампан Канады, Carpenter, личное сообщение). В палеоцене появляются первые несомненные Dolichoderinae (Зеркальная в Приморье), а в эоцене представлены уже все подсемейства, кроме Leptanillinae и Ecitoninae (единственное указание на находку Dorylinae в балтийском янтаре требует подтверждения), причем доминируют Formicinae и Dolichoderinae. Начиная с неогена, место последних занимают Myrmicinae; Браун (Brown, 1973) указывает, что это смена доминантов произошла после начала неогена, в течение миоцена, но он использует устаревшие сведения о миоценовом возрасте местонахождения Флориссант, в действительности олигоценового. В современной фауне оба семейства распространены всесветно. Среди подсемейств всесветным распространением обладают Formicinae, Myrmicinae, Ponerinae и Pseudomyrmacinae (последние два редки в умеренной зоне Голарктики), мирмецины ограничены Австралией, хотя в прошлом они были в Южной Америке (верхний олигоцен или нижний миоцен Аргентины, Пилканиеу) и в Европе (эоцен, балтийский янтарь), эцитонины — Новым Светом, дорилины и лептаниллины — Старым, но и здесь они почти не заходят в районы с умеренным климатом, а лептаниллины, кроме того, не известны из Эфиопской области.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОЦИАЛЬНОСТИ МУРАВЬЕВ

Муравьи — далеко не единственная группа социальных жалоносных. Уникальность данного случая, заставляющая обратить на него особое внимание, состоит прежде всего в том, что только у них социальность характеризует целое надсемейство и, следовательно, выходит на принятый здесь уровень филогенетического анализа. Кроме того, пути и условия формирования социальности муравьев далеко не столь ясны, как у других насекомых.

Прежде всего необходимо привести определение социальности. Вопрос этот весьма сложен, если его рассматривать в общебиологическом масштабе, но в энтомологии дело обстоит сравнительно просто: общественными здесь обычно называют таких насекомых, у которых некоторые особи регулярно занимаются воспитанием потомства, вышедшего из яиц, отложенных другими особями. Существует и более точная и дробная классификация насекомых по степени их социальности. (Wilson, 1971; Lin, Michener, 1972), но обращаться к ней пока нет необходимости.

Наиболее понятна причина возникновения общественного образа жизни у термитов — необходимость постоянного контакта для обмена кишечными симбионтами, а также защита от врагов (Wilson, 1971; Lin, Michener, 1972). Реализации социальности здесь способствовало прежде всего неполное превращение термитов, вернее, причинно связанные с ним особенности, благоприятные для социальности. К ним относятся: 1. Сходный образ жизни нимф и имаго, позволяющий использовать нимф в качестве рабочих особей. Преимущество нимф в этом плане состоит прежде всего в их естественной неспособности к размножению, а также в том, что их использование снимает трудности, связанные с необходимостью сокращения численности самцов. Если, как у перепончатокрылых, использование преимагинальных стадий невозможно, то рабочими могут стать только самки, так как именно им свойственна гнездовая деятельность (строительство гнезда и уход за потомством). Произвольное (по выбору самки) определение пола у термитов, как и у большинства насекомых, невозможно, поэтому увеличение численности самок у них автоматически будет сопровождаться производством избыточного числа самцов, бесполезных в гнезде. Использование нимф в качестве рабочих позволяет избежать этой трудности. Конечно, такое решение имеет и свои неблагоприятные последствия: ограниченный срок нимфальной стадии и последующее превращение ее в имаго должны приводить к постоянному появлению "лишних" имаго. Но эти последствия легко блокируются задержкой метаморфоза, например путем сохранения высокой продукции ювенильного гормона. 2. Неполное превращение исключает период ку-

колочного покоя, который у перепончатокрылых, например, обычно прерывает контакт между самкой и ее потомством — кроме тех случаев, когда куколки не изолированы ни коконом, ни индивидуальной ячейкой, но этого практически не бывает у одиночных и примитивно социальных *Aculeata s. str.*, той группы перепончатокрылых, где только и развивается социальность. Конечно, вынужденный перерыв во взаимодействии матери с ее детьми не представляет непреодолимого препятствия и не исключает восстановления его по достижению потомством имагинальной стадии, но при одиночном образе жизни это происходит, по-видимому, очень редко, например, у *Cergis rubida* Jur. (Grandi, 1961; цит. по: Wilson, 1971).

Парадоксальный случай "социальных тлей" еще ожидает своего детального исследования. Согласно Аоки (Aoki, 1977a, б) у некоторых тлей личинки первого возраста диморфны, и одна форма выполняет функцию касты солдат.

Переходя к жалоносным, необходимо прежде всего разделить причины и условия формирования общественного поведения. К причинам относятся факторы, вызывающие (стимулирующие) переход к социальности, т.е. те, которые повышают адаптивность кооперации особей и разделения труда в воспитании потомства. Под условиями понимаются факторы, облегчающие или по крайней мере не препятствующие такому переходу.

Наиболее очевидная на первый взгляд причина социальности — общая закономерность повышения производительности в результате разделения труда. Однако это не объясняет первого этапа эволюции — перехода к совместному гнездованию, когда разделение труда еще не имеет места. Здесь нужно искать другие объяснения. Их приводят, в частности, Уилсон (Wilson, 1971), Лин и Миченер (Lin, Michener, 1972). Согласно этим авторам, большое значение имеет, во-первых, охрана гнезда от паразитов и комменсалов, наиболее важная для тех жалоносных, гнезда которых расположены скоплениями и имеют хорошо заметные входные отверстия; во-вторых, ускорение процесса постройки и снабжения гнезда, что позволяет сократить продолжительность генерации и увеличить число поколений в единицу времени. Это естественно, дает наибольший эффект при длительном сезоне размножения и заставляет связывать происхождение общественных жалоносных с теплым климатом¹.

Большое значение упомянутые авторы придают и так называемому "эффекту Гамильтона", т.е. побочному результату гапло-диплоидного определения пола, из-за которого сестры оказываются генетически более сходны друг с другом, чем каждая из них со своими дочерьми. Точнее, в простейшем случае у сестер общими оказываются в среднем три четверти генов, а у матери с дочерьми только половина (если генотип самки по данному локусу — *ab*, самца — *s*, то половина дочерей будет иметь генотип *bs*, половина — *as*, мать с любой своей дочерью имеет только один идентичный аллель из двух, а из ее дочерей половина будет идентична также по одному аллелю, половина же — по обоим). Представим себе, что самка присоединяется к своей матери и, помогая ей в гнездовании, увеличивает ее потомство (т.е. количество своих сестер) на то же число, какое она могла бы воспитать самостоятельно. Тем самым она обеспечивает репродукцию своих генов (точнее генов, идентичных собственным) и соответственно свой вклад в генофонд следующего поколения в полтора раза эффективнее, чем при воспитании своих детей. Естественно, что в таких условиях отбор будет направлен против самостоятельного гнездования молодых самок, способствуя их кооперации с матерью.

В ослабленном виде действие эффекта Гамильтона распространяется и на случай присоединения самки не к матери, а к сестре, способствуя тем самым увеличению числа своих племянниц (и племянников). При диплоидности обоих полов генетичес-

¹ Для муравьев это требование заведомо справедливо: они возникли в меловое время, не раньше неокома и не позднее середины мелового периода (альб-сеноман), когда на всей территории Евразии не было районов со значительными колебаниями среднемесячных температур. Синицын (1966) выделяет здесь всего два термических типа климата: тропический и бореальный, с интервалами среднемесячных температур соответственно +28+25° и +18+15°. Говорить об ограниченном сезоне размножения здесь не приходится.

кое сходство с племянницами равно одной четверти, здесь же трем восьмым, т.е. опять-таки в полтора раза больше. Правда, сходство со своими дочерьми еще больше (половина генов общие), поэтому в данном случае эффект Гамильтона превращается из причины развития социальности в одно из благоприятных условий (по сравнению с насекомыми, лишенными гапло-диплоидного определения пола; ср. также Wilson 1971, с. 333).

Итак, к числу вероятных причин становления социальности у жалоносных можно отнести возможность охраны гнезда, ускорение строительства и снабжения и эффект Гамильтона.

Условием для реализации эффекта первого фактора является опасность заражения гнезда паразитами, проникающими через открытое входное отверстие (или возможность отказаться от закрывания гнезда, несмотря на присутствие паразитов), благодаря тому, что объединение самок в одном гнезде обеспечивает более эффективную охрану последнего. Это предполагает, во-первых, длительное снабжение гнезда (массовое снабжение ячеек, а при однократном — многоячеечковое гнездо), во-вторых, гнездо с открытым, легко доступным входом, особенно в случае гнездовых скоплений, наиболее привлекающих паразитов.

Развитие социальности под действием отбора на ускорение строительства и снабжения гнезда, казалось бы, требует только длительного гнездового периода и не фиксированного числа генераций. Однако сверх того он, как и любой другой, предполагает существование функций, доступных для их разделения между объединяющимися самками — помимо откладки яйца хотя бы транспорт добычи в гнездо. Одного строительства гнезда недостаточно, так как если добыча не доставляется в гнездо многократно, нет необходимости и в постоянной строительной активности.

Наконец, для реализации эффекта Гамильтона необходимо, во-первых, многократное снабжение гнезда (массовое снабжение или, при однократном, развитие многих личинок в одном гнезде), иначе трудно представить себе, какую помощь молодые самки могут оказывать матери в воспитании своих сестер; во-вторых, образование "материнской семьи", т.е. объединение молодых самок со своей матерью. До этого он не действует, и этапы, предшествующие возникновению материнской семьи, должны быть пройдены под действием иных факторов.

Предпосылками развития материнской семьи общественных насекомых обычно считают два явления: прогрессивное снабжение гнезд одиночными осами и пчелами и семейный паразитизм. Прогрессивное снабжение, при котором мать регулярно проверяет положение дел в ячейке и снабжает личинку пищей по мере необходимости, действительно обеспечивает длительный контакт самки со своим потомством, оставляя ей возможность выкармливать одновременно несколько личинок. Однако в действительности роль прогрессивного снабжения сильно преувеличена. Такое снабжение широко распространено у Sphecidae, но при всем поведенческом, морфологическом и таксономическом богатстве этой группы нам известен только один пример социальности (*Microstigmus comes* Krombein; Matthews, 1968). Несмотря на наличие в этом же роде видов с прогрессивным снабжением, *M. comes* практикует массовое снабжение (Richards, 1972), так же как и те роющие осы, которые обнаруживают признаки менее развитой социальности (объединение нескольких самок в одном гнезде, часто с определенным разделением труда, но с воспитанием каждой из них своих собственных детей; подробнее см. Bohart, Menke, 1976, и цитированную там литературу, а также Miller, Kurczewski, 1973; Peters, 1973). Массовое снабжение характерно, по-видимому, также для большинства пчел, обнаруживающих черты развивающейся социальности, и иногда сохраняется даже у высоко социальных форм, например, у *Meliponini* (Michener 1974; Wilson, 1971). По-видимому, только у пчел трибы *Ceratinini* и у складчатокрылых ос становление социальности происходило на фоне прогрессивного снабжения.

Из сказанного следует, что прогрессивное снабжение нужно исключить из числа важных условий становления социальности. Прогрессивное снабжение обычно рассматривается как предпосылка для развития социальности по типу материнской семьи (объединение дочерей с матерью), но распространить сделанный выше вывод на само это направление развития социальности, может быть, преждевременно, учи-

тывая случай с *Cerceris rubida* (см. выше). Тем не менее бесспорных примеров развития социальности через материнскую семью мы знаем очень мало (согласно Lin, Michener, 1972, существует только один такой случай — "allopodine bees" из *Ceratinini*, но согласно Wilson, 1971, и этот пример не бесспорен). Уилсон (Wilson, 1971) в противоположность Лину и Миченеру (Lin, Michener, 1972) считает что и *Vespidae* прошли стадию материнской семьи, а Эванс и Вест Эберхард (Evans, West Eberhard, 1970) вообще не склонны отводить сестринской семье сколько-нибудь важной роли в эволюции социальности. Однако широкое распространение случаев основания гнезда несколькими самками одной генерации, преимущественно сестрами (см. цит. работы), не позволяет согласиться с этими взглядами. Становление социальности через сестринскую семью (или, менее категорично, — через объединение самок одной генерации) представляется лучше документированной, чем в случае материнской семьи (Zucchi, Sakagami, de Camargo, 1969; Zucchi, Jamane, Sakagami, 1976; последняя работа особенно интересна тем, что демонстрирует возможность объединения самок одной генерации даже в случае прогрессивного снабжения гнезда). Тем не менее наиболее справедливо, по-видимому, общее заключение Уилсона, что социальность возникала обоими способами и что границу между ними далеко не всегда удается провести. Но так или иначе, материнский путь распространен во всяком случае не более широко, чем сестринский. Это очень странно, поскольку эффект Гамильтона должен способствовать развитию именно материнской семьи. Можно было бы предположить, что дело здесь в том, что при материнской семье социальная организация возникает только во втором поколении, а при сестринской — в первом (Lin, Michener, 1972), но этому противоречит строго материнский (часто, вероятно, вторичный) способ основания колонии многими высокосоциальными перепончатокрылыми (особенно в умеренной зоне). По-видимому, потери в адаптивности, связанные с поддержкой в реализации социальности в случае материнской семьи, не слишком велики. Может быть, дело здесь именно в наличии кукольного периода, прерывающего контакт поколений и затрудняющего становление материнской семьи, но данных для оценки роли этого фактора пока еще слишком мало.

К семейному паразитизму, как к предшественнику социальности особое внимание привлек Малышев (1966 и указанные там более ранние его работы) своей гипотезой происхождения муравьев. Предположение Малышева о таксономической принадлежности предков муравьев (бетилиды рода *Scleroderma* Latr.), конечно, неприемлемо (муравьи вообще не имеют отношения к хризидоидам, тем более к таким специализированным их представителям, как упомянутый род). Однако даже если отвлечься от этого, семейный паразитизм, предполагающий развитие нескольких поколений паразита на одной жертве, едва ли может развиваться в общественный образ жизни, несмотря на очевидный контакт поколений (вплоть до спаривания матери с сыновьями) и определенное разделение функций. Дело в том, что разделение функций здесь идет по тому же принципу, что, например, у тлей (вполне развитые самки-расселительницы и недоразвитые самки, обеспечивающие максимально быстрое размножение на обильном источнике пищи), и совершенно непохоже на то, что характерно для общественных насекомых. Это естественно, потому что функции, которые, делят особи в последнем случае, у семейных паразитов после основания семьи или отсутствуют (охота, транспорт добычи, строительная деятельность) или едва развиты и, во всяком случае, не отличаются трудоемкостью. Бесплодные рабочие особи при семейном паразитизме бесполезны, и отбор не будет способствовать их появлению.

Теперь можно сформулировать основные факторы, послужившие причинами и условиями становления социальности сфекоидов и вespoидов. Причинами были эффективность (адаптивная ценность) кооперации самок в защите гнезда (уменьшение смертности потомства), в охотничьей и строительной деятельности (уменьшение длительности генерации), а в случае материнской семьи также полный эффект Гамильтона (адаптивное преимущество увеличения численности сестер по сравнению с дочерьми). Условиями перехода к социальности служили: 1) наличие функций, доступных разделению таким образом, чтобы собственно репродуктивная функция у части особей была подавлена (постоянная строительная и охотничья дея-

тельность, т.е. многократное массовое либо прогрессивное снабжение, а часто также сложное гнездо, всегда содержащее несколько особей расплода); 2) произвольное определение пола; 3) при большом удельном весе первой причины социальности (защита гнезда) — колониальность гнездования, 4) в случае сестринской семьи — ослабленный эффект Гамильтона (сравнительно небольшой отрицательный адаптивный эффект увеличения численности племянниц по сравнению с дочерьми).

Важным фактором является также различие самок по эффективности выполнения ими гнездовых функций; в зависимости от масштаба различий они могут служить благоприятным условием и даже причиной кооперации и разделения функций. Такие различия вполне реальны (Lin, Michener, 1972, для жалоносных, Dowell, 1976, для паразитических перепончатокрылых).

Подробный анализ конкретных путей эволюции социальности под действием этих факторов (в том числе и в различных аспектах, здесь совершенно не затронутых) можно найти в других работах (прежде всего, Michener, 1974; Evans, West Eberhard, 1970; Wilson, 1971; Lin, Michener, 1972; а также цитированная там литература).

Сказанное касается преимущественно ос и пчел, с муравьями дело обстоит гораздо сложнее. У них не сохранились ни одиночные стадии, ни промежуточные между ними и настоящей социальностью. Биология современных муравьев не позволяет установить исходную пищевую специализацию. Многие из примитивных муравьев трибы *Amblyoropini* специализированы на многоножках — геофиломорфах, но их добыча слишком необычна для жалоносных, чтобы принять ее в качестве исходного типа жертвы без дополнительной аргументации; другие муравьи либо полифаги либо обладают пищевой специализацией явно вторичного характера. Исходный способ снабжения — однократный, массовый или прогрессивный — тоже неясен. Такие особенности муравьев, как отсутствие индивидуальных ячеек (расплод всегда помещается в общих камерах) и "нянчанье" расплода (облизывание, перемещение в гнезде и т.д.) не имеют ясных аналогов у других собственно жалоносных, и понять пути их возникновения нелегко. Однако самое главное состоит в том, что далеко не очевидно, соблюдались ли у предков муравьев многие из причин и условий становления социальности. Поэтому попытки реконструировать эволюцию социальности в этой группе дают, как будет видно из дальнейшего, не слишком определенные результаты.

Чтобы яснее представить себе гиатус между образом жизни одиночных ос и муравьев, сформулируем прежде всего самые важные для обсуждаемой проблемы особенности биологии муравьев, наиболее примитивных в этом отношении, а именно мирмециин и амблиопонин (по данным Haskins, Haskins, 1951; 1955; Haskins, Whelden, 1954; Brown, 1960; Brown, Gothwald, Levieux, 1970; Wilson, 1971; Gothwald, Levieux, 1972). В обеих группах самка, оплодотворенная после выхода из родительского гнезда, обосновывается в ячейке в почве (чаще под камнями, стволами деревьев и т.д.) или в гнилой древесине. Самка мирмециин сама изготовляет ячейку, но у амблиопонин даже зрелые колонии иногда помещаются, видимо, в естественных полостях (иногда — в одной полости, отходящие от которой туннели могут быть просто каналами от отмерших корней); это кажется более примитивным состоянием. У мирмециин гнезда закладываются одиночными молодыми самками, у амблиопонин иногда несколькими, что может указывать на то, что муравьиная семья возникла как сестринская. Кроме того, молодые самки могут здесь присоединяться к уже развитым колониям, причем у *A. (Stigmatomma) pallipes* Hald. иначе, видимо, и не бывает, а новые колонии возникают в результате деления. Самки *Amblyorope* могут начинать гнездование (включая охоту, откладку яиц и уход за личинками) без оплодотворения. Гнездо закладывается по так называемому частично замкнутому типу — самка выходит за пищей из гнезда (у *Mutgesia* регулярно за нектаром, а за насекомыми — только при наличии личинок, но не яиц или коконов; у *Amblyorope*, облигатных или почти облигатных зоофагов — менее часто, но независимо от присутствия расплода или стадии его развития). При этом фуражировочная активность самки продолжается и после выхода рабочих, у амблиопонин — в течение весьма долгого времени, у мирмециин недолго.

Поведение амблиопонин, по-видимому, более примитивно, исключая утрату углеводного питания, однако чрезвычайно высокая (ежедневная!) потребность мирмеций в нектаре также вряд ли первична. Яйца у мирмеций откладываются поодиночке, у амблиопонин — пакетами, как у большинства муравьев (вторичное состояние). Мирмеции охотятся на поверхности, обычно полифаги, амблиопонины исключительно или почти исключительно подземные охотники, полифаги или чаще олигофаги (на многоножках-геофиломорфах; проблема первичности подземной или наземной фуражировки обсуждается ниже). Амблиопонины часто не только не расчленяют добычу, но и не убивают ее, а парализуют и не кормят личинок индивидуально, а лишь подтаскивают добычу ближе к личинкам. Последние сами добываются до добычи, обычно используют отверстия в ее покровах, сделанные питавшимися ранее рабочими, но могут прогрызать их и сами — поведение гораздо более примитивное, чем у мирмеций, расчленяющих добычу и кормящих личинок индивидуально. У амблиопонин, кроме того, широко распространена транспортировка личинок к крупной добыче, что Малышев (1966) считает указанием на генетическую связь с семейным паразитизмом. Уилсон (1971), однако, считает, что такое поведение не могло быть исходным по крайней мере для мирмециоидного ствола муравьев (т.е. для *Formicidae s. str.*), поэтому допускает возможность дифилетического возникновения социальности муравьев. Сказанное выше об отношении семейного паразитизма к социальности позволяет считать последнее предположение излишним, а транспортировку личинок к добыче рассматривать как боковой, вероятно, тупиковый путь эволюции поведения муравьев. Далее, в обеих группах рабочие охотятся и транспортируют добычу обычно поодиночке. Обмен отрыжкой между взрослыми особями и между ними и личинками у мирмеций развит значительно сильнее, чем у амблиопонин, где последний вариант вообще не обнаружен. С другой стороны, мирмеции более примитивны в том отношении, что самки не съедают часть яиц и личинок даже при крайнем недостатке пищи, а у амблиопонин эта характерная для муравьев особенность уже развита. У мирмеций, по крайней мере некоторых, развита другая характерная для муравьев черта — превращение крыловых мышц оплодотворенных самок в жировое тело (пищевой резерв); амблиопонины в этом отношении не изучены. Имаго у амблиопонин выходят из кокона самостоятельно в отличие от мирмеций и других муравьев, у которых выход невозможен без помощи взрослых особей.

Таким образом, у примитивных муравьев сохраняются многие из особенностей, характерных для одиночных ос и, в частности, сколиоидов: смешанное имагинальное питание (нектаром и животной пищей; у сколиоидов последнее тоже широко распространено, но наиболее развито, по-видимому, у тиннин; Clausen, 1962), одиночная подземная охота и парализация добычи (в том числе и самкой после появления рабочих), несовершенная строительная деятельность (гнездо с единственной и весьма примитивно устроенной камерой), высокая степень самостоятельности личинок и выводящихся имаго (отсутствие индивидуального кормления, самостоятельный выход из кокона).

Среди признаков, отличающих муравьев от предполагаемых предков, то или иное отношение к происхождению социальности имеют, по-видимому, следующие.

1. Совместное обитание в гнезде и выполнение функций, связанных с размножением, несколькими взрослыми особями, дифференцированными как морфологически (первично крылатые, но легко сбрасывающие крылья самки с нормально расчлененной грудью, и бескрылые, с редуцированным расчленением груди, рабочие — генетически тоже самки), так и функционально (самки первично обладают теми же функциями, что и рабочие, но функция яйцекладки у них более или менее гипертрофирована, а у рабочих подавлена; последние, кроме того, в норме остаются неоплодотворенными).
2. Постоянное (кроме времени фуражировки) пребывание взрослых особей в гнезде.
2. Транспортировка добычи в заранее приготовленную ячейку (включая и добычу, предназначенную для питания имаго).
4. Откладка яиц в пустую ячейку.
5. Развитие расплода в одной ячейке.
6. Отсутствие индивидуального комплекта корма у каждой личинки.
7. Изменение пищевой специализации; характер этого изменения остается неясным, несомненно пока лишь

сам факт изменения диеты личинок, так как муравьи, специализированные, подобно сколиоидам, на скрытоживущих личинках жуков, неизвестны. 8. Постоянный уход за расплодом (поддержание чистоты в камере, облизывание и перетаскивание расплода). 9. Последующие поколения рабочих присоединяются к материнскому гнезду и приступают к гнездовой деятельности без спаривания, что иногда наблюдается и у нормальных самок. 10. По-видимому, хотя бы слабо выраженный трофалаксис между взрослыми особями (наличие его у всех примитивных муравьев не доказано). 11. Появление метаплевральных желез, секрет которых обеспечивает антисептическую среду в гнезде.

Кроме того, возможно, что у всех, даже наиболее примитивных муравьев в отличие от сколиоидов крыловые мышцы самок после оплодотворения превращаются в жировое тело, служащее пищевым ресурсом. Правда, в отсутствие кормления расплода отрыжкой и при регулярной охотничьей деятельности самки особой нужды в этом, видимо, нет, и дальнейшие исследования вполне могут показать, что, например, амблиопоны к этому не способны.

Перечисленные признаки позволяют восстановить некоторые обстоятельства становления социальности у муравьев. Прежде всего, бескрылость рабочих свидетельствует о том, что морфологическая дифференциация первичных колоний протекала в условиях подземной охоты. В противном случае в отсутствие индивидуальных ячеек и индивидуального запаса корма, по-видимому, в наибольшей степени способствующих консерватизму в выборе жертв, наземная транспортировка добычи почти неизбежно превратилась бы в воздушную: переход этот требует лишь уменьшения веса добычи до уровня, несколько меньшего собственного веса осы (что легко осуществимо при многократном снабжении гнезда), и дает очень большие преимущества в скорости доставки добычи и в размере охотничьего участка. Не случайно у ос, не практикующих подземную транспортировку, редукция крыльев наблюдается крайне редко (Малышев, 1966). Отсюда следует, в частности, что подземная транспортировка амблиопонин скорее всего первична. Довольно глубокая специализация амблиопонин к почвенному образу жизни (сильно редуцированные глаза, короткие ноги) едва ли может свидетельствовать против первичности для муравьев подземной транспортировки добычи. Специализация амблиопонин обусловлена не только этим фактором, но и полным отказом от нектарофагии, что, судя по мирмециям, вряд ли имело место у первичных муравьев. А регулярные выходы на поверхность в поисках источников углеводного питания представляются вполне достаточными для того, чтобы предотвратить подобную специализацию.

Несовершенная строительная деятельность амблиопонин, их охота на относительно очень крупную добычу, а также отсутствие у муравьев всяких следов индивидуальных ячеек и индивидуального запаса корма для личинок свидетельствует о том, что в своей эволюции муравьи скорее всего миновали этап массового снабжения и в отличие от других жалоносных перешли от однократного снабжения непосредственно к прогрессивному.

Поскольку при однократном снабжении подземная транспортировка тяжелой добычи на далекое расстояние невозможна, первые этапы развития социальности у предков муравьев должны были происходить в условиях высокой плотности самих этих насекомых и их добычи. Скорее всего это были локальные скопления добычи, временные, но существовавшие достаточно долго для развития нескольких последовательных генераций ос. В таких условиях легко могла создаваться высокая плотность ос, часто генетически очень сходных из-за происхождения данного скопления от единичных основателей с последующим инбридингом (а перепончатокрылые, как уже упоминалось, из-за особенностей своей генетики иммунны к инбридингу). В таких условиях при развитой, хотя бы и в небольшой мере, транспортировке добычи, гнезда могут оказываться в непосредственном соседстве, а при несовершенной строительной деятельности предков муравьев — и не полностью изолированными. Если же самки охотно использовали для гнездования естественные полости субстрата, в одной камере особенно часто оказывалось несколько самок с добычей. Учитывая вероятный уровень генетического сходства самок (предпосылка

для реализации ослабленного эффекта Гамильтона при образовании сестринской семьи), разновозрастность самок и их разнокачественность в отношении гнездовой деятельности (примеры такой разнокачественности у ос и пчел приведены Michener, 1974; Lin, Michener, 1972), можно предположить, что отбор будет способствовать совместному гнездованию и координации деятельности самок. Эта координация может вести, с одной стороны, к замене жесткой связи "одна жертва — одно яйцо" доставкой добычи по мере необходимости (переход к прогрессивному не индивидуализированному снабжению), с другой — к становлению социальности через сестринскую семью.

Если же мы предположим, что в последовательных циклах размножения самка транспортирует свою добычу в одно и то же место (что кажется наиболее вероятным при использовании естественных полостей субстрата, особенно расположенных в непосредственной близости от скопления жертв), то условия и здесь окажутся благоприятными как для перехода к прогрессивному снабжению, так и для возникновения в следующем поколении сестринской семьи (из-за характерной для многих жалоносных склонности возвращаться в родительское гнездо). А если предположить, что циклы гнездования были длительными, растянутыми, то молодые самки смогут, выходясь, встречать в гнезде мать и личинок — сестер и братьев, требующих корма и ухода. Предполагая далее наличие у предков муравьев свойственной некоторым амблиопонидам способности начинать гнездовую деятельность без оплодотворения и дополнительного питания углеводами, легко увидеть возможность дальнейшей эволюции социальности под действием эффекта Гамильтона в его полной форме (через материнскую семью).

Действительно, в таких условиях молодые самки должны сразу же приступать к уходу за имеющимся расплодом, к охотничьей деятельности и т.д., но откладка яиц у них будет в той или иной мере подавлена, во-первых, их девственностью, во-вторых, конкуренцией старой и уже давно размножающейся самки — их матери. В результате молодые самки становятся рабочими, сначала, вероятно, временными и впоследствии переходящими к самостоятельному гнездованию (как описано у складчатокрылых ос рода *Belonogaster* Sauss.; Wilson, 1971), а затем и постоянными. Те же самые процессы возникновения рабочих могут иметь место и при возникновении сообществ по методу сестринской семьи. Независимо от способа развития, результат будет в главном одинаковый — возникновение настоящей социальности, а с нею и возникновение муравьев. Такие изменения, как появление морфологических различий между самками и рабочими, трофаллаксиса и т.д., кажется более логичным отнести не к процессу возникновения муравьев, а к их дальнейшей эволюции, что уже выходит за рамки настоящей работы.

Завершая анализ филогенеза перепончатокрылых, сошлемся еще раз на схему филогенетических отношений надсемейств и семейств отряда (см. рис. 38). В отношении низших перепончатокрылых эта схема близка к представлениям Росса (Ross, 1937) и особенно Бенсона (Benson, 1938, 1951, 1952, 1958), исключая, конечно, положение *Orussoidea*, а также вывод об анцестральной природе *Xyelidae* относительно всех других перепончатокрылых. Принципиальный характер носят отличия предлагаемой схемы от представлений Кенигсмана (Königsmann, 1977). Взгляды автора на филогению высших перепончатокрылых значительно отличаются от традиционных представлений (Evans, West Eberhard, 1970, fig. 14), а по отношению к жалоносным автор занимает позицию, промежуточную между традиционной (Evans, West Eberhard, 1970) и радикальной (Brothers, 1975).

Часть IV

СМЕНИ ФАУН ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

Глава I

ТРИАСОВЫЕ И ЮРСКИЕ ФАУНЫ

ТРИАС

Палеонтологическая история перепончатокрылых¹ начинается со второй половины триасового периода, когда на территории современной Средней Азии (местонахождение Джайлоучо, средний или верхний триас) существовала своеобразная древнейшая фауна этих насекомых. Здесь найдены разнообразные представители *Xyelidae Argchxyelinae* (24 вида, 11 родов) — подсемейства, близкого к предкам всех остальных перепончатокрылых, и один остаток другого более продвинутого подсемейства *Madygellinae*. Следует оговориться, что приведенная здесь оценка таксономического разнообразия ксиелид в материалах из Джайлоучо может далеко не соответствовать истинному: из-за сильных искажений отпечатков, вызванных деформацией вмещающей породы, система архексиелин в. высокой степени условна (подробнее см. Расницын, 1969, с. 9—11).

Помимо среднеазиатских находок, триасовые перепончатокрылые обнаружены только в Австралии, где в местонахождении близкого возраста (поздний триас в штате Квинсленд) найден остаток *Argchxyela crosbyi Riek*, очень близкой к нашим *Argchxyelinae*. Этот факт представляет дополнительное свидетельство в пользу единства энтомофаун Евразии и Гондваны во второй половине триаса, отмечаемого также для прямокрылообразных (Шаров, 1968), жуков (Пономаренко, 1969), ручейников (Сукачева, 1973); нужно только иметь в виду, что для мадыгенской свиты, из отложений которой происходят насекомые Джайлоучо, до последнего времени обычно указывался раннетриасовый возраст (подробнее о возрасте этой свиты см. Добрускина, 1970, 1974; Пономаренко, Расницын, 1974).

Как и следовало ожидать, доля древнейших перепончатокрылых в энтомофауне была очень невелика. В Джайлоучо их остатки составляют около 0,4% общего числа остатков насекомых (табл. 4); эта цифра сугубо ориентировочная и едва ли допускает прямое сравнение с аналогичными данными по другим местонахождениям. Дело в том, что в Джайлоучо комплекс остатков многих прослоев обнаруживает явные следы переноса и сортировки течением, а эти факторы сильно искажают первоначальный состав тафоценоза, непропорционально увеличивая число прочных, устойчивых к повреждениям остатков (надкрылья жуков, цикадок, тараканов).

Следует отметить также, что из расчетов относительной численности перепончатокрылых в тафоценозах везде исключены остатки водных насекомых, поскольку их количество определяется совершенно иными тафономическими закономерностями, чем в отношении наземных насекомых, и анализировать обе группы совместно нельзя.

¹ Фактические данные по мезозойским перепончатокрылым сведены в работах: Расницын (1969, 1975а, 19776); Козлов, Расницын (1979).

Таблица 4

Удельное обилие перепончатокрылых в комплексах отпечатков неводных насекомых

Местонахождение	Возраст	%	Источник	Примечание
Джылчоу (Киргизия)	ср.-в. триас	0,4	Ориг.	
Союты и Кызыл-Кия (Киргизия)	н. юра	0,6	Ориг.	
Сай Сагул (Киргизия)	н. ? — ср. юра	0,6	Ориг.	
Новоспаское, Н. Брянь (Забайкалье)	н. — ср. юра	2,3	Ориг.	
Уда (Забайкалье)	ср. — в. юра	18*	Ориг.	Туфогенные осадки
Каратау (Казахстан)	в. юра	2,5	Ориг.	
Зольнофен (ФРГ)	в. юра	18*	Sarpenfer, 1930	Морские отложения
Байса (Забайкалье)	н. мел (неоком)	4,5	Ориг.	Фауна более теплого периода
Байса (Забайкалье)	н. мел (неоком)	5,2	Ориг.	Фауна более холодных периодов
Бон-Цаган (МНР)	н. мел (баррем—апт?)	2,9	Ориг.	
Унда и Дая (Забайкалье)	н. мел (апт—альб)	0,7	Ориг.	Момент "меловой революции"
Кзыл-Жар (Ю. Казахстан)	в. мел, турон	2	Ориг.	
Зеркальная (Приморье)	палеоцен	3,5	Ориг.	
Mo-Slay (Дания)	н. эоцен	1,6*	Larsson, 1975	Осадки открытого моря
Green-River (США)	ср. зоцен	8	Scudder, 1890	
Bambridge Mare (Англия)	н. олигоцен	28	Jarzembowski, 1976	
Célas (Южн. Франция)	н. олигоцен	10	Theobald, 1937	
Brunstatt, Kleinkembs (Сев.-Вост. Франция)	н. олигоцен	40*	"	Соленосные отложения
Céreste (Франция)	ср. олигоцен	3	"	
Aix-en-Provence (Южн. Франция)	ср. олигоцен	6	"	
Florissant (Колорадо)	н. олигоцен	40*	Scudder, 1890	Туфогенные отложения
Б. Светловодная (Приморье)	в. олигоцен	30*	Ориг.	Туфогенные отложения
Гранатовая (Приморье)	в. олигоцен—н. миоцен	10	Ориг.	
Кема (Приморье)	н. миоцен	10	Ориг.	
Öpingen (ФРГ)	н. миоцен	20	Scudder, 1890	
Вишневая балка (Ставропольский край)	ср. миоцен	10	Ориг.	
Чон-Туз (Киргизия)	ср.—в. миоцен	8	Ориг.	
Mainz (ФРГ)	в. миоцен	14	Zeuner, 1938	
Böttingen (ФРГ)	в. миоцен	31*	Zeuner, 1931	Травертины (осадки горячих источников)
Ботчи (Приморье)	в. миоцен	15*	Ориг.	Туфогенные осадки
Willershäusen (ФРГ)	в. плиоцен	23	Steinbach, 1967; Gersdorf, 1968	

* Данные по местонахождениям, резко отличающимся по тафonomie или палеогеографии от основной массы местонахождений

Экологически древнейшая фауна перепончатокрылых состояла только из растительноядных форм, развивавшихся, по-видимому, в мужских шишках голосемянных.

ЛЕЯС

В настоящее время достоверно раннеюрские перепончатокрылые известны только из двух нижнелеясовых местонахождений в Средней Азии (Кызыл-Кия в Фергане и Союты на оз. Иссык-Куль), где найдено всего три остатка: *Liadoxyela praecox* Mart. в первом местонахождении, *Kirghizoxyela mirabilis* A. Rasn. и *Sogutia liassica* A. Rasn. — во втором. Первые два относятся к номинальному подсемейству *Xyelidae*

(триба *Liadoxyelini*), последний условно отнесен к характерному для поздней юры семейству *Xyelydidae* (*Siricomorpha*, *Famphilioidea*), но в действительности может относиться к особой группе, возможно близкой к предкам остальных сирикоморф. Не исключена также принадлежность *Sogutia* к *Xyelidae* *Madygellinae*.

Таким образом, к началу юры фауна перепончатокрылых изменяется довольно сильно. Появляются (на самом деле, может быть, только резко увеличивают свою численность) группы низших перепончатокрылых, продвинутое по сравнению с *Archexyelinae* и относящиеся как минимум к другому подсемейству (*Xyelinae*), а одна из форм — по-видимому, к другому инфраотряду *Symphyta*. Вымирают ли к лейасу *Archexyelinae* (*Madygellinae* заведомо доживает до раннего мела), а если нет, то в какой мере снижается их численность, остается пока неясным из-за малой изученности лейасовых перепончатокрылых. Недостаток материала не позволяет также судить, произошло ли к лейасу увеличение роли перепончатокрылых в энтомофауне (фактическая цифра для Согюты и Кызыл-Кии — 0,6%, но она не очень надежна) и появились ли новые экологические типы (имеющиеся данные по *Sogutia* не дают материала для суждений о ее образе жизни).

ЮРСКИЕ ФАУНЫ ТОЧНО НЕ УСТАНОВЛЕННОГО ВОЗРАСТА

На возрастной интервал между началом ранней юры (Согюты, Кызыл-Кия) и поздней юрой (Каратау, Зольнгофен) приходится несколько локальных фаун, возраст которых определяется как раннесреднеюрский (Сай Сагул в Фергане, Новоспасское и Новая Брянь в Забайкалье, далее Ия в Прибайкалье, которая приблизительно синхронна знаменитому Усть-Балею и, следовательно, едва ли моложе самого начала средней юры; и, вероятно, Бэйбяо в восточном Китае) или средне-позднеюрский (Уда в Забайкалье). По составу фауны перепончатокрылых они распадаются на две группы, но в соответствии не с вероятными различиями в возрасте, а по географии. Наиболее обособлена среднеазиатская фауна (Сай Сагул), замечательной особенностью которой является полное или почти полное отсутствие ксиелид (им может принадлежать только единственный остаток груди, по форме и скульптуре напоминающий *Archexyelinae*, но точно неопределимый). Доминируют *Xyelydidae* (в том числе похожие на *Sogutia*; не описаны) и сирикоиды (описаны представители семейств *Gigasiricidae*, *Sepulcidae* и *Mygmiciidae*; среди неописанных нужно упомянуть сем. *Pararchexyelidae*, известное также из поздней юры и, вероятно, принадлежащее к сирикоидам). Помимо сирикоморф, найдено крыло древнейшего, очень примитивного представителя *Apocrita* (*Proapocritus praecursor* A. Rasn., *Karatavitidae*).

Таким образом, сходство между этой и раннелейасовыми фаунами ничтожно даже на уровне инфраотрядов (единственное связующее звено — *Sogutia*).

Падение роли ксиелид в Сагуле по сравнению с раннелейасовой фауной, вероятно, отражает эволюционные тенденции, а не зависимость состава фауны от климата. Как будет видно из дальнейшего, ксиелиды, начиная с рассматриваемого здесь этапа (условно назовем его среднеюрским) и по крайней мере до начала мела, играют значительную роль в фаунах умеренной Сибирской флористической области (Вахрамеев и др., 1970), а в более теплой, считающейся тропической, Индо-Европейской области сравнительно малочисленны. Распределение ксиелид по слоям местонахождения Байса (неоком Забайкалья, см. ниже) подтверждает климатическую обусловленность такого распределения, о том же говорит и современное распространение семейства, наиболее характерного для умеренной зоны Голарктики и не заходящего в тропики. Поскрельку и Джайлоучо и нижнелейасовые местонахождения находятся в Индо-Европейской области и занимают приблизительно то же положение относительно ее границ, что и Сагул, и не обнаруживают признаков более холодного климата, падение роли такой архаичной группы, как ксиелиды, логичнее всего рассматривать как результат вытеснения их недавно возникшими потомками — сирикоморфами. О том, что имело место именно вытеснение, т.е. не только относительное, но и абсолютное снижение численности ксиелид, свидетельствует тот факт, что пе-

пераспределение ролей разных групп Symphyta происходит на фоне сохранения низкой, как и в лейасе, роли перепончатокрылых в наземной энтомофауне (табл. 4).

Сходство фауны Сагула с более поздними и, в частности, с климатически близкой к ней позднеюрской фауной Каратау вполне ощутимое и, по-видимому, более сильное, чем с ранним лейасом и тем более с триасом. Единственный общий элемент в фаунах Сагула и в ранне-лейасовых фаунах — *Sogutia* и ее аналоги. В то же время почти все семейства, найденные в Сагуле (*Xyelidae*, *Gigasiricidae*, *Sepulcidae*, *Paragchelyelidae*, *Karatavitidae*) представлены в Каратау или (*Murmicidae*) в приблизительно одновозрастных ему западноевропейских местонахождениях Зольнгофен и Дурдлестон-Бей в Англии. Правда, наиболее многочисленные каратауские группы (*Anaxyelidae* и различные продвинутые *Arocrita*) в Сагуле отсутствуют, а доминирующие здесь играют подчиненную роль в Каратау.

Переходя к другим местонахождениям этой группы, рассмотрим вначале фауну Ии, Новоспасского, Новой Бряни — тех, для которых наиболее вероятным возрастом является конец ранней — начало средней юры.

Во-первых, бросается в глаза доминирование ксиелид в этой фауне (четыре из пяти остатков; описаны *Liadoxyela iensis* A. Rasn., *Xyelinae Liadoxyelini*, и *Xyelisca leptopoda* A. Rasn., *Xyelinae Xyelini*), что вполне укладывается в гипотезу о преимущественной связи ксиелид с умеренным климатом.

Во-вторых, роль перепончатокрылых в рассматриваемой энтомофауне резко возрастает и достигает значения, характерного для позднеюрской фауны Каратау (табл. 4).

В третьих, в "среднеюрской" фауне Сибири нет эндемиков высокого таксономического ранга или представителей групп, характерных для более древних фаун. Есть лишь группы, распространенные от лейаса до неокома (*Liadoxyelini*), доживающие доныне, но неизвестные в более древних фаунах (*Xyelini*), и, наконец, формы очень близкие к каратауским. Последнее относится к *Cleistogaster buriatica* A. Rasn., древнейшему после *Proarocritus* A. Rasn. представителю *Arocrita*, принадлежащему к современному семейству *Megalyridae* и к тому же роду, что и несколько видов из Каратау. Таким образом, эта фауна близка к позднеюрской каратауской фауне и отличается от нее, как и другие мезозойские местонахождения Сибирской палеофлористической области, отсутствием или редкостью ксилофагов и их паразитов.

Местонахождение Бэйбяо, входящее в ту же группу, не рассматривалось в предыдущем абзаце, преимущественно из-за того, что оно географически удалено от сибирских местонахождений и расположено у южной границы Сибирской области. С этим может быть связано, что единственное найденное там перепончатокрылое (*Paraulacus Ping.*) относится не к ксиелидам, как можно было бы ожидать для сибирских фаун, а к *Arocrita* и более точно — к *Mesoserphidae*, семейству, наиболее характерному для Каратау. Впрочем, это вполне может быть и простой случайностью.

Уда отличается от других сибирских местонахождений значительно сильнее — во-первых, возрастом, который предполагается более поздним (конец средней или начало поздней юры), во-вторых, аномально высоким процентом перепончатокрылых в не водной энтомофауне (18%), в третьих — низким процентом ксиелид (один остаток из девяти). Относительное обилие перепончатокрылых может быть связано с неясными пока особенностями условий захоронения насекомых в туфогенных породах, так как и другие фауны из подобных отложений (олигоценовые местонахождения Большая Светловодная и Ботчи в Приморье и Флориссант в США) дают необычайно высокий процент перепончатокрылых. Что касается малой роли ксиелид, то отличие от "среднеюрских" фаун Сибири здесь действительно очевидное, но напрашивающееся сходство с Каратау может быть обманчивым. Малый материал не позволяет судить, какова реальная доля ксиелид в этой фауне — она может составлять и шесть процентов, как в Каратау, и семнадцать, как в относительно термофильном варианте фауны Байсы (неоком Забайкалья). Поэтому нет оснований резко отделять удинскую фауну от предыдущих и тесно сблизать ее с каратауской — вполне возможно, что она представляет просто вариант сибирской фауны, существовавший в несколько более теплых условиях. О том же говорит и отсутствие в Уде кси-

лофагов и их паразитов, по крайней мере очевидных, и сравнительно невысокий процент *Aoocrita* (три остатка из девяти) по сравнению с Каратау (85%). Таксономически фауна Уды безусловно близка к каратауской: большинство семейств (*Xyelidae*, *Xyelydidae*, *Mesoserphidae* и *Bethylonymidae*) общие и представлены близкими формами (почти все — это, вероятно, виды близких или даже тех же самых родов; единственный описанный вид, *Bethylonymus sibiricus* A. Rasn., представляет именно последний вариант). Тем не менее у нас нет оснований считать это сходство более глубоким, чем между "среднеюрскими" сибирскими фаунами и Каратау. Основные отличия удинской фауны от каратауской — доминирование *Xyelydidae* (три остатка из девяти) и появление первых *Pamphiliidae* (*Juralyda udensis* A. Rasn., *Juralydinae*). Обилие ксиелидид обусловлено, по-видимому, отсутствием ксилофильных перепончатокрылых, которые в Каратау составляют большую часть фауны. Памфилиды в ископаемом состоянии встречаются редко и только в туфогенных отложениях (кроме Уды, найдены только в кайнозойских местонахождениях Флориссант и Крид в Колорадо и Ботчи в Приморье), так что их отсутствие в Каратау может быть связано с тафономией этого местонахождения.

Попытка сравнения сибирских фаун с Сагулом по степени их близости к несомненно позднеюрским фаунам и, в частности, к каратауской, встречает определенные трудности. В обоих случаях наблюдается значительное сходство по списку семейств, но их роль в фаунах сильно различается. На более низком таксономическом уровне перепончатокрылые Сибирской палеофлористической области заметно ближе к каратауским, чем сагульские, из-за присутствия общих или близких родов. Это различие еще более усиливается, если сосредоточить внимание только на тех особенностях, которые могут отражать эволюцию фаун, а не географические, экологические и тому подобные вариации состава. Дело в том, что почти все своеобразие сибирских фаун может быть объяснено именно последними причинами; для Сагула этого сделать не удастся (по крайней мере при нынешних знаниях палеоэкологических условий в этом местонахождении), а отсутствие там продвинутых апокрит, представленных в Сибирской области, создает совершенно определенное впечатление архаичности фауны Сагула. Не претендуя на оценку относительного возраста рассматриваемых здесь двух групп фаун, приходится все же сделать вывод, что Сагул явственно отражает этап формирования фауны перепончатокрылых, предшествующий каратаускому, тогда как сибирская фауна является скорее эколого-географическим вариантом последнего.

ПОЗДНЯЯ ЮРА

Позднеюрские перепончатокрылые известны всего из трех местонахождений — Каратау в Южном Казахстане, Зольнгофен в Баварии (ФРГ) и Дурдлестон-Бей в Англии. До последнего времени верхнеюрским считалось и местонахождение Сьерра дель Мончеч в Испании, где тоже найдены перепончатокрылые, но сейчас имеются данные, свидетельствующие о его раннемеловом возрасте (Жерихин, 1978).

Перепончатокрылые европейской поздней юры (мальма) чрезвычайно однообразны, что может быть связано с морским характером отложений, в которых они найдены. Из давно и интенсивно разрабатываемых литографских сланцев Зольнгофена получено несколько десятков остатков *Murgicium schroeteri* (Germ.), два описанных отпечатка из Дурдлестон-Бей принадлежит *M. heeri* Westw. и *Formicium brodiei* Westw. Все три вида относятся к семейству *Murgiciidae*.

Гораздо богаче и разнообразнее перепончатокрылые Каратау — самая обширная и лучше всего изученная мезозойская фауна отряда (кроме фауны позднемеловых смол). Здесь представлены все инфраотряды и двадцать семейств *Hymenoptera* (*Xyelomorpha*: *Xyelidae*; *Tenthredinomorpha*: *Xyelotomidae*; *Siricomorpha*: *Pamphilioidea*: *Xyelydidae*, *Parapamphiliidae*; *Siricoidea*: *Gigasiricidae*, *Pararchxyelidae*, *Anaxyelidae*, *Sepulcidae*, *Siricidae*; *Orussomorpha*: *Paroryssidae*; *Stephanomorpha*: *Karatavitidae*, *Ephialtitidae*; *Evaniomorpha*: *Evanioidea*: *Præaulacidae*, *Anomopterellidae*; *Ceraphronoidea*: *Megalyridae*; *Ichneumonomorpha*: *Proctotrupoidea*: *Mesoserphidae*, *Heloridae*; *Vespomorpha*: *Bethylonymoidea*: *Bethylonymidae*; *infraordo inc. sed.:*

Karataidae). Доминируют Praeaulacidae (18% остатков), Megalyridae (16%), Ephialtidae (15%); Mesoserphidae (13%) и Heloridae (10%); меньшую роль играют даже наиболее массовые Symphyta — Анахуелиды и Хуелиды (соответственно 8 и 6%)¹. Заметной, хотя и невысокой численностью обладают Bethyloynymidae (4,5%), Parogyssidae (3,5%), Хуелотомиды и Хуелиды (по 2%) и Siricidae (1,7%); остальные семейства представлены единичными экземплярами. Все перепончатокрылые составляют около 2,5% от общего числа насекомых (без водных).

Таксономическое разнообразие перепончатокрылых Каратау явно отличает его фауну от фауны триаса и от позднеюрской фауны Западной Европы. Отличие каратауской фауны от юрских фаун Сибири в этом отношении не очевидно, оно может быть связано только с уровнем изученности. Сборы перепончатокрылых из Каратау по объему на один-два порядка превышают таковые из других местонахождений триаса, юры и нижнего мела (кроме Бон-Цагана, фауна которого еще недостаточно изучена). Доля перепончатокрылых в сборах насекомых из Каратау (2,5%) совпадает с таковой для юры Сибирской области, превышает ее для других более древних местонахождений, но оказывается меньшей, чем для неокома и кайнозоя (табл. 4). Среди более поздних местонахождений сравнимый с Каратау процент перепончатокрылых дает только энтомофауна Кызыл-Жара, а значительно меньший — ундинодаинская фауна, существовавшая в аномальных условиях (см. ниже). Поэтому можно считать, что юрские фауны Каратау и Сибири занимают одинаковое и вполне естественное положение в ряду последовательных фаун со все увеличивающейся ролью перепончатокрылых.

Распределение каратауских семейств по их обилию более своеобразно: хотя все доминирующие семейства (включая более 10% остатков) не эндемичны для Каратау, ни одно из них не играет подобной роли в других местонахождениях со сколько-нибудь изученной фауной. Наоборот, доминирующие там семейства (Хуелиды во многих местонахождениях триаса, юры и раннего мела, Хуелиды в Сагуле и Уде, Мургмиды в европейской юре, жалоносные в сибирском неокоме) здесь играют подчиненную роль или (последние две группы) вовсе отсутствуют. Что же касается эндемиков Каратау, то их относительное обилие слишком мало, чтобы из отсутствия этих групп в других юрских местонахождениях можно было делать какие-либо выводы.

Отсутствие мирмицид в Каратау объясняется, вероятно, жарким и засушливым климатом, в котором существовала каратауская фауна (Панфилов, 1968). Мирмициды были связаны, по-видимому, с жарким и влажным климатом. Их находки сделаны в прибрежно-морских отложениях (западноевропейская юра), в отложениях, образовавшихся на суше, но вблизи морского побережья (эоценовые местонахождения Борнемут в Англии и Уилкок в США, о которых см. соответственно: Беннисон, Райт, 1972; Dilcher, 1973), или в отложениях, условия образования которых способствовали угленакоплению. С жарким климатом Каратау скорее всего связано и отсутствие памфилид в этой фауне.

Экологическое разнообразие перепончатокрылых Каратау включает в себя, видимо, все основные варианты, представленные в остальных юрских и триасовых фаунах и добавляет к ним новые. Последнее относится к Heloridae — почти несомненным эндопаразитам, и Bethyloynymidae, вероятным паразитам скрытоживущих личинок жуков. Подобно многим из современных примитивных жалоносных, бетилономиды, по-видимому, проникали за ними в толщу субстрата (гнилая древесина, подстилка и т.п.) и оставляли их там после парализации и откладки яйца. Кроме того, от всех известных мезозойских фаун фауна Каратау отличается обилием паразитов насекомых — ксилофагов, а от фаун триаса и сибирской юры — также присутствием и обилием самих ксилофагов (сирикоидов) и малой ролью ксиелид — обитателей мужских шишек голосеменных (последняя особенность характерна и для Уды). Низ-

¹ Указанное здесь распределение не вполне соответствует цифрам, приводившимся ранее для *Arosrita* (Расницын, 1975а). Это вызвано исправлением ошибок определения (особенно в отношении *Mesoserphidae*) и учетом новых и ранее не определенных до семейства материалов.

кая численность ксилофагов и их паразитов вообще характерна для сибирского мезозоя (точнее, для юры и неокома).

Из всего сказанного выше можно сделать вывод, что различия между каратауской фауной, фауной юры Сибирской палеофлористической области и юрской фауной Западной Европы обусловлены преимущественно эколого-географическими причинами. Различия же с другими фаунами (триас и несомненный лейас, Сагул, меловые фауны) носят, видимо, преимущественно эволюционный характер.

Завершая обзор юрских перепончатокрылых, нужно отметить своеобразные отношения этой фауны с последующими: ее обособленность и в то же время преемственность. Действительно, из 21 юрского семейства восемь (Pararchexyelidae, Gigasiricidae, Sepulcidae, Karatavitidae, Praeaulacidae, Anomopterellidae, Bethylonymidae, Karataidae) не переходят верхней границы периода, десять пересекают ее в виде более или менее очевидных реликтов (Xyelotomidae, Xyelydidae, Anaxyelidae, Siricidae, Myrmiciidae, Paroryssidae, Ephialtitidae, Megalyridae, Mesoserphidae), два (Parapamphiliidae, Pamphiliidae) не играют сколько-нибудь существенной роли ни в юрских, ни в более поздних фаунах, и лишь Xyelidae и Heloridae более или менее обильно представлены в некоторых (первые в относительно криофильных, вторые в более термофильных) типах фаун как юры, так и раннего мела. В то же время, несмотря на богатство юрских фаун, на видовом уровне по разнообразию сравнимых с современными (Расницын, 1969, 1975а), в них относительно очень немного "тупиковых" групп в ранге семейства, особенно среди высших перепончатокрылых. Фактически к ним можно отнести только Parapamphiliidae, Anaxyelidae, Myrmiciidae и, может быть, также недостаточно известные Pararchexyelidae и Sepulcidae из числа низших перепончатокрылых, и лишь Anomopterellidae и, может быть, Heloridae — из высших. Остальные семейства оказываются родоначальниками групп того же или более высокого ранга, и если число семейств, пересекающих границу юры и мела, не слишком велико, то для филогенетических линий оно весьма значительно (см. рис. 38).

Глава 2

РАННИЙ МЕЛ

Для раннемеловой эпохи известно довольно много местонахождений перепончатокрылых, распределенных по нескольким стратиграфическим уровням. Стратиграфически наиболее низкое положение занимает испанское местонахождение Сьерра дель Мончеч (нижний неоком, бериас-валанжин, Brenner et al., 1974); в соответствии с этим единственное найденное здесь перепончатокрылое (*Ephialtites jurassicus* Meunier; Ephialtitidae) принадлежит семейству, характерному для юры. Опять-таки, в соответствии с положением в глубине Индо-Европейской палеофлористической области оно принадлежит к доминирующей в Каратау экологической группе ксилобионтов (более точно, это паразит насекомых — ксилофагов).

Следующий стратиграфический уровень занимает местонахождение Байса в Забайкалье, присутствие в которой остатков покрытосеменных растений (Вахрамеев, 1973) и связанных с ними насекомых (Расницын, 1969) указывает скорее на поздненеокомский возраст местонахождения. Сходны с Байсой по составу фауны, и вероятно, близки к ней по возрасту местонахождения Заза и Ундурга в Забайкалье и Анда-Худук в Монголии. Тот же или несколько более молодой возраст могут иметь некоторые другие, недостаточно охарактеризованные местонахождения, которые обсуждаются ниже.

Забайкальско-монгольские фауны "байсинского" типа, судя по имеющимся данным, достаточно однородны таксономически и экологически. Все виды из "малых" местонахождений относятся к тем же родам, что в Байсе, реже к близким

родам. Для этого комплекса характерно, во-первых, повышение доли перепончатокрылых в общей энтомофауне по сравнению с юрой (табл. 4). Во-вторых, облик фауны явственно более продвинутой. Появляются, притом в значительном числе, первые Aulacidae, Ichneumonidae, Proctotrupidae и настоящие жалоносные (Dryinidae, Baissodidae, Pompilidae, Sphecidae). Здесь же найдены древнейшие Pelecinidae и Serphitidae. Отсутствие многих семейств, характерных для юры, менее показательно из-за эколого-географического своеобразия и недостаточной изученности фауны. Материал из всех местонахождений этой группы, вместе взятых (65 отпечатков, определимых до семейства), почти на порядок меньше, чем из одного местонахождения Каратау (477 остатков). Более важно, что все группы, переходящие сюда из юры, представлены новыми и в большинстве явно более продвинутыми таксонами ранга не менее подсемейства (в Siricidae, Anaxyelidae), а чаще семейства и даже выше (из-за небольшого объема материала речь идет фактически лишь о составе доминантов фауны). Единственное исключение — Xyelidae, состав которых на рубеже юры и мела изменился сравнительно слабо.

Прежде чем перейти к другим особенностям фауны, в частности, к роли в ней различных семейств и к ее экологическому облику, необходимо отметить определенную неоднородность фауны, влияющую на эти особенности. Дело в том, что распределение многих групп насекомых (не только перепончатокрылых) по байсинскому разрезу неравномерно, так что насекомые термофильного облика, в первую очередь прямокрылые и крупные сетчатокрылые, а также более примитивные тараканы, сохранявшие наружный яйцеклад, архаичные сеноеды и некоторые другие концентрируются в его средней части (Сукачева, 1968; Расницын, 1969; Вишнякова, 1976; Жерихин, 1978). Это позволяет считать, что образование отложений средней части разреза происходило в условиях более теплого климата, чем верхней и нижней частей. Распределение перепончатокрылых сильно зависит от этих различий и по крайней мере частично подтверждает их климатическую обусловленность. Ксиелиды, в теплой Индо-Европейской палеофлористической области немногочисленные уже по крайней мере со средней юры, а в современных условиях явно тяготеющие к умеренной зоне Голарктики, в крайних частях разреза, формировавшихся предположительно в более холодных условиях, составляют 8% перепончатокрылых, а в средней его части — всего около 15%. Поскольку в других местонахождениях этого типа ксиелиды и другие насекомые, характерные для крайних частей байсинского разреза (таракан *"Mesoblattina" vitimica* Vishn., личинки жука *Cretotaenia pallida* Ponom. и вислокрылки *Cretochauius lacustris* Ponom.; в меньшей степени, по-видимому, также стрекозы *Hemeroscopus baissicus* Prit.), отсутствуют или редки, можно считать, что и эти отложения образовались, при относительно теплом климате.

Менее термофильный вариант фауны перепончатокрылых включает только ксиелид, жалоносных и проктотрупоидов (преимущественно Proctotrupidae, единично также Mesoserphidae и Serphitidae). Об обедненности этой фауны говорит преждевременно до получения более обширного материала, хотя подавляющее доминирование одной группы (в данном случае ксиелид) действительно весьма характерно для обедненных фаун, существующих в экстремальных условиях.

Доминирование ксиелид интересно и в другом отношении. Это последняя фиксируемая палеонтологически фауна с значительным участием ксиелид, позже они почти совсем исчезают со сцены. Казалось бы, и здесь их относительное обилие должно быть невысоким, а фактически оно, вероятно, не ниже, если не выше, чем в любых юрских фаунах. Это тем более странно, что их партнерами оказались здесь по преимуществу наиболее продвинутые для этого времени представители перепончатокрылых — проктотрупиды вполне современного облика, серфитиды и жалоносные (Baissodidae и Pompilidae), а юрские реликты представляют единственный остаток Mesoserphidae. Поэтому, несмотря на обилие ксиелид, эта фауна не создает впечатления особой архаичности, тем более, что и среди ксиелид есть явно продвинутые формы (*Anthoxyela baissensis* A.Rasn., принадлежащая трибе *Mesoxyelini*, ныне связанной исключительно с покрытосеменными растениями).

Термофильный вариант фауны имеет более ординарный облик. Резко доминирующих групп здесь нет, как и, например, в Каратау. Пяти наиболее многочисленным семействам (в порядке убывания — Proctotrupidae, Xyelidae и на одном уровне численности — Aulacidae, Ichneumonidae и Baissodidae) принадлежит около двух третей остатков (в Каратау — три четверти), хотя общее число семейств не так уж мало для фауны, известной на столь малом материале (29 остатков). Помимо перечисленных выше, здесь найдены семейства Cephidae, Siricidae, Anaxyelidae, Ichneumonomimidae, Dryinidae, Sphecidae, а также тентрединоид неясного систематического положения (*Vitimilarya* A.Rasn.).

Что касается особенностей экологического спектра двух вариантов фауны, то их состав дает сравнительно мало указаний в этом направлении — пожалуй, только обилие в одном из них относительно холододлюбивых ксиелид. В некоторых случаях можно было бы скорее делать заключения обратного характера — судить об отношении тех или иных групп к термическому режиму по их приуроченности к определенному типу фауны, однако этому препятствует неполнота материала. Хотя более половины семейств известно только из термофильного варианта фауны, обилие каждого из них там невелико и ни в одном случае не удастся показать, что в более умеренном варианте оно еще меньше. Достаточно вероятно лишь сравнительно малое экологическое разнообразие последнего варианта, в частности бедность его эктопаразитическими формами, иными, чем жалоносные (из имеющегося материала их может представлять только единственный остаток *Mesoserphidae*). Если же рассматривать оба варианта фауны совместно, то можно отметить, во-первых, уже упоминавшуюся обедненность их обитателями древесины, во-вторых, появлением яйцеедов (*Serphitidae*), настоящих и притом разнообразных ос, включая и такие специализированные, как дрииниды, и, наконец, потребителей покрытосеменных (*Mesosephus* A.Rasn., *Anthoxyela* A. Rasn.).

Следующая по возрасту фауна перепончатокрылых стала известна совсем недавно по сборам 1976—1977 гг. в монгольском местонахождении Бон-Цаган. По этой фауне пока имеются только результаты предварительных определений (в большинстве случаев — с точностью до семейства). Перепончатокрылые здесь частью сходны с байсинскими, частью же, притом большей, — эволюционно более продвинуты. Есть и относительно архаичные формы, близкие к описанным из Каратау, но их очень немного, и отсутствие подобных реликтов в фауне байсинского типа вполне может объясняться недостаточным объемом материала по этой фауне и более умеренным климатом Байсы. Данные по некоторым другим насекомым, в том числе и таким стратиграфически важным, как ручейники, также указывают на более молодой возраст Бон-Цагана (абсолютное доминирование домиков ручейников формального рода *Folindusia* Viakov, Вялов, Сукачева, 1976).

Список предварительных определений бон-цаганских перепончатокрылых выглядит следующим образом: Xyelomorpha: Xyelidae (*Xyelinae*: *Mesoxyela* A.Rasn., *Spathoxyela* A.Rasn., ?*Oxyela* A. Rasn.; *Madygellinae*: ?*Xyelula* A.Rasn.) — 16 экз.; Tenthredinomorpha: Tenthredinidae genn. — 23; Siricomorpha: Xyelidae (? *Mesolyda* A. Rasn.) — 1, *Parapamphiliidae* (? *Parapamphilus* A.Rasn.) — 1; *Anaxyelidae* (*Anaxyelinae*, *Kempendajinae* и, вероятно, два новых, aberrантных подсемейства) — 15; ? *Xiphydriidae* — 2; *Siricoidea* inc. sed. — 1; *Cephidae* (*Mesosephus* A. Rasn.) — 1; *Symphyta* inc. sed. — 1; *Orussomorpha*: ? *Paroryssidae* (относительно крупное насекомое, промежуточное между *Paroryssidae* и *Orussidae*) — 1; *Stephanomorpha*: *Ephialtitidae* — 4; *Evaniomorpha*: *Aulacidae* (*Cretoleistogaster* A. Rasn. и другие более типичного облика) — 12; *Cretevaniidae* (*Cretevania* A.Rasn.) — 1; *Megalyridae* (? *Leptocleistogaster* A. Rasn.) — 2; *Trigonalidae* (*Trigonalinae*) — 3; *Stigmaphronidae* — 2; *Megaspilidae* — 2, *Ichneumonomimidae* (*Ichneumonomima* A. Rasn.) — 4; *Ceraphronoidea* inc. sed. — 4; *Ichneumonomorpha*: *Ichneumonidae* (в основном типичные, только 1 или 2 — *Tanychorinae*) — 24 или 25; *Mesoserphidae* (более сходные с удинскими, чем с каратаускими) — 3; *Heloridae* (типа каратауских с заметно обособленным, но очень широким первым метасомальным тергитом) — 9; *Proctotrupidae* — 9; *Peleciniidae* (? *Peleciniinae*) — 2; *Scelionidae* — 2; ? *Serphitidae* (? *Serphitinae*) — 1; *Vesporomorpha*: *Dryinidae* (с более типичным

жилкованием, чем у *Baissobius*) — 3; *Chrysididae* (*Cleptinae*?) — 3; *Pompilidae* (*Pompilopterus* A. Rasn.) — 7; *Sphexidae* (разнообразные, сходные с *Archisphex* Evans, *Angarosphex* A. Rasn., *Cretosphex* A. Rasn. и другие; вероятно, образуют единое подсемейство — *Angarosphexinae* либо *Ampulicinae*) — 45; *Scoliidae* (*Proscoliinae* либо особое, еще более примитивное подсемейство) — 1; ? *Scolioidea* indet — 2; *Masaridae* (? *Euparagiinae* — осы с разнообразным, не типичным для *Vespoidea* жилкованием, в том числе *Curiosivespa* A. Rasn. или близкий род) — 10; *Aculeata* inc. sed. — 7; *Apocrita* inc. sed. — 17; всего — 242.

Перепончатокрылые по предварительным подсчетам составляют около 3% не водных насекомых, несколько меньше, чем в Каратау и Байсе. Пять доминирующих семейств (*Sphexidae*, *Ichneumonidae*, *Tenthredinidae*, *Xyelidae*, *Anaxyelidae*) составляют лишь около половины фауны, что свидетельствует о ее большом разнообразии по сравнению с фаунами как байсинского типа, так и с каратауской. К филогенетически продвинутым группам, не известным в байсинских фаунах и указывающим, с большей или меньшей определенностью, на более молодой возраст Бон-Цагана, относятся *Tenthredinidae*, *Cretevaniidae*, *Stigmaphronidae*, *Megaspilidae*, *Ichneumonidae* (кроме *Tanychorinae*), *Scelionidae*, *Chrysididae*, *Scoliidae* и *Masaridae*; менее определено также *Xyphidriidae*, *Trigonalidae* и *Peleciniinae*. Среди них только *Tenthredinidae* и *Ichneumonidae* обладают здесь достаточно высокой численностью, чтобы отсутствие их в материалах по фаунам байсинского типа можно было считать значимым. Однако как суммарное обилие (почти треть всех остатков), так и экологическое разнообразие всех этих насекомых в Бон-Цагане слишком велико, чтобы можно было избежать предположения о более молодом возрасте рассматриваемой фауны. Что касается юрских реликтов в Бон-Цагане (*Xyelula*, *Mesolyda*, *Parapamphilius*, *Anaxyelinae*, *Kempendajinae*, *Ephialtitidae*, *Leptocleistogaster*), то их суммарная численность втрое ниже (21 отпечатка против 75), и отсутствие их в Байсе и ее аналогах может быть простым следствием недостатка материала, и частично — иных экологических условий (в отношении ксилофильных групп). Не исключено также, что определенную ответственность за состав фауны Бон-Цагана может нести наблюдающаяся закономерность увеличения роли реликтов в фаунах конца раннего мела (подробнее см. ниже). Существенно для определения эволюционного уровня бон-цаганских перепончатокрылых отсутствие в их составе *Mesoxyelinae*, которые в Каратау и Байсе дают большую долю остатков ксиелид, а позже встречаются чрезвычайно редко; в современной фауне семейства их роль весьма ограничена. Снижение роли ксиелид как целого (от 15% в термофильном варианте байсинской фауны до 7% в Бон-Цагане) может быть обусловлено как возрастными причинами (в кайнозое эта роль практически равна нулю), так и положением Бон-Цагана далеко на юге относительно Байсы. Климатическая аналогия Бон-Цагана с Каратау поддерживается большей, чем в Байсе, ролью ксилофильных перепончатокрылых, хотя бесспорных ксилофилов (сирикоидов, эфиальтитид и крупных аулацид) здесь гораздо меньше, чем в Каратау.

Сборы в Бон-Цагане были послонными, как и в Байсе, но характер неоднородности фауны еще недостаточно исследован. Перепончатокрылые здесь обнаруживают более или менее устойчивые связи с породами, вмещающими отпечатки. Если в Байсе остатки происходят из мергелей, то в Бон-Цагане перепончатокрылые захоронены как в мергелях, так и в алевролитах, многократно чередующихся по разрезу. При этом одни группы (сирикоморфы, помпилиды и роющие осы) обнаруживают четкое предпочтение алевролитам, другие (*Xyelidae*, *Ephialtitidae*, эваниоморфы и, в частности, *Aulacidae*, ихневмономорфы в целом, в том числе с достаточной определенностью *Ichneumonidae* типичного облика, *Heloridae* и *Proctotrupidae*) — к мергелям. Из групп, более или менее богато представленных в фауне, только *Tenthredinidae* и *Masaridae* не обнаруживают ясной связи с фацией. Интерпретация описанного распределения пока довольно поверхностна. Вероятная цикличность фаунистических изменений еще не обнаружена с должной определенностью. Приуроченность сирикоморф, в юре характерных для индоевропейских фаун, к алевролитам, а ксиелид, типично сибирской группы — к мергелям, может указывать на образование алевролитов в условиях, благоприятствующих захоронению термо-

фильной фауны — возможно, просто в условиях более теплого климата. Этому, однако, противоречит приуроченность иных, чем сирикоиды, компонентов ксилофильной фауны (*Ephialtitidae*, *Aulacidae*) к мергелям. По-видимому, причины различий в составе остатков из мергелей и алевролитов не ограничены различиями в термофильности исходных фаун.

Список местонахождений перепончатокрылых неокомского (или предположительно неокомского) возраста не исчерпывается рассмотренными выше. Среди других точек Танбридж в Англии, где найден *Archisphex crowsoni* Evans (*Sphesidae*), с равным успехом может быть сопоставлен с байсинским и бон-цаганским комплексами. В Романовке в Забайкалье найдена *Tanuchorella* A. Rasn. (*Ichneumonidae*), более продвинутая, чем *Tanuchora* A. Rasn. из Байсы и других местонахождений той же группы, но более примитивная, чем основная масса ихневмонид Бон-Цагана. Существуют и некоторые другие данные о своеобразии этого местонахождения и о предположительно несколько более молодом его возрасте по сравнению с Байсой (Жерихин, 1978).

В Китайской провинции Хэбэй, в местонахождении Найцзыхангоу найден *Sinosirex giganteus* Hong (Hong, 1975), относящийся, по-видимому, к *Siricidae*, более продвинутым, чем в Каратау и Байсе (в Бон-Цагане нет аналогов *Sinosirex*). Точный возраст этой находки неизвестен, скорее всего она не древнее насекомых Бон-Цагана. Тот факт, что единственное найденное здесь перепончатокрылое относится к ксилофагам, может объясняться либо случайностью, либо тем, что граница обилия ксилобионтов в неокоме проходила где-то между Бон-Цаганом и Найцзыхангоу, либо, наконец, тем, что фауна последнего местонахождения моложе неокомской и может не подчиняться закономерностям, характерным для более древних фаун.

Более сложную задачу ставит находка *Kempendaja* A. Rasn. в Кемпендье (Якутия). Это насекомое принадлежит к сирикоидам семейства *Anaxyelidae* и образует в нем особое, притом наиболее примитивное по ряду признаков подсемейство, другие его представители, еще не описанные, найдены в Бон-Цагане. Местонахождение относят к неокому (Корчагин, 1972; Рождественский, 1974), но ксилофильные насекомые в сибирском неокоме редки, и подобная находка мало вероятна. Поэтому приходится выбирать между маловероятной случайностью и предположением, что возраст *Kempendaja* посленеокомский и что позже неокома ксилофилы уже не приурочены столь жестко к теплему климату.

К неокому обычно относят фауну ливанских смол (местонахождение Джезин), однако имеются данные и о более молодом (аптском) его возрасте (Жерихин, 1978). Таксономическая принадлежность перепончатокрылых Дезина неизвестна.

Последний отрезок раннего мела (аптский и альбский века) представляет критический период развития континентальной биоты, период "меловой биоценотической революции". В это время происходила смена мезофитных биоценозов кайнофитными, с господством покрытосеменных растений и других организмов, характерных для кайнозойской эры (Родендорф, Жерихин, 1974; Жерихин, 1978). Характерной особенностью этого времени оказалось неожиданное появление в палеонтологической летописи не только эволюционно продвинутых групп, но и древних реликтов, иногда даже пермских (Расницын, 1975а; Жерихин, 1978).

В единственном точно датированном местонахождении апт-альбских перепончатокрылых (р. Хетана, в Хабаровском крае, средний альб) найден, к сожалению, только один остаток, принадлежащий к *Xyelidae* *Macroxyelinae*. Это насекомое наиболее близко к *Anthoxyela* A. Rasn. из *Macroxyelini*, но совмещает признаки не только последней, но двух других триб (*Ceroxyelini* и *Gigantoxyelini*). Эволюционный уровень ее оценить довольно трудно, так что в вопрос о характере апт-альбской биоценотической смены эта находка не вносит ничего существенно нового. Совершенно иная ситуация с забайкальскими местонахождениями Унда и Дая. Хотя вопрос о их возрасте спорный, смешение продвинутых групп с реликтами, заметное и в других фаунах конца раннего мела, здесь особенно бросается в глаза (Жерихин, 1978). Это проявляется и на перепончатокрылых, хотя и не настолько четко, как это казалось раньше (Расницын, 1975а). Оба найденных здесь перепончатокрылых (*Undatoma dahurica* A. Rasn. в Унде и *Cleistogaster dahurica* A. Rasn.,

Megalyridae в Дае) относятся к группам (соответственно семейству и подсемейству); известным только из юры, причем первый из них по некоторым признакам примитивнее юрских Xyelotomidae. Реликтовый характер обоих видов хотя и весьма вероятен, но не бесспорен, из-за того, что основное время распространения соответствующих групп отделено от этих находок только неокомом (в других случаях перерыв может охватывать также большую часть юры, а иногда и триас). В отношении Cleistogaster существенно также присутствие близкого и лишь немного более продвинутого рода Leptocleistogaster в позднем неокоме или апте Бон-Цагана. Правда, там клейстогастрины весьма редки, а само их присутствие может быть вызванным теми же факторами, что в Дае. Помимо трех перечисленных местонахождений, к позднему альбу могут относиться еще несколько местонахождений, но для них отнюдь не исключен и поздне меловой (сеноманский возраст). Это местонахождения ископаемых смол на Таймыре, фауна которых, близкая к фауне бесспорно поздне меловых смол, рассматривается в следующем разделе.

Глава 3

ПОЗДНИЙ МЕЛ

Поздне меловые фауны перепончатокрылых распадаются на два четких комплекса, причем различия их обусловлены не возрастом, а тафономическими причинами (характером захоронения). В одном комплексе объединяются фауны ископаемых смол, содержащие мелких насекомых (длиной редко более 2–2,5 мм), в другом — перепончатокрылые, известные по отпечаткам в осадочных породах; немногочисленные находки последнего типа, как правило, представлены экземплярами длиной не менее 5 мм. Этот важный фактор, а также различие географического положения основных местонахождений двух комплексов (крупные насекомые известны преимущественно с территории теплой Индо-Европейской палеофлористической области, а мелкие — из более умеренной Сибирской или Сибирско-Канадской области) и обуславливают несходство перепончатокрылых двух комплексов, так что даже общие семейства немногочисленны и, будучи богато представлены в одном комплексе, оказываются редкими в другом.

Впрочем, нетрудно увидеть и черты сходства двух комплексов. В обоих, например, присутствуют муравьи, не известные из раннего мела. Но гораздо более важная общая особенность двух вариантов поздне меловой фауны — их близость к фауне кайнозоя и значительные отличия от ранне меловой фауны, включая и наиболее сходную фауну Бон-Цагана. Так, семейства, игравшие важную роль в юре или раннем мелу (дающие более 10% остатков в каком-либо из комплексов), если и обнаруживаются после середины мела, то в качестве очевидных реликтов (единственное исключение — Tenthredinidae и Sphecidae, дающие соответственно 10 и 15 процентов остатков перепончатокрылых в Бон-Цагане и довольно обычных в кайнозойских фаунах). Точно так же семейства, богато представленные в фауне позднего мела и кайнозоя, до середины мела в лучшем случае весьма редки. Значительная часть семейств вообще не переходит этой границы: из 31 семейства, известного в поздне меловых фаунах перепончатокрылых, 18 не обнаружены в более древних фаунах, и только четыре семейства вымерли, не переходя в кайнозой (но из "практически вымерших" семейств, т.е. не найденных среди кайнозойских ископаемых, их уже восемь: Orussidae, Cretevaniidae, Maimetshidae, Stigmaphronidae, Tetracampidae, Scolobythidae, Falsiformisidae, Masaridae). Правда, оценить масштаб изменений таким простым способом не удастся. Из такого же, как в позднем мелу числа ранне меловых семейств (32) границу раннего и позднего мела не пересекают только семь семейств (вместе с "практически вымершими" — десять: Xyelotomidae, Xyelididae, Parapamphiliidae, Anaxyelidae, Xiphodriidae,

Paroryssidae, Ephialtitidae, Ichneumonomimidae, Mesoserphidae, Baissodidae). Поскольку из 21 юрского семейства перепончатокрылых в мел не переходит восемь, из 32 раннемеловых в юре не найдено 20, а из приблизительно 50 палеогеновых (раннекайнозойских) семейств в мезозое не найдено тоже 20, все границы оказываются "асимметричными": на каждой из них появляется гораздо больше семейств, чем вымирает (в 2—3 раза, считая "практически вымершие" семейства). Это может означать либо лучшую изученность более молодых фаун, либо реальную диверсификацию перепончатокрылых (увеличение общего числа семейств). Первый фактор реален лишь для последней границы, но и здесь основное значение принадлежит не ему. Если сравнивать не число, а долю появляющихся и исчезающих семейств на одной и той же границе, то соотношения окажутся еще более сходными: 1:1,6 для границы юры и мела, 1:1,9 — для границы раннего и позднего мела, 1:1,8 — для границы позднего мела и палеогена.

Для оценки масштаба изменений на сравниваемых границах используем не отношение, а среднее для доли вымирающих и доли появляющихся семейств на данной границе. Эти средние будут соответственно 0,5:0,45:0,31, что означает минимальный объем перестройки фауны на границе мела и палеогена. Правда, нужно учитывать, что ранне- и позднемеловые фауны тафономически отличаются друг от друга гораздо сильнее, чем от других соседних фаун, и что основные юрские и раннемеловые фауны может разделять больший интервал времени, чем вокруг границы в середине мела. Следовательно, масштаб различий в обоих случаях может быть завышен. Тем не менее кажется весьма вероятным, что граница между мезозоем и кайнозоем (поздним мелом и палеогеном) для перепончатокрылых была не более, а скорее существенно менее важным рубежом, чем граница мезофита и кайнофита (ранним и поздним мелом), как это вообще характерно для континентальных биоценозов (Жерихин, 1978). Однако еще более важной для перепончатокрылых была, по-видимому, граница юры и мела, во всяком случае более важной, чем для большинства других насекомых. Сделанная выше оговорка о возможном несоответствии временного hiatus между основными фаунами на юрско-меловой и на внутримеловой границе справедлива не только для перепончатокрылых, тем не менее большинство насекомых в позднеюрское и раннемеловое время были весьма сходными (Жерихин, 1978).

КОМПЛЕКС КРУПНЫХ НАСЕКОМЫХ

Почти все отпечатки перепончатокрылых верхнего мела происходят из местонахождения Кызыл-Жар (Южный Казахстан, турон). Здесь обнаружены преимущественно муравьи (пять видов четырех родов), относящиеся к Myrmicidae (Ponerinae) и к Formicidae (Sphecomyrminae или Dolichoderinae) и один род складчатокрылых ос (Masaridae Euparagiinae) с двумя видами; почти все виды известны по единственному отпечатку каждый. Один остаток, вероятно, принадлежащий Mutillidae, происходит из Большого Каса (Западная Сибирь, сеноман-турон). В позднемеловых отложениях обеих Америк (Ганлок, штат Юта, США, возраст в пределах позднего мела не указан, и Паласио в Уругвае, сенон, т.е. турон-кампан, см. Brown, 1941a, Frenquelli, 1946) найдены, по-видимому, окаменевшие гнезда каких-то жалоносных (см. также Bequaert, Carpenter, 1941; Brown, 1941b).

Довольно естественной чертой этой фауны является восстановление после аптальбского минимума относительной численности перепончатокрылых в энтомофауне почти до уровня фаун Каратау и сибирской юры (табл. 1). Неожиданно для начала позднего мела подавляющее доминирование жалоносных, в частности муравьев, в Кызыл-Жаре, но здесь уместно вспомнить, во-первых, высокую численность *Asiaticata* уже в неокоме, особенно в Бон-Цагане, во-вторых, их абсолютное доминирование (более трех четвертей остатков) в ряде кайнозойских, особенно олигоцен-миоценовых местонахождений и обилие в современных фаунах жаркого и сухого теплого климата. Подобный климат предполагается и для турона Южного Казахстана: средние температуры самого теплого и самого холодного

месяца соответственно +24 и +22, годовое количество осадков 500–800 мм (Синицын, 1966), что приблизительно соответствует климату саванн. Подчиненная роль жалоносных в фаунах позднемеловых смол может объясняться иными ландшафтно-климатическими условиями (лесной ландшафт с климатическими параметрами для сенона Таймыра: интервал среднемесячных температур +17, +12, осадки 1200–1500 мм, Синицын, 1966; по этим цифрам несколько напоминает климат калифорнийского побережья США, но, возможно, с полярной ночью!). Кроме того, не исключено, что в позднем мелу было еще сравнительно мало мелких жалоносных, а потому и численность этой группы в фаунах смол оказалась относительно небольшой.

Нужно учитывать и то, что доминирование жалоносных характерно не для всех локальных комплексов крупных перепончатокрылых позднего мела.

Когда рукопись уже находилась в печати, поступила новая богатая и очень интересная фауна, содержащая отпечатки перепончатокрылых в сеноманских туффитах ключа Обещающего (приток р. Нил, верховья р. Армань в Магаданской обл.). Ниже приведены результаты предварительного определения коллекции. К сожалению, эти данные уже не удалось использовать в других разделах книги.

Всего получено 174 отпечатка. Из них 7 (4%) принадлежит Xyelidae: Xyela (*Mesoxyela*) spp.; впервые найденный полный отпечаток обнаружил 8-члениковый жгутик антенны, в отличие от 9-членикового у номинативного подрода. Довольно разнообразные Tenthredinidae представлены 13 остатками (7%); многие из них могут относиться к Selandriinae и к примитивным Tenthredininae типа Eriocampa. Один образец принадлежит Serridae, сохранившаяся часть жилкования более или менее типична для Serrinae, но голова не вздутая, в отличие от других цефид брюшко, по-видимому, не сжато с боков, яйцеклад у основания ножен слегка отогнут вниз (вершина не сохранилась). Сирикоиды представлены двумя остатками, один — Xiphodriidae? (такая же, как в Бон-Цагане), второй — по-видимому, Aphaxyelidae Syntexinae с еще более сильно, чем у современной Syntexis Rohw., редуцированным жилкованием дистальной части крыла.

Среди высших перепончатокрылых к званиюморфам относится единственный остаток Ichneumonopomimidae, не обнаруживающий явных отличий от бон-цаганских. 54 отпечатка (31%) принадлежит Ichneumonidae, вполне типичного (современного) облика. 4 отпечатка (2%) относятся к Braconidae, 3 (2%) — Mesoserphidae (подобные каратауским, а не удинско-бон-цаганским), 4 (2%) — Heloridae (типа бон-цаганских), 2 — Proctotrupidae, 18 (10%) — Cynipidae Aulaxini (весьма разнообразные), 22 (13%) — прочие Microhymenoptera, включая Diapriidae, Scelionidae и, вероятно, Chalcidoidea, уверенно идентифицировать которых пока не удается; не исключено присутствие и других групп микрогигеноптер. Среди жалоносных 9 отпечатков (5%) принадлежит хризидоидам (в том числе Dryinidae и Bethyidae), 11 (6%) — Sphécidae. О составе последних говорить преждевременно, но по крайней мере некоторые формы с сильно развитыми парасидами сходны с бон-цаганскими. Единственная сколия (Scoliidae ?Proscoliinae) по жилкованию сходна с бон-цаганской, но в отличие от нее (и подобно кайнозойским сколиоидам) с массивной метасомой. В отличие от всех остальных сколий ноги не копательные (отпечаток принадлежит самке). Обильны, хотя и не доминируют, как в Кзыл-Жаре, муравьи (12 остатков, 7%). Наиболее примитивные среди известных до сих пор, они характеризуются крупными размерами (1–2 см, это делает понятным редкость муравьев в верхнемеловых смолах — вероятно, редки были мелкие муравьи), жилкованием, сходным с Murgesia и примитивными Ponerinae, толстой, слабо склеротизованной метасомой и изогнутым вверх яйцекладом. Первый тергит по форме больше всего напоминает таковой самки Falsiformica, но между последующими сегментами (как минимум, между вторым и третьим, но, вероятно, также между третьим, четвертым и пятым) расположены неглубокие, но явственные перетяжки. Сказанное относится к брюшку самки, у самца оно несколько более стройное и склеротизованное, с более ясными перетяжками и, возможно, более слабым бугром на первом тергите. Таксономическая принадлежность и филоге-

нетические связи этих муравьев требуют специального исследования. 10 остатков *Aprocrita* далее определить не удалось.

Фауна Обещающего заставляет сделать следующие уточнения к сказанному на стр. 155. В начале позднего мела перепончатокрылые сохраняют очевидную преемственность с фауной конца раннего мела, что особенно подчеркивают эндемики меловых фаун: *Mesoxyla*, ?*Xiphodriidae*, *Ichneumonimidae*, *Cretevaniidae*, *Stigmaphronidae*, *Masaridae*, *Euparagiinae*, характерные примитивные сколии, возможно, также сходный состав *Tenthredinidae* (отсутствие *Nematinae*) и *Sphecidae* (обилие *Ampulicinae* или их более примитивных родичей). Однако появление и сразу в большом количестве муравьев и орехотворок делает эту границу весьма резкой.

Цифры, отражающие число семейств по разные стороны основных геохронологических границ, изменяются следующим образом. Из 21 юрского семейства 8 не переходит в мел, из 32 раннемеловых ранее не найдено 20, а позднее (включая практически вымершие) — 7; из 40 позднемеловых ранее неизвестны 18, позднее 14; из приблизительно 50 палеогеновых семейств ранее не найдены 20. Отношение средней доли семейств, не пересекающих те же границы, оказывается равным 0,5:0, 37:0,37.

МЕЛКИЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫЕ ПОЗДНЕГО МЕЛА

К настоящему времени накоплен уже довольно обширный материал по перепончатокрылым из позднемеловых смол (включая альб-сеноманские). На нашей территории, преимущественно на Таймыре, собрано более 600 включений, не одна сотня их, вероятно, получена из канадских местонахождений (точные данные пока не опубликованы), так что общее число остатков приближается к тысяче. Детальной обработкой охвачены, правда, лишь немногие группы и далеко не по всем местонахождениям, но почти весь материал определен до семейства. Это уже позволяет составить сравнительно полную картину фауны. Существенно и то, что местонахождения распределены почти по всей стратиграфической шкале позднего мела, исключая лишь последние его века (маастрихт и даний, последний сейчас часто относят уже к кайнозою), а фауна начала (поздний сеноман Агапы на Таймыре) и конца (сантон Янтардаха на Таймыре¹ и кампан предположительно одновозрастных местонахождений Сидер-Лейк и Медисин-Хэт в Канаде) известна на большом материале. Промежутки между ними занимают небольшие по объему сборы из турона Вилюя (Тиммердях-Хая²) и турона или коньяка Аляски (Пагник); к тому же интервалу (турон—коньяк) относятся, вероятно, и таймырские местонахождения Булун³ и Романиха, возраст которых еще не вполне ясен. Некоторые мелкие местонахождения по возрасту приблизительно совпадают с Янтардахом (Исаевский и Соколовский на Таймыре и Мэготи в штате Нью-Джерси, США; последнее местонахождение обычно считают турон—коньякским, см.: Wilson, Carpenter, Brown, 1967; Расницын, 1975а; однако Doyle, 1969, приводит убедительные аргументы в пользу его позднесантонского возраста). Другие местонахождения заполняют нижний отрезок возрастной шкалы. Так, нижним сеноманом датированы находки в нескольких точках на юге Франции (Schlüter, 1975⁴) и в

¹ Возраст янтардахских смол раньше указывался как коньяк—сантонский (Жерихин, Сукачева, 1973; Расницын, 1975а), но некоторые особенности разреза этого местонахождения (плавный, без видимых перерывов переход смолоносной толщи в фаунистически охарактеризованные слои верхнего сантона; наблюдения А.Г. Пономаренко и автора), позволяют сузить возрастную интервал.

² Новая точка, не вошедшая в обзор 1975 г. (Расницын, 1975а); из 48 остатков насекомых перепончатокрылым принадлежат 10, в том числе 4 — *Scelionidae*, 4 — *Braconidae*, 1 — *Diapriidae*, 1 — *Serphitidae* *Mymarommatinae*.

³ Сборы 1976 г. Из 68 насекомых 13 перепончатокрылых, в том числе 4 — *Tetracampidae* (? *Vaeomorpha*), 5 — *Scelionidae*, 4 — *Serphitidae*, (3 — *Serphites*, 1 — *Mymarommatinae*).

⁴ Полный состав фауны неизвестен; в цитированной работе, по заключению М.А. Козлова (устное сообщение), изображен представитель *Scelionidae* того же типа, что обычно в таймырских смолах (рис. 5). В другой работе (Schlüter, Kuhne, 1975, рис. 7), изображен какой-то представитель высших перепончатокрылых, принадлежность которого неясна.

Юхары Агджакенд в Закавказье¹; возраст таймырских местонахождений Бедией, Жданиха и Кресты определяется в интервале альб-сеноман.

Неясен возраст нового и очень интересного местонахождения Байкура-Неру на Таймыре². Данные геологов на его счет пока противоречивы, но скорее указывают на конец позднего мела. Инфракрасные спектры смолы, изученные С.С. Савкевичем (ВНИГРИ), указывают на принадлежность смол к тому типу, который характерен для хетской свиты Таймыра (местонахождение Янтардах) и не найден по крайней мере в смолах сеноманского и более древнего возраста (устное сообщение). Данные по энтомофауне противоречивы, так как в ней сочетаются и древние, и молодые элементы (в том числе и среди перепончатокрылых, с одной стороны, примитивны *Kotujellinae*, не известные после сеномана, с другой — обилие хальцид и муравьев, правда, очень примитивных, низкая численность *Scelionidae*, отсутствие *Stigmaphronidae* и *Cretevaniidae* и т.д.). По спектру фауна резко отличается от фауны Янтардаха и Сидер-Лейка, так что их синхронность маловероятна. Обилие перепончатокрылых (более 20% насекомых) в Байкуре свидетельствует скорее о ее более древнем возрасте по сравнению с Янтардахом (турон—коньяк), но нельзя исключить и гораздо более молодой, маастрихтский возраст.

Список семейств в комплексе мелких перепончатокрылых позднего мела выглядит следующим образом (звездочкой помечены вымершие таксоны). *Symphyla* не обнаружены. *Aprocrita* представлены:

- Orussomorpha — Orussidae (**Mesorussinae*)
- Evaniomorpha — Evanioidea: Aulacidae (**Kotujellinae*), **Cretevaniidae*.
— Ceraphronoidea: Megalyridae (**Cretodinapsini*), **Maimetshidae*, **Stigmaphronidae*, *Megaspilidae*, *Trigonalidae* (**Cretegonalinae*)
- Ichneumonomorpha — Ichneumonoidea: *Ichneumonidae* (*Tryphoninae*), *Braconidae* (*Braconinae*, *Helconinae*, *Euphorinae*, *Microgastrinae*).
— *Diaprioidea*: *Austroniidae* (**Trupochalcidinae*), *Diapriidae* (*Ismarinae*; **subfam. nov.*), *Scelionidae* (*Scelioninae s.l.*), *Serphitidae* (**Serphitinae*, *Mymarommatinae*, ? **Distylopiinae*), *Mymaridae*³ (*Mymarinae*, **Triadomerinae*).
— *Cynipoidea*: *Iballidae* (*Mesocynipinae*), *Cynipidae* (*Aulaxini*).
— *Chalcidoidea*³: *Trichogrammatinae*, *Tetracampidae* (**Boucekylinae*, **Baeomorphae*), *Torymidae*, *Ormyridae*.
- Vespomorpha — *Chrysidoidea*: *Bethylidae* (*Epyrinae*, ?*Mesitiinae*, *subfam. indet.*), *Chrysididae* (*Cleptinae*, *Amiseginae*), *Scolebythidae*, *Dryinidae* (*Dryininae*, *subfam. indet.*).
— *Sphecoidea*: *Sphecidae* (*Pemphredoninae*).
— *Scolioidea*: **Falsiformicidae* (incl. **Taimyrisphex* Ev.).
— *Formicoidea*: *Formicidae* (**Sphecomyrminae*), *fam. indet.*

Отличия в составе разновозрастных локальных фаун в значительной мере (хотя не полностью) допускают интерпретацию как результат эволюционно обуслов-

¹ Из ста остатков насекомых 6 перепончатокрылых, в том числе 4 — *Scelionidae*, 1 — *Megalyridae* *Cretodinapsini* (Расницын, 1977в). Один из представителей *Scelionidae* по некоторым признакам гораздо более продвинут, чем все остальные меловые сцелиониды. О возрасте копалосной свиты, откуда происходят насекомые, см. Алиев (1977).

² Сборы 1976 г.: из 246 насекомых 54 перепончатокрылых, в том числе 2 — *Aulacidae* *Kotujellinae*, 1 — *Megaspilidae* (gen. aff. *Dendrocerus*), 1 — *Ichneumonidae*, 1 — *Braconidae*, 4 — *Diapriidae* (2—? *Ismarus*), 13 — *Scelionidae*, 16 — *Serphitidae*, (7 — *Serphites*, 8 — *Mymarommatinae*, 1 — ? *Distylopiinae*), 1 — *Cynipidae* (*Aulacini*), 5 — *Tetracampidae* (4 — *Baeomorpha* sp., 1 — ? *subfam. nov. aff. Baeomorphae*), 1 — *Torymidae*, 1 — *Bethylidae*, 6 — *Formicoidea inc. fam. очень примитивные*).

³ Определения таймырских хальцид и мимарид, приведенные в работе Расницына (1975а), пересмотрены В.А. Трялицыным; в Агапе определена *Baeomorpha* sp., в Янтардахе *Tetracampidae* *Baeomorphae* (доминирующая группа, представленная *Baeomorpha* spp. и gen. aff. *Baeomorpha* Brues), *Torymidae* gen. nov., *Ormyridae* gen. nov. (оба очень примитивные); *Mymaridae* *Triadomerinae* (*Triadomerus* sp., gen. aff. *Triadomerus* Yoshimoto). Заключение по Байкура-Неру приведено выше.

ленных изменений поздне меловой фауны. К таким отличиям можно отнести сравнительно большую роль вымерших семейств (*Stigmaphronidae*, *Cretevaniidae*) в сеноманских и альб-сеноманских фаунах, увеличение от альба-сеномана к сantonу и падение к кампану численности серфитин, постепенное уменьшение обилия сцелионид (до сеномана включительно они составляли не менее половины всех перепончатокрылых, в сantonе эта цифра упала до 40%, в кампане — приблизительно до одной четверти). В течение позднего мела постепенно увеличивалась роль хальцид, очень редких в позднем сеномане, заметных в сantonе и довольно многочисленных в кампане (большое число хальцид — 4 из 13 перепончатокрылых в Булуне не следует принимать во внимание, так как все они обнаружены в единственном кусочке смолы).

Закономерным образом изменяется относительная численность перепончатокрылых в смолах середины и второй половины мелового периода (табл. 5). Если исключить фауну нижнесеноманских смол Агджакенда, где низкая численность перепончатокрылых (6%) может быть связана с существованием фауны в иных условиях (далеко на юго-западе от других местонахождений), и некоторые локальные фауны, известные по очень скудному материалу (до 20 остатков насекомых), то оказывается, что приблизительно до середины позднего мела, включая, по крайней мере, турон, перепончатокрылые составляли 20—23% остатков насекомых, а в сantonе—кампане их доля упала до 13—14%. Близкое значение (12%) дает численность перепончатокрылых в кайнозойских (палеогеновых) смолах Сахалина (возраст в интервале даний—эоцен точно неизвестен) и Арканзаса в США (эоцен, см. Saunders et. al. 1974). Данные по балтийскому янтарию не использованы, так как разные авторы приводят самые различные цифры — от 3,4 до 16,5%, (см. Brues, 1933b; Larsson, 1965; Kelner-Pillaut, 1970); этот разброс, вероятно, связан с тем, что обычные методы составления коллекций балтийского янтара вносят сильные искажения в состав его фауны.

Кроме перечисленных выше локальных фаун, поздне меловой возраст может иметь крайне своеобразная фауна смол Бирмы (альтернативная, также сугубо гадательная датировка — палеоген; подробнее см. Жерихин, 1978; Ковалев, 1978). По относительной роли перепончатокрылых (20%) она попадает в группу более древних альб-туронских фаун, но опираться здесь на этот показатель рискованно из-за отличий географического положения фауны и ее состава. Согласно Коккерелу (Cockerell, 1917a—c, 1920), из восьми остатков перепончатокрылых четыре относятся к *Bethylidae*, три к *Aulacidae* и один — к *Trigonalidae*¹. Не известно ни одной фауны, как вымершей, так и современной, где какое-либо из этих семейств играло роль хотя бы субдоминанта. Состав других насекомых в этой фауне тоже необычен (Жерихин, 1978).

Попытаемся теперь сравнить поздне меловую фауну перепончатокрылых с кайнозойской. Это не совсем простая задача, хотя бы из-за того, что из кайнозоя описано гораздо большее число ископаемых насекомых (особенно более крупных, которые не редки и в кайнозойских смолах в отличие от поздне меловых), но далеко не все эти описания надежны. Можно было бы сопоставить только фауны мелких перепончатокрылых, но их определения особенно часто ненадежны, а выделение такой фауны в кайнозой связано с определенными трудностями (использовать просто списки перепончатокрылых в кайнозойских смолах нельзя из-за того, что они включают и крупные формы, неизвестные из меловых смол). Кроме того, возрастной интервал, разделяющий эти две фауны, довольно значителен. Последняя из более или менее надежно датированных поздне меловых фаун смол (канадская) относится к кампану, первые кайнозойские — к среднему (смолы Арканзаса в США) или позднему (балтийский янтарь) эоцену, так что между ними остаются маастрихт, даний, палеоцен и часть эоцена. Не исключено, что к этому интервалу относятся такие фауны, как байкуринская, бирманская и сахалинская, но дан-

¹ Пчела *Melipkorytes devicus* Cock. (= *Trigona (Trigonula) devicta* (Cock.): Kerr, Maule, 1964), описанная в числе насекомых бирмита (Cockerell, 1921), в действительности происходит, по-видимому, из антропогенового копала Бирмы (Cockerell, 1922).

Таблица 5
Удельное обилие перепончатокрылых в комплексах насекомых и ископаемых смол

Местонахождение	Возраст	% Нумеропортега	Источник	Примечание
Агджакенд (Закавказье)	в. мел (н. сеноман)	6*	Ориг.	Тропики?
Жданиха (Таймыр)	середина мела (альб-сеноман)	19	Ориг.	
Н. Агапа (Таймыр)	в. мел (в. сеноман)	23	Ориг.	
Тиммердах-Хая (Виллюй)	в. мел (турон)	20	Ориг.	
Романиха (Таймыр)	в. мел (турон-коньяк?)	20	Ориг.	
Булун (Таймыр)	в. мел (турон-коньяк?)	19	Ориг.	
Янтардах (Таймыр)	в. мел (сантон)	13	Ориг.	
"Канадский янтарь"	в. мел (кампан)	14	McAlpine, Martin, 1969; L. Masner (в письме к автору)	Возраст определен радиометрически (≥ 72 млн. лет) для одного из двух местонахождений со сходной фауной
Байкура-Неру (Таймыр)	в. мел (не уточнен)	22*	Ориг.	
Смолы Бирмы	в. мел-палеоген (не уточнен)	20*	Cockerel, 1920	Тропики
Стародубское (Сахалин)	палеоцен-эоцен	12	Ориг.	
Malvern (Арканзас, США)	ср. эоцен	12	Saunders et. al., 1974	
Балтийский янтарь	в. эоцен	5,3 8,7	Klebs, 1910 Theobald, 1937	цит. по Keiner-Pillault, 1970
		6 3,4— 5,1	Ander, 1942 Brues, 1933b	
		16,5	Larsson, 1965	
		50*	Schlüter, 1976	
Смолы Гаити	в. олигоцен	50*	Larsson, 1965	Тропики
Mizupami (Япония, Хонсю)	ср. плейстоцен	25	Hiura, Miyatake, 1974	

* Данные по местонахождениям, резко отличающимся биогеографически от основной массы местонахождений и по местонахождениям, не имеющим точной датировки

ные по ним противоречивы и не могут быть сейчас использованы для характеристики интересующего нас промежутка времени. О составе фауны Байкура-Неру и бирмита см. выше. Состав фауны сахалинского янтаря (возраст в интервале даний-эоцен не уточнен) слишком своеобразен, чтобы исключить сильные влияния каких-то локальных факторов. С одной стороны, здесь найден *Pelecinopteron tubuliforme* Brues — вид, описанный из балтийского янтаря (Козлов, 1974). С другой стороны, половину всех перепончатокрылых здесь составляют *Braconidae* *Arhidiinae*, что не наблюдается, по-видимому, нигде более (может быть, за исключением среднеолигоценных соленосных отложений Виттенхайма и Эльзаса, Франция; Stary, 1973). Редкие в палеогеновых фаунах *Platygastridae* здесь дают более 5% перепончатокрылых или свыше половины всех микрогименоптер. Впрочем, состав арканзасской фауны тоже своеобразен (резко доминируют *Mymaridae*) и недостаточно изучен (Saunders et. al., 1974), а для балтийского янтаря разные авторы приводят сильно отличающиеся данные о роли разных групп в фауне (Brues, 1933b; Larsson, 1965), вероятно, по тем же причинам, о которых говорилось выше.

С учетом всего этого, сравнение фаун перепончатокрылых позднего мела и палеогена дает следующие результаты. Роль отряда в фаунах мелких насекомых не меняется (см. табл. 5). Для комплексов крупных насекомых изменения заметные (2% в туроне Кзыл-Жара, 3,5% — в палеоцене Зеркальной в Приморье; табл. 4), но эти фауны, во-первых, разделены большей частью позднего мела, во-вторых, обе своеобразны по составу и обитали в сильно отличающихся условиях. Первая фауна термофильнее, а ксерофильнее многих других, вторая криофильная. Масштаб вымирания перепончатокрылых на границе мела и кайнозоя относительно невелик (4 семейства из 32).

Более определенные выводы можно сделать относительно изменения роли некоторых групп в фаунах позднего мела и кайнозоя, преимущественно тех, для которых характерны малые размеры тела. Так, доминировавшие в позднем мелу Scelionidae теряют в кайнозое свои позиции, хотя и остаются процветающей группой. Serphitidae в кайнозое становятся реликтами, а доминировавшее в позднем мелу их подсемейство Serphitinae вымирает. Появляются или сильно увеличивают свою численность Platygastriidae, Figitidae и многие семейства хальцид, среди браконид — обширные ныне подсемейства Aphidiinae и Alysiinae, увеличивается роль Diapriidae и муравьев, падает роль бетилоидов.

Глава 4

КАЙНОЗОЙ

Положение с кайнозойскими перепончатокрылыми довольно своеобразно. Накоплен огромный материал (тысячи, если не десятки тысяч остатков), распределенный по всем векам палеогена и неогена и по большой территории, однако использовать его для анализа фаунистической эволюции перепончатокрылых трудно. Многие фауны изучались давно и на низком уровне, многие изучались, а иногда и собирались выборочно, так что составить общее впечатление о фауне и получить количественные данные по ее составу не удается. Основной материал происходит из отложений верхней половины палеогена и нижней половины неогена, что затрудняет анализ различий между позднемеловой, палеоген-неогеновой и современной фаунами. Трудности такого анализа, отчасти обсуждавшиеся на предыдущих страницах, усугубляются еще и тем, что совершенно неясно, как выглядели бы современные фауны в ископаемом состоянии и, следовательно, как их можно сравнивать с фаунами прошлого.

Сильно осложняет изучение кайнозойских фаун перепончатокрылых значительное разнообразие их состава, превосходившее таковое в мезозое и связанное, вероятно, с сильной дифференциацией климата в кайнозое. Оно требует гораздо большей детальности анализа географических и локальных различий в составе фаун, для чего имеющиеся данные часто недостаточны.

В силу всех этих обстоятельств изучение кайнозойской фауны перепончатокрылых на современном этапе неизбежно оказывается поверхностным. Поэтому здесь она рассмотрена очень кратко, отмечены лишь те ее особенности, которые кажутся достаточно очевидными. В значительной части этот раздел заимствован из работы В.В. Жерихина (1978).

Уже наиболее древние, раннепалеогеновые фауны отличаются от позднемеловых почти полным отсутствием вымерших семейств, не доживших доныне. Только Murgmiciidae из эоценовых местонахождений Борнемут в Англии и Уилкоккс в США и Electrotomidae из эоценового балтийского янтаря неизвестны в более молодых фаунах. Современные роды в раннем—среднем палеогене составляли, по-видимому, порядка половины общего числа родов. В эоценовом (вероятно, позднеэоценовом) балтийском янтаре впервые появляются современные виды — Fidio-

bia rugosifrons Crawf. *Platygastridae* (определение М.А. Козлова), *Ambositra famosa* Masner (*Diapriidae*, Masner, 1969) и *Palaeomyrmar duisburgi* (Stein) (*Serp- hitidae*, *Mymarommatinae*, Doutt, 1973).

Различия между палеоценовыми и более поздними палеогеновыми фаунами пока неясны, так как единственная обширная фауна палеоцена (Зеркальная, Приморье) с трудом сравнима с большинством других фаун из-за существования ее в сравнительно холодных, может быть, горных условиях. Другие, нетермофильные фауны, известные, например, в Приморье (Кема и Гранатовая) намного моложе тадушинской (верхний олигоцен и пограничные олигоцен-миоценовые отложения). Они отличаются гораздо меньшей ролью ихневмонид, которые (главным образом однообразные примитивные *Pimplinae*) в Зеркальной составляют 85% остатков перепончатокрылых, а Кема — также значительной ролью муравьев в фауне.

Среди дальнейших изменений в составе перепончатокрылых можно отметить следующие. В течение эоцена и олигоцена, по-видимому, постепенно падает роль ихневмонид. К позднему эоцену резко увеличивается численность и разнообразие муравьев. Увеличение количества и разнообразия пчел происходит позже — приблизительно на границе олигоцена и миоцена. Интересно, что до этого, в эоцене и олигоцене были представлены почти исключительно продвинутые общественные пчелы подсемейства *Apinae*. Одновременно на границе палеогена и неогена начинается расцвет паразитов высших, мускоидных мух (*Braconidae Alysinae*, *Cynipidae Figitinae*, *Chalcididae*) и настоящих галлиц (*Platygastridae*). К той же границе приурочено изменение состава муравьев — численность долиходерин сильно падает, мирмицин, наоборот, повышается; численность формицин остается высокой.

Для эоцена и олигоцена (включая предположительно ранний миоцен) характерны находки различных перепончатокрылых далеко за пределами их современного ареала (противоположные изменения — расширения ареала в послепалеогеновое время палеонтологический материал пока еще практически не фиксирует). Привести полный список таких случаев не представляется возможным, ниже приведены лишь некоторые примеры. *Blasticotomidae*, ныне не выходящие за границы Палеарктики, в олигоцене найдены в Северной Америке (Флориссант). Наоборот, группы, сейчас характерные для южного полушария (*Formicidae Myrmecinae*, *Diapriidae Ambositrinae*, *Megalyridae Dinapsinae* и др.) или для Западного (*Pelecinoidea*) присутствуют в фауне балтийского, а иногда и сахалинского янтаря. Чрезвычайно многочисленны находки теплолюбивых форм в местонахождениях, расположенных в зоне современного умеренного климата, но есть и, по крайней мере, один противоположный случай: род *Palaeomyrmar* Meun. (*Mymarommatinae*) ныне, по-видимому, не заходит в тропики (имеется в виду тропическая зона в узком смысле, в границах, очерченных Разумовским и Лабунцовой, 1969, 1974), но в конце олигоцена или в начале миоцена он встречался на территории, ныне тропической (найден в янтаре Мексики, штат Чиapas).

Эволюционные изменения фауны перепончатокрылых в кайнозое отражаются и на их роли в энтомофауне. В фаунах, известных по отпечаткам на камнях (табл. 4), с триаса по неоком наблюдается устойчивый рост относительной численности перепончатокрылых. В конце раннего мела, в период "меловой биоценотической революции" процент перепончатокрылых резко падает и затем вновь поднимается по крайней мере в течение позднего мела и палеогена. Весьма вероятен дальнейший рост, но данные по отдельным местонахождениям неогена и в меньшей степени олигоцена сильно колеблются без видимой связи с известными тафономическими особенностями местонахождений. В ряде случаев влияние тафономии достаточно определено, например повышение роли перепончатокрылых в комплексах насекомых из туфогенных осадков и снижение ее в комплексах из осадков открытого моря, однако разброс данных в олигоцене и неогене не удается объяснить подобным образом.

Ископаемые смолы дают иную картину (табл. 5), именно падение относительной численности перепончатокрылых от первой половины позднего мела ко второй

его половине, отсутствие видимых изменений до середины эоцена, и, по-видимому, новый подъем в какой-то более поздний момент времени. Уточнить этот момент пока не удастся из-за недостатка данных и из-за того, что сведения по балтийскому янтарию слишком противоречивы. Причины неопределенности количественных данных обсуждались выше.

Несоответствие направленности изменений, которые претерпевает удельное обилие перепончатокрылых в двух типах захоронений, не вызывает особого удивления. Эти типы захоронений резко отличаются по тафономии, причем смолы тафономически особенно специфичны (состав фауны смол более сильно, чем фауны отпечатков, отличается от исходной фауны) и более стабильны в своей специфике. Поэтому при достаточном количестве данных смолы дают в общем более четкую картину изменений в их составе, но процессы, имевшие место в исходной энтомофауне, отражают со значительными искажениями.

Кайнозойские фауны перепончатокрылых несомненно должны отражать также и особенности географических и локальных условий, однако интерпретация их в большинстве случаев затруднительна. Можно лишь отметить сравнительно высокую роль тентрединид (в основном нематин) в фаунах, предполагаемых более холодолюбивыми, — их около 20% в Зеркальной и в Гранатовой в Приморье, и не более 3—5% в остальных местонахождениях. Интересно, что упомянутые две точки выделяются из других местонахождений кайнозоя (кроме палеоценовых и ранне- и среднеэоценовых) также низким обилием муравьев. Вероятно, нематины в кайнозое играют ту же роль индикаторов относительно холодного климата, что и ксиелиды в течение большей части юры и в неокоме (ныне нематины более характерны для умеренных и особенно для высоких широт). Можно ли считать муравьев показателями теплых условий, должны показать будущие исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные результаты настоящего исследования можно кратко сформулировать следующим образом.

Крылатые насекомые возникли не позднее второй половины раннего карбона как дендрофильные насекомые, питавшиеся генеративными органами растений. Первичные крылатые насекомые отряда *Protoptera*, включаемые в инфракласс *Scarabaeones*, к среднему карбону дали начало инфраклассу *Gryllones* (= *Polyneoptera sensu Martynov*), становление которого было связано с адаптацией к обитанию в наземных укрытиях (скоплениях крупномерных растительных остатков типа валежника или "макроподстилки"). Еще раньше, к началу намюра, от протоптер отделилась основная эволюционная линия скарабеоновых. После обособления групп, предковых для поденок и стрекоз, эта линия дала начало филогенетически важному надотряду *Caloneuroidea* и его потомкам, образующим когорту *Cimiciformes* (*Palaeoptera* + *Paraneoptera sensu Martynov*). Позже (к позднему карбону) от калоневроидов произошли также насекомые с полным превращением (когорты *Scarabaeiformes*=*Oligoneoptera sensu Martynov*) — отряд *Miomoptera*. Как цимициформные, так и скарабеиформные первично сохраняли связь с древесными растениями и, в частности, с их генеративными органами, а становление их сопровождалось совершенствованием полета и некоторых других функций. Кроме того, для цимициформных чрезвычайно характерно совершенствование процессов питания в результате специализации ротовых органов, постепенно превращающихся в колюще-сосудистый аппарат. У скарабеиформных наиболее сильно изменился онтогенез (разобширение вегетативных и морфогенетических функций преимагинального периода с выделением стадии куколки) в связи с переходом к развитию непосредственно внутри источника пищи (в стробилах голосемянных растений).

Первая группа потомков миомоптер не позднее начала перми перешла к развитию в иных субстратах (первично, вероятно, в подстилке, гнилой древесине и т.п.). Довольно обширный комплекс изменений, связанный с новым образом жизни и затронувший обе активные стадии развития (личинки и имаго), привел к выделению предка трех родственных надотрядов — жуков, невроптероидов и мекоптероидов.

Значительно позднее (к середине триаса) обособилась другая группа потомков миомоптер — перепончатокрылые насекомые. Этот процесс, по-видимому, происходил в пределах адаптивной зоны их предков (не сопровождался легко заметными изменениями экологии) и был связан преимущественно с совершенствованием адаптаций к этой зоне (прежде всего переход к двукрылому полету; большое значение уже на первых этапах могло иметь приобретение гапло-диплоидного механизма определения пола).

С момента появления и до конца триаса отряд был представлен только своей исходной группой, предковой для остальных перепончатокрылых — семейством *Xyelidae*. Хронологическая последовательность появления в юре потомков кселид плохо известна из-за недостатка материала и ненадежности многих датировок; сходство многих средне- и позднеюрских фаун позволяет предположить, что юрская фауна в основном могла сложиться в течение первой половины периода. В таком случае к середине юры (или даже к началу средней юры) должны были появиться все инфраотряды перепончатокрылых (среди низших, т.е. *Symphyta*, помимо

Xyelomorpha, также Tenthredinomorpha и Siricomorpha, а среди высших, или Aprocrita — Orussomorpha, Stephanomorpha, Evaniomorpha, Ichneumonomorpha и Vespomorpha). Среди низших перепончатокрылых в это время возникли и почти все надсемейства (по-видимому, кроме Cephioidea), среди высших — все надсемейства первых трех инфраотрядов (общим числом четыре, ибо первые два содержат по одному надсемейству), но лишь малая их часть — в двух последних.

Возникновение тентрединоморф из ксиелид (через подсемейство Macroxyelipae и далее семейство Xyelotomidae) сопровождалось усилением тенденции к открытому обитанию и филофагии личинок, хотя первичный образ жизни сохранялся у тентрединоидов довольно долго, а выход на поверхность растения разные их группы осуществляли независимо. У сирикоморф эта тенденция проявляется слабо и только у Pamphilioidea; гораздо более радикальным был, по-видимому, разрыв с генеративной сферой растений и переход на их вегетативную сферу. При этом у сирикоидов скрытый образ жизни личинок становится еще более выраженным (развитие происходит эндофитно, т.е. внутри тканей растений, а не в полостях между его органами, как у предковых групп ксиелид). Эта особенность долгое время сохраняется и у высших перепончатокрылых, с тем важным отличием, что источником пищи здесь становится не растение, а другие насекомые, первично скорее всего — личинки сирикоидов.

Высшие перепончатокрылые обособились от сирикоидов, по-видимому, общим стволом с предками цефоидов. Переход их от ксилофагии к паразитизму (и, вероятно, одновременный переход сирикоидов с живой древесины на мертвую, с приобретением симбиоза с ксилофильными грибами) мог быть связан, например, с совершенствованием растениями их средств защиты от вредителей.

Экологические причины этапов дальнейшей эволюции высших перепончатокрылых остаются пока неясными. Это касается, в частности, дивергенции первичных Aprocrita на Orussomorpha и Stephanomorpha и обособления потомков стефаноморф, относящихся к инфраотрядам Evaniomorpha и Ichneumonomorpha, поскольку всем четырем инфраотрядам первично свойственно развитие на личинках насекомых — ксилофагов (вероятно, сирикоидов), заражаемых сквозь ткани растения с помощью яйцеклада. Лишь для пятого инфраотряда Vespomorpha, также относящегося к числу потомков стефаноморф, можно указать явное изменение исходного образа жизни: переход к развитию на иных хозяевах (личинках жуков), обитающих в менее плотном субстрате (скорее всего, гнилая древесина, возможно, также подстилка), с заражением их не сквозь субстрат, а в условиях прямого контакта. Это было связано со способностью самки проникать в толщу субстрата, отыскивать там жертву и осуществлять ее парализацию и откладку яйца в условиях ограниченного пространства. Необходимым условием для этого была сильная подвижность брюшка и, следовательно, наличие совершенного брюшного сочленения. Тенденция к увеличению подвижности брюшка свойственна всем высшим перепончатокрылым, равно как и близким к ним цефоидам, причем большинство представителей подотряда достигло значительных успехов в этом направлении. Наиболее совершенный механизм сочленения, характерный для веспоморф, свойствен и ихневмономорфам, и не исключено, что он был приобретен еще их общим предком. Однако предположение о близком родстве двух инфраотрядов пока остается недостаточно обоснованной гипотезой.

В инфраотряде Ichneumonomorpha наиболее примитивную, предковую группу представляет надсемейство Ichneumonoidea. Появление его в юре палеонтологически пока еще не подтверждено, но на это указывает существование юрских Proctotrupoidea, которые, вероятно, были прямыми потомками архаичных ихневмоноидов.

Многие признаки, характеризующие проктотрупоидов и их потомков (Diarctioidea, Cynipoidea и Chalcidoidea), обнаруживают причинную связь с малыми размерами тела. Вероятно, вся эта группа, условно именуемая Microhymenoptera, происходит от каких-то мелких (длиной вряд ли более 5—7 мм) примитивных ихневмоноидов. Помимо ряда морфологических особенностей, большинству микрогименоптер (кроме части хальцид) свойственно эндопаразитическое развитие.

Впрочем, эндопаразитизм очень характерен и для многих ихневмоноидов, особенно для той их группы, которая также отличается в среднем более мелкими размерами (*Braconidae*).

Ихневмоноиды и прототрупоиды, как уже отмечалось, должны были возникнуть в юрское время. Диаприиды появились не позже, чем в раннем, орехотворки (*Cynipoidea*) и хальциды — в позднем мелу.

Все юрские веспоморфы относятся к наиболее примитивному надсемейству *Bethylomorphoidea*, которое едва ли обладало большинством характерных признаков жалоносных перепончатокрылых (*Aculeata*). Последние включают всех веспоморф, кроме бетилонимоидов, и характеризуются прежде всего строением яйцеклада, превращенного в жало. В раннемеловое время появляются разнообразные жалоносные, как примитивные (*Baissodidae*), так и более продвинутые — близкие к байсодидам надсемейства *Pompiloidea* и *Sphecoidea*, предположительно более далекие *Scolioidea* и *Vespoidea* и сильно обособленные *Chrysidioidea* (= *Bethylidea*). Муравьи (*Formicoidea*), вероятно, появились только в позднем мелу.

В фаунистическом аспекте история перепончатокрылых может быть разбита на несколько этапов. Начальный этап занял вторую половину триаса и характеризовался присутствием единственного семейства *Xyelidae*, с доминированием архаичного подсемейства *Archexyelinae*. Фауна была, по-видимому, однообразной на огромных пространствах (от Ангариды до Австралии).

Юру можно охарактеризовать как этап становления (начало) и сравнительно стабильного существования (конец периода) собственно мезозойской фауны перепончатокрылых. Соотношение между двумя частями этого этапа неясно; возможно, что становление фауны заняло сравнительно немного времени. Таксономически юрские фауны сильно отличаются от последующих, но тесно связаны с ними филогенетической преемственностью. Таксономическое разнообразие юрских локальных фаун уже сравнимо с современными, но экологический спектр в юре сравнительно беден, доминировали скрытоживущие растительноядные формы и эктопаразиты. Юрские перепончатокрылые известны только из Евразии, и фауны их на этой территории дифференцированы экологически (на западе доминируют ксилобионты, на востоке их почти нет).

Раннемеловой этап можно считать переходным между юрским, типичным для мезозоя (и мезофита), и кайнофитным (поздний мел и кайнозой) этапами. Состав фауны в это время, по-видимому, быстро изменялся, появлялись группы, характерные для позднего мела. "Тупиковые", быстро вымирающие группы в это время, как и в юре, были немногочисленны. Экологический спектр отряда расширился за счет филлофагов, эндопаразитов (включая яйцеедов) и ос. Важным событием этого времени было появление перепончатокрылых, связанных с покрытосеменными растениями. Экологическая дифференциация западных и восточных фаун (точнее, по-видимому, западных и южных, с одной стороны, северо-восточных — с другой) сохранялась по крайней мере в неокоме (первые века раннемеловой эпохи).

В конце эпохи, в аптский и (или) альбский века происходит "меловая биоцено-тическая революция" — смена мезозойских биоценозов биоценозами с доминированием покрытосеменных. В это время вымерли многие группы перепончатокрылых, но некоторые из них, в том числе юрские реликты, на короткое время значительно увеличили свою численность.

Приблизительно в середине мелового периода возникла фауна, в основном типичная для кайнозоя (начался кайнофитный этап эволюции). Появилось много групп, играющих важную роль и в более поздних биоценозах, включая и современные. В экологическом плане наиболее важно появление общественных перепончатокрылых — муравьев. Интересно, что одновременно возникли и другие социальные насекомые — термиты. Пути становления социальности муравьев сильно отличаются от таковых не только термитов, но и других перепончатокрылых.

Кайнофитный этап допускает подразделение его на несколько этапов низшего ранга. В течение начального (позднемелового) периода почти завершилось вымирание таксонов в ранге семейства (в том числе и таких, которые возникли после, либо в ходе "меловой революции") и повысилось разнообразие фауны. Для позд-

немеловых фаун характерны также непрерывные смены доминантов и особенно субдоминантов в последовательных фаунистических комплексах (по существу, это был этап непрерывных изменений). Второй, раннепалеогеновый период, захватывающий палеоцен и большую часть эоцена, отличается относительно низкой численностью сцелионид, серфитид и муравьев; в эоцене имели место последние случаи вымирания семейств. Позднепалеогеновый период (с позднего эоцена приблизительно до границы олигоцена и миоцена) характеризовался обилием муравьев, в частности Formicidae и Dolichoderinae, и появлением общественных пчел. В неогене (миоцен-плиоцен) место Dolichoderinae заняли Murgicinae, стали многочисленными ранее весьма редкие одиночные пчелы и паразиты высших (мускоидных) мух и галлиц.

Географическая дифференциация фаун была заметной еще в позднем мелу, одновременно с существованием широко распространенной довольно однородной фауны Сибири и Канады. В кайнозое наличие такой дифференциации несомненно, но зоогеографический анализ кайнозойских перепончатокрылых выходит за пределы возможностей автора этой работы.

Характерной общей чертой эволюции перепончатокрылых является ее преемственность, высокая скорость и неравномерность, а также чувствительность к изменениям среды обитания, что делает этих насекомых перспективными индикаторами возраста и эколого-географических условий.

- Алиев О.Б.** Новые данные о возрасте копалоносной свиты на Малом Кавказе. — Изв. АзССР. Науки о земле, 1977, № 1, с. 3—10.
- Беккер-Мигдисова Е.Э.** Связь филогении Psyllomorpha с пищевой адаптацией на растениях-хозяевах. — В кн.: Сессия, посвященная 100-летию со дня рождения акад. А.А. Борисяка, 1972, М., с. 3—4.
- Белизин В.И.** Новые Figitidae (Hymenoptera, Cynipoidea) фауны СССР. — Энтомолог. обзор., 1961, т. 40, № 1, с. 153—164.
- Беннисон Дж., Райт А.** Геологическая история Британских островов. М.: Мир, 1972, 319 с.
- Бочарова-Месснер О.М.** Закономерности онтогенеза птероторакса у полинеоптера в связи с проблемой происхождения и эволюции летательного аппарата насекомых. — В кн.: Вопросы функциональной морфологии и эмбриологии насекомых. М.: Наука, 1968, с. 3—26.
- Вахрамеев В.А.** Покрытосеменные и граница нижнего и верхнего мела. — В кн.: Палинология мезофита. М.: Наука, 1973, с. 131—135.
- Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В.** Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и палеогеография этого времени. М.: Наука, 1970. 426 с.
- Викторов Г.А.** О происхождении паразитизма наездников (Hymenoptera, Apocrita). — Труды Ин-та морфол. животных АН СССР, 1959, вып. 27, с. 261—273.
- Викторье Г.А.** Экология паразитов-энтомофагов. М.: Наука, 1976. 152 с.
- Вишнякова В.Н.** Мезозойские тараканы с наружным яйцекладом и особенности их размножения (Blattodea). — В кн.: Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968, с. 55—86.
- Вишнякова В.Н.** О реликтовых сеноедах (Insecta, Psocoptera) мезозойской фауны. — Палеонтол. журн., 1976, № 2, с. 76—84.
- Вялов О.С., Сукачева И.Д.** Ископаемые домики личинок ручейников (Insecta, Trichoptera) и их значение для стратиграфии. — В кн.: Палеонтология и стратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976, с. 169—232.
- Гершензон С.М.** Генетический полиморфизм в популяциях: животных и его эволюционное значение. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 5, с. 678—684.
- Гринфельд Э.К.** Происхождение антофилии у насекомых. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 186 с.
- Длусский Г.М.** Семейство Formicidae Latreille, 1802. — В кн.: Расницын А.П. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975, с. 114—122.
- Добрускина И.А.** Возраст мадыгенской свиты в связи с границей перми и триаса в Средней Азии. — Сов. геология, 1970, № 12, с. 16—28.
- Добрускина И.А.** Триасовые лепидофиты. — Палеонтол. журн., 1974, № 3, с. 111—124.
- Емельянов А.Ф.** Гомология крыловых структур у цикадовых и примитивных Polyneoptera. — В кн.: Труды Всесоюз. энтомолог. о-ва, 1977, т. 58, с. 3—48.
- Жерихин В.В.** Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и холицеровые). М.: Наука, 1978. 200 с.
- Жерихин В.В., Сукачева И.Д.** О меловых насекомоядных "янтарях" (ретинитах) Севера Сибири. — В кн.: Чтения памяти Холодковского, 1971. Л.: Наука, 1973, с. 3—48.
- Залесский Ю.М.** О представителе нового отряда насекомых, обладающих элитрами. — Докл. АН СССР, 1948, т. 59, № 2, с. 317—320.
- Историческое развитие класса насекомых. М.: Наука, 1980.
- Ковалев В.Г.** Новый род мух семейства Empididae из позднемеловых смол Таймыра. — Палеонтол. журн., 1978, № 3, с. 72—78.
- Козлов М.А.** Основные направления эволюции проктотрупоидных наездников (Hymenoptera, Proctotrupoidea). — В кн.: Чтения памяти Н.А. Холодковского, 1967. Л.: Наука, 1968, с. 63—71.
- Козлов М.А.** Морфо-типическая специализация наездников (Hymenoptera, Parasitica) к хозяевам. — Энтомолог. обзор., 1970, т. 49, № 2, с. 286—291.
- Козлов М.А.** Основные типы специализации наездников (Hymenoptera, Parasitica) к хозяевам. — В кн.: Хозяино-паразитные отношения у насекомых. Л.: Наука, 1972, с. 5—17.
- Козлов М.А.** Проктотрупоидные наездники (Hymenoptera, Proctotrupoidea) и близкие к ним группы из верхнемелового таймырского янтара. — В кн. Отчетная научная сессия по итогам работ 1972 г.: Тезисы докл. Зоол. ин-та АН СССР. Л.: Наука, 1973, с. 13—14.
- Козлов М.А.** Раннемеловой представитель наездников сем. Peleciniidae (Hymenoptera, Pelecinoidea). — Палеонтол. журн., 1974, № 1, 144—146.

- Козлов М.А.* Семейство *Stygmaephronidae* Kozlov, fam. nov. Семейство *Trupochalcididae* Kozlov, fam. nov. — В кн.: Расницын А.П. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975, с. 75—83.
- Козлов М.А., Расницын А.П.* Об объеме семейства *Serphitidae* (Hymenoptera, Proctotrupoidea). — Энтомолог. обозр., 1979; т. 58, вып. 2, с. 402—416.
- Корчагин В.П.* Мезозой Кемпендйской впадины. — В кн.: Материалы по региональной геологии Сибирской платформы и ее складчатого обрамления. М.: Недра, 1972, с. 119—139.
- Кочетова Н.И.* Развитие *Asolcus semistriatus* Nees (Hymenoptera, Scelionidae) — яйцеда вредной черепашки и других клопов-щитников (Hemiptera, Pentatomoidea). — Зоол. журн. 1966, т. 45, вып. 4, с. 558—567.
- Красилов В.А.* Предки покрытосеменных. Проблемы эволюции, 1975, т. 4, Новосибирск: Наука, с. 76—106.
- Мазохин-Поршняков Г.А.* Информационная организация и механизмы поведения у насекомых. — Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 1, с. 48—60.
- Малышев С.И.* Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.: Сов. наука, 1959. 292 с.
- Малышев С.И.* Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.; Л.: Наука, 1966. 329 с.
- Мартынов А.В.* О новых ископаемых насекомых Тихих гор. Отдел Neoptera (без Miomoptera). — Труды Геол. музея АН СССР, 1930, т. 8, с. 149—212.
- Мартынов А.В.* Лiasовые насекомые Шураба и Кизил-Кии. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1937а, т. 7, вып. 1. 232 с.
- Мартынов А.В.* Крылья термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых. — В кн.: Академику Насонову. М.: Изд-во АН СССР, 1937б, с. 83—150.
- Мартынов А.В.* Очерки геологической истории и филогении отрядов насекомых (Pterygota). Ч. 1. Palaeoptera и Neoptera — Polyneoptera. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1938, т. 7, вып. 4. 150 с.
- Мартынов А.В.* Пермские ископаемые насекомые Чекарды. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1940, т. 11, вып. 1, с. 5—62.
- Мартынова Е.Ф.* О строении гусениц *Micropteryx* (Lepidoptera). — Энтомолог. обозр., 1950, т. 31, № 1—2, с. 142—150.
- Мартынова О.М.* Пермские сетчатокрылые СССР. — Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 1952, т. 40, с. 197—237.
- Мартынова О.М.* Филогенетические взаимоотношения насекомых мекоптероидного комплекса. — Труды Ин-та морфол. животных АН СССР, 1959, вып. 27, с. 221—229.
- Махотин А.* Морфологическое значение придатков IX абдоминального сегмента самцов *Odonata*. — Зоол. журн., 1934, т. 13, вып. 4, с. 639—663.
- Никольская М.Н.* Хальциды фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 576 с.
- Панфилов Д.В.* Насекомые в тропических лесах Южного Китая. М.: Изд-во МГУ, 1961. 148 с.
- Панфилов Д.В.* Эколого-ландшафтная характеристика юрской фауны насекомых Каратау. — В кн.: Юрские насекомые Каратау. М.: Наука, 1968, с. 7—22.
- Пономаренко А.Г.* Историческое развитие жесткокрылых архостемат. М.: Наука, 1969. 240.
- Пономаренко А.Г.* О номенклатуре жилкования крыльев жуков (Coleoptera). — Энтомолог. обозр., 1972, т. 51, № 4, с. 768—775.
- Пономаренко А.Г.* Палеозойские представители вислоккрылых (Insecta, Megaloptera). — Палеонтол. журн., 1977а, № 1, с. 78—86.
- Пономаренко А.Г.* Состав и экологическая характеристика мезозойских жесткокрылых. — В кн.: Мезозойские жесткокрылые. М.: Наука, 1977б, с. 8—16.
- Пономаренко А.Г., Расницын А.П.* О фенетической и филогенетической системах. — Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 1, с. 5—14.
- Пономаренко А.Г., Расницын А.П.* Новые мезозойские и кайнозойские Protomesoptera. — Палеонтол. журн., 1974, № 4, с. 59—73.
- Пономаренко Н.Г.* Особенности личиночного развития перепончатокрылых сем. Dryinidae (Hymenoptera). — Энтомолог. обозр., 1975а, т. 54, № 3, с. 534—540.
- Пономаренко Н.Г.* Семейство Dryinidae Hal'iday, 1833. — В кн.: Расницын А.П. Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975б, с. 104—105.
- Пономаренко Н.Г.* Новый род перепончатокрылых из балтийского янтаря. — Палеонтол. журн., 1975в, № 1, с. 126—128.
- Прингл, Дж.* Полет насекомых. М.: ИЛ, 1963. 180 с.
- Разумовский С.М.* О происхождении и возрасте тропических и лавролистных флор. — Бюл. ГБС, 1971, вып. 82, с. 43—51.
- Разумовский С.М., Лабунцова М.А.* Географическое распространение. — В кн.: Тропические и субтропические растения. Фонды Главного Ботанического сада АН СССР (Marattiaceae-Marantaceae). М.: Наука, 1969, с. 14—21.
- Разумовский С.М., Лабунцова М.А.* Географическое распространение. — В кн.: Тропические и субтропические растения. Фонды Главного Ботанического сада АН СССР (Orchidaceae-Begoniaceae). М.: Наука, 1974, с. 203.
- Расницын А.П.* Позднеюрские перепончатокрылые Каратау. — Палеонтол. журн., 1963, № 1, с. 86—99.
- Расницын А.П.* Новые триасовые перепончатокрылые Средней Азии. — Палеонтол. журн., 1964, № 1, с. 88—96.

- Расницын А.П.* Некоторые аспекты взаимоотношений процессов морфогенеза и роста в эволюции онтогенеза насекомых. — *Энтомолог. обзор.*, 1965а, т. 44, № 3, с. 476—485.
- Расницын А.П.* К познанию биологии, системы и филогенеза пилильщиков подсемейства *Xyelinae* (Нум., Xyelidae). — *Polskie Pismo Entomol.*, 1965б, т. 35, N 2, S. 483—519.
- Расницын А.П.* К эволюции функции яйцеклада в связи с происхождением паразитизма у перепончатокрылых. — *Энтомолог. обзор.*, 1968а, т. 47, № 1, с. 61—70.
- Расницын А.П.* Новые мезозойские пилильщики. — В кн.: *Юрские насекомые Каратау*. М.: Наука, 1968б, с. 190—236.
- Расницын А.П.* Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых. М.: Наука, 1969. 196 с.
- Расницын А.П.* К вопросу о причинах морфофункционального прогресса. — *Журн. общ. биол.*, 1971а, т. 32, № 5, с. 549—555.
- Расницын А.П.* О несводимости макроэволюционных процессов к микроэволюции. — В кн.: *Философские вопросы эволюционной теории (материалы к симпозиуму)*, ч. II. М.: Наука, 1971б, с. 171—178.
- Расницын А.П.* Эволюция перепончатокрылых насекомых семейства *Xyelidae*. — В кн.: *Современные проблемы палеонтологии*. М.: Наука, 1971в, с. 187—196.
- Расницын А.П.* Перепончатокрылые насекомые *Præaulacidae* из поздней юры Каратау. — *Палеонтол. журн.* 1972а, № 1, с. 70—87.
- Расницын А.П.* О таксономическом анализе и некоторых других таксономических методах. — *Журн. общ. биол.*, 1972б, т. 33, № 1, с. 60—76.
- Расницын А.П.* *Præaulacipus parvus* A. Rasp., *nom. nov.* (Insecta, Hymenoptera). — *Палеонтол. журн.*, 1973, № 1, с. 122.
- Расницын А.П.* Высшие перепончатокрылые мезозоя. М.: Наука, 1975а. 136 с.
- Расницын А.П.* Ранняя эволюция высших перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera Aprocrita). — *Зоол. журн.*, 1975б, т. 54, вып. 6, с. 848—860.
- Расницын А.П.* О ранней эволюции насекомых и происхождении Pterygota. — *Журн. общ. биол.*, 1976, т. 37, № 4, с. 543—555.
- Расницын А.П.* Новые палеозойские и мезозойские насекомые. — *Палеонтол. журн.* 1977а, № 1, с. 64—77.
- Расницын А.П.* Новые перепончатокрылые из юры и мела Азии. — *Палеонтол. журн.*, 1977б, № 3, с. 98—108.
- Расницын А.П.* Новое подсемейство сколий (Hymenoptera, Scoliidae, Proscollinae). — *Зоол. журн.*, 1977в, т. 56, вып. 4, с. 522—529.
- Расницын А.П.* Новое семейство пилильщиков из балтийского янтаря (Hymenoptera, Tenthredinoidea, Electrotomidae). — *Зоол. журн.*, 1977г, т. 56, вып. 9, с. 1304—1308.
- Родендорф Б.Б.* и др. Основы палеонтологии. Членистоногие: Трахейные и хелицеровые. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 560 с.
- Родендорф Б.Б.* Направления филогенетического развития крылатых насекомых (Insecta, Pterygota). — *Журн. общ. биол.*, 1968, т. 29, № 1, с. 57—67.
- Родендорф Б.Б.* О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии. — *Палеонтол. журн.*, 1977, № 2, с. 14—22.
- Родендорф Б.Б., Жерихин В.В.* Палеонтология и охрана природы. — *Природа*, 1974, № 5, с. 82—91.
- Рождественский А.К.* История динозавровых фаун Азии и других материков и вопросы палеогеографии. — В кн.: *Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии*. М.: Наука, 1974, с. 107—131.
- Серебровский А.С.* Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 168 с.
- Симпсон Дж.* Темпы и формы эволюции. М.: ИЛ, 1948. 358 с.
- Синицын В.М.* Древние климаты Евразии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. Ч. 2. Мезозой. 168 с.
- Синиченкова Н.Д.* Новое семейство палеодиктиоптер из карбона Сибири (*Palaeodictyoptera*, *Tchirkovaeidae* *fam. nov.*). — *Палеонтол. журн.*, 1979, № 2, с. 74—89.
- Сукачева И.Д.* Новые мезозойские ручейники Забайкалья. — *Палеонтол. журн.*, 1968, № 2, с. 59—75.
- Сукачева И.Д.* Новые ручейники (Trichoptera) из мезозоя Средней Азии. — *Палеонтол. журн.*, 1973, № 3, с. 100—107.
- Сукачева И.Д.* Ручейники подотряда *Permotrichoptera*. — *Палеонтол. журн.*, 1976, № 2, с. 94—105.
- Тахтаджян А.Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. М.: Наука, 1970. 145 с.
- Теленга Н.А.* Происхождение паразитизма у насекомых-наездников и формирование их фауны в СССР. Киев: Изд-во АН УССР, 1952. 140 с.
- Тинберген Н.* Поведение животных М.: Мир, 1969. 191 с.
- Тихомирова А.Л.* Изменение уровня дифференцировки свободных стадий жесткокрылых как механизм эволюционных преобразований. — *Журн. общ. биол.*, 1976, т. 37, № 4, с. 584—599.
- Тобиас В.И.* Вопросы классификации и филогении сем. *Vraconidae* (Hymenoptera). — В кн.: *Чтения памяти Н.А. Холодковского*, 1967. Л.: Наука, 1968, с. 3—43.
- Тобиас В.И.* Поведение паразитических и жалоносных перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera, Aprocrita). — В кн.: *Поведение насекомых как основа для разработки мер борьбы с вредителями сельского и лесного хозяйства*. Киев: Наукова думка, 1975а, с. 162—170.

- Тобиас В.И.* Размеры тела наездников браконид (Hymenoptera-Braconidae) и их эволюция. — *Энтомолог. обозр.*, 1975б, т. 54, № 1, с. 137—150.
- Тобиас В.И.* Жилкование крыльев браконид (Hymenoptera, Braconidae), его таксономическое значение и эволюция. — *Труды Всесоюз. энтомолог. о-ва*, 1977, т. 58, с. 119—144.
- Хайнд Р.* Поведение животных. М.: Мир, 1975, 856 с.
- Хайнрих Г.* Восточноазиатские Ichneumoninae (Hymenoptera). Л.: Наука, 1978, с. 1—80.
- Чернов Ю.И. Руденская Л.В.* Комплекс беспозвоночных — обитателей травостоя как ярус животного населения. — *Зоол. журн.*, 1975, т. 54, вып. 6, с. 884—894.
- Шаров А.Г.* Триасовые *Thysanura* из Приуралья. — *Докл. АН СССР*, 1948, т. 61, № 3, с. 517—519.
- Шаров А.Г.* Нимфы миомоптер (Miomoptera) из пермских отложений Кузнецкого бассейна. — *Докл. АН СССР*, 1957, т. 112, № 6, с. 1106—1108.
- Шаров А.Г.* Отряд Ресортера. Веснянки. — В кн.: Родендорф Б.Б., Беккер-Мигдисова Е.Э., Мартынова О.М., Шаров А.Г. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. М.: Наука, 1961, с. 225—234.
- Шаров А.Г.* О положении отрядов Glosselytrodea и Caloneurodea в системе насекомых. — *Палеонтолог. журн.*, 1966б, № 3, с. 84—93.
- Шаров А.Г.* Филогения ортоптероидных насекомых. М.: Наука, 1968, 218 с.
- Шаров А.Г.* Мофологические особенности и образ жизни палеодиктиоптер. В кн.: Чтения памяти Н.А. Холодковского, 1971. Л.: Наука, 1973, с. 49—63.
- Шоен Р.* Поведение животных. М.: Мир, 1972, 488 с.
- Adams Ph. A.* The relationship of the Protoperlaria and the Endopterygota. — *Psyche*, 1958, vol. 65, N 4, p. 115—127.
- Achterberg C. van.* A preliminary key to the subfamilies of the Braconidae (Hymenoptera). — *Tijdschr. entomol.*, 1976а, Deel 119, S. 33—78.
- Achterberg C. van.* Hybrizontinae or Hybrizontidae? (Hymenoptera, Ichneumonoidea). — *Entomol. Ber.*, 1976b, Deel 36, N 4, S. 61—64.
- Ando H.* A comparative study on the development of ornatidia in Odonata. — *Sci. Rept Tokyo Kyoi-ku Daigaku, Sect. B*, 1957, vol. 8, N 128, p. 174—216.
- Ando H., Okada M.* Embryology of the butterburstem sawfly *Aglaostigma occipitosa* (Malaise) as studied by external observation. — *Acta hymenopterol.*, 1958, vol. 1, p. 55—62.
- Aoki Sh.* *Colophina clematis* (Homoptera, Pemphigidae) an aphid species with "soldiers". *Kontyû*, 1977а, vol. 45, N 2, p. 276—282.
- Aoki Sh.* A new species of *Colophina* (Homoptera, Aphidoidea) with Soldiers. *Kontyû*, 1977b, vol. 45, N 3, p. 333—337.
- Baerends G.P.* Fortpflanzungsverhalten und Orientierung der Grabwespe *Ammophila campestris* Jur. — *Tijdschr. entomol.*, 1941, Deel 84, S. 68—275.
- Benson R.B.* On the classification of sawflies (Hymen., Symphyta). — *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 1938, vol. 87, pt 15, p. 353—384.
- Benson R.B.* Classification of the Pamphiliidae. — *Proc. Roy. Entomol. Soc. London, Ser. B*, 1945, vol. 14, pt 3/4, p. 25—33.
- Benson R.B.* An Introduction to the Natural History of British Sawflies (Hymenoptera Symphyta). — *Trans. Soc. Brit. Entomol.*, 1950, vol. 10, pt 2, p. 45—142.
- Benson R.B.* Handbook for the identification of British insects. London, 1951, vol. 6, pt 2а, p. 1—50.
- Benson R.B.* Handbook for the identification of British insects. London, 1952, vol. 6, pt 2b, p. 51—138.
- Benson R.B.* Handbook for the identification of British insects. London, 1958, vol. 6, pt 2c, p. 139—252.
- Benson R.B.* Hostplant relationship as a taxonomic character in sawflies (Hymenoptera Symphyta). — In: *Proc. XII Intern. Congr. Entomol. London*, 1964, p. 100—101.
- Bequaert G. C., Carpenter F.M.* The antiquity of social insects. — *Psyche*, 1941, vol. 48, N 1, p. 50—55.
- Bischoff H.* Biologie der Hymenopteren. Berlin, 1927, S. 1—600.
- Bohart R.M., Menke A.S.* Sphecid wasps of the world. A generic revision. Berkeley; Los Angeles; London: Univ. Calif. Press, 1976, p. 1—696.
- Bohart R.M., Shuster R.O.* A host record for *Fedtschenkia* (Hymenoptera Sapygidae). — *Pan-Pacif. Entomol.*, 1972, vol. 48, N 2, p. 149.
- Börner C.* Stammesgeschichte der Hautflügler. — *Biol. Zbl.*, 1919, Bd. 39, N 4, S. 145—186.
- Borror D.J., DeLong D.M., Triplehorn Ch.A.* An introduction to the study of insects. Holt, Rinehart and Winston, 1976.
- Bradley J. Ch.* The phylogeny of the Hymenoptera. — In: *Proc. X Intern. Congr. Entomol.*, 1956, vol. 1, p. 265—269.
- Brenner P., Geldmacher W., Schroeder P.* Ostrakoden und Alter der Plattenkalke von Rubies (Sierra de Montsec. Prov. Lérida, NO—Spanien). — *Neues Jahrb. Geol., Paläontol. Monatsh.*, 1974, N 9, S. 513—524.
- Bridwell J.C.* Biological notes on *Ampulicomorpha confusa* Ashmead and its fulgoroid host. — *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 1958, vol. 60, N 1, p. 23—26.
- Britton E.B.* Coleoptera. — In: *The insects of Australia*. Melbourne Univ. Press, 1970, p. 495—621.
- Brothers D.J.* Phylogeny and classification of the aculeate Hymenoptera, with special reference to Mutillidae. — *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 1975, vol. 50, N 11, p. 483—648.

- Brothers D.J.* Modifications of metapostnotum and origin of the "propodeal triangle" in Hymenoptera Aculeata. — *Syst. Entomol.*, 1976, vol. 1, p. 177–182.
- Brown R.W.* The comb of a wasp nest from the Upper Cretaceous of Utah. — *Amer. J. Sci.*, 1941a, vol. 239, N 1, p. 54–56.
- Brown R.W.* Concerning the antiquity of social insects. — *Psyche*, 1941b, vol. 48, p. 105–110.
- Brown W.L., Jr.* Remarks on the internal phylogeny and subfamily classification of the family Formicidae. — *Insect. soc.*, 1954, t. 1, p. 21–31.
- Brown W.L., Jr.* Contributions toward a reclassification of the Formicidae. III. Tribe Amblyoponini (Hymenoptera). — *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 1960, vol. 122, p. 145–230.
- Brown W.L., Jr.* A comparison of the Hylean and Congo–West African rain forest ant faunas. — In: *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: a comparative review*. Washington, 1973, p. 161–185.
- Brown W.L., Jr., Gotwald W.H., Lévioux J.* A new genus of Ponerine ant from West Africa (Hym.: Formicidae) with ecological notes. — *Psyche*, 1970, vol. 77, N 3, p. 259–272.
- Brues C.T.* The parasitic Hymenoptera of the Tertiary of Florissant, Colorado. — *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 1910, vol. 54, p. 1–125.
- Brues C.T.* On the Hymenopterous genus *Harpagocryptus* and its allies. — *Psyche*, 1922, vol. 29, p. 101–109.
- Brues C.T.* The parasitic Hymenoptera of the Baltic amber. — *Bernstein Forschungen*, 1933a, H. 3, S. 4–187.
- Brues C.T.* Progressive change in the insect population of forest since the early Tertiary. — *Amer. Natur.*, 1933b, vol. 67, p. 385–406.
- Brues C.T.* Superfamilies Ichneumonoidea, Serphoidea and Chalcidoidea. — In: *Insects and arachnids from Canadian Amber*. Univ. Toronto Stud., Geol. Ser., 1937, N 40, p. 27–44.
- Burke H.E.* *Orussus* is parasitic. — *Proc. Entomol. Soc. Washington*, 1917, vol. 19, p. 87–89.
- Čapek M.* The classification of Braconidae (Hym.) in relation to host specificity. — In: *Proc. XII Intern. Congr. Entomol.* London, 1965, p. 98–99.
- Čapek M.* An attempt at a natural classification of the family Braconidae based on various unconventional characters. — *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 1969, vol. 71, N 3, p. 304–312.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt. 1. Introduction and the order Mecoptera. — *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, 1930, vol. 70, N 2, p. 62–101.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt 6. Delopteridae, Protelytroptera, Plecoptera and a new collection of Protodonata, Odonata, Megasecoptera, Homoptera and Psocoptera. — *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.*, 1933, vol. 68, N 2, p. 411–503.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt 7. The Order Protoperlaria. — *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.*, 1935, vol. 70, N 4, p. 103–146.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt 8. Additional Megasecoptera, Protodonata, Odonata, Homoptera, Psocoptera, Protelytroptera, Plecoptera, and Protoperlaria. — *Proc. Amer. Acad. Arts and Sci.*, 1939, vol. 73, N 3, p. 29–70.
- Carpenter F.M.* Studies on North American Carboniferous insects. 4. The genera *Metropator*, *Eubleptus*, *Hapaloptera* and *Hadentomum*. — *Psyche*, 1965, vol. 72, N 2, p. 175–190.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt 11. The Orders Protorthoptera and Orthoptera. — *Psyche*, 1966, vol. 73, N 1, p. 46–88.
- Carpenter F.M.* Studies on North American Carboniferous insects. 5. Palaeodictyoptera and Megasecoptera from Illinois and Tennessee, with a discussion on the order Sypharopteroidea. — *Psyche*, 1967a, vol. 74, N 1, p. 58–84.
- Carpenter F.M.* The structure and relationship of Stephanomioptera Guthörl (Miomoptera – Palaeomanteidae). — *Psyche*, 1976b, vol. 74, N 3, p. 224–227.
- Carpenter F.M.* The Lower Permian insects of Kansas. Pt 12. Protorthoptera (continued), Neuroptera, additional Palaeodictyoptera, and families of uncertain position. — *Psyche*, 1976, vol. 83, N 3/4, p. 336–378.
- Carpenter F.M., Richardson E.S., Jr.* Additional insects in Pennsylvanian concretions from Illinois. — *Psyche*, 1971, vol. 78, N 4, p. 267–295.
- Chen S.H.* Evolution of the insect larva. — *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 1946, vol. 97, pt 7, p. 381–404.
- Clausen C.P.* Entomophagous insects. N.Y., 1962, p. 1–688.
- Cockerell T.D.A.* Fossil insects. — *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 1917a, vol. 10, p. 1–22.
- Cockerell T.D.A.* Arthropoda in Burmese Amber. — *Psyche*, 1917b, vol. 24, p. 40–45.
- Cockerell T.D.A.* Arthropods in Burmese Amber. — *Amer. J. Sci.*, 1917c, vol. 44, p. 360–368.
- Cockerell T.D.A.* Fossil Arthropods in the British Museum IV. — *Ann. Mag. Natur. Hist.*, Ser. 9, 1920, vol. 6, p. 211–214.
- Cockerell T.D.A.* Fossil Arthropods in the British Museum VII. — *Ann. Mag. Nat. Hist.*, Ser. 9, 1921, vol. 8, p. 541–545.
- Cockerell T.D.A.* Fossils in Burmese amber. — *Nature*, 1922, vol. 109, p. 713–714.
- Crampton C.C.* The interrelationships and lines of descent of living insects. — *Psyche*, 1938, vol. 45, p. 165–181.
- Crozier R.H.* Evolutionary genetics of the Hymenoptera. — *Ann. Rev. Entomol.*, 1977, vol. 22, p. 263–288.

- Day M.C. A new genus of Plumariidae from Southern Africa, with notes on Scolebythidae (Hymenoptera: Chrysoidea). — Cimbebasia. Ser. A, 1977, vol. 4, N 10, p. 171—177.
- Debauche H.R. Étude sur les Mymarommidae et les Mymaridae de la Belgique (Hymenoptera Chalcidoidea). — Mém. Mus. roy. hist. nat. belg., 1948, t. 108, p. 1—248.
- Dilcher D.L. A palaeoclimatic interpretation of the Eocene Floras of Southeastern North America. — In: Vegetation and vegetational history of Northern Latin America. Amsterdam; London; New York: Elsevier Sci. Publ. Co., 1973, p. 35—59.
- Doutt R.L. The Fossil Mymaridae (Hymenoptera: Chalcidoidea). — Pan-Pacif. Entomol., 1973, vol. 49, N 3, p. 221—228.
- Dowell R.V. Non-functional ovaries in Bathyplectes spp (Hymenoptera: Ichneumonidae), larval parasitoids of the alfalfa weevil (Coleoptera: Curculionidae). — J.N.Y. Entomol. Soc., 1976, vol. 84, N 4, p. 283—284.
- Doyle J.A. Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and its evolutionary significance. — J. Arnold Arboretum, 1969, vol. 50, N 1, p. 1—35.
- Durden Ch.J. Pennsylvanian correlation using blattoid insects. — Canad. J. Earth Sci., 1964, vol. 6, N 5, p. 1159—1177.
- Eichele G., Villiger W. Untersuchungen an den Stridulationsorganen der Florfliege, Chrysopa carnea (St.) (Neuroptera: Chrysopidae). — Intern. J. Insect. Morphol. Embryol., 1974, vol. 3, N 1, p. 41—46.
- Eisner T.A. A comparative morphological study of the proventriculus of ants. — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., 1957, vol. 116, p. 439—490.
- Evans H.E. Discovery of the female Plumarius (Hymenoptera, Plumariidae). — Psyche, 1966, vol. 73, N 4, p. 229—237.
- Evans H.E. Three new Cretaceous aculeate wasps (Hymenoptera). — Psyche, 1969, vol. 76, N 3, p. 251—261.
- Evans H.E. Revision of the Australian and New Guinean species of Epipompilus (Hymenoptera: Pompilidae). — Pacif. Insects, 1972, vol. 14, N 1, p. 101—131.
- Evans H.E. Cretaceous aculeate wasps from Taimyr, Siberia (Hymenoptera). — Psyche, 1973, vol. 80, N 3, p. 166—178.
- Evans H.E., West Eberhard M.J. The wasps. Ann Arbor: Univ. Michigan Press, 1970, p. 1—266.
- Fabre J.H. Souvenirs entomologiques. I—X. Paris, 1879—1907.
- Frenguelli J. Un nido de Esfegido del Cretaceo superior del Uruguay. — Notas Mus. La Plata, 1946, vol. 11, N 90, p. 259—267.
- Frisch K. von. Sprechende Tänze im Bienenvolk. München, 1955.
- Gersdorf E. Neues zur Ökologie des Oberpliozäns von Willershausen. — Beih. Ber. Naturhist. Ges. Hannover, 1968, H. 6, S. 83—94.
- Gilmour D. General anatomy and physiology. — In: The insects of Australia. Melbourne Univ. Press, 1970, p. 29—71.
- Gotwald W.H., Jr., Léviex J. Taxonomy and biology of a new West African ant belonging to the genus Amblyopone (Hymenoptera: Formicidae). — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1972, vol. 65, N 2, p. 383—396.
- Grassé P.P. Traité de zoologie. Paris, 1949—1951, t. 1—10.
- Guthörl P. Zur Arthropoden-Fauna des Karbons und Perm. 9. Palaeodictyoptera, Mixotermiotoidea, Miomoptera und Blattaria. Senkenbergiana, 1939, Bd. 21, N 5/6, S. 314—329.
- Handlirsch A. Revision of American Palaeozoic insects. — Proc. U.S. Nat. Mus., 1906, vol. 29, N 1441, p. 661—820.
- Handlirsch A. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 1906—1908, S. 1—1433.
- Haskins C.P., Haskins E.F. Notes on the method of colony foundation of the ponerine ant Amblyopone australis Erichson. — Amer. Midland Natur., 1951, vol. 45, N 2, p. 432—445.
- Haskins C.P., Haskins E.F. The pattern of colony foundation in the archaic ant Myrmecia regularis. — Insect. soc., 1955, t. 2, p. 115—126.
- Haskins C.P., Whelden R. Note on the exchange of ingluvial food in the genus Myrmecia. — Insect. soc., 1954, t. 1, p. 34—37.
- Hedicke H., Kerrich G.J. A revision of the family Licopteridae (Hym., Cynipoidea). — Trans. Roy. entomol. Soc. London, 1940, vol. 90, p. 177—225.
- Heinrich B. The foraging specializations of individual bumblebees. — Ecol. Monogr., 1976, vol. 46, N 2, p. 105—128.
- Hennig W. Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. — Beitr. Entomol., 1953, Bd. 3, Sonderheft.
- Hennig W. Phylogenetic systematics. — Ann. Rev. Entomol., 1965, vol. 10, p. 97—116.
- Hiura I., Miyatake Y. Mizunami amber and fossil insects. General remarks on Arthropoda. — Bull. Mizunami Fossil Mus., 1974, N 1, p. 385—391.
- Hlavac T.F. Merope tuber (Mecoptera): a wing-body interlocking mechanism. — Psyche, 1974, vol. 81, N 2, p. 303—306.
- Hong You-chong. Eine neue fossile Sinosiricidae (Hymenoptera: Siricoidea) in West-Weichang der Provinz Hebei. — Acta entomol. sinica, 1975, vol. 18, N 2, p. 235—241.
- Hughes N.F. Palaeobiology of angiosperm origins. Cambridge Univ. Press, 1976, p. 1—242.

- Jarzewowski E.A.* Report of Easter Field Meeting: the Lower Tertiaries of the Isle of Wight, 27–31 III. 1975. — Tertiary Res., 1976, vol. 1, N 1, p. 11–16.
- Jonescu M.A.* Fauna Republicii Populare Romine. Insecta. Acad. RPR, 1957, vol. IX, Fasc. II. Cynipinae, p. 1–248.
- Iwata K.* Evolution of instinct. Comparative ethology of Hymenoptera. New Delhi: Amer. Publ. Co., 1976, p. 1–535.
- Kelner-Pillault S.* L'ambre balte et sa faune entomologique avec description de deux Apoides nouveaux. — Ann. Soc. entomol. France, 1970, (N.S.), t. 6, N 1, p. 3–24.
- Kerr W.E., Maule V.* Geographical distribution of stingless bees and its implication (Hymenoptera: Apoidea). — J. New York Entomol. Soc., 1964, vol. 72, p. 2–18.
- Königsmann E.* Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 1. — Dtsch. Entomol. Z., N.F., 1976, Bd. 23, H. IV/V, S. 253–279.
- Königsmann E.* Das phylogenetische System der Hymenoptera. Teil 2. — Dtsch. Entomol. Z., N.F., 1977, Bd. 24, H. I/III, S. 1–40.
- Kristensen N.P.* The phylogeny of hexapod "orders". A critical review of recent accounts. — Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch., 1975, Bd. 13, H. 1, S. 1–44.
- Krombein K.V.* A generic review of the Amiseginae, a group of phasmatid egg parasites, and notes on the Adelphinae. — Trans. Amer. Entomol. Soc., 1957, vol. 82, p. 147–215.
- Krombein K.V.* Additions to the Amiseginae and Adelphinae (Hymenoptera, Chrysididae). — Trans. Amer. Entomol. Soc., 1960, vol. 86, p. 27–39.
- Kukalová J.* Paoliidae Handlirsch (Insecta-Protorthoptera) aus dem Oberschlesischen Steinkohlenbedecken. — Geologie, 1958a, Jahrg. 7, H. 7, S. 935–959.
- Kukalová J.* Permian insects of Moravia. Pt I. Miomoptera. — Sborn. geol. věd., 1963, ř. P., sv. 1, s. 1–27.
- Kukalová J.* Permian Protelytroptera, Coleoptera and Protorthoptera (Insecta) of Moravia. — Sborn. geol. věd., 1965, ř. P., sv. 6, s. 61–98.
- Kukalova-Peck J.* Unusual structures in the Palaeozoic insect Orders Megasecoptera and Palaeodictyoptera, with a description of a new family. — Psyche, 1972, vol. 79, N 3, p. 243–268.
- Kukalova-Peck J.* Pteralia of the Palaeozoic insect orders Palaeodictyoptera, Megasecoptera and Diaphanopteroidea (Palaeoptera). — Psyche, 1974, vol. 81, N 3/4, p. 416–430.
- Larsson S.G.* Reflections on the Baltic amber inclusions. — Entomol. Medd., 1965, Bd. 34, H. 2, S. 135–142.
- Larsson S.G.* Palaeobiology and mode of burial of the insects of the Lower Eocene Mo-clay of Denmark. — Bull. Geol. Soc. Denmark, 1975, vol. 24, p. 193–209.
- Laurentiaux D.* Protoblattiniella minutissima Meun., forme larvaire du type blattinopside (Insectes protorthopteres). — Bull. Soc. géol. France, 1959, 7e sér., t. 1, p. 767–770.
- Lin N., Michener Ch.D.* Evolution of sociality in insects. — Quart. Rev. Biol., 1972, vol. 47, N 2, p. 131–159.
- Lith J.P. van.* On the biology of *Chelostoma florissomne* (L.) and its parasite *Sapyga clavicornis* (L.). — Tijdschr. entomol., 1957, Deel 100, S. 115–123.
- Maa T.C., Joshimoto C.M.* Loboscelidiidae, a new family of Hymenoptera. — Pacif. Insects, 1961, vol. 3, N 4, p. 523–548.
- Martynov (Мартынов А.В.)* Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution. — Ztschr. Morphol. Ökol., Tiere, 1925, Bd. 4, S. 465–501.
- Martynov (Мартынов А.В.)* Permian fossil Insects of North-East Europe. — В кн.: Труды Геол. музея АН СССР, 1928, т. 4, с. 1–118.
- Masner L.* First preliminary report on the occurrence of genera of the group Proctotrupeoidea (Hym.) in Č.S.R. (First part — Family Scelionidae). — Acta faun. entomol. Mus. nat. Pragae, 1956, vol. 1, p. 99–126.
- Masner L.* The geographic distribution of recent and fossil Ambositrinae (Hymenoptera: Proctotrupeoidea: Diapriidae). — Tagungsber. Dtsch. Akad. Landwirtschaftswiss. Berlin, 1969, N 80/1, S. 105–109.
- Masner L., Dessart P.* La reclassification des categories taxonomiques superieures des Ceraphronoidea (Hymenoptera). — Bull. Inst. roy. sci. natur. belg., 1967, t. 43, N 22, p. 1–33.
- Matthews R.W.* *Microstigmus comes*: sociality in a sphecid wasp. — Science, 1968, vol. 160, N 3829, p. 787–788.
- McAlpine J.F., Martin J.E.H.* Canadian Amber—a palaeontological treasure-chest. — Canad. Entomol., 1969, vol. 101, N 8, p. 819–838.
- Michener Ch.D.* The social behaviour of the bees: a comparative study. Cambridge: Belknap Press, 1974, p. 1–404.
- Mickleit G.* Die Genital- und Postgenitalsegmente der Mecoptera-Weibchen (Insecta, Holometabola). I. Das Exoskelet. — Z. Morphol. Tiere, 1975, Bd. 80, S. 97–135.
- Middlekauff W.W.* Notes and description of the previously unknown male of *Syntexis libocedrii* (Hymenoptera: Syntexidae). — Pan-Pacif. Entomol., 1964, vol. 40, N 4, p. 255–258.
- Mickel E.* Multillidae Miscellanea: taxonomy and distribution. — Ann. Entomol. Soc. Amer., 1974, vol. 67, N 3, p. 461–471.
- Miller R.C., Kurczewski F.* Intraspecific interaction in aggregation of *Lindenius* (Hymenoptera, Sphecidae, Crabroninae). — Insect. soc., 1973, t. 20, p. 365–378.
- Moczar L.* Mesitiinae of the world, genera "*Mesitius* Spinola", *Pilomesitius* Moczar, *Parvocolus* Moczar and *Heterocolleia* Dahlbom. III. (Hymenoptera: Bethyliidae). — Acta zool. Acad. sci. hung., 1971, vol. 17, N 3/4, p. 295–332.

- Muesebeck C.F.W., Krombein K.V., Townes H.K.* Hymenoptera of America North of Mexico, Synoptic Catalog. Washington, 1951, p. 1–1420.
- Nagy C.G.* A new taxon of the family Heterogynidae Latreille (Hym. Aculeata). — Entomol. Mitt. Zool. Staatsinst. Zool. Mus. Hamburg, 1969, Bd. 3, N 64, S. 299–304.
- Nagy C.G.* Further investigation on the Heterogynoid wasps. — Entomol. Mitt. Zool. Mus. Hamburg, 1970, Bd. 4, N 69, S. 83–86.
- Nagy C.G.* A new genus of Scolebythidae (Hymenoptera) from South Africa and Australia. J. Entomol. Soc. S. Afr., 1975, vol. 38, N 1, p. 75–78.
- Noyes J.S.* On the number of genera and species of Chalcidoidea (Hymenoptera) in the world. — Entomol. Gaz., 1978, vol. 29, N 3, p. 163–164.
- Oeser R.* Vergleichend-Morphologische Untersuchungen über den Ovipositor der Hymenopteren. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1961, Bd. 37, H. 1, S. 3–119.
- Perkins R.C.L.* Some remarkable Australian Hymenoptera. — Proc. Hawaii Entomol. Soc., 1908, vol. 2, p. 27–35.
- Peters D.S.* *Crossocerus dimidiatus* (Fabricius, 1781), eine sociale Crabroninen Art. — Insect. soc., 1973, t. 20, p. 103–107.
- Pinto I.D.* Late Palaeozoic insects and crustaceans from Paraná basin and their bearing on chronology and continental drift. — An. Acad. brasil Ciênc., 1972, t. 44, Suppl., p. 247–260.
- Plumstead E.P.* The influence of the plants and environment on the developing animal life of Karroo times. — S. Afr. J. Sci., 1963, vol. 59, p. 135–145.
- Powell J.A., Turner W.J.* Observation on oviposition behavior and host selection in *Orussus occidentalis* (Hymenoptera: Siricoidea). — J. Kans. Entomol. Soc., 1975, vol. 48, N 3, p. 299–307.
- Rasnitsyn A.P. (Расницын А.П.)* On the origin of Hymenoptera. — Труды XIII Междунар. Энтомол. Конгр., т. 1. Л.: Наука, 1971, с. 289.
- Rawlings G.B.* *Guiglia schauinslandi* (Ashmead) (Hym. Orussidae), a parasite of *Sirex noctilio* (Fabricius) in New Zealand. — Entomologist, 1957, vol. 90, N 1125, p. 35–36.
- Reid J.A.* On the relationship of the Hymenopterous genus *Olixon* and its allies, to the Pompilidae (Hym.). — Proc. Roy. Entomol. Soc. London. Ser. B, 1939, vol. 8, pt 5, p. 95–102.
- Richards O.W.* Handbooks for the identification of British insects. Hymenoptera. Introduction and keys to families. London, 1956, vol. 6, pt 1, p. 1–94.
- Richards O.W.* A revisional study of the masarid wasps. London, 1962, p. 1–294.
- Richards O.W.* The species of the South American wasps of the genus *Microstigmus* Ducke (Hymenoptera, Sphecoidea, Pemphredoninae). — Trans. Roy. Entomol. Soc. Lond., 1972, vol. 124, pt 2, p. 123–148.
- Richardson E.* Pennsylvanian invertebrates of the Mazon Creek area, Illinois. — Fieldiana. Geol., 1956, vol. 12, N 1–4, p. 15–56.
- Riek E.F.* Australian wasps of the family Proctotrupidae (Hymenoptera: Proctotrupeoidea). — Austral. J. Zool., 1955a, vol. 3, N 1, p. 106–117.
- Riek E.F.* Australian Heloridae, including Monomachidae (Hymenoptera). — Austral. J. Zool., 1955b, vol. 3, N 2, p. 258–265.
- Riek E.F.* Structures of unknown, possibly stridulatory, function on the wings and body of Neuroptera; with an appendix on other endopterygote orders. — Austral. J. Zool., 1967, vol. 15, p. 337–348.
- Riek E.F.* Mecoptera (Scorpion-flies). — In: The insects of Australia. Melbourne Univ. Press, 1970a, p. 636–646.
- Riek E.F.* Hymenoptera. — In: The insects of Australia. Melbourne Univ. Press, 1970b, p. 867–943.
- Riek E.F.* Fossil insects from the Upper Permian of Natal, South Africa. — Ann. Natal. Mus., 1973, vol. 21, N 3, p. 513–532.
- Riek E.F.* New Upper Permian insects from Natal, South Africa. — Ann. Natal. Mus., 1976, vol. 22, N 3, p. 755–789.
- Rohdendorf B.B. (Родендорф Б.Б.)* Handbuch der Zoologie, Bd. 4, Hälfte 2, Teil 1, 3 Paläontologie. Berlin, 1969, S. 1–27.
- Ross H.H.* A generic classification of the Nearctic sawflies. — Illinois Biol. Monogr., 1937, vol. 15, N 2, p. 1–173.
- Saunders W.B., Mapes R.H., Carpenter F.M., Elsik W.C.* Fossiliferous amber from the Eocene (Claiborne) of the Gulf Coastal Plain. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1974, vol. 85, N 6, p. 974–984.
- Schlüter T.* Nachweis verschiedener Insecta-Ordines in einem mittelkretazischen Harz Nordwestfrankreichs. — Entomol. germ., 1975, Bd. 1, N 2, S. 151–161.
- Schlüter T.* Die Wollschweber — Gattung *Glabellula* (Diptera: Bombyliidae) aus dem oligozänen Harz der Dominikanische Republik. — Entomol. germ., 1976, Bd. 2, N 4, S. 355–363.
- Schlüter T., Kühne W.G.* Die einseitige Trübung von Harzinklüssen — ein Indiz gleicher Bildungsumstände. Entomol. germ., 1975, Bd. 1, N 3/4, S. 308–315.
- Scudder S.H.* The fossil insects of North America. — U.S. Geol. Surv. Terr., 1890, vol. 13, p. 1–734.
- Sharov A.G. (Шаров А.Г.)*: Basic Arthropodan Stock. Pergamon Press, 1966a, 272 p.
- Short J.R.T.* On the skeleton-muscular mechanism of the anterior abdominal segments of certain adult Hymenoptera. — Trans. Roy. Ent. Soc. London, 1959, vol. 111, pt 8, p. 175–202.
- Smith D.R.* The genus *Susana* Rohwer and Middleton (Hymenoptera: Tenthredinidae). — Proc. Entomol. Soc. Washington, 1969, vol. 71, N 1, p. 13–23.
- Snodgrass R.E.* Morphology of the insect abdomen. Pt II. The genital ducts and the ovipositor. Smiths. Misc. Collect., 1933, vol. 89, N 8, p. 1–148.

- Steinbach G.* Zur Hymenopterenfauna des Pliozäns von Willershausen, Westharz. — Ber. Naturhist. Ges. Hannover, 1967, Ber. 111, S. 95—112.
- Starý P.* A revision of the fossil Aphidiidae (Hymenoptera). — Annotat. zool. et bot., 1973, vol. 87, p. 1—22.
- Taylor R.W.* Studies on the Australian ponerine army ant, *Onychomyrme*. — Тр. 13 Междунар. энто-мол. конгресса, т. 3. Л.: Наука, 1972, с. 372.
- Theobald N.* Les insectes fossiles des terrains oligocene de France. Nancy, 1937, p. 1—473.
- Tillyard R.J.* Kansas Permian insects. Pt. 3. The new order Protohymenoptera. — Amer. J. Sci., 1924a, vol. 8, N 44, p. 111—122.
- Tillyard R.J.* The insects of Australia and New Zeland. — Sydney: Angus and Robertson, 1924b, p. 1—560.
- Tillyard R.J.* Kansas Permian insects. Pt. 11. The order Copeognatha. — Amer. J. Sci., 1926, vol. 11, N 64, p. 315—349.
- Togashi I.* The comparative morphology of the internal reproductive organs of the Symphyta (Hymenoptera). — Mushi, 1970, vol. 43, Suppl, p. 1—114.
- Townes H.* The nearctic species of Gasteruptiidae (Hymenoptera). — Proc. U.S. Nat. Mus., 1950, vol. 100, N 3259, p. 85—145.
- Townes H.* Nearctic wasps of the subfamilies Pepsinae and Ceropalinae. — U.S. Nat. Mus. Bull., 1957, vol. 203, p. 1—286.
- Townes H.* The genera of Ichneumonidae, Pt 1. — Mem. Amer. Entomol. Inst., 1969, vol. 11, p. 1—300.
- Townes H.* Two ichneumonids (Hymenoptera) from the Early Cretaceous. — Proc. Entomol. Soc. Washington, 1973, vol. 75, N 2, p. 216—219.
- Tremblay E.* Ricerche sugli imenotteri parassiti. V. Sulla posizione sistematica degli Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae). — Boll. Lab. entomol. agr. "F. Silvestri", 1967, vol. 25, p. 91—108.
- Valen L. van.* Pattern and the balance of nature. — Evol. Theory, 1973, vol. 1, N 1, p. 31—49.
- Weld L.H.* Cynipoidea (Hym.) 1905—1950. Ann Arbor (Michigan): Privately Printed, 1952, p. 1—351.
- Wilson E.O.* The insect societies. Cambridge (Mass.): Belknap Press, 1971, p. 1—548.
- Wilson E.O., Carpenter F.M., Brown W.L. Jr.* The first Mesozoic ants, with the description of a new subfamily. — Psyche, 1967, vol. 74, N 1, p. 1—19.
- Yoshimoto C.M.* Cretaceous chalcidoid fossils from Canadian amber. — Canad. Entomol., 1975, vol. 107, N 5, p. 499—528.
- Zeuner F.* Die Insektenfauna des Böttinger Marmors. Eine systematische und paläobiologische Studie. — Forsch. Geol. Palaeontol., 1931, Bd. 9, H. 28, S. 247—406.
- Zeuner F.* Die Insektenfauna des Mainzer Hydrobienkalks. — Palaeontol. Z., 1938, Bd. 20, N 1, S. 104—154.
- Zucchi R., Sakagami Sh.F., de Camargo M.F.* Biological observations on a Neotropical Parasocial bee, *Eulaema nigrita*, with a review on the biology of Euglossinae (Hymenoptera, Apidae). A comparative study. — J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. VI, Zool., 1969, vol. 17, p. 271—380.
- Zucchi R., Jamane S., Sakagami Sh.F.* Preliminary notes on the habits of *Trimeria howardi*, a neotropical communal masarid wasp, with description of the mature larva (Hymenoptera: Vespoidea). Studies on the vespid larvae. II. — Insecta Matsumurana, New Ser., 1976, N 8, p. 47—57.

Таблица I

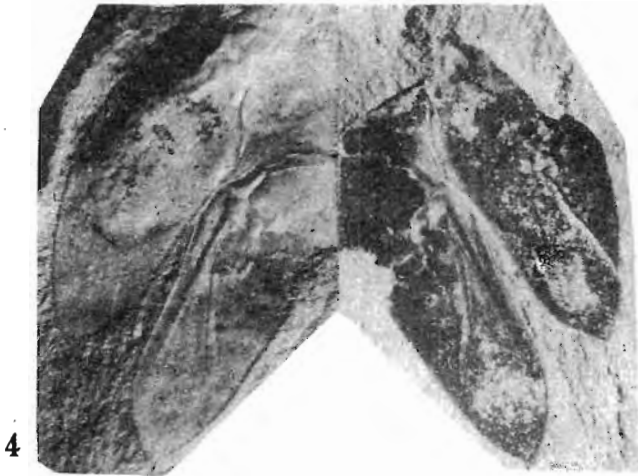
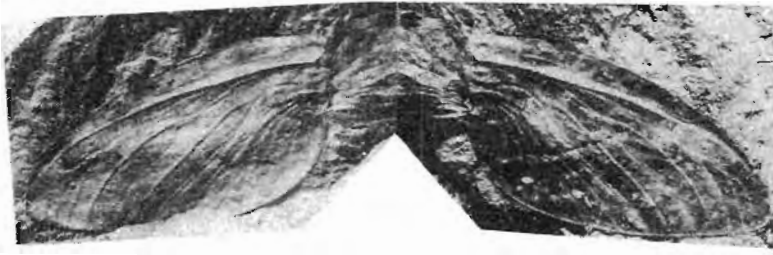
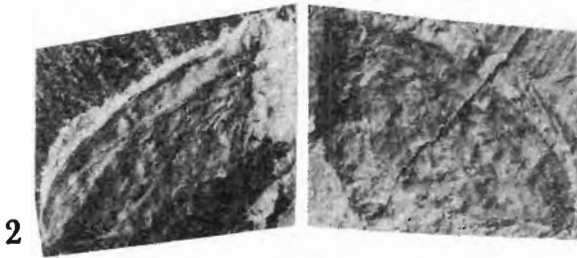
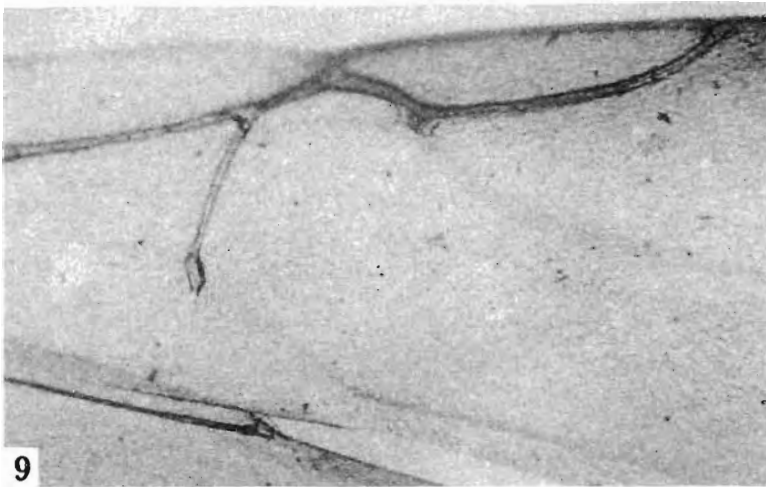
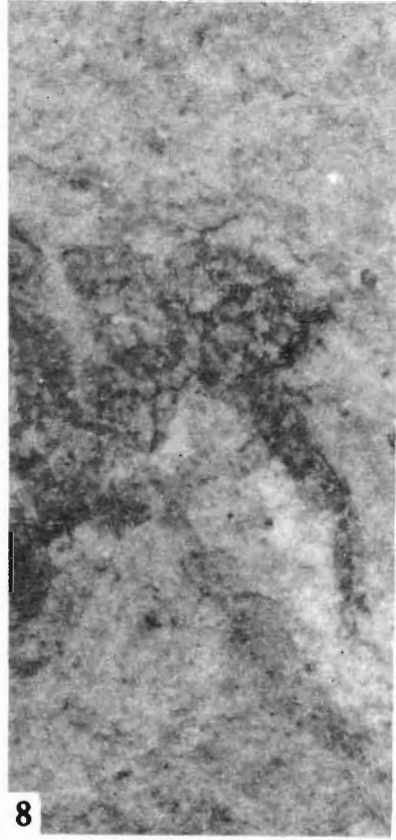
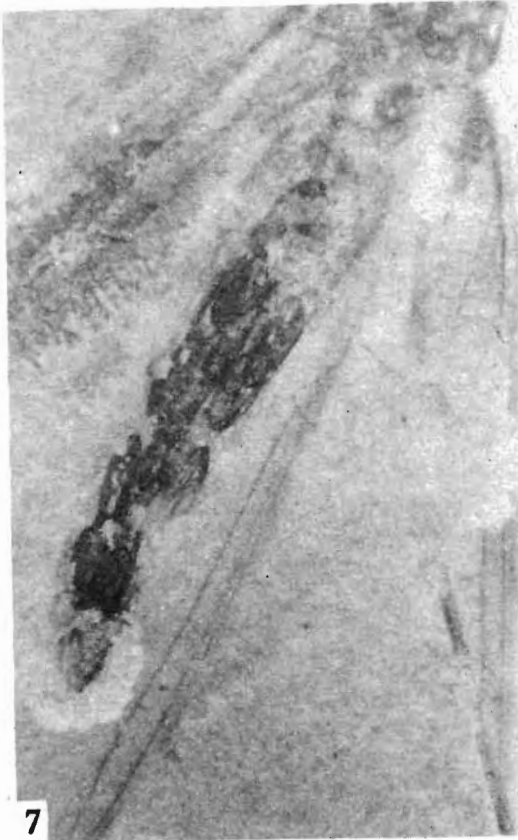


Таблица II.





ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

Нимфальные крылья насекомых из в. карбона Тунгусского бассейна (из Расницына, 1976)

Фиг. 1. *Paimbia fenestrata* Sin. (из Шарова, 1973), Palaeodictyoptera

Фиг. 2—3. *Tchirkovaea guttata* G. Zal., Palaeodictyoptera; нимфы двух возрастов

Фиг. 4. *Narkemina angustata* Mart., Protoblattodea

Фиг. 1 — монтаж нормальной и перевернутой фотографии отпечатка

Фиг. 2—4 — монтаж фотографий прямого и обратного отпечатков

Т а б л и ц а II

Фиг. 5. *Herdina mirificus* Carp. et Rich., Protoptera; ср. карбон США (из Carpenter, Richardson, 1971) (x4,7)

Фиг. 6. *Homoedictyon elongatum* Mart., Нуроперлида?; в. пермь Приуралья; голотип (x1,9)

Т а б л и ц а III

Фиг. 7. *Paleothygramma tenuicorne* Mart., Caloneuroidea, н. пермь Приуралья (Чекарда, экз. ПИН № 1700/1424); брюшко самки с яйцами.

Фиг. 8. Голова *Marimerobius* sp. (Trichoptera), н. пермь Приуралья (Чекарда, экз. ПИН № 212/8) с щупиками, образующими подобие хоботка

Фиг. 9. Участок переднего крыла *Mesosynips insignis* Cam. (Нурептерера, Iballidae) с возможным зачатком ареолы

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ

A	— анальная жилка	hyst	— гипостома
a	— анальная ячейка	ist	— надрез, отделяющий лопасти последнего метасомального стернита ($istm_6$)
a_1-a_2	— анальная поперечная жилка	J	— югальная (задняя анальная) жилка
aatg	— сочленовная ямка акротергита	lc	— лациния максиллы
aem	— анэпимер	lms	— лопастинка над основанием среднего тазика (постэпистерн среднегруди)
aest	— анэпистерн	lmts	— лопастинка над основанием заднего тазика (постэпистерн заднегруди?)
ant	— антенна	lp	— войлочная полоска
ap	— арофиз	lstm ₆	— верхняя лопасть последнего метасомального стернита (латеростернит?)
astm ₁	— акростернит первого метасомального (второго брюшка) сегмента	ltg	— латеротергит
atgm ₁	— акротергит первого метасомального сегмента	M	— медиальная жилка (медиана)
axl	— аксилла (задняя часть скутума среднегруди, отделенная поперечным швом)	m-cu	— медиокубитальная ячейка
C	— костальная жилка	m-cu	— медиокубитальная поперечная жилка
cas	— шероховатое поле переднего крыла	md	— мандибула
cb	— базальное кольцо копулятивного аппарата перепончатокрылых	N ₁	— переднеспинка
cd	— кардо максиллы	N ₃	— заднеспинка
cdcsm	— медиальный (постэпистернальный) коксальный сочленовный мышцелок груди	o	— глазок (личиночный)
cf	— фуркальный гребень (инвагинированный стернит сегментов птероторакса)	pa	— брюшная ножка (у личинки)
cly	— надличник	pge	— постгена
cnr	— ценхр (кожистая лопастинка заднеспинки)	phr	— фрагма
cooc	— затылочный мышцелок	physt	— гипостомальный мост
cpr	— проподоальный зубец	pl ₃	— метаплевра
cr	— церк	plb	— лабиальный (нижнегубной) щупик
cratg	— гребень акротергита	pmx	— максиллярный (челюстной) щупик
ctd	— корпотендон	pN	— постнотум грудного сегмента
Cu	— кубитальная жилка (кубитус)	ppd	— проподоум (первый брюшной сегмент высших перепончатокрылых)
CuA	— передняя кубитальная жилка	psct	— прескутум грудного сегмента
cua	— кубитоанальная жилка	pt	— птеростигма
cu-a	— кубитоанальная поперечная жилка	ptt	— тенториальный мост (первичный или верхний)
CuP	— задняя кубитальная жилка	ptta	— передние ножны тенториума
cus	— куспис вользеллы	ptti	— нижний тенториальный мост
dg	— дигитус вользеллы	pVr ₂	— проксимальная доля второго вальвифера
dVr ₂	— дистальная доля второго вальвифера	R	— радиальная жилка
f	— фурка	r	— радиальная ячейка
fant	— антеннальное отверстие	rm	— радиомедиальная ячейка
fu	— вилочка яйцеклада	r-m	— радиомедиальная поперечная жилка
gscx	— гонококса (коксит девятого сегмента брюшка)	RS	— сектор радиуса (задняя ветвь радиальной жилки)
gscxd	— дорзальная доля гонококсы	"RS" ₂	— задняя ветвь сектора радиуса, предположительно возникшая повторно после исчезновения истинной RS ₂ Xyelidae
gscxv	— вентральная доля гонококсы	rtts	— верхняя ветвь тенториума
gsti	— гоностиль (стиль девятого сегмента брюшка)		

SC	— субкостальная жилка	V ₁	— первая пара створок яйцеклада (гонапофизы восьмого сегмента брюшка)
scl	— щитик грудного сегмента	V ₂	— вторая пара створок яйцеклада (гонапофизы девятого сегмента брюшка)
sct	— скutum грудного сегмента	V ₃	— третья пара створок или ножны яйцеклада (часть коксита девятого сегмента брюшка, включая его стилус)
scx	— субкокса	Vp	— вальвы пениса (гонапофизы девятого сегмента брюшка?)
sipl	— интерплевральный шов грудных сегментов при криптостернии (линия смыкания плевритов над инвагинированным стернумом)	Vr ₁	— первый вальвифер яйцеклада
spi	— дыхальце	Vr ₂	— второй вальвифер яйцеклада (часть коксита девятого сегмента брюшка)
sps	— постспиракулярный склерит	w	— тормозная пластинка первой створки яйцеклада
stm	— стернит метасомы		
stp	— стипес максиллы		
tdg	— сухожилие, поднимающее метасому		
tga	— тергит брюшка		
tgl	— тегула		
tgm	— тергит метасомы		

Значки "+" и "-" на рисунках крыльев означают соответственно выпуклую (приподнятую над окружающей мембраной) или вогнутую (опущенную) жилку.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Abispa 129
 Acantholyda 54
 Achilidae 105
 Aculeata 57, 58, 75, 79, 85, 100, 101, 103, 104, 110, 114, 136, 152, 166
 Adelphinae 104
 Adleria 95
 Aegilips 95
 Aenigmatodes 20, 25, 27, 30
 Agaonidae 99
 Agriotypidae 80
 Agriotypus 81
 Algoa 114, 116
 Alloxysta 96
 Alysiinae 161, 162
 Amblynotus 95
 Amblyopone 131, 134, 139
 Amblyoponini 132, 133, 134, 139
 Ambositra 162
 Ambositrinae 91, 98, 162
 Amiseginae 104, 109, 158
 Ampeliptera 25, 27
 Ampulex 113
 Ampulicinae 117, 152, 157
 Anacharis 93, 94, 95, 96
 Anacharitinae 93, 95, 96
 Anaxyela 52
 Anaxyelidae 44, 52, 53, 54, 62, 64, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154
 Anaxyelinae 52, 151, 152
 Ancistrocerus 119
 Aneuretinae 133
 Aneuretini 133
 Angaridyela 45
 Angarosphecinae 152
 Angarosphech 58, 116, 117, 152
 Anomopterella 68
 Anomopterellidae 57, 68, 75, 147, 149
 Anteon 101, 107
 Anteoninae 109
 Anthobosca 113, 121, 122
 Anthoboscinae 112, 121, 122, 123, 124, 126
 Anthoxyela 150, 153
 Apanteles 79
 Aphelopinae 105, 109
 Aphelotoma 117
 Aphidiidae 79, 81
 Aphidiinae 57, 70, 95, 160, 161
 Aphthoroblattina 20
 Apidae 58, 116, 117
 Apiformes 103, 116
 Apinae 117, 162
 Apis 111
 Apocrita 50, 55, 56, 57, 58, 60, 62, 63, 64, 65, 66, 75, 104, 109, 119, 145, 146, 148, 152, 157, 158, 165
 Apoidea 58, 116
 Apomyrma 131, 134
 Apterogyne 101
 Apterogyninae 58, 101, 113, 124, 125
 Archaeioptera 37
 Archaeiopteridae 37
 Archaeognatha 12, 13
 Archaeoteleia 90
 Archeglyphis 27
 Archescytinidae 21, 28
 Archexyela 143
 Archexyelinae 44, 143, 145, 166
 Archisphech 58, 116, 152, 153
 Archodonata 17, 25
 Arge 49
 Argidae 39, 44, 46, 47, 48
 Argogorytes 110
 Arthrogaster 99
 Aspiceratinae 95, 96
 Astata 110
 Atactophlebiidae 16
 Athetocephinae 55
 Athetocephus 55
 Auchenorrhyncha 30
 Aulacidae 96
 Aylacidae 57, 74, 75, 150, 151, 152, 153, 158, 159
 Aulacinae 74, 75
 Aulacosthetus 68, 74
 Aulacus 68, 74
 Aulaxini 97, 156, 158
 Aulisca 53
 Auliscinae 53
 Austromerope 33
 Austronia 88, 89, 90, 94
 Austroniidae 57, 88, 89, 90, 95, 98, 158
 Austroniinae 89, 90
 Austroserphus 84
 Aylax 93
 Baeomorpha 157, 158
 Baeomorphiinae 99, 158
 Baissa 68, 74, 75

- Baissidae 57
 Baissobius 109, 152
 Baissodes 114, 115
 Baissodidae 58, 103, 114, 115, 150, 151, 155, 166
 Belonogaster 142
 Bembix 101
 Berothidae 21
 Bethylidae 58, 100, 101, 104, 105, 107, 108, 109, 118, 156, 158, 159
 Bethylinae 108
 Bethyloidea 58, 85, 101, 104, 166
 Bethylonymellus 100, 108
 Bethylonymidae 57, 70, 75, 78, 99, 100, 147, 148, 149
 Bethylonymoidea 57, 75, 100, 147, 166
 Bethylonymus 100, 147
 Bethylus 101
 Bittacidae 40
 Blasticotomidae 43, 44, 45, 47, 48, 162
 Blattinopseida 16, 17, 20, 21, 30, 32
 Blattinopseidae 30, 33, 39
 Blattinopsis 34
 Blattoprosbole 27
 Boreidae 40
 Bouceklytinae 99, 158
 Brachinostemma 90
 Brachycistidinae 126, 132
 Brachycistis 112
 Brachycleistogaster 71
 Braconidae 3, 9, 56, 61, 67, 70, 79, 80, 81, 82, 86, 111, 156, 157, 158, 160, 162, 166
 Braconinae 57, 82, 158
 Bradynobaenidae 58, 79, 101, 108, 113, 118, 119, 121, 122, 124, 125, 127, 128, 131
 Bradynobaeninae 101, 113, 124, 125
 Bradynobaenus 101, 113

 Cacurgidae 20
 Cacurgoidea 19
 Cacurgus 20
 Caliroa 49
 Caloneura 32, 34
 Caloneurida 16
 Caloneuroidea 17, 32, 34, 35
 Caloneuroidea 16, 17, 32, 35, 164
 Caloteleia 87
 Caloteleini 85
 Campsomeris 121
 Cephalonomiini 105
 Cephidae 43, 44, 46, 50, 51, 54, 55, 61, 64, 151, 156
 Cephinae 55, 156
 Cephoidea 44, 45, 46, 50, 51, 54, 55, 60, 62, 63, 70, 165
 Cephus 54, 61
 Cerambycidae 109
 Ceramius 119
 Cerapachyinae 58, 133
 Ceraphronidae 57, 71, 73, 75
 Ceraphronoidea 57, 71, 73, 75, 147, 151, 158
 Ceratina 117
 Ceratinini 137, 138
 Cerceris 112, 113, 136, 138
 Ceropales 109, 110, 111, 112, 113, 115
 Ceropalinae 58
 Ceroptres 96
 Ceroxyelini 153
 Chalcididae 89, 99, 162
 Chalcidoidea 3, 8, 57, 70, 77, 82, 83, 85, 88, 91, 97, 98, 99, 156, 158, 165
 Chalcis 97
 Charipinae 57, 93, 95, 96
 Charips 93
 Cheliomyrmex 134
 Chelognus 107
 Chlorion 114
 Chrysididae 58, 86, 101, 103, 104, 105, 107, 109, 118, 152, 158
 Chrysidinae 105, 107
 Chryridoidea 58, 101, 104, 107, 158, 166
 Chrysopa 33
 Chyphotes 101
 Chyphotinae 58, 101, 124, 125
 Cicadidae 25
 Cimbicidae 44, 46, 47
 Cimiciformes 16, 17, 28, 30, 33, 34, 35, 164
 Cleistogaster 60, 71, 73, 75, 146, 153, 154
 Cleistogastrinae 60, 70, 71, 73, 74, 75
 Cleonymidae 99
 Cleptes 101, 107
 Cleptidae 58
 Cleptinae 104, 105, 107, 108, 109, 152, 158
 Climaconeura 27
 Clitostenella 101, 107
 Clytrinae 105
 Coleopteroidea 16, 17
 Collembola 12
 Conostigmus 73
 Coselia 20
 Cosila 112, 122
 Cretabythus 107, 108, 109
 Cretavus 121, 126
 Cretevania 68, 75, 151
 Cretevaniidae 57, 68, 74, 75, 151, 152, 154, 157, 158
 Cretochauius 150
 Cretocleistogaster 74, 75, 151
 Cretodinapsini 73, 158
 Cretodinapsis 73, 75
 Cretogonaliinae 71, 75, 158
 Cretogonalyis 73, 75
 Cretosphex 58, 116, 117, 152
 Cretotaenia 150
 Cryptocheilus 112, 115
 Curiosivespa 125, 133, 152
 Cynipidae 57, 61, 93, 96, 97, 156, 158, 162
 Cynipinae 57, 93, 95, 96
 Cynipoidea 57, 77, 82, 83, 92, 93, 94, 158, 165, 166

 Dasyleptus 13
 Dendrocerus 158
 Diamma 114, 121
 Diaphanopteroidea 14, 17, 18, 25, 28, 30, 31

- Diapriidae 10, 57, 83, 86, 88, 90, 91, 92, 95, 98,
 156, 158, 161, 162
 Diaprioidea 57, 77, 82, 83, 85, 88, 89, 90, 98,
 165
 Dilta 13
 Dilyta 96
 Dinapsinae 162
 Dinapsini 71
 Dinopsocus 25
 Diomorus 98
 Diplolepis 61
 Diplura 12
 Diprionidae 44, 47
 Diprioninae 70
 Distylopiniae 88, 158
 Distylopus 88
 Dolichoderinae 58, 133, 135, 155, 167
 Dolichurus 113, 116
 Doryctes 79
 Dorylidae 134
 Dorylinae 58, 119, 124, 131, 133, 134, 135
 Dorylus 110, 113, 129, 131, 134
 Drepanopteryx 41
 Dryinidae 58, 100, 101, 103, 104, 105, 107,
 109, 150, 151, 156, 158
 Dryininae 158

 Eciton 101
 Ecitoninae 58, 134, 135
 Ecitonini 133
 Ectatommini 133, 134
 Electrotoma 46, 49
 Electrotomidae 44, 46, 47, 48, 161
 Embolemidae 58, 100, 101, 103, 104, 105, 107,
 109, 118
 Embolemus 101, 107
 Emphyloptera 27
 Eoponera 53
 Eotillini 131
 Eoxyla 151
 Ephemeriformes 16, 17, 24
 Ephemeroptera 16, 17, 25
 Ephemeropteroidea 16
 Ephialtes 77
 Ephialtites 149
 Ephialtitidae 56, 57, 59, 60, 65, 67, 70, 71,
 77, 78, 79, 99, 104, 147, 148, 149, 151,
 152, 153, 155
 Ephialtitinae 65
 Ephutomorpha 121
 Epimastax 36, 39
 Epipompilus 110
 Epyrinae 108, 158
 Eriocampa 156
 Eucoilinae 57, 93, 95, 96, 97
 Eumenidae 58, 126, 129, 132, 133
 Euparagiinae 118, 129, 133, 152, 155, 157
 Eupelmidae 99
 Euphorinae 81, 158
 Eurytomidae 99
 Evania 68
 Evaniidae 57, 68, 74, 75, 104, 126
 Evanioidea 57, 68, 79, 147, 158
 Evaniomorpha 57, 70, 73, 74, 75, 147, 151,
 158, 165
 Evaniops 68
 Evengkia 19, 20, 21, 22
 Evenkiidae 20

 Falsiformica 121, 128, 134, 156
 Falsiformicidae 58, 110, 118, 121, 123, 124,
 125, 126, 128, 129, 132, 154, 158
 Fatianoptera 25, 27
 Fedtschenkia 101, 112, 121, 122
 Fedtschenkiinae 58, 101, 113, 121, 122, 123,
 124, 125
 Fidiobia 161
 Figitidae 57, 92, 93, 94, 96, 97, 161
 Figitinae 93, 95, 97, 162
 Foenotopus 61, 66, 67
 Folindusia 151
 Formicidae 58, 101, 122, 131, 133, 134, 140,
 155, 158, 162
 Formicinae 131, 133, 135, 167
 Formicoidea 58, 103, 110, 118, 124, 125, 126,
 128, 131, 132, 158, 166
 Formicium 147
 Fulgoroidea 38

 Gasteruptiidae 57, 68, 74
 Gasteruptiinae 74, 75, 76
 Gasteruption 68
 Gasteruptioninae 74
 Genopterygidae 34, 35
 Gigantoxyelini 153
 Gigasiricidae 44, 51, 52, 53, 54, 63, 64, 145,
 146, 147, 149
 Gilpinia 49
 Glaphyrocoris 34
 Glaphyrophlebia 30, 32
 Glosselytrodea 17, 34, 35
 Gonatocerus 91
 Gryllones 15, 16, 17, 20, 164
 Guiglia 68
 Gurianovaella 16

 Hapaloptera 19, 20, 27
 Hapalopteridae 20, 30
 Harpagocryptus 58, 114, 116
 Hebridae 126
 Helcon 61, 79, 80
 Helconidea 79
 Helconinae 158
 Heloridae 57, 83, 84, 85, 88, 98, 147, 148, 149,
 151, 152, 156
 Helorus 84, 85, 88
 Hemerobiidae 41
 Hemeobius 33
 Hemeroscopus 150
 Heptamerocera 93
 Herdina 14, 20
 Herdinidae 20
 Heterogyna 58
 Heterogynidae 104
 Heterologus 19, 21

- Holepyrus 107
 Holochrysis 107
 Homalophlebiidae 20
 Homoeodictyidae 28, 30
 Homoptera 21, 30
 Homopteroidea 16, 17, 25, 33
 Hybrizon 77, 80, 81
 Hybrizontinae 57
 Hydropalaeoptera 17, 25
 Hylaeus 119, 127
 Hymenoptera 16, 17, 18, 38, 44, 147
 Hymenopteroidea 16, 17
 Hypocleptes 107
 Hypoperla 26
 Hypoperlida 16, 17, 20, 27, 25, 28, 29, 30
 Hypoperlidae 22, 25, 26, 27, 28, 30
 Hypoperloidea 16, 17
 Hypoperlopsis 27

 Ibalia 93, 95, 96
 Ibaliiidae 57, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 158
 Ibaliiinae 93, 97
 Ichneumonidae 3, 8, 56, 57, 61, 67, 76, 77, 79,
 80, 81, 82, 98, 111, 150, 151, 152, 153,
 156, 158
 Ichneumonoidea 57, 70, 79, 80, 82, 158, 165
 Ichneumonomima 73, 75, 151
 Ichneumonomimidae 57, 73, 75, 151, 155, 156,
 157
 Ichneumonomorpha 57, 67, 70, 75, 77, 78, 79,
 147, 151, 158, 165
 Iscopininae 86, 88
 Iscopinus 84, 86
 Iseropus 80
 Ismarinae 158
 Ismarus 77, 88, 90, 158
 Isocolus 95

 Juralyda 147
 Juralydinae 147

 Kalligrammatidae 38
 Kaltanelmoa 25
 Karataidae 57, 78, 80, 148, 149
 Karataus 78, 80
 Karataviola 65
 Karatavites 56, 58, 59, 65
 Karatavitidae 55, 56, 57, 58, 59, 60, 71, 104,
 145, 146, 147, 149
 Kempendaja 52, 53, 153
 Kempendajinae 53, 151, 152
 Kiefferiella 95, 96
 Kirghisoxyla 144
 Kliveria 20
 Kotujella 68
 Kotujellidae 57, 74
 Kotujellinae 75, 158

 Larra 114
 Lemmatophoridae 16, 18
 Leptanilla 131
 Leptanillinae 58, 124, 131, 133, 134, 135
 Leptocleistogaster 75, 151, 152, 154
 Leptogastrella 99

 Leptogenys 131
 Leucospididae 89, 97, 98
 Leucospis 86, 97, 98
 Liadoxyela 144, 146
 Liadoxyelini 145, 146
 Libelluliformes 16, 17, 24
 Libocedrus 64
 Limburgina 20, 25
 Liopteridae 57, 96
 Liopterinae 57, 96, 97
 Loboscelidia 107
 Loboscelidiinae 58, 104, 107

 Machilidae 13
 Macrolepidoptera 49
 Macrotelia 86
 Macroxyelinae 44, 45, 46, 152, 153, 165
 Macroxyelini 43, 44, 45, 150, 153
 Madygella 45
 Madygellinae 7, 44, 45, 46, 143, 145, 151
 Maimetsha 73
 Maimetshidae 57, 76, 73, 154, 158
 Manica 131, 134
 Marimerobius 38
 Martynopocus 25, 26
 Masaridae 58, 118, 128, 129, 132, 133, 152,
 154, 155, 157
 Masarina 129
 Mastotermitidae 33
 Mecoptera 22, 33, 37, 40, 43
 Mecopteroidea 16, 17, 22
 Megalodontes 54
 Megalodontidae 44, 54, 55
 Megalomus 41
 Megalyra 73
 Megalyridae 57, 60, 70, 71, 73, 75, 79, 146,
 147, 148, 149, 151, 154, 158, 162
 Megalyrinae 71, 73, 75
 Megapterites 53
 Megasecoptera 17, 18, 25, 30
 Megaspilidae 57, 71, 73, 75, 151, 152,
 158
 Megaxyela 44
 Meioneurites 38
 Melipinorytes 159
 Meliponini 137
 Meria 127
 Merope 33
 Meropeidae 33, 40
 Mesitiinae 105, 108, 158
 Mesoblattina 150
 Mesocephus 151
 Mesocynipinae 57, 93, 95, 96, 97, 158
 Mesocynips 93, 94
 Mesohelorus 85
 Mesolyda 151, 152
 Mesorussinae 68, 158
 Mesorussus 68
 Mesoserphidae 57, 60, 67, 76, 83, 84, 85, 88,
 94, 98, 146, 147, 148, 149, 150, 151, 155,
 156
 Mesoserphus 76, 84, 85
 Mesoxyla 151, 156, 157

- Meteorus 79.
 Methocha 102, 112
 Methochinae 118, 123, 125, 126, 127, 132
 Metropator 19, 20, 22, 27
 Metropatoridae 21, 22
 Microphialtites 59, 65
 Microcleistogaster 71, 75
 Microgastrinae 158
 Microhymenoptera 82, 83, 156, 165
 Micropterygidae 43
 Microserphites 88
 Microstigmus 137
 Miomoptera 16, 17, 18, 21, 22, 35, 36, 38, 164
 Miomopteroidea 16, 17, 38
 Mixotermitodea 20, 27, 30
 Monomachidae 57, 85, 87, 88, 89, 90, 95, 98
 Monomachus 87, 90, 94
 Monura 10, 12, 39
 Muscomorpha 10
 Mutillidae 58, 86, 87, 101, 108, 110, 113, 118, 121, 122, 123, 124, 125, 126, 127, 128, 155
 Mutillinae 121
 Mycterptila 29
 Mymar 91
 Mymaridae 57, 70, 88, 91, 92, 158, 160
 Mymarinae 158
 Mymarommatidae 88, 89
 Mymarommatinae 57, 88, 89, 91, 92, 157, 158, 162
 Myriopoda 12
 Myrmecia 86, 101, 122, 139, 156
 Myrmeciinae 58, 133, 162
 Myrmicidae 58, 101, 113, 131, 134, 155
 Myrmiciidae 44, 51, 53, 54, 64, 145, 147, 148, 149, 161
 Myrmicinae 131, 134, 135, 167
 Myrmicium 53, 147
 Myrmicopterinella 105
 Myrmosa 101, 113
 Myrmosinae 58, 113, 121, 123, 125, 127
 Myzininae 123, 124, 125, 126

 Nacekonia 20
 Narkemidae 20, 30
 Nasonia 98
 Nealoga 114
 Nematinae 47, 157
 Neoptera 15, 17
 Neorhacodes 81
 Neuropteroidea 16, 17, 34
 Nitela 109
 Nothomyrmecia 131, 133
 Notiiothaumatidae 40
 Nugonioneuridae 28, 30

 Oberthuerellinae 57, 96, 97
 Odonata 16, 17, 25
 Odonatoidea 16
 Oedischiiidae 18

 Oligoneoptera 15, 17, 18, 20, 21, 22, 24, 34, 164
 Olixon 58, 114, 116
 Omalia 20
 Omaliidae 20
 Ophrynopinae 68
 Ormyridae 99, 158
 Orussidae 57, 61, 62, 66, 68, 70, 76, 151, 154, 158
 Orussoidea 50, 57, 60, 62, 63, 64, 68, 142
 Orussomorpha 57, 64, 66, 75, 147, 151, 158, 165
 Orussus 61
 Oryctobaissodes 114, 115
 Oryctopterus 126

 Pachylomma 77, 81
 Pachylommatidae 80
 Pachylommatinae 57, 81
 Palaeodictyoptera 14, 17, 19, 25, 30, 31
 Palaeodictyopteroidea 16, 17
 Palaeomanteidae 37
 Palaeomantina 36, 37
 Palaeomantisca 36
 Palaeomantiscidae 37, 38, 39
 Palaeomyrmex 91, 162
 Palaeomyrmex 131, 134
 Palaeoptera 14, 15, 17, 18, 164
 Paleuthygramma 32, 34
 Pamphiliidae 44, 51, 54, 55, 147, 149
 Pamphilioidea 43, 44, 45, 46, 50, 51, 54, 70, 145, 147, 165
 Pamphilus 51
 Panorpa 43
 Panorpidae 40
 Paoliidae 19, 20
 Paoliiformes 16, 17, 22
 Paragia 129
 Paragiinae 129
 Paramblynotus 94, 95
 Paraneoptera 15, 17, 18, 24, 25, 27, 28, 164
 Parapamphiliidae 44, 54, 55, 147, 149, 151, 154
 Parapamphilus 54, 151, 152
 Paraplecoptera 17, 25
 Pararchexyela 52
 Pararchexyelidae 44, 51, 52, 53, 54, 145, 146, 147, 149
 Paraulacus 146
 Paremphytus 49
 Paroryssidae 57, 62, 66, 68, 147, 148, 149, 151, 155
 Paroryssus 68
 Paxylomma 81
 Pelecinidae 57, 84, 85, 86, 87, 88, 150, 151, 162
 Pelecininae 86, 88, 151, 152
 Pelecinopteridae 57
 Pelecinopteron 84, 86, 160
 Pelecinus 86, 87, 97
 Pemphredoninae 116, 117, 158
 Pepsis 112
 Pergidae 44, 46, 47, 48, 70, 86
 Perilytridae 29, 30

- Perilytroaea 30
 Perilytron 29
 Perilampidae 99
 Permarrhaphidae 28, 29, 30
 Permarrhaphus 28
 Permembra 37
 Permembraeidae 37
 Permithonopsis 38, 40
 Permoberothidae 35
 Permobiella 85
 Permonia 37
 Permonikia 37
 Permonka 36, 37, 41
 Permonkidae 35, 37
 Permopsocida 28
 Permopsocus 27
 Permosialidae 37, 39
 Permosialis 37
 Pheidole 131
 Philomastix 49
 Philomastiginae 44, 70
 Pimplinae 76, 77, 162
 Platychoristidae 21
 Platygastridae 57, 85, 86, 88, 90, 92, 160, 161, 162
 Plecoptera 18, 25
 Pleroneura 43, 46, 50, 64
 Plumariidae 58, 86, 101, 103, 104, 105, 107, 108, 109, 118
 Plumarius 107
 Podalonia 114, 122
 Polistes 110, 119, 124, 129
 Polistinae 104, 132
 Polistomorpha 98
 Polochrum 113, 122
 Polyneoptera 15, 17, 18, 30, 34, 164
 Pompilidae 58, 79, 101, 103, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 119, 150, 152
 Pompiloidea 58, 103, 110, 113, 115, 118, 166
 Pompilopterus 115, 152
 Ponerinae 58, 111, 131, 133, 134, 135, 155, 156
 Praeaulacidae 57, 67, 68, 70, 73, 74, 75, 79, 147, 148, 149
 Praeaulacinae 79
 Praeaulacites 68
 Praeaulacus 68
 Pristocera 107
 Pristocerinae 108
 Prionyx 114
 Proapocritus 58, 59, 65, 66, 145, 146
 Probethylus 107
 Proctotrupes 87
 Proctotrupidae 83, 84, 85, 86, 87, 88, 150, 151, 152, 156
 Proctotrupoidea 57, 71, 76, 77, 82, 84, 147, 165
 Prolasius 131
 Proloda 54
 Prosbolomorpha 18
 Proscolia 103, 112, 113, 119, 121, 126
 Proscoliinae 112, 118, 119, 121, 122, 123, 152, 156
 Protoblattinopseidae 34
 Protoblattodea 14, 16, 17, 18, 20, 25, 30
 Protocollaria 20
 Protocyrthus 84, 85
 Protohelorinae 85
 Protohelorus 85
 Protoibalia 97
 Protomutilla 121, 127
 Protoprobole 25, 27
 Protoproboldidae 30
 Protoptera 16, 17, 19, 20, 25, 164
 Protopteroidea 16
 Protorrhynchota 17, 24, 25, 28
 Protorthoptera 19, 20, 30
 Protosirex 52
 Prototettix 20
 Proturs 12
 Pseudogonatopus 107
 Pseudohomotethus 27
 Pseudomyrmecinae 58, 133, 135
 Pseudophotopsidinae 113, 125, 127
 Pseudophotopsis 86, 113, 118, 122
 Pseudosirex 53
 Pseudosiricidae 44, 53
 Psocidiidae 21, 27
 Psocoptera 21, 25
 Psocopteroidea 16, 17, 24
 Pteromalidae 98, 99
 Pterombrus 111, 125, 127
 Pterygophorinae 70
 Pterygota 12, 17
 Pycnostigmatinae 57, 85, 92, 95, 96
 Raphidioptera 25
 Rhacodopteron 81
 Rhagigaster 112, 126
 Rhinomaloptila 29
 Rhopalosoma 113, 115, 116
 Rhopalosomatidae 58, 103, 110, 111, 113, 114, 115
 Rhyssa 61, 77
 Ropronia 84, 85
 Roproniidae 57, 84, 85, 88
 Sapyga 111, 119, 121, 122
 Sapygidae 58, 79, 100, 101, 103, 110, 111, 113, 118, 121, 122, 123, 124, 125, 127, 128, 132
 Sapyginae 110, 113, 121, 122, 123
 Sarothrus 95
 Scambus 61
 Scarabaeiformes 16, 17, 24, 30, 33, 34, 35, 38, 41, 164
 Scarabaeones 15, 16, 17, 22, 23, 24, 164
 Scelionidae 10, 57, 83, 85, 86, 87, 88, 89, 91, 92, 95, 151, 152, 156, 157, 158, 161
 Scelioninae 158
 Sceliphron 111
 Schizocerella 49
 Schlettererius 59, 81, 87
 Scleroderma 138
 Sclerogibba 101, 107
 Sclerogibbidae 58, 70, 100, 101, 103, 104, 105, 107, 109

- Scolebythidae 101, 103, 104, 107, 108, 109,
 119, 154, 158
 Scolia 77, 122
 Scoliidae 58, 103, 108, 110, 112, 113, 118,
 119, 121, 124, 125, 126, 127, 128, 152, 156
 Scoliinae 121, 123
 Scoliioidea 58, 103, 110, 118, 121, 125, 152,
 158, 166
 Scotaeana 112
 Selandriinae 156
 Sepulca 52
 Sepulcidae 44, 51, 52, 53, 54, 145, 146, 147,
 149
 Serphites 157, 158
 Serphitidae 10, 57, 88, 89, 91, 92, 150, 151,
 157, 158, 161, 162
 Serphitinae 88, 91, 92, 151, 158, 161,
 Sialidae 18
 Sierolomorpha 101, 121
 Sierolomorphidae 58, 101, 110, 111, 118, 119,
 121, 123, 124, 125, 126, 128, 129, 131, 132
 Sindomioptra 37
 Sinosirex 53, 153
 Sinosiricidae 44, 53, 54
 Sinisiricinae 53
 Sirex 53
 Siricidae 44, 46, 53, 54, 61, 62, 64, 95, 147,
 148, 149, 150, 151, 153
 Siricinae 53
 Siricoidea 44, 45, 46, 50, 51, 54, 60, 63, 64,
 70, 147, 151
 Siricomorpha 44, 46, 50, 51, 55, 145, 147, 151,
 165
 Sisyra 41
 Sogutia 51, 55, 144, 145, 146
 Spathoxyela 45
 Speciformes 103, 116
 Sphecidae 58, 101, 109, 110, 112, 113, 114,
 116, 117, 122, 128, 137, 150, 151, 152, 153,
 154, 156, 157, 158
 Sphecinae 113
 Sphecius 117
 Sphecodes 117
 Sphecoidea 58, 103, 109, 110, 113, 114, 116,
 117, 158, 166
 Sphecomyrma 131
 Sphecomyrminae 58, 128, 131, 133, 134, 135,
 155, 158
 Sphex 111, 117
 Stenarocera 34
 Sthenaropodidae 20
 Stenogastrinae 132
 Stephanidae 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 66, 71,
 74, 76, 85, 87, 109, 111
 Stephanogaster 59, 65, 66
 Stephanoidea 57, 59, 60, 70, 71
 Stephanomorpha 57, 71, 75, 147, 151, 165
 Stephanopsis 34
 Stericophorinae 44
 Stigmaphron 73
 Stigmaphronidae 57, 71, 73, 75, 151, 152, 154,
 157, 158
 Stigmatomma 139
 Stilbula 97
 Strepocladidae 28, 30
 Strephoneura 28, 29
 Strephoneuridae 28
 Strongylogaster 49
 Stygneidae 20
 Susaninae 47
 Sustaia 20
 Sylvothymen 18
 Symphyogaster 65
 Symphyta 4, 43, 44, 47, 50, 55, 56, 58, 62,
 63, 145, 146, 148, 151, 158, 164
 Symphytopterinae 65, 67
 Symphytopterus 58, 59, 65
 Synomaloptila 28, 29, 34
 Synomaloptilidae 28, 29, 30
 Syntexinae 62, 156
 Syntexis 53, 64, 156
 Sypharoptera 32, 35
 Sypharopteridae 32, 35
 Syrsta 51, 60, 61
 Taeniogonialis 73
 Taimyrisphex 58, 121, 128, 158
 Tanychora 79, 80, 81, 153
 Tanychorella 79, 81, 153
 Tanychorinae 81, 82, 151, 152
 Tchirkovaea 14
 Tenthredinidae 44, 46, 47, 48, 49, 70, 151, 152,
 154, 156, 157
 Tenthredininae 156
 Tenthredinoidea 43, 44, 45, 46, 48, 49, 70
 Tenthredinomorpha 44, 46, 50, 147, 151,
 165
 Tetracampidae 88, 99, 154, 157, 158
 Thynninae 101, 114, 121, 123, 127
 Thysanopteroidea 16, 17, 24, 25
 Thysanura 12
 Ticoplinae 58, 104
 Tiphia 77, 121
 Tiphidae 58, 101, 108, 110, 111, 112, 113,
 114, 118, 119, 121, 122, 123, 124, 125,
 126, 127, 128
 Tiphinae 121, 124, 126
 Tococladidae 28, 30
 Torymidae 98, 99, 158
 Triadomerinae 158
 Triadomerus 158
 Trichobaissodes 115
 Trichogrammatidae 99
 Trichogrammatinae 158
 Trielis 113
 Trigona 159
 Trigonalidae 57, 71, 73, 75, 79, 109, 111, 151,
 152, 158, 159
 Trigonalinae 151
 Trigonalopterus 65
 Trigonula 159
 Trupoalcalcididae 88, 89
 Trupoalcalcinae 57, 89, 158
 Trupoalcalcis 89, 94, 95

Tryphoninae 158
Tshekardobia 27
Tshunicola 26
Tychtodelopterum 37
Typhlomyrmex 134
Typhoctes 121, 127
Typhoctinae 58, 79, 101, 124, 125
Typhoctoides 121, 122

Undatoma 46, 47, 48, 153
Urocerus 61
Uromesitius 105

Vanhornia 84, 85, 86, 87
Vanhorniidae 57, 84, 85, 86, 87, 88
Vespa 119, 122, 129
Vespidae 58, 104, 111, 122, 132, 133
Vespoidea 58, 79, 103, 110, 118, 119, 124,
125, 128, 129, 132, 152, 166.
Vespomorpha 57, 67, 70, 75, 77, 78, 79, 99, 100,
158, 164
Vipio 79
Vitimilarva 47, 48, 151
Vitimosphex
Xeris 45
Xiphydria 51, 53
Xiphydriidae 44, 46, 51, 53, 54, 62, 64, 151,
152, 154, 156, 157
Xorides 77
Xyalophora 93
Xyela 38, 43, 45, 63, 156
Xyelecia 46
Xyelidae 7, 10, 43, 44, 45, 47, 50, 56, 63, 70,
142, 143, 144, 145, 146, 147, 148, 149,
150, 151, 152, 153, 156, 164, 166
Xyelinae 44, 45, 46, 50, 64, 145, 151
Xyelini 46, 146
Xyelisca 146
Xyelocerus 48
Xyeloidea 44, 46
Xyelomorpha 44, 46, 147, 151, 165
Xyelotomidae 44, 46, 47, 48, 147, 148, 149,
154, 165
Xyelula 45, 151, 152
Xyelydidae 44, 51, 54, 55, 145, 146, 147, 148,
149, 151, 154
Ycaploca 107, 108, 109

Zdenekia 19
Zeugloptera 43
Zoraptera 25
Zygentoma 12

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ЧАСТЬ I	
ПОЛОЖЕНИЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ В СИСТЕМЕ НАСЕКОМЫХ	
Глава 1. Происхождение крылатых насекомых	12
Глава 2. Ранняя эволюция крылатых насекомых	15
Глава 3. Эволюция инфракласса Scarabaeones	24
Глава 4. Структура Scarabaeiformes и происхождение перепончатокрылых	35
ЧАСТЬ II	
ЭВОЛЮЦИЯ НИЗШИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ (ПОДОТРЯД SYMPHYTA)	
Глава 1. Ранние этапы эволюции Symphyta	43
Глава 2. Эволюция Tenthredinomorpha	46
Глава 3. Эволюция Siricomorpha	50
ЧАСТЬ III	
ЭВОЛЮЦИЯ ВЫСШИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ (ПОДОТРЯД АРОСРИТА)	
Глава 1. Происхождение Arocrita	56
Глава 2. Ранняя эволюция Arocrita	66
Глава 3. Эволюция Ichneumonomorpha	79
Ichneumonoidea	—
Proctotrupoidea	82
Diaprioidea	88
Cynipoidea	92
Chalcidoidea	97
Глава 4. Эволюция Vespomorpha	99
Ранние этапы эволюции	—
Жалоносные (Aculeata)	101
Хризидоиды — chrysidioidea	104
Собственно жалоносные (Aculeata s. str.)	110
Сфекоидная группа надсемейств	113
Вespoидная группа надсемейств	118
Надсемейство Scolioidea	—
Надсемейства Vespoidea и Formicoidea	128
Происхождение социальности муравьев	135
ЧАСТЬ IV	
СМЕНЫ ФАУН ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ	
Глава 1. Триасовые и юрские фауны	143
Триас	—
Лейас	144
Юрские фауны точно не установленного возраста	145
Поздняя юра	147
Глава 2. Ранний мел	149
Глава 3. Поздний мел	154
Комплекс крупных насекомых	155
Мелкие перепончатокрылые позднего мела	157
Глава 4. Кайнозой	161
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	164
ЛИТЕРАТУРА	168
ФОТОТАБЛИЦЫ И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ	177
УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ	181
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	183

**Александр Павлович
Расницын**

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ
ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ**
Труды Палеонтологического института
Том 174

*Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР*

Редактор издательства
Д.В. Петрова
Технический редактор
Л.А. Куликова

ИБ № 16401

Подписано к печати 24.01.80. Т-02427
Формат 70x108 1/16. Бумага офс. № 1

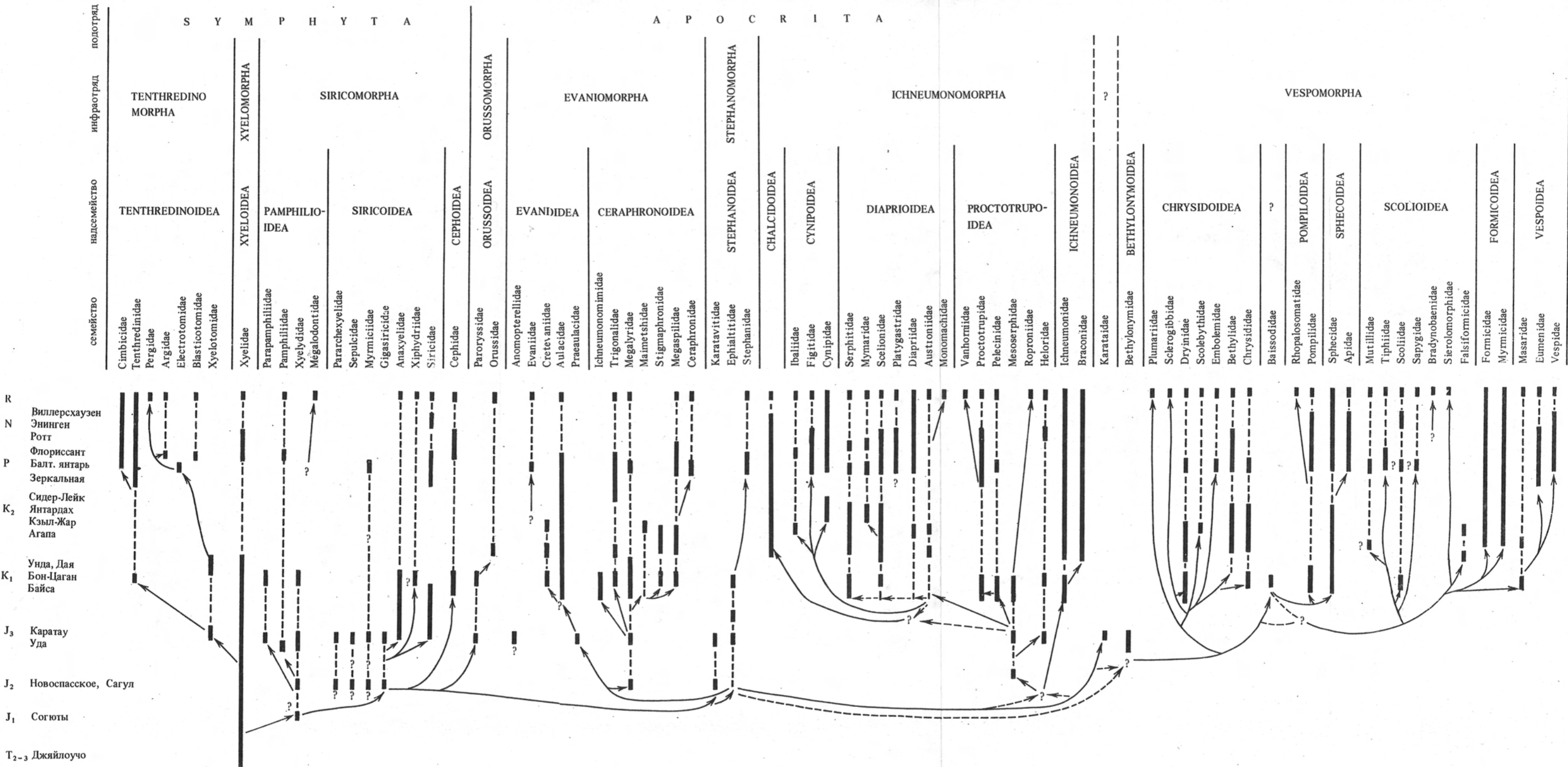
Печать офсетная

Усл.печ.л. 16,8 + 0,3 вкл. Уч.-изд.л. 20,0

Тираж 1300 экз. Тип. зак. 976

Цена 3р. 10к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90;
Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12



Р и с. 38. Филогенетическое древо перепончатокрылых насекомых