

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 123

А. П. РАСНИЦЫН

ПРОИСХОЖДЕНИЕ
И ЭВОЛЮЦИЯ
НИЗШИХ
ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва 1969

Происхождение и эволюция низших перепончатокрылых.

А. П. Р а с н и ц ы н. Труды Палеонтологического института, том 123. 1969 г.

Работа является сводкой по эволюции низших перепончатокрылых подотряда *Symphyla*.

Дается обзор всех мезозойских представителей подотряда, описание мезозойских местонахождений *Symphyla* и их геологического и географического распространения, а также анализируются особенности захоронения этих насекомых.

Значительная часть работы посвящена анализу взаимоотношений перепончатокрылых с другими отрядами насекомых и родственным связям между надсемействами и семействами *Symphyla*. Особо рассматриваются основные принципы филогенетического анализа, а также некоторые причины и особенности прогрессивной эволюции перепончатокрылых.

Книга интересна для специалистов по перепончатокрылым и по эволюции всего класса насекомых и для биологов-эволюционистов, а также палеонтологов и географов-стратиграфов.

Фототабл 8, иллюстраций 273, библи. 7 стр.

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р

Б. Б. Р О Д Е Н Д О Р Ф

Утверждено к печати Палеонтологическим институтом АН СССР

Редактор издательства Д. В. Петрова

Технический редактор Ю. В. Рылина

Сдано в набор 17/XII 1968 г. Подписано к печати 2/VII 1969 г. Формат 70×80^{1/16}
Усл. печ. л. 16,1 на бумаге № 2 + 1,05 п. л. на меловой бумаге. Уч.- изд. л. 16,4 Тираж 900 экз.
Бумага № 2 Т-09640 Тип. зак. 1476 Цена 1 р. 66 к.

Издательство «Наука», Москва К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука», Москва Г-99, Шубинский пер., 10

ОТ РЕДАКТОРА

Предлагаемая читателю книга А. П. Расницына основана на обширных оригинальных палеонтологических исследованиях, морфолого-экологических наблюдениях и критическом анализе разнообразных литературных данных. Это позволило автору не только сообщить многочисленные новые фактические сведения по конкретной системе и филогенезу перепончатокрылых насекомых, но и высказать ряд интересных теоретических обобщений, значительно более широких, чем проблемы эволюции одного отряда насекомых.

Палеонтологический раздел монографии характеризуется прежде всего очень большим количеством новых фаунистических и систематических данных. Достаточно сказать, что 90% таксонов мезозойской фауны, обсуждаемых в книге, описаны А. П. Расницыным, и сведения по фауне мезозоя получены только благодаря его деятельности. К этому следует добавить, что палеонтологические исследования отнюдь не ограничиваются одним описанием таксонов — специальное внимание уделяется свойствам захоронения остатков и в особенности вопросам паратаксономии, которым посвящается особая глава.

Очень содержателен и интересен сравнительно-морфологический очерк, в котором полно оцениваются различные черты строения перепончатокрылых — как крылатых форм, так и фаз развития. Этот раздел оказался важной основой для филогенетико-эволюционных выводов.

Рассмотрение исторического развития низших перепончатокрылых открывается очень важным и полезным разделом по принципам филогенетического анализа. В дальнейшем на этой основе рассматриваются особенности филогенеза группы, начиная с характеристики гипотетической предковой формы, далее происхождение всего отряда перепончатокрылых и, наконец, взаимоотношения семейств низших перепончатокрылых. Заканчивается эта часть интересным очерком сравнения биологического прогресса низших перепончатокрылых и чешуекрылых. Полностью оригинальный обзор филогенеза изученной группы и экскурсы в историю

и взаимоотношения смежных групп насекомых делают обобщения автора весьма обоснованными и имеющими значение, безусловно выходящее за рамки первоначального плана исследования одних низших перепончатокрылых. Сравнение перепончатокрылых и чешуекрылых на основе рассмотрения генетических особенностей этих насекомых (гаплоидность самцов перепончатокрылых и роль этого явления для отбора) интересно и обоснованно.

Монография, составленная А. П. Расницыным, заключающая много новых фактов и обоснованных теоретических обобщений, хорошо отражает план и задачи исследований Палеонтологического института Академии наук СССР по раскрытию путей исторического развития организмов. Широкий охват нового палеонтологического материала, глубокий анализ зоологических данных и достаточно широкие теоретические обобщения по филогении одного из отрядов насекомых безусловно определяют большую ценность этой работы. Следует надеяться, что монография, составленная А. П. Расницыным, будет интересна и полезна для широких кругов палеонтологов, зоологов и геологов, работающих в области эволюционного учения, изучения мезозойских континентальных фаун и самых разных проблем энтомологии.

Б. Родендорф

ПРЕДИСЛОВИЕ

Перепончатокрылые представляют собой интересную и своеобразную группу насекомых. Морфологически они сильно обособлены от других представителей класса, в связи с чем ни одна из существующих теорий происхождения отряда и его связей с другими насекомыми не является общепризнанной. Велико экономическое значение этого огромного отряда, включающего почти 300 тысяч видов (по данным Grassé, 1949—1951). В его состав входят как серьезные вредители, так и полезные насекомые, начиная с медоносной пчелы и кончая разнообразными энтомофагами — одним из важнейших регуляторов численности других насекомых. Пожалуй, не меньшее значение эти насекомые имеют для теории биологии. Их роль в биоценозе делает перепончатокрылых благодатным объектом для изучения процессов управления и регулирования сообществ организмов (см., например, работу Г. А. Викторова, 1967, посвященную этой проблеме и содержащую обширную библиографию). Своеобразный способ генетического определения пола и регуляции соотношения полов (гаплоидность самцов) указывает на необходимость внимательного изучения перепончатокрылых в рамках теорий происхождения и функций раздельнополости и полового размножения. По мнению многих авторов, перепончатокрылые представляют собой наиболее прогрессивную группу насекомых. Во всяком случае, поведение их необычайно сложно и основано, как выясняется, не только на инстинктивной деятельности, но и на учете индивидуального опыта, даже на обмене им (Шовен, 1965). У некоторых перепончатокрылых развиты доминирование и иерархия особей в группе, явления, более характерные для высших позвоночных, особенно птиц и млекопитающих (Morimoto, 1960; Gervet, 1962, 1965; Yoshikawa, 1963). Поэтому перепончатокрылые оказываются важным объектом, позволяющим приблизиться к решению таких проблем, как факторы и закономерности прогрессивной эволюции и эволюции вообще.

В связи со всем сказанным становится понятным большое внимание исследователей к изучению перепончатокрылых и их эволюции. Число работ, посвященных отряду, необъятно, значительное число их касается эволюции Hymenoptera. При этом основной упор делается на происхождение и эволюцию наиболее интересных высших перепончатокрылых подотряда Apocrita. Ряд авторов обращается к проблеме происхождения всего отряда (Мартынов, 1937а, б; Мартынова, 1959; Малышев, 1959, 1966; Родендорф, 1968; Ross, 1936; Scampton, 1938; Chen, 1946; Bradley, 1956), однако при этом не делается подробного анализа морфологии и эволюции примитивных представителей перепончатокрылых, относящихся к подотряду Symphyta, что делает эти построения недостаточно обоснованными. Особенно сильно снижает ценность работ крайний недостаток палеонтологических свидетельств ранних этапов эволюции группы (до начала 60-х годов было описано немногим более десятка мезозойских остатков перепончатокрылых, да и эти описания были весьма несовершенными).

Имеющиеся в литературе попытки анализа эволюции Symphyta крайне немногочисленны и в большинстве своем основаны на изучении отдельных органов или стадий развития, а потому односторонни. В меньшей степени это относится к фундаментальной работе Росса (Ross, 1937), но и она основана почти исключительно на изучении неарктических представителей подотряда и не касается проблемы происхождения Symphyta. Правда, в другой работе, в которой Росс (1936) впервые расшифровал гомологию жилкования перепончатокрылых, он попутно коснулся и вопроса о возникновении отряда, указав на близость Нуменоптерга к Megaloptera, Mecoptera и Trichoptera, т. е. к наиболее примитивным Oligoneoptera.

В связи с этим изучение эволюции перепончатокрылых потребовало в первую очередь анализа всего доступного материала по палеонтологии, морфологии и биологии Symphyta. Основное внимание было обращено на наиболее интересные ранние этапы эволюции подотряда, в частности на процессы, связанные с его происхождением и со становлением надсемейств и семейств Symphyta¹. В области палеонтологии это позволило ограничиться изучением мезозойских форм и почти не затрагивать третичных. Переописание многочисленных, но давно и, как правило, плохо описанных третичных Symphyta, конечно, было бы полезно, но в настоящее время это невозможно, так как материалы по ним рассеяны по многим музеям Америки и Западной Европы.

Наоборот, остатки мезозойских Symphyta в огромном большинстве сосредоточены в коллекциях Палеонтологического института и находятся в распоряжении автора. Почти все остальные материалы по мезозойским Symphyta также оказались доступными для изучения благодаря любезности П. Н. Варфоломеева (ЦНИГР музей, Ленинград), Н. А. Поляковой (Музей им. Павловых, Москва), Карпентера (Prof. F. M. Carpenter, Harvard University, U. S. A.), Ферстера (Dr. R. Förster, Universitäts-Institut für Paläontologie und historische Geologie, München, B. R. D.) и Вуттона (Dr. R. Wootton, Exeter University, England). Всего было изучено 170 отпечатков мезозойских Symphyta (из них 4 по крупномасштабным фото рафиям), которые были отнесены к 113 видам, 70 родам и 14 семействам. Не известным автору остался материал только по одному монотипическому роду, к счастью, достаточно хорошо описанному. В результате было установлено 107 новых видов, 64 новых рода и 7 новых семейств, из которых 33 вида и 18 родов описываются ниже.

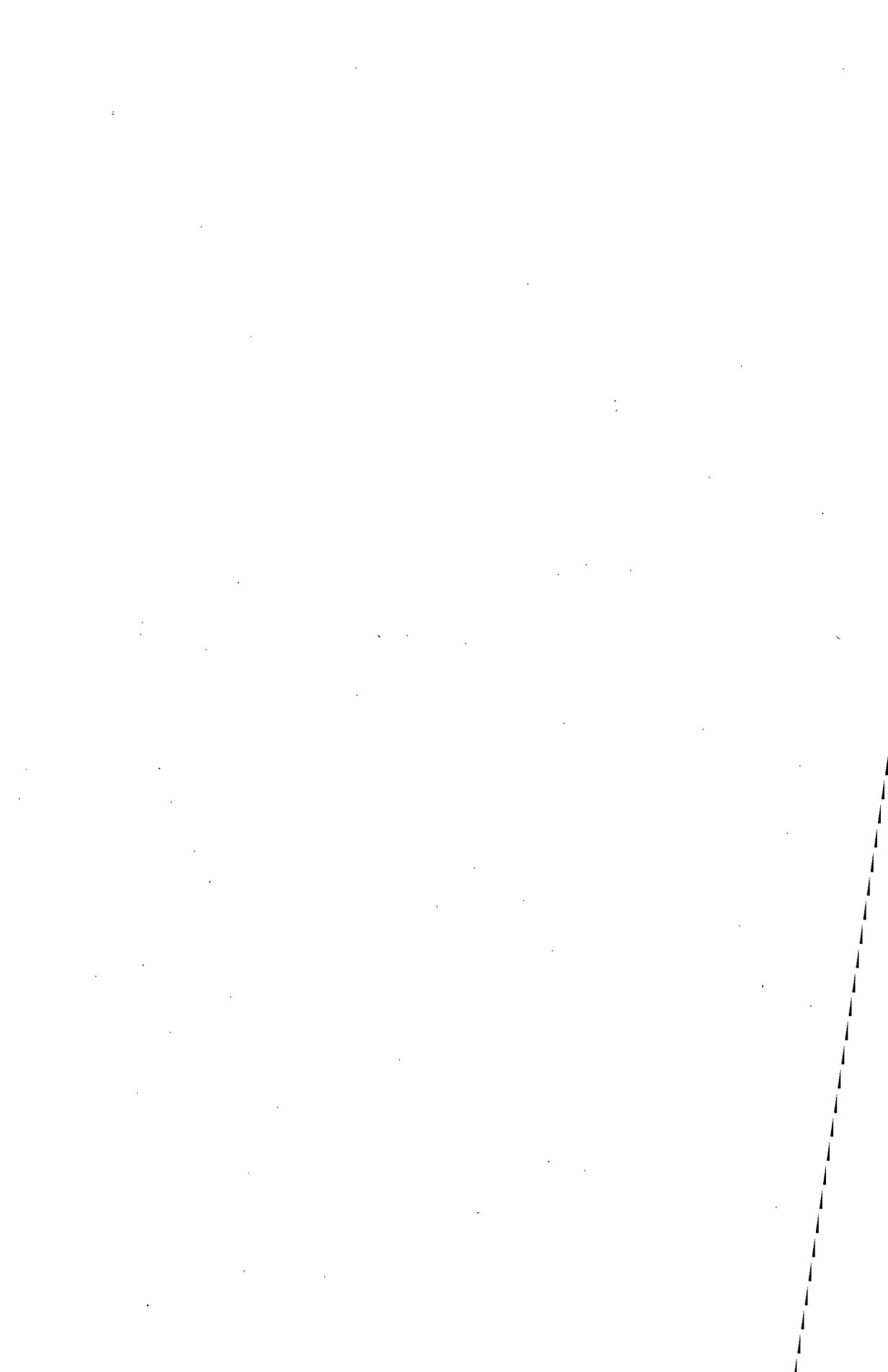
Не менее важной оказалась для автора возможность изучения сравнительных материалов по различным современным Symphyta, любезно предоставленная ему А. Н. Желоховцевым и В. И. Тобиасом, заведующими, соответственно, отделом энтомологии Зоологического музея Московского государственного университета и лабораторией перепончатокрылых Зоологического института АН СССР в Ленинграде, и покойным Р. Б. Бенсоном [Prof. R. V. Benson, British Museum (Natural History), England], приславшего автору представителей экзотических групп подотряда.

Сравнительный материал по другим отрядам насекомых помимо собранного самим автором был получен от А. Г. Пономаренко, Ю. А. Попова, Л. Н. Притыкиной (Палеонтологический институт АН СССР) и О. А. Черновой (кафедра энтомологии МГУ). Пользуюсь случаем выразить всем этим лицам свою глубокую признательность.

¹ торой подотряд перепончатокрылых, Arocrita, по мнению автора, обособился на сравнительно поздних этапах эволюции Symphyta (Расницын, 1968а). Это позволило почти не затрагивать проблему их происхождения в настоящей работе, тем более что в дальнейшем предполагается проведение аналогичного исследования в отношении Arocrita.

Предлагаемая работа состоит из четырех основных разделов, из которых первый посвящен вымершим, преимущественно мезозойским Symphyta, условиям и закономерностям их захоронения и фоссиллизации, их геологическому распространению и т. д. Вторая часть включает обзор всех мезозойских Symphyta и описание новых их представителей. В третьей части сведены основные данные по морфологии представителей подотряда, как современных, так и вымерших. Морфологические особенности рассматриваются в сравнении различных представителей Symphyta друг с другом и с другими насекомыми. В тех случаях, когда это возможно, дается функциональный анализ морфологических признаков. Последняя, четвертая, часть посвящена непосредственно происхождению и эволюции Symphyta. Ей предпослана небольшая вводная глава, в которой излагаются взгляды автора на методологию филогенетического анализа. Далее рассматриваются черты строения и экологии общего предка Symphyta, его происхождение, в частности ранние этапы эволюции крылатых насекомых, родственные связи надсемейств и семейств Symphyta и, наконец, некоторые характерные особенности эволюции этой группы, выявляющиеся при сравнении Symphyta с экологически сходными с ними бабочками. При этом обнаружилось, что своеобразие эволюции рассматриваемой группы иногда может быть связано с особенностями их генетики и механизмов репродуктивной изоляции.

Настоящая работа была выполнена в лаборатории членистоногих Палеонтологического института АН СССР под руководством профессора Б. Б. Родендорфа, которому автор обязан как идеей проведения такого исследования и разработкой его программы, так и самой возможностью его выполнения, не говоря уже о постоянном внимании и помощи на всем протяжении работы. Очень большое значение имела для автора постоянная поддержка со стороны всего коллектива лаборатории, особенно дружеская, хотя и взыскательная, критика А. Г. Пономаренко и его помощь в обсуждении различных вопросов, возникавших в ходе работы. Большую помощь в подготовке рукописи к печати оказали Е. В. Шнитникова, И. Л. Доброхотова, И. Д. Сукачева и Л. Н. Притыкина.



НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ О ВЫМЕРШИХ SYMPHYTA

ОСОБЕННОСТИ ЗАХОРОНЕНИЯ И ФОССИЛИЗАЦИИ SYMPHYTA

Отпечатки перепончатокрылых обнаруживаются чаще всего в отложениях стоячих или слабопроточных водоемов и гораздо реже в осадках, отложенных текучей водой. Известно, по-видимому, лишь одно мезозойское местонахождение, в котором собрано заметное количество Symphyta в условиях, свидетельствующих об активном переносе их водными потоками, — нижнетриасовое местонахождение Джайляучо. В этом случае Symphyta представлены главным образом изолированными крыльями и частями тела, тогда как значительная часть других местонахождений демонстрирует нам отпечатки целых, иногда более или менее размацерированных насекомых, со вздутым вследствие гниения брюшком, реже с отделенными, даже утраченными частями тела, например отпечатки тела без крыльев или изолированные крылья. Однако и в этих случаях сохранность остатка часто бывает очень хорошей: крылья не обтрепаны, тело без механических повреждений. Бывают, конечно, и исключения, например смятый отпечаток *Praesirex hirtus* A. Rasn., но их довольно мало. Все это свидетельствует о том, что Symphyta посмертно редко далеко переносятся с водой или ветром. Судя по хорошей их сохранности, насекомые обычно еще живыми или по крайней мере не успевшими высохнуть попадали на поверхность воды или обнаженного, периодически затопляемого ила, а затем или быстро заносились осадками, или некоторое время лежали открыто, подвергаясь гниению.

Захоронение насекомых, случайно попадающих на поверхность воды или ила, обеспечивает, по-видимому, сравнительно большую репрезентативность выборки представителей фауны. Вероятность попадания в захоронения не зависит, по-видимому, почти ни от каких особенностей экологии насекомого, кроме времени, проводимого им в воздухе, и от управляемости полета. Кроме того, каждый слой откладывается в течение долгого времени, что сглаживает все колебания численности и все особенности сезонной и суточной динамики активности (Расницын, Пономаренко, 1967). Вероятно, именно этим можно объяснить парадоксальный для сборщика современных насекомых факт, что почти каждое найденное насекомое оказывается новым видом (в сборах мезозойских Symphyta с территории Советского Союза на каждый вид приходится в среднем 1,2 отпечатка, на род — 2,2, на семейство — 9,5 отпечатка).

Фоссилизация попавшего в захоронение насекомого сопровождается определенными изменениями, затрудняющими изучение отпечатка. Обычно таких изменений не слишком много — слабо окрашенные придатки (ноги, антенны) или их части обычно исчезают или становятся плохо заметными, тогда как темная окраска обеспечивает хорошую сохранность

даже очень мелким деталям. Пигменты, по-видимому, сохраняются даже лучше, чем хитин, поэтому иногда можно заметить следы прижизненной окраски мембраны крыла перепончатокрылого (табл. II, фиг. 5), тогда как светлые жилки часто едва различимы. В некоторых случаях можно предположить даже различную окраску разных частей тела (на отпечатке *Angaridyela pallipes* A. Rasn. брюшко не черное, как обычно, а красно-коричневое).

Однако в некоторых случаях изменения отпечатков оказываются очень сильными. Наиболее характерны в этом отношении отпечатки, происходящие из Джайляучо (см. рис. 43). Сильный перекося их, хорошо заметный в некоторых, но, к сожалению, лишь немногих случаях, обусловлен, по-видимому, сжатиями и растяжениями вмещающей породы. Помимо перекося симметричных объектов искажение проявляется в растрескивании толстого слоя органического вещества, параллельном направлению растяжения. В некоторых случаях, когда два заведомо равных объекта лежат один в направлении растяжения, другой в направлении сжатия, удается измерить величину искажения. Она оказывается постоянной — первый объект всегда приблизительно в 1,5 раза длиннее второго. Однако симметричные объекты (целые насекомые) и отпечатки с сохранившимся толстым слоем органики в коллекции *Symphyta* из Джайляучо встречаются довольно редко, и учесть влияние перекося на форму отпечатка в большинстве случаев невозможно. В результате теряют свою диагностическую ценность такие важные признаки, как все абсолютные размеры и все пропорции отрезков, не параллельных друг другу, т. е. большинство обычных признаков жилкования *Symphyta*. Если учесть, что более половины отпечатков перепончатокрылых Джайляучо представлено изолированными крыльями, а сохранность почти всех их довольно плохая, легко представить себе, какие трудности это создает для изучения и классификации *Xyelidae* местонахождения Джайляучо — наиболее древних из известных нам ископаемых перепончатокрылых.

В других местонахождениях мезозойских *Symphyta* сильные перекося отпечатков наблюдаются сравнительно редко, может быть, только в Шурабе III (сай Сагуд).

МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ МЕЗОЗОЙСКИХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ ПОДОТРИАДА SYMPHYTA

Д ж а й л я у ч о. Урочище Джайляучо расположено в Баткенском р-не Ошской обл. Киргизской ССР, в 30 км к западу от г. Шураба. Глины с отпечатками насекомых относятся к верхней части мадыгенской свиты и датируются нижним триасом (Сикстель, 1962). Накопление осадков насекомоносного слоя происходило, по-видимому, в условиях долины или даже дельты большой реки. Об этом свидетельствуют большая площадь, которую занимают насекомоносные слои, и соседство участков с интенсивной сортировкой материала по размеру и весу (например, прослоев, буквально набитых изолированными надкрыльями жуков) с участками, где осадконакопление происходило в спокойных условиях и где встречаются отпечатки крупных крыльев и целых насекомых.

Как указывает Т. А. Сикстель (1962, 1967), климат южной Ферганы в раннем триасе был сухим и жарким, континентальным, с резкими сезонными колебаниями. Преобладающий тип рельефа — равнины и плоскогорья. Флоры ксероморфные, с количественным преобладанием хвойных, птеридоспермов, цикадофитов и кордаитов, были связаны главным образом с «оазисами».

В местонахождении Джайляучо экспедициями Палеонтологического

института, а также Т. А. Сикстель в 1956—1964 гг. было собрано около 10 000 отпечатков насекомых, в том числе 37 остатков Symphyta. На этом материале описано 12 родов и 25 видов семейства Xyelidae, относящихся к двум подсемействам — Madygellinae (один вид) и Archexyelinae. Однако эти данные не отражают истинной картины таксономического разнообразия перепончатокрылых Джайляучо, поскольку описанные таксоны из-за сильного перекаса отпечатков, а также их фрагментарности и плохой сохранности в сущности являются паратаксонами.

Кросби (Crosby). Местонахождение поздне триасового возраста (основание ипсвичской серии) у горы Кросби в Квинсленде, Австралия (Riek, 1955). Здесь найдено единственное перепончатокрылое, *Archexyela crosbyi* Riek, 1955, принадлежащее к тому же подсемейству Archexyelinae, к которому относится большинство Xyelidae местонахождения Джайляучо.

Иссык-Куль. Местонахождение расположено в урочище Согюты Тонского р-на Киргизской ССР, на берегу озера Иссык-Куль. Насекомые собраны экспедицией Палеонтологического института в 1942 г. в отложениях джильской свиты, которую Генкина (1966) относит к нижнему лейасу. За раннеюрский возраст насекомых этого местонахождения высказывается и Мартынова (1948). Раннелейасовый возраст насекомоносных отложений Иссык-Куля подтверждается также находкой здесь ракообразных Kazacharthra, определенных Н. И. Новожиловым как *Almatium Novojilov* (предположительно *A. gusevi* Chernyshev). Как известно, Kazacharthra до сих пор найдены только в отложениях раннего лейаса Азии. С другой стороны, Б. Б. Родендорф (1964), основываясь на необычайной архаичности двукрылых Иссык-Куля, относит эти отложения к рэгу (верхний триас). Из Symphyta здесь найдена только *Kirghizoxyela mirabilis* A. Rasn. (Xyelidae, Liadoxyelini), гораздо более близкая к юрской азиатской *Liadoxyela* Mart., чем к поздне триасовой австралийской *Archexyela*. Однако эту находку нельзя рассматривать в качестве веского аргумента в пользу лейасового возраста отложений — слишком мал материал по поздне триасовым и раннеюрским Symphyta и слишком большими расстояниями разделены их немногочисленные находки.

Рельеф в районе озера Иссык-Куль в поздне триасовое (рэт) и раннеюрское время был возвышенным, леса преимущественно гинкгово-саговниковые, зоогеографическая область (для морской фауны) — тропическая, климат влажный, однородный на больших пространствах (Синицын, 1962). Палеофлористическая область, по данным В. А. Вахрамеева (1964), — Индо-Европейская (Среднеазиатская подобласть).

Кызыл-Кия. Местонахождение расположено близ г. Кызыл-Кия Ошской обл. Киргизской ССР. Насекомые собраны главным образом в отложениях свиты Н, для которой Мартынов (1937а) указывал раннелейасовый возраст, тогда как Ю. М. Кузичкина, Е. А. Репман и Т. А. Сикстель (1958) считают ее средне-верхнелейасовой. Из Symphyta здесь найдена только *Liadoxyela praecox* Mart. (Xyelidae, Liadoxyelini). Как указывает В. М. Синицын (1962), палеогеографическая обстановка южной Ферганы в ранней юре была приблизительно той же, что и в районе озера Иссык-Куль, с той лишь разницей, что здесь происходило более интенсивное угленакопление, т. е. влажность была больше, а растительность богаче.

Шураб. Это местонахождение (сай Сагул) расположено в Баткенском р-не Ошской обл. Киргизской ССР, в 12 км к юго-западу от г. Шураба и приблизительно одновозрастно с местонахождением Кызыл-Кия. Палеогеографические условия в них также, вероятно, были одинаковыми, весьма сходны и насекомые некоторых групп, например Coleoptera Archostemata (Пономаренко, 1969). Symphyta, найденные здесь экспедицией Палеонтологического института (1964), совсем другие — три отпе-

чатка принадлежат представителям трех семейств надсемейства Siricidae — *Liasirex sogdianus* A. Rasn. (Gigasiricidae), *Sepulenia syriaca* A. Rasn. (Sepulcidae) и *Shurabisca liassica* A. Rasn. (Murgicidae). Однако это различие легко может оказаться простой случайностью.

Ия. Насекомые были собраны экспедицией Палеонтологического института (1959) на р. Ие у д. Владимировки Тулунского р-на Иркутской обл. Отпечатки насекомых встречаются в отложениях усть-балецкого горизонта, образующего кровлю нижней подсвиты присаянской свиты, причем разные авторы считают этот горизонт относящимся к лейасу или доггеру (Тазихин, Колесников, 1967). Насекомые «усть-балецкого комплекса», для которого характерны обитавшие в реках или ручьях личинки поденок типа *Mesoneta* Br., Rdt., Gangl., *Mesobaetis* Br., Rdt., Gangl. и веснянок типа *Mesoleuctra* Br., Rdt., Gangl., распространены по восточному и особенно западному Забайкалью, Предбайкалью и идут далеко на запад до Кемеровской обл. и далее до Караганды. В Забайкалье они обнаружены в отложениях ичетуйской и букукунской свит, в Кемеровской обл. — в сартаковской и, возможно, терсюкской свитах, в Караганде — в дубовской свите. Все эти свиты также относятся к нижней или средней юре (Мартинсон, 1961; Колесников, 1964; Красинец, 1966; Тазихин, Колесников, 1967; Яковлев, 1967). На юг этот комплекс идет до Кендерлыка (Зайсанский р-н Восточно-Казахстанской обл.; тологойская свита, лейас) и, возможно, даже до Шураба (свита В, лейас). Вероятно, этот комплекс не является строго одновозрастным, однако близость возраста соответствующих отложений кажется весьма вероятной, тем более что она подтверждается на разных участках ареала и распространением рыб (Яковлев, 1967), клопов (Попов, 1970), ракообразных *Kazacharthra* (Пономаренко, 1969). Во всяком случае, этому не противоречит находка в р. Ие остатка единственного здесь представителя Symphyta — *Liadoxyela iensis* sp. nov., очень близкого к лейасовой *L. praecox* Mart. из Кызыл-Кии.

По данным Сеницына (1962), Прибайкалье в лейасе и доггере представляло собой равнину с хвойно-гинкговыми лесами и влажным климатом без резких сезонных колебаний (древесина без годичных колец), сходным с таковым лейаса южной Ферганы. Однако зоогеографическая область (для морской фауны) была умеренной, а не тропической. Палеофлористическая область, по Вахрамееву (1964), — Сибирская, а не Индо-Европейская.

Новая Брянь. Насекомые, в том числе *Xyelisca leptopoda* sp. nov. (Xyelidae), обнаружены в пади Новая Брянь (Бурятская АССР, Заиграевский р-н, р. Брянка, ичетуйская свита, верхний лейас). Личинки поденок и веснянок указывают на принадлежность их к усть-балецкому комплексу. О. А. Чернова, просмотревшая Ephemeroptera из этого местонахождения, любезно сообщила автору, что они особенно близко напоминают кемеровских, а не усть-балецких поденок.

Палеогеографическая обстановка, видимо, была приблизительно той же, что и на р. Ие.

К а р а т а у. Насекомые собраны в нескольких точках южной части хребта Каратау (Казахская ССР, Чимкентская обл., Алгабасский р-н), в двух из которых найдены и Symphyta — близ д. Галкино у подножия г. Букуй-Тау (хребет Кульбастау — восточная оконечность Каратау) и у д. Михайловки (урочище Аулие). Возраст каратауской свиты оценивается большинством авторов как позднеюрский (келловей — титон, см. «Каратауское юрское озеро», 1968). Родендорф (1964) снижает его до среднеюрского из-за сходства некоторых Diptera с раннеюрскими двукрыльями Европы. Д. В. Панфилов (1968), наоборот, относит каратауские отложения с насекомыми к самым верхам верхней юры, аргументируя это появлением криптогенных форм, мигрировавших с древней тихоокеан-

ской суши. Однако предположение о внезапном появлении тех или иных насекомых в поздней юре не представляется обоснованным ввиду почти полного отсутствия сведений о насекомых несомненно среднеюрского возраста не только Средней Азии, но и других районов земного шара. Что же касается непосредственно перепончатокрылых, то количество их остатков в отложениях, промежуточных между изученными в Джайлаучо и Каратау, просто ничтожно мало для подобных заключений. Поэтому о действительно резком изменении фауны можно говорить, лишь сравнивая каратауских *Symphyla* с более поздними, байсинскими.

Насекомые Каратау захоронялись в неглубоком озере с водой, богатой ионами Са и Mg и потому обедненной фауной и флорой (Каратауское юрское озеро, 1968). Д. В. Панфилов (1968) объясняет бедность водной энтомофауны Каратау хищнической деятельностью рыб.

Климат был жарким и сухим, лишь местами условия были более гигрофильными. По мнению Панфилова (1968), это наблюдалось в горах, расположенных недалеко от озера, авторы «Каратауского юрского озера» (1968), напротив, говорят о редких прибрежных болотах. Палеофлористическая провинция, по данным В. А. Вахрамеева (1964), Индо-Европейская, причем средняя ее зона.

А. В. Мартыновым, А. И. Турутановой-Кетовой и Н. В. Шабаровым в 1924—1930 гг., а затем экспедициями Палеонтологического института в 1962—1967 гг. в Каратау было собрано 70 отпечатков *Symphyla*, относящихся к 60 видам, 35 родам и 11 семействам подотряда.

Зольнгофен (Solnhofen). Литографские сланцы в районе Зольнгофена — Айхштадта (Бавария, ФРГ) отлагались в позднеюрское время в лагуне южного побережья Фенноскандии (Kuhn, 1961), покрытого преимущественно папоротниково-саговниковыми лесами; зоогеографическая область, по данным Синецина (1962), тропическая, а палеофлористическая, по Вахрамееву (1964), — Индо-Европейская (средняя зона). Из перепончатокрылых здесь найдены многочисленные отпечатки *Muticidae*, отнесенные к единственному виду рода *Muticum* Westw. Однако плохая сохранность этого материала не позволяет быть уверенным в том, что под названием *M. schroeteri* (Germ.) объединены представители одного, а не нескольких, хотя и близких, видов *Muticum*.

Дурдлестон Бей (Durdleston Bay). Отложения нижнего пурбека (верхняя юра) в Сассексе, Англия (Handlirsch, 1906—1908). Климат и растительность, видимо, те же, что и в Золнгофене. Найдены 2 отпечатка: *Muticum heeri* Westw. и *Muticum brodiei* Westw. (*Muticidae*).

Байса. Отложения, по-видимому, озерные, вскрыты р. Витимом около урочища Байса (Бурятская АССР, Еравнинский р-н). Слои с отпечатками насекомых относятся к байсинской свите (Колесников, 1964). Среди насекомых Байсы многочисленны личинки поденок рода *Ephemeroptera* Eischw. и жука *Coptoclava longipoda* Ping, которые указывают на принадлежность их к так называемому тургинскому комплексу.

Остатки насекомых этого комплекса вместе с рыбами рода *Lycoptera* Müll. широко распространены от западного Забайкалья до Амурской обл., Монголии и Восточного Китая, где встречаются в отложениях различных местных свит¹. Эти свиты в какой-то степени разновозрастны, по крайней мере среди них есть некоторые непосредственно сменяющие одна другую, например романовская, байсинская и сепхиндинская или кутинская и аргунская (Колесников, 1964). Разные авторы указывают для

¹ Тургинская (верхняя подсвита), холболжинская (нижняя подсвита), кутинская, аргунская, усть-карская (верхняя подсвита), утанская, нарасунская, улан-гангинская, маякская, балейская, нерчинская, романовская, байсинская и, возможно, также сепхиндинская свиты Забайкалья, таландская свита Приамурья, дзунбаинская свита Монголии и формация Лайян Китая. Названия свит указаны геологами, собравшими материал, или перечисляемыми далее авторами.

перечисленных свит интервал от верхов верхней юры приблизительно до середины нижнего мела (Мартинсон, 1964; Колесников, 1964; Красинец, 1966; Писцов, 1966, и др.), реже приписывают им только позднеюрский (Новожилов, 1961; Чернова, 1961) или раннемеловой возраст (Яковлев, 1967).

Что касается байсинской свиты, непосредственно для нее юрский возраст указывают только О. М. Мартынова (1961) и О. А. Чернова (1961). При этом Мартынова не обосновывает своего мнения, а Чернова ссылается на то, что близкий к *Ephemeropsis* род *Hexagenites* Scudd. известен из Мальма Европы. Однако не только близкие роды, но и виды тех же самых родов, которые найдены в Байсе, нередко обнаруживаются не только в мальме, но и в ранней юре, позднем мелу и даже сохраняются доныне. Среди *Symphyta*, например, род *Xyela* Dalm. доживает до настоящего времени. Для жуков ряд аналогичных случаев приводит Пономаренко (1969).

Поэтому раннемеловой возраст байсинской свиты, принимаемый большинством исследователей и подтверждаемый находкой здесь отпечатка *Mesocephus*, насекомого, связанного уже с покрытосеянными растениями, кажется более вероятным, хотя и не доказанным окончательно.

Фауна Байсинского местонахождения неоднородна: комплексы форм, собранные в разных частях изученного разреза, сильно отличаются друг от друга. Так, среди водных форм в верхней части разреза доминируют личинки рода *Ephemeropsis* Eichw., обитавшие, видимо, на сильно заросших участках водоема с малоподвижной водой (Мешкова, 1961). Для тех же условий характерны и найденные здесь домики ручейников (Сукачева, 1968). Нижележащие слои в большом количестве содержат отпечатки личинок стрекоз, характерных, по устному сообщению Л. Н. Притыкиной, для более открытых участков водоемов. Здесь же найдены многочисленные личинки жука *Coptoclava longipoda* Ring, также связанные с участками открытой воды (Пономаренко, 1961). Строение домиков ручейников из этих отложений указывает на большую подвижность воды. Личинки поденок здесь немногочисленны, так же как личинки стрекоз и *Coptoclava* в верхней части разреза. Слои, промежуточные между описанными выше, являются промежуточными и по содержащимся в них остаткам насекомых, что позволяет предположить постепенное зарастание водоема (вероятно, озера), в котором шло образование изученных отложений.

По данным Синицына (1962), в начале мела в Забайкалье преобладает гористый, даже вулканический рельеф, преимущественно хвойные леса; климат умеренный, с сезонными колебаниями. Местонахождение расположено у южной границы Сибирской палеофлористической области, как она изображена у Вахрамеева (1964).

Насекомые при современном уровне их изученности дают сравнительно мало дополнительных данных по этому вопросу. В частности, упомянутый выше *Mesocephus* A. Rasn. относится к современному подсемейству *Serphinae*, связанному с покрытосеянными растениями, по-видимому, даже непосредственно к трибе *Rachuserphini*, современные представители которой развиваются на сложноцветных. Это свидетельствует о весьма вероятном присутствии в раннем мелу Забайкалья покрытосемянных и, может быть, даже самих *Asterales*, достоверно известных лишь с сеномана (Тахтаджян и др., 1963)¹.

Интересны некоторые особенности фауны Байсинского местонахождения, свидетельствующие о возможных циклических колебаниях климата. Так, в промежуточной части разреза резко увеличено число остат-

¹ По устному сообщению Л. В. Арнольди, *Curculionidae* в байсинской фауне представлены подсемействами *Nanophyinae* и *Notarinae*, в настоящее время также связанными с покрытосеянными растениями.

ков теплолюбивых насекомых, таких, как Orthoptera и Phasmatodea (в 6 раз выше, чем в других слоях), Neuroptera (в 3 раза и более) и, в частности, Psuchopidae (в 4,5 раза и более). В некоторых прослоях этой части отложений необычайно много отпечатков тараканов, также в большинстве своем теплолюбивых животных. Высокая численность остатков термофильных насекомых в этой части разреза позволяет предположить более теплый климат в период образования соответствующих слоев по сравнению с выше- и нижележащими. В пользу этого свидетельствует и относительная многочисленность остатков наземных насекомых, которые здесь доминируют над водными (в других частях разреза соотношение обратное).

Распределение остатков Symphyta, во всяком случае, не противоречит этому предположению. Так, в верхней и нижней частях разреза найдено 22 отпечатка 11 видов и 9 родов семейства Xyelidae и ни одного представителя других семейств, тогда как в промежуточных слоях из 5 остатков лишь 1 принадлежит Xyelidae, а остальные относятся к 4 другим семействам (Cephidae, Siricidae, Anaxyelidae и Tenthredinidae incertal sedis). Среди этих четырех форм наиболее интересен упоминавшийся выше *Mesocephus*, который, по-видимому, относится к современной термофильной (степной) трибе Pachycephini. Что же касается Xyelidae, доминирующих в других частях разреза, то по крайней мере сейчас они приурочены главным образом к лесной зоне и горам Голарктики.

К е м п е н д я й. Остатки насекомых найдены на притоке Вилюя р. Кемпендяй (Сунтарский р-н Якутской АССР), в отложениях нижнемеловой сангарской свиты, т. е. одновозрастны байсинским насекомым или немного моложе их (Мартинсон, 1961). Насекомые собраны в 1953 г. Н. М. Чумаковым. Климат и растительность этого района и района Байсы в раннемеловое время также были сходными (Синицын, 1962), но рельеф равнинный, а не гористый. Палеофлористическая область, по Вахрамееву (1964), — Сибирская (вне средней зоны). Единственный, найденный в Кемпендяе представитель Symphyta — *Kempendaja jacutensis* A. Rasn. (Anaxyelidae) более близок к каратауским представителям семейства, чем к байсинскому.

ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ МЕЗОЗОЙСКИХ SYMPHYTA

SYMPHYTA РАННЕГО ТРИАСА СРЕДНЕЙ АЗИИ (местонахождение Джайляучо)

Семейство Xyelidae

Подсемейство Archexyelinae

- Xyelinus angustiradius* A. Rasn.
- X. majus* A. Rasn.
- Lithoxyela fenestralis* A. Rasn.
- Oryctoxyela anomala* A. Rasn.
- O. triassica* A. Rasn.
- Madygenius extraradius* A. Rasn.
- M. primitivus* A. Rasn.
- Euryxyela euryptera* A. Rasn.
- Xiphoxyela procrusta* A. Rasn.
- X. (?) striata* (A. Rasn.)
- Ferganoxyela sogdiana* A. Rasn.
- F. desertucta* A. Rasn.
- Dinoxyela armata* A. Rasn.
- Triassoxyela foveolata* A. Rasn.,
- T. orycta* A. Rasn.
- Asioxyela smilodon* A. Rasn.
- A. grandipennis* (A. Rasn.)

- A. paucura* A. Rasn.
A. parvula A. Rasn.
Leioxyela mollis A. Rasn.
L. mitis A. Rasn.
L. (?) antiqua (A. Rasn.)
L. (?) grandis A. Rasn.
L. (?) lata (A. Rasn.)
 Подсемейство Madygellinae
Madygella analoga A. Rasn.

СЫМРНУТА ПОЗДНЕГО ТРИАСА АВСТРАЛИИ
(местонахождение Кросби)

- Семейство Xyelidae
 Подсемейство Archexyelinae
Archexyela crosbyi Riek.

СЫМРНУТА ЛЕЙАСА СРЕДНЕЙ АЗИИ
(местонахождения Иссyk-Куль, Кызыл-Кия и Шураб)

- Семейство Xyelidae
 Подсемейство Xyelinae
 Триба Liadoxyelini
Liadoxyela praecox Mart.
Kirghizoxyela mirabilis A. Rasn.
 Семейство Gigasiricidae
Liasirex sogdianus A. Rasn.
 Семейство Sepulcidae
Sepulenia syrica A. Rasn.
 Семейство Myrmiciidae
Shurabisca liassica A. Rasn.

СЫМРНУТА ПОЗДНЕГО ЛЕЙАСА —
РАННЕГО ДОГГЕРА ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ
(местонахождения Ия и Новая Брянь)

- Семейство Xyelidae
 Подсемейство Xyelinae
 Триба Liadoxyelini
Liadoxyela iensis A. Rasn.
 Триба Xyelini
Xyelisca leptopoda A. Rasn.

СЫМРНУТА ПОЗДНЕЙ ЮРЫ КАЗАХСТАНА
(местонахождение Каратау)

- Семейство Xyelidae
 Подсемейство Madygellinae
Sirecomima xiphophora A. Rasn.
Xyelula hybrida A. Rasn.
 Подсемейство Xyelinae
 Триба Xyelini
Eoxyela scoliura A. Rasn.
E. punctata A. Rasn.
E. atra A. Rasn.
Enneoxyela crassicauda A. Rasn.
En. compressicauda A. Rasn.
En. karatavica (A. Rasn.)
 Триба Liadoxyelini
Lydoxyela excellens A. Rasn.
Anotoxyela incerta (A. Rasn.)
 Подсемейство Macroxyelinae
 Триба Angaridyelini
Nigrimonticola longicornis A. Rasn.
Ophthalmoxyela brachyura A. Rasn.

Триба Xyeleciini

- Microxyelecia brachycera* A. Rasn.
Семейство Xyelotomidae
Xyelotoma nigricornis A. Rasn.
Xyelocerus admirandus A. Rasn.
Pseudoxyela heteroclita A. Rasn.
Семейство Pararamphiliidae
Pararamphilius confusus A. Rasn.
Семейство Xyelydidae
Xyelyda excellens A. Rasn.
Mesolyda jurussica A. Rasn.
M. depressa A. Rasn.
Prolyda karatavica A. Rasn.
P. xyelocera A. Rasn.
Strophandria grossa A. Rasn.
Семейство Gigasiricidae
Gigasirex longipes A. Rasn.
Protosirex xyelopterus A. Rasn.
Семейство Anaxyelidae
Anaxyela gracilis Mart.
A. nana (A. Rasn.)
A. parvula A. Rasn.
A. destructa A. Rasn.
Syntexyela media (A. Rasn.)
S. inversa A. Rasn.
S. gracilicornis A. Rasn.
S. asiatica A. Rasn.
Brachyshyntexis brachyura (A. Rasn.)
B. micrura A. Rasn.
B. nova A. Rasn.
Urosyntexis magna (A. Rasn.)
U. drepanura (A. Rasn.)
U. depressa A. Rasn.
Sphenosyntexis antonovi (A. Rasn.)
Sph. pallicornis A. Rasn.
Kulbastavia macrura (A. Rasn.)
Anasyntexis strophandra A. Rasn.
Семейство Sepulcidae
Sepulca mirabilis A. Rasn.
Семейство Karatavitidae
Karatavites angustus A. Rasn.
K. medius A. Rasn.
Семейство Siricidae
Aulisca odontura A. Rasn.
A. varicornis A. Rasn.
Megaulisca grossa A. Rasn.
Megura magnifica A. Rasn.
Семейство Paroryssidae
Paroryssus extensus Mart.
Praeoryssus venosus A. Rasn.
P. gracilis A. Rasn.
Microryssus brachyurus A. Rasn.
M. subtilis A. Rasn.
M. crassipes A. Rasn.
M. robustus A. Rasn.
M. antennatus A. Rasn.
M. minus A. Rasn.
Семейство Pararchexyelidae
Pararchexyela macroptera A. Rasn.

СЫМФУТА ПОЗДНЕЙ ЮРЫ ЗАПАДНОЙ ЕВРОПЫ
(местонахождения Золенгофен и Дурдлестон-Бей)

Семейство Myrmiciidae

- Myrmicium heeri* Westw.
M. schroeteri (Germ.)
Formicium brodiei Westw.

**СЫМФУТА РАННЕГО МЕЛА (?) ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ
(местонахождения Байса и Кемпендай)**

- Семейство Xyelidae
 Подсемейство Xyelinae
 Триба Xyelini
Eoxyela sibirica A. Rasn.
Spathoxyela fossilis (A. Rasn.)
Xyela (Mesoxyela) mesozoica A. Rasn.
- Подсемейство Macroxyelinae
 Триба Angaridyelini
Angaridxyela vitimica A. Rasn.
A. minor A. Rasn.
A. pallipes A. Rasn.
Baissoxyela tarsalis sp. nov.
- Триба Gigantoxyelini
Gigantoxyela quadrifurcata A. Rasn.
Chaetoxxyela hirsuta A. Rasn.
- Триба Ceroxyelin
Ceroxyela dolichocera A. Rasn.
- Триба Xyeleciini
Xyelites trigeminus A. Rasn.
Uroxyela sicicauda A. Rasn.
- Семейство Scephidae
Mesocephus sibiricus A. Rasn.
- Семейство Anaxyelidae
 Подсемейство Dolichostigmatinae
Dolichostigma tenuipes A. Rasn.
- Подсемейство Anaxyelinae
Kempendaja jacutensis A. Rasn.
- Семейство Siricidae
Praesirex hirtus A. Rasn.
- Tenthredinidea incertae sedis
Vitimlarva paradoxa A. Rasn.

**ГЕОЛОГИЧЕСКОЕ
И ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ
МЕЗОЗОЙСКИХ СЫМФУТА**

Наиболее древние остатки Symphyta найдены в нижнетриасовых отложениях Средней Азии. Все они принадлежат двум подсемействам Xyelidae, из которых доминирующие здесь Archexyelinae известны, кроме того, по одному отпечатку из верхнего триаса Австралии. Madygellinae, представленные здесь единственной формой, доживают по меньшей мере до конца юры. Все Xyelidae раннего триаса специализированы и обладают костализованным жилкованием, так что даже более молодые представители обоих подсемейств, *Archexxyela*, *Sirecomima* и *Xyelula*, во многих отношениях оказываются примитивнее своих предшественников.

В отложениях нижней юры появляются отпечатки первых представителей других групп Symphyta. Это прежде всего триба Liadoxyelini (Xyelidae, Xyelinae), представленная в раннем лейасе Средней Азии монотипическим родом *Kirghizoxyela* A. Rasn., в среднем — позднем лейасе Средней Азии — одним из двух видов рода *Liadoxyela* Mart. (*L. praecox* Mart.) и в позднем лейасе — раннем доггере Предбайкалья — вторым видом этого рода (*L. iensis* sp. nov.). В позднем лейасе западного Забайкалья обнаружен первый, весьма примитивный представитель трибы Xyelini — *Xyelisca leptopoda* sp. nov. Кроме того, в среднем или позднем лейасе Средней Азии существовали три семейства Siricidea (Gigasiricidae, Serpulcidae и Myrmiciidae).

Таким образом, в ранней юре и, может быть, также в начале доггера на территории Ангариды были представлены четыре семейства двух над-

семейств Symphyta. Рода и виды, известные отсюда, вне указанного отрезка времени не обнаружены, но все семейства и обе трибы Xyelinae доживают по крайней мере до поздней юры.

В поздней юре Ангариды, на территории современного южного Казахстана, найдено 60 видов и 35 родов Symphyta, представляющих 11 семейств почти всех известных надсемейств подотряда (Xyelidea: Xyelidae; Tenthredinidea: Xyelotomidae; Megalodontidea: Xyelidae, Parapamphiliidae; Siricidea: Gigasiricidae, Anaxyelidae, Sepulcidae, Karatavitiidae, Siricidae; Orussidea: Paroryssidae; superfam. incertae sedis: Pararchxyelidae), отсутствуют только Cephidea.

Ориентировочная оценка разнообразия локальной фауны местонахождения у с. Михайловки, где собрана большая часть этих насекомых, дает результаты, сравнимые с современными условиями: не менее 350—400 видов, 75—80 родов и 14—15 семейств¹. Из Англии сейчас известно 500 видов, 100 родов и 12 семейств пилильщиков (Benson, 1951—1958), из Латвии, соответственно, 400, 90 и 11 (Циновский, 1953). При этом следует учитывать неточность нашей оценки разнообразия, несоответствие ископаемых и современных видов Symphyta (см. ниже), а также и тот факт, что фауны Англии, Латвии и т. д., с одной стороны, отнюдь не являются локальными, а с другой, — сборы здесь проводились в течение значительно меньшего времени и менее равномерно по сезонам, чем это характерно для «сборов», дошедших до нас в виде отпечатков на камне (Расницын, Пономаренко, 1967). Таким образом, позднеюрскую фауну Казахстана можно расценивать как довольно богатую. Имея в виду относительную бедность соседней и близкой по возрасту фауны Западной Европы, можно даже предположить в основном автохтонный, а не мигрантный характер фауны Каратау. В то же время позднеюрские Symphyta Казахстана отнюдь не представляются особенно примитивными — по уровню специализации эта фауна кажется сравнимой с современной и превосходит, по-видимому, раннемеловую фауну Забайкалья. Об этом свидетельствует очень большое разнообразие Paroryssidae, видимо, близких по экологии к паразитическим перепончатокрылым и судя по этому разнообразию гораздо успешнее, чем сейчас, конкурировавших с ними. Различные Siricidea Каратау по уровню специализации и разнообразию, по-видимому, значительно превосходят современных представителей надсемейства. Xyelidae и Parapamphiliidae примитивнее современных Megalodontidae, но значительно специализированней, чем Pamphiliidae, и, вероятно, более разнообразны, чем современные семейства. Xyelidae, более редкие здесь, чем в более древних (и некоторых более молодых) фаунистических комплексах, также сильно специализированы, за исключением представителей реликтовой для поздней юры трибы Liadoxyelini, и отличаются сильно костализованными крыльями и, видимо, мощным полетом. Эта особенность вообще очень характерна для каратауских Symphyta: неокостализованными крыльями обладают здесь, помимо упомянутых Liadoxyelini, только Xyelidae и в меньшей степени Xyelotomidae.

Позднеюрские Symphyta Западной Европы, несмотря на довольно хорошую изученность соответствующих отложений, не слишком многочисленны и, главное, крайне однообразны. Здесь найдено всего несколько видов одного своеобразного и чрезвычайно сильно специализированного семейства Murgicidae. Судя по бедности фауны последняя едва ли могла быть автохтонной. Во всяком случае, европейские виды при современном уровне знаний легко могут быть выведены, например, из лейасовых среднеазиатских форм типа *Shurabisca* и *Leiasirex*.

¹ Расчет произведен по методике, описанной у Расницына и Пономаренко (1967), однако цифры получены здесь несколько иные, что связано с различным пониманием объема некоторых родов и видов.

Более поздние мезозойские Symphyta, по-видимому, раннемеловые, найдены только в Восточной Сибири. Облик этой фауны двойственный. С одной стороны, здесь впервые появляется вполне кайнозойская, связанная с покрытосемянными растениями группа подотряда — Serrhidae, а также и другие перепончатокрылые современного облика (Ichneumonidae, настоящие Aculeata и т. д.). С другой стороны, доминирование здесь представителей древнего семейства Xyelidae, которое в поздней юре Казахстана уже совершенно потеряло свои былые позиции в фауне Symphyta, придает более молодой восточносибирской фауне перепончатокрылых совершенно архаический облик. Это впечатление еще более усиливается тем, что целый ряд форм оказывается по многим признакам значительно менее специализированным, чем близкие им члены фауны Каратау (прежде всего сюда относятся *Xyela Dalm.*, *Angaridyela A. Rasn.*, *Ceroxyela A. Rasn.* и до некоторой степени даже *Dolichostigma A. Rasn.*, *Praesirex A. Rasn.* и другие роды). Общий уровень специализации восточносибирских Symphyta в результате кажется заметно более низким, чем казахстанских.

Ключом к пониманию причин архаичности фауны Забайкалья может оказаться совсем по-иному, казалось бы, не связанный с этим факт сравнительно очень малого ее разнообразия. Если исключить период временного потепления, то в окрестностях Байсы в раннемеловое время едва ли обитало более трех-четырех десятков видов Symphyta (Расницын, Пономаренко, 1967). Очень важным представляется также тот факт, что отпечатки Xyelidae доминируют в тех слоях, где реже встречаются остатки относительно термофильных насекомых, а вместе с последними найдены только один отпечаток Xyelidae и четыре отпечатка представителей четырех других семейств Symphyta.

Как уже отмечалось, Xyelidae являются древнейшей группой подотряда, и к началу мела они имели наибольшее время для приспособления к умеренному климату. Действительно, по крайней мере ныне они сосредоточены главным образом в лесной зоне умеренного пояса северного полушария. Другие же семейства Symphyta в юре — начале мела были еще сравнительно молодыми, а остатки их (существенное совпадение!) приурочены главным образом к отложениям, образовавшимся в условиях тропического или субтропического климата. В отложениях умеренной зоны, как мы видели, их остатки также обнаружены именно в тех слоях, где увеличен процент других термофильных форм. Можно предположить поэтому, что к началу мела эти насекомые еще сохраняли свою приуроченность к теплomu климату и были способны проникать (или усиленно размножаться) севернее лишь при временном потеплении. При похолодании же здесь сохранялись одни Xyelidae, да и те были уже сравнительно немногочисленны.

Наличие заметного количества недавних мигрантов и неустойчивость климата могли обусловить также некоторую неустойчивость биоценоза. Если это предположение справедливо, становится понятным существование относительно малоспециализированных форм — вторая группа фактов, создающих впечатление архаичности восточносибирской раннемеловой фауны Symphyta.

Таким образом, раннемеловая фауна Symphyta Восточной Сибири кажется очень своеобразной. С одной стороны, она заметно обеднена, по крайней мере в отношении высших таксонов. С другой стороны, здесь уже появляются некоторые современные группы (Serrhidae). По-видимому, раннемеловая фауна Восточной Сибири демонстрирует нам один из начальных этапов преобразования мезозойской фауны в кайнозойскую. Впрочем, отсутствие здесь многих мезозойских семейств объясняется, вероятно, не только их вымиранием, но и неполнотой наших знаний о фауне, а может быть, также и ее локальной обедненностью.

Следовательно, в мезозое уже существовали все надсемейства подотряда и большинство семейств. Pamphiliidae, Megalodontidae, Xiphydriidae, Orussidae и все современные семейства Tenthredinidea из мезозоя пока не известны, но весьма вероятно, что они появились до конца эры и будут найдены при изучении еще почти не исследованных палеоэнтомологами меловых отложений. Мезозойские представители современных подсемейств и триб обнаружены только в семействах Xyelidae и Cephidae. Современный род в мезозое только один — *Xyela* Dalman.

В течение мезозоя фауна Symphyta меняется очень быстро. Помимо Xyelidae лишь два семейства оказываются существовавшими достаточно долгое время — Murgiciidae (с ранней юры до эоцена) и Siricidae (с поздней юры — доныне). В семействе Xyelidae подсемейство Archexyelinae существовало с раннего триаса до позднего, Madygellinae — с раннего триаса до поздней юры, Xyelmae (Xyelini) — с ранней юры доныне, Macroxyelinae — с поздней юры доныне. Гриба Liadoxyelini отмечена для ранней и поздней юры. Xyelesiini существовали с поздней юры доныне. Известное время существования других крупных таксонов Symphyta еще короче, а для родов и тем более видов таких данных вообще нет (за исключением рода *Xyela*).

Географическое распространение мезозойских Symphyta нам также практически неизвестно. Мы не знаем ни одного вида, найденного в двух сколько-нибудь удаленных друг от друга точках. Для родов такой факт известен (*Liadoxyela*), но только один. Для семейств таких данных несколько больше, но и они не могут служить надежной основой для зоогеографических построений из-за крайне неравномерной палеоэнтомологической изученности мезозойских континентальных отложений Советского Союза и тем более всего мира. Лишь в одном случае более или менее синхронные юрские фауны Казахстана и Европы изучены достаточно хорошо, чтобы можно было предположить географическую обусловленность резкого различия между ними.

Сравнивая мезозойские формы с близкими к ним современными, также можно сделать лишь немногие замечания зоогеографического характера. Так, Xyelidae, которые ныне известны лишь из Голарктики, в позднем триасе существовали в Австралии. Мезозойские азиатские Anaxyelidae сохранились ныне в виде единственного реликта (*Syntexis*) в Калифорнии. Современные Pachyserphini встречаются в степях Европы, а раннемеловой представитель трибы — *Mesoccephus* — в Забайкалье. В остальных случаях ареалы современных групп охватывают точки, где найдены близкие к ним мезозойские формы. Так, Siricidae и Orussidae распространены по всем регионам, Megalodontidea и *Xyela* — по всей Голарктике, Blasticotomidae, к которым могут быть близки *Xyelotomidae*, также известны из многих точек Голарктики (олигоцен запада США, ныне в Западной Европе, в Кемеровской обл.¹, на Дальнем Востоке и в Бирме).

Довольно своеобразно распространение рода *Xyela*. Мезозойская эволюция рода протекала, видимо, в Азии, о чем свидетельствуют многочисленность здесь близких к *Xyela* мезозойских родов и примитивность байсинской *Mesoxyela* A. Rasn. Возможно, что это справедливо и для палеогена, так как среднеолигоценовые виды *X. (X.) magna* Statz и *X. (X.) latipennis* Statz весьма примитивны и могли быть близки к предкам современных видов. Правда, род *Xyela* совершенно не представлен в фауне янтаря (начало олигоцена), захоронившейся в условиях, казалось бы, идеальных для этих насекомых. Современные *Xyela* связаны с соснами и, летая довольно плохо, постоянно бегают по стволам, так что попадание их в смолу *Pinus succinifera* Goerr. весьма вероятно. Однако крайняя редкость в янтаре остатков всех Symphyta, в том числе связанных с сос-

¹ Личинка *Blasticotoma* Klug найдена автором в 1963 г. на р. Томь.

нами и другими хвойными Pamphilidae и Diprionidae, заставляет вспомнить указание Малеза (Malaise, 1945) на редкость Symphyta в тех биотопах, которые населены большим количеством муравьев. Ведь хорошо известно, как много муравьев среди насекомых балтийского янтаря, и, может быть, именно этим объясняется отсутствие *Xyela* в фауне янтаря.

Иное положение с современными представителями рода, которые в Неарктике разнообразнее, чем в Палеарктике. Это характерно и для сосен, с эволюцией которых тесно связана эволюция *Xyela* (Расницын, 1965а). Поэтому вполне возможно, что современные палеарктические виды этого рода являются сравнительно поздними иммигрантами из Северной Америки.

Приведенные выше данные по геологическому и географическому распространению мезозойских Symphyta, а также большая редкость их остатков (один отпечаток Symphyta попадает в среднем приблизительно на 200 отпечатков других мезозойских насекомых) определяют малое стратиграфическое значение этой группы. Таксоны низкого ранга очень редко могут быть отмечены в разных местонахождениях даже при разновозрастности отложений и поэтому едва ли могут быть использованы для синхронизации слоев. Крупные группы, наоборот, нередко существуют долго, но временные границы их далеко еще не установлены. Эволюция же Symphyta шла весьма неравномерно, так что один только уровень организации ископаемого отнюдь не указывает на время отложения вмещающей породы.

Поэтому единственное предположение стратиграфического характера, которое может быть сейчас выдвинуто с целью проверки его при дальнейших исследованиях (но отнюдь не для непосредственного использования в качестве стратиграфического аргумента), — это предположение, что *Archexyelinae* — триасовая группа, а *Liadoxyelini* — юрская.

Большой эффект может дать использование Symphyta для восстановления палеогеографической обстановки прошлого. Эта возможность обеспечивается сравнительно узкой экологической специализацией многих форм и чувствительностью их к изменениям климата, растительности и т.д. Так, изменения фауны подотряда, обнаружившиеся при изучении отложений местонахождения Байса, позволяют сделать предположение о возможных циклических изменениях климата, а присутствие там *Mesocerphus* и *Xyela* — о существовании в раннемеловой флоре Забайкалья соответственно покрытосемянных (сложноцветных?) и сосен.

СТЕПЕНЬ ПАРАТАКСОНОМИЧНОСТИ СИСТЕМЫ МЕЗОЗОЙСКИХ SYMPHYTA

Современные семейства Symphyta различаются обычно по большому числу признаков, среди которых, как правило, присутствуют и легко различимые на ископаемых отпечатках особенности морфологии имаго. Поэтому вопрос о принадлежности ископаемых объектов к тому или иному семейству и о ранге крупных таксонов мезозойских Symphyta решается часто сравнительно просто. В большинстве случаев для мезозойских пилильщиков приходится выделять особые семейства, реже они обнаруживают близкое сходство с представителями современных семейств. В последнем случае, если они все же отличаются от рецентных форм сильнее, чем последние между собой, как, например, в семействе *Siricidae*, для мезозойских форм устанавливаются новые подсемейства. При этом диагноз семейства расширяется, а современные его представители объединяются в одно подсемейство с прежним диагнозом семейства. Выделявшиеся ранее подсемейства приходится в этом случае рассматривать в качестве триб.

В ряде случаев мезозойские пилильщики оказываются еще более близкими современным, так что их удается вводить в старые семейства, например *Cerphidae* и отчасти *Xyelidae*, без серьезного изменения диагноза и системы этих семейств.

В тех случаях, когда сохранность материала недостаточна, семейственные группировки могут оказаться искусственными. Это относится прежде всего к семейству *Myrmiciidae*, объединяемому почти исключительно глубокой редукцией жилкования. В большинстве остальных случаев выделяемые семейства кажутся довольно естественными и более или менее равноценными друг другу и современным семействам. Правда, они нередко более близки между собой, чем современные, но это связано, по-видимому, с реликтовым характером большинства современных *Symphyta* (кроме вышних *Tenthredinidae*).

В противоположность семействам виды мезозойских *Symphyta*, вероятно, не соответствуют современным, так как для диагностики последних часто используются признаки, недоступные палеоэнтомологу (строение гениталий, тонкие отличия скульптуры, ротовых частей, окраска и опушение). Признаки же, отличающие виды мезозойских *Symphyta*, исследователями современных пилильщиков применяются чаще для различения родов, подродов и групп видов. Поэтому ранг вида у мезозойских *Symphyta*, по-видимому, систематически завышается. Большинство мезозойских видов описано по единственному отпечатку и потому сборным быть не может, однако там, где есть паратиры, впоследствии может оказаться, что под одним названием объединялось несколько различных, хотя и близких, видов. В частности, почти несомненно сборным видом является *Myrmicium schroeteri* (Germ.).

Конечно, существует и возможность необоснованного дробления видов, например описание самцов и самок одного вида под разными названиями. Однако эта опасность кажется значительно менее серьезной — на нашем материале она существует, очевидно, только для некоторых *Anaxyelidae* и, может быть, *Microryssus* A. Rasn.

Таким образом, видовое разнообразие мезозойских *Symphyta* скорее всего до некоторой степени занижено. Ввиду ничтожной повторяемости большинства мезозойских видов подотряда (для мезозоя Азии среднее число отпечатков на вид равно 1,2) занижение это невелико и кажется несущественным. Однако в действительности оно имеет, по-видимому, довольно серьезные последствия. Использование для различения видов диагностических признаков таксонов более высокого ранга (подродов и родов) заставляет выделять последние по еще более существенным признакам и завышать тем самым объем рода. Многие мезозойские роды, особенно такие, как *Microryssus*, вряд ли сохранили бы свой статус, если бы представилась возможность изучить их так же, как современных представителей *Symphyta*.

Все сказанное выше относится главным образом к проблеме соответствия ранга таксонов современных и мезозойских *Symphyta*. Что же касается паратаксономичности в собственном смысле, т. е. искусственного, сборного характера родов и видов мезозойских *Symphyta*, то имеющиеся данные не дают оснований предполагать широкого распространения этого явления. Совершенно паратаксономична из-за плохой сохранности и сильных искажений отпечатков, по-видимому, только система триасового подсемейства *Archexyelinae*.

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТАБЛИЦЫ
И НОВООПИСАНИЯ МЕЗОЗОЙСКИХ СУМРНУТА

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА НАДСЕМЕЙСТВ И СЕМЕЙСТВ

1. RS почти всегда двуветвистая, ее развилок ближе к 2r-gs, чем к 3r-m, редко простая, тогда ячейка 3r близ основания очень широкая, гораздо шире чем 2r вместе с птеростигмой, или (и) яйцеклад плоский и длинный, далеко выступающий за вершину брюшка. Антенны многочленистые, с очень большим третьим члеником. Триас — ныне Xyelidea, Xyelidae (рис. 1)
- RS простая, редко двуветвистая, тогда развилок ближе к 3r-m, чем к 2r-gs. Ячейка 3r близ основания уже, редко едва шире ячейки 2r вместе с птеростигмой. Плоский, более или менее далеко выступающий за вершину брюшка яйцеклад известен только у Serphidae, у которых третий членик антенн нормальных размеров 2
2. Обе ветви SCпадают в С. Поздняя юра Superfamilia incertae sedis, Pararchexyelidae (рис. 2)
- При двух развитых ветвях SC одна впадает в R 3

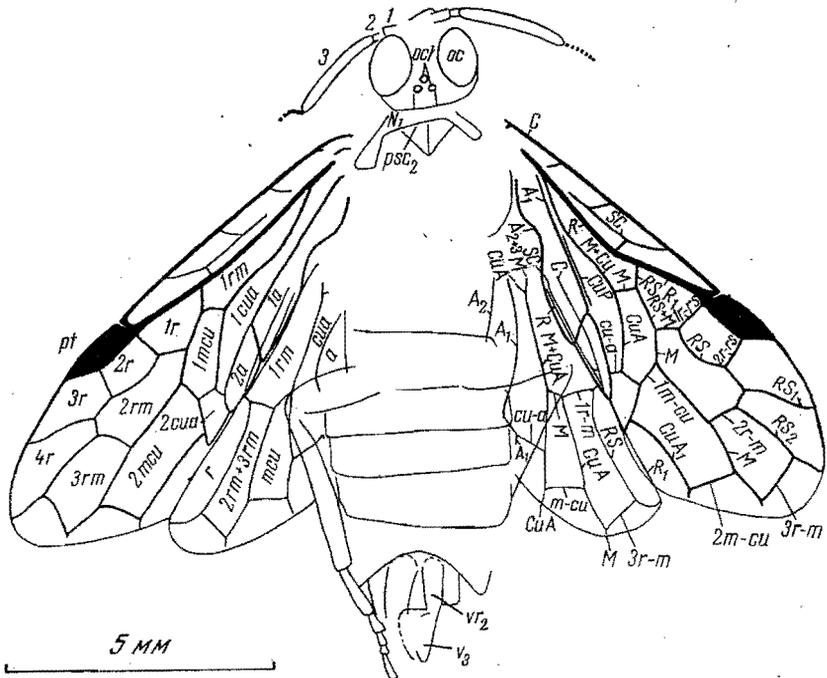


Рис. 1. Семейство Xyelidae

Gigantoxyla quadrifurcata A. Rasnitsyn, 1966; комбинированный рисунок по голотипу ПИН № 1989/2591 и экземпляру ПИН № 1989/2613; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). Условные обозначения к этому и всем последующим рисункам см. на стр. 176

3. 2g-rs впадает в RS много дистальнее 2g-m (если обе эти жилки развиты). М сливается с R или RS вблизи основания последней. 2m-си развита Tenthredinidea
- Если 2 g-rs впадает в RS дистальнее 2g-m или одна из этих жилок или обе не развиты, то М сливается с RS далеко от основания последней, или же 2m-си также не развита 10
4. Третий членик антенн необычайно длинный, все последующие вместе гораздо короче его или вообще не развиты 5
- Третий членик антенн короче последующих члеников, взятых вместе 7

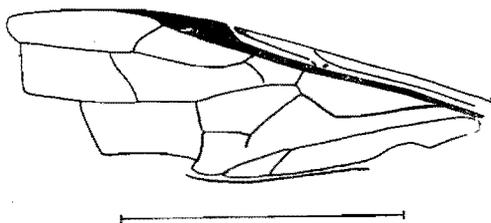
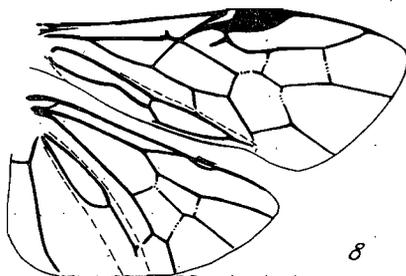
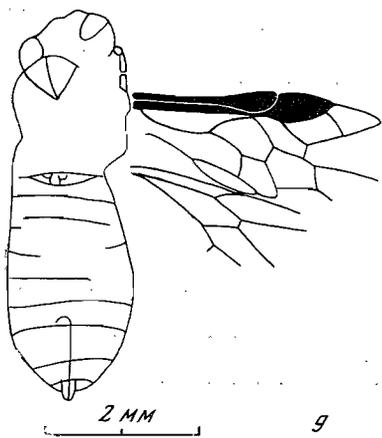
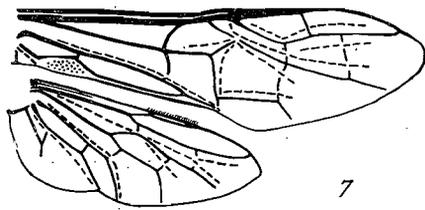
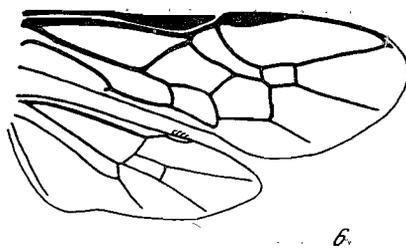
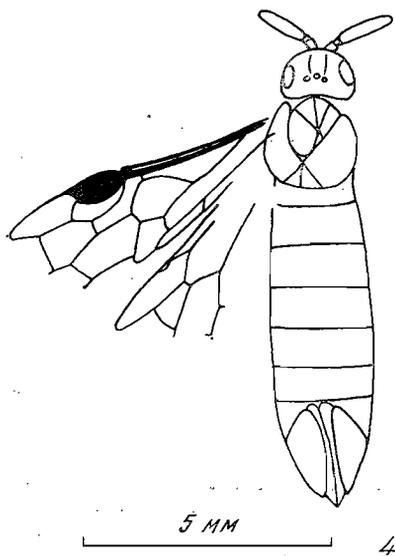
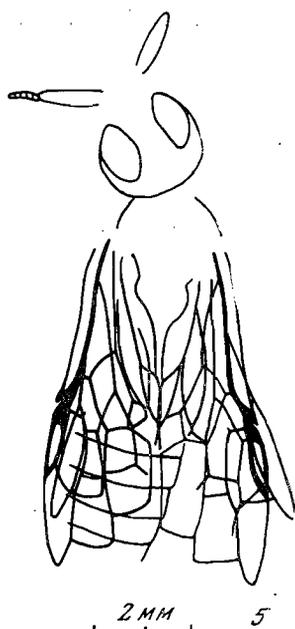
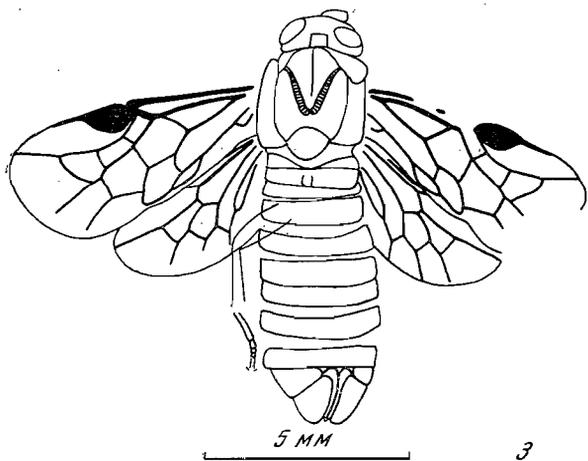


Рис. 2. Семейство Pararchexyelidae

Pararchexyela macroptera A. Rasnitsyn, 1968; голотип
 ПИН № 2554/1299; верхняя юра нижнего Казахстана
 (Михайловка)

5. Антенны 3-члениковые. 2g-rs не развита. В переднем и заднем крыльях R₁ соединяется с RS, далеко отступая от края крыла, или не достигает его и слепо оканчивается на крае крыла. Палеоген — ныне Argidae (рис. 3)
- Антенны 3—8-члениковые. 2g-rs развита. R₁ и RS соединяются на крае крыла 6
6. Антенны 3—4 члениковые. Ячейки 1g и 2gm не обособлены. Ячейка 1mси не более чем в 1,5 раза длиннее своей ширины, или си-а расположена почти посередине ее. 1m-си короче отрезка CuA, дистально прилегающего к ней. М и CuA продолжают дистальнее 3g-m и 2m-си соответственно. Палеоген — ныне Blasticotomidae (рис. 4)
- Антенны 7—8-члениковые, ячейки 1g и 2gm обособлены. Ячейка 1mси более чем в 1,5 раза длиннее своей ширины, си-а далеко за ее серединой. 1m-си не короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. М и CuA не продолжают дистальнее 3g-m и 2m-си соответственно. Поздняя юра Xyelotomidae (рис. 5)
- 7(4). В заднем крыле ячейка 2gm развита, mси и а — нет. В переднем крыле 2g-rs не развита. Антенны разнообразного строения. Палеоген — ныне Pergidae (рис. 6)
- Если ячейка 2gm замкнута, то и mси замкнута тоже 8
8. Антенны головчатые. 2g-rs развита, ячейки 1g и 2gm не обособлены. В заднем крыле ячейки г далеко не достигает вершины крыла. Палеоген — ныне Cimbicidae (рис. 7)
- Антенны самое большее слабобулавовидные, не головчатые. Если 2g-rs развита, а ячейки 1g и 2gm не обособлены, г почти достигает вершины заднего крыла . . . 9
9. Антенны не менее чем 13-члениковые, пильчатые или гребенчатые. 2g-rs не развита. R₁ заднего крыла оканчивается слепо, не достигая вершины RS. Палеоген — ныне Dirpionidae (рис. 8)
- Антенны редко более чем 10-члениковые, редко пильчатые или гребенчатые. Если 2g-rs не развита, R₁ заднего крыла, по-видимому, всегда соединяется с RS. Палеоген — ныне Tenthredinidae (рис. 9)
- 10(3). Яйцеклад очень короткий, его ножны с рудиментами стилей. Костальное поле не менее чем в 4—5 раз шире R. Ячейка 3g обычно короче, чем R₁ между RS и 2g-rs. Megalodontidea 11
- Яйцеклад хорошо развитый, иногда втянутый внутрь тела, ножны без стилей, костальное поле не более чем втрое шире R. Ячейка 3g обычно длиннее, чем R₁ между RS и 2g-rs 14
11. SC переднего крыла не развита. Первые отрезки RS и М приблизительно равной длины 12
- SC развита. Первый отрезок RS обычно много короче первого отрезка М, иногда не развит 13
12. Первый отрезок RS направлен скорее к вершине крыла. 1m-си очень короткая. Свободное основание CuA развито. Третий членик антенн, по-видимому, очень сильно увеличенный. Поздняя юра Pararamphilidae (рис. 10)
- Первый отрезок RS направлен скорее к основанию крыла. 1m-си длинная.



- Основания CuA нет. Третий членик антенн небольшой. Антенны пильчатые или гребенчатые. Современные Megalodontidae (рис. 11)
- 13(11). M + CuA прямая или слабо равномерно изогнутая, свободного основания CuA нет. В заднем крыле SC нет. Третий членик антенн составляет более трети длины жгутика. Поздняя юра Xyelydidae (рис. 12)
- M + CuA за серединой довольно резко изогнута, в этом месте часто сохраняется рудимент свободного основания CuA. В заднем крыле SC развита. Третий членик антенн гораздо короче. Палеоген — ныне Pamphiliidae (рис. 13)
- 14(10). 1r-gs длиннее, чем RS между ней и 2r-gs, иногда укорочена и не достигает птеростигмы. Шероховатое поле близ основания заднего края переднего крыла не развито, так же как и ценхры заднегруди. Яйцеклад плоский. Ранний мел — ныне Cephidae, Cephidae (рис. 14)
- 1r-gs короче, чем RS между ней и 2r-gs, или вообще не развита. Шероховатое поле и ценхры обычно развиты. Яйцеклад игловидный, иногда втянутый внутрь тела 15
15. В переднем крыле 1r-gs, 3r-gm, 2m-cu и A₂ проксимальнее поперечной a₁-a₂ не развиты. Крыло без гофра. Orussidae 16
- По крайней мере 1r-gs развита. Крыло обычно с гофром. Siricidae 17
16. Яйцеклад наружный. Основание антенн открытое. При развитой 2r-gm ячейки 1r и 2gm обособлены. Поздняя юра Paroryssidae (рис. 15)
- Яйцеклад втянут внутрь тела. Основание антенн прикрыто выступом лба. 2r-gm развита. RS между ячейками 1r и 2gm отсутствует. Современные Orussidae (рис. 16)
- 17(15). 3r-gm и 2m-cu не развиты. Ранняя юра — эоцен Myrmiciidae (рис. 17)
- 2m-cu всегда развита 18
18. Первый отрезок RS перпендикулярен R или даже направлен косо к основанию крыла. Основание скутеллума среднегруди дугообразное, широко слитое с серединой поперечного шва, свободные боковые ветви которого направлены вперед. Поздняя юра — ныне Siricidae (рис. 18)
- Первый отрезок RS направлен косо к вершине крыла 19
19. Продольный ствол SC переднего крыла длинный, оканчивается недалеко от основания RS. Среднеспинка без поперечного шва. Юра Gigasiricidae (рис. 19)
- Продольный ствол SC в переднем крыле очень короткий или не развит
20. В обоих крыльях по одной поперечной g-m. Поперечного шва среднеспинки нет. Поздняя юра — ныне Anaxyelidae (рис. 20)
- В переднем или (ш) заднем крыле две поперечные g-m 21
21. cu-a в последней трети ячейки 1m-cu. Юра Sepulcidae (рис. 21)
- cu-a не заходит в последнюю треть ячейки 1m-cu. Среднеспинка с прямым поперечным швом. Антенны щетинковидные 22
22. Ячейка 1a в основании с выемкой, в которой расположено шероховатое поле, одновременно развиты и ценхры заднеспинки. 2r-gs за серединой птеростигмы. Голова большая, со вздутыми висками. Между первыми сегментами брюшка перетяжки нет. Современные Xiphodriidae (рис. 22)
- Ячейки 1a без выемки, шероховатое поле и ценхры не развиты. 2r-gs перед серединой птеростигмы. Голова не увеличена, виски слабые. Брюшко сужено между двумя первыми сегментами. Поздняя юра Karatavitidae (рис. 2)

НАДСЕМЕЙСТВО XUELIDEA NEWMAN, 1834

Диагноз. Ротовое отверстие обычно не отделено склеритами от затылочного, мандибулярные впадины открытые. Антенны со сложным третьим члеником, который не более чем в 2,5 раза короче и гораздо толще дистальной части антенн. Поперечного шва среднеспинки нет. Прээпистерны маленькие, треугольные. В переднем крыле RS обычно двуветвистая, ее развилки ближе к 2r-gs, чем к 3r-gm. Шероховатое

Рис. 3—9. Представители надсемейства Tenthredinidea

3. *Schizocerus konowi* Rohwer, 1908; голотип № 4156, Музей Университета Колорадо; олигоцен Колорадо (Флориссант), Рисунок по фотографии, присланной профессором Ф. М. Карпентером. 4. *Parempylus ostentus* Brues, 1908; голотип № 2042, Музей сравнительной зоологии, Кембридж, Массачусетс; олигоцен Колорадо (Флориссант). 5. *Xyelocerus admirandus* A. Rasnitsyn, 1988, голотип ПИН № 3884/1915; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 6. Крылья *Acordulecera* Say. По Макдоницки зр. 1906. 7. Крылья ♂ *Cimbex* Oliv. 8. Крылья *Neodiprion* Rohw. 9. *Lithoryssus parvus* Brues, 1906; экземпляр № 2051; Музей сравнительной зоологии, Кембридж, Массачусетс; олигоцен Колорадо (Флориссант)

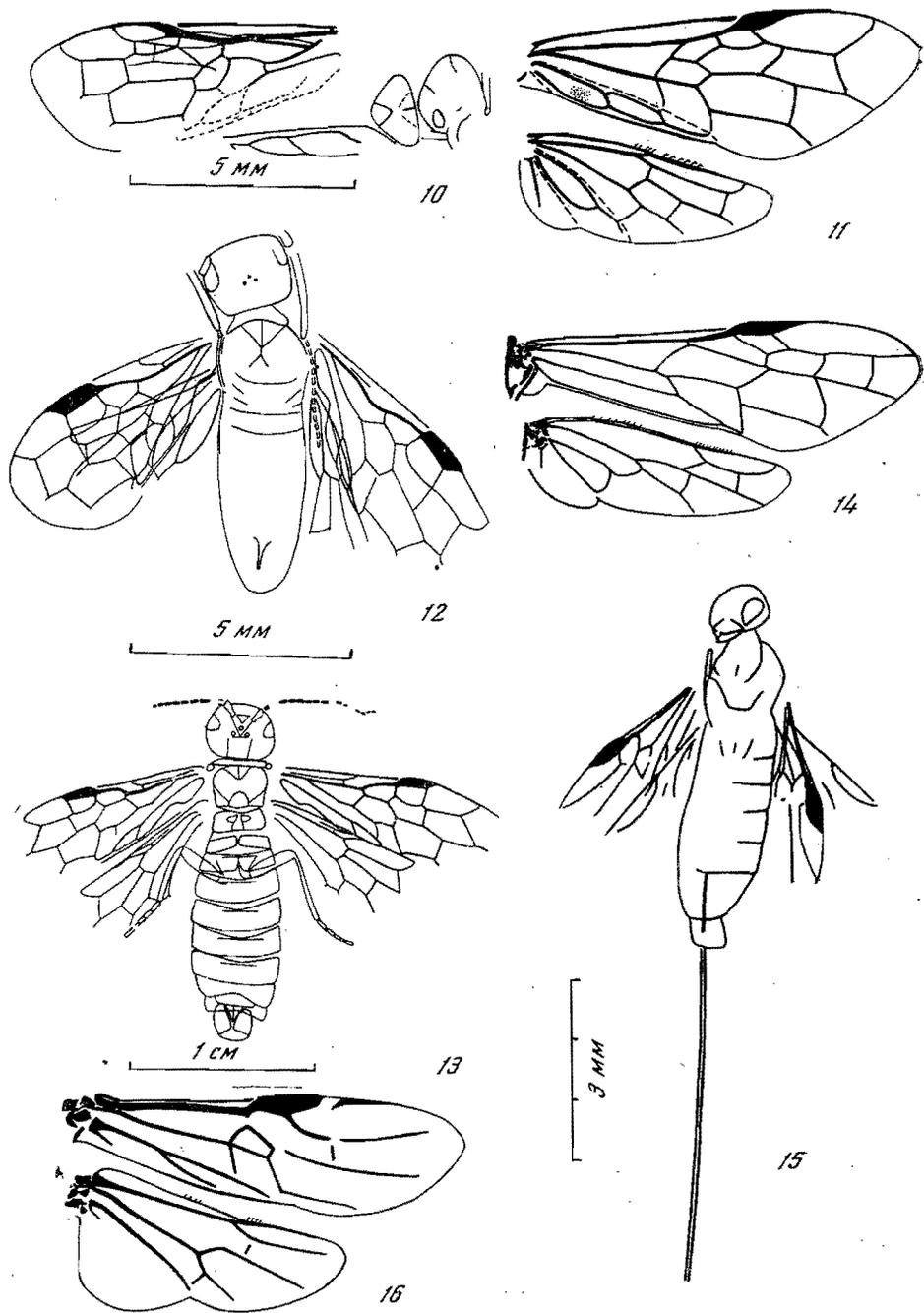


Рис. 10—16. Представители надсемейств Megalodontidea, Sphidea и Orussidea

10. *Pararamphilius confusus* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2554/1303; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 11. Крылья *Megalodontes* Latr. 12. *Proloda karatavica* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2384/1311; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 13. *Sephala caplani* Goskerell, 1933; комбинированный рисунок по экземплярам № 6306—6310, Музей сравнительной зоологии, Кембридж, Массачусетс, олигоцен Колорадо (Крид). 14. Крылья *Syrista* Knw. 15. *Parorussus extensus* Martynov, 1925; голотип ПИН № 2452/479; верхняя юра южного Казахстана (Галкино). 16. Крылья *Orussus* F.

поле, фиксирующееся при сложенных крыльях на кожистых лопасти-ках (ценхрах) заднеспинки, всегда развито, так же как и ценхры; расположено в выемке заднего края ячейки 1а. Передние голени современных представителей надсемейства с двумя вершинными шпорами, одна из которых модифицирована и образует вместе с первым члеником лапки аппарат для чистки антенн. Яйцеклад хорошо развитый, обычно плоский, мечевидный или ножевидный, редко игловидный. Гениталии с подвижными гоностилиями, несущими терминальные перепончатые диски, вальвы эдеагуса пластинчатые. Личинки современных форм с длинными 6-члениковыми антеннами, сочленовные ямки которых касаются глаз и фронтального шва. Ноги 5-члениковые, с обособленным коготком, брюшные ножки слабые, на всех сегментах, или не развиты, отчлененных субанальных придатков нет. Живут внутри тканей растений или снаружи, на листьях.

С о с т а в. Одно семейство из мезозоя и кайнозоя Голарктики и Австралии.

СЕМЕЙСТВО XUELIDAE NEWMAN, 1834

Д и а г н о з. Передний край щитика среднегруди образует острый угол. В переднем крыле первый отрезок RS направлен к вершине крыла. 2г-гс всегда развита, так же как и 1г-гс, впадает в RS проксимальнее 2г-м. Ячейка 1г длиннее или немного короче 2г. 3г-м и 2м-си всегда развиты, обе ячейки 1а и 2а замкнутые. Средние голени современных форм с тремя, задние — с четырьмя предвершинными шпорами.

С о с т а в. 37 родов из мезозоя и кайнозоя Голарктики, 1 род в позднем триасе Австралии.

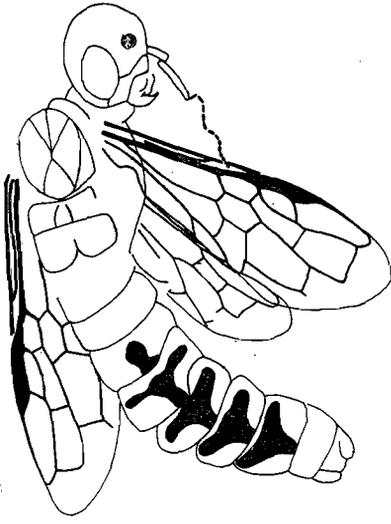
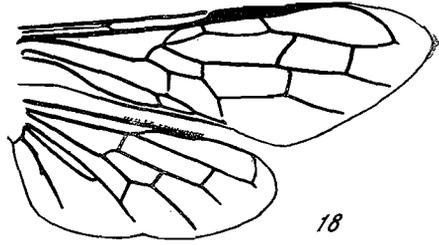
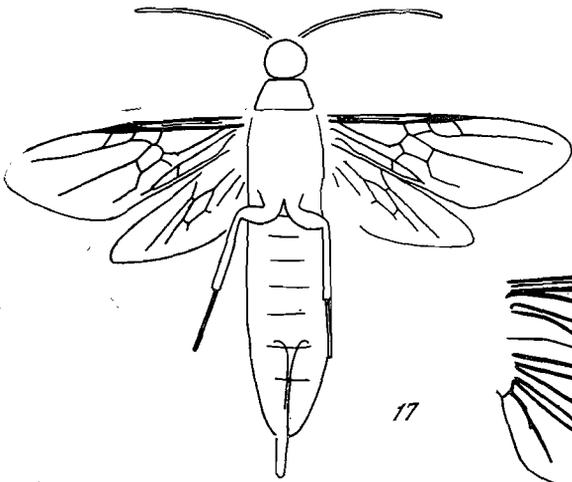
ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА МЕЗОЗОЙСКИХ И НЕКОТОРЫХ КАЙНОЗОЙСКИХ XUELIDAE

1. В переднем крыле SC не соединяется с R, ее задняя ветвь, если заметна, впадает в утолщенную вершину C перед птеростигмой. R между 1г-гс и 2г-гс всего в 2,5—3,5 раза короче, чем между R + M (основанием ячейки 1гм) и 1г-гс. В заднем крыле свободное основание CuA не развито. Яйцеклад далеко выдается за вершину брюшка. *Archexyelinae* A. Rasn. 2
- В переднем крыле SC, если развита, соединяется своей задней ветвью с R. В заднем крыле свободное основание CuA развито 26
2. Стилеты яйцеклада с косыми насечками. Длина тела не менее 24 мм. Ранний триас Ферганы. . . *Dinoxyela* gen. nov. (один вид, *D. armata* sp. nov.) (рис. 24)
- Стилеты яйцеклада невооруженные. Обычно мельче 3
3. 1г-гс впадает в основание птеростигмы. Ячейка 3г редко намного длиннее ячейки 2г. 1м-си обычно приблизительно равной длины с отрезком CuA, прилегающим к ней дистально 4
- 1г-гс впадает в R₁ перед основанием птеростигмы. Птеростигма склеротизована. Ячейка 3г длиннее ячейки 2г, или 2г-гс и RS₁ не развиты. 1м-си почти в 1,5 раза короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально 21
4. Птеростигма склеротизована лишь в основании. 2г-гс впадает в RS₁ далеко от ее основания, RS₁ в этом месте почти не изогнута. 2м-си перед самой вершиной ячейки 3гм. Поздний триас Австралии *Archexyela* Riek, 1955 (один вид, *A. crosbyi* Riek, 1955) (рис. 25)
- Птеростигма более или менее склеротизована. Если 2г-гс впадает в RS₁ далеко от ее основания, последняя в этом месте образует угол. 2м-си расположена значительно проксимальнее, чем 3г-м 5
5. 2г-гс расположена немного дистальнее середины птеростигмы. Ячейка 3г значительно длиннее ячейки 2г. Ранний триас Ферганы. *Xyelinus* A. Rasn., 1964 6
- 2г-гс далеко за серединой птеростигмы. Ячейка 3г короче или едва длиннее ячейки 2г (2г измеряется между основаниями 1г-гс и 2г-гс) 7
6. RS + M далеко заходит за середину ячейки 1мси. 2м-си посередине ячейки 3гм *X. angustiradius* A. Rasn. 1964 (рис. 26)
- RS + M лишь достигает середины ячейки 1мси. 2м-си далеко за серединой ячейки 3г-м. *X. majus* sp. nov. (рис. 27)

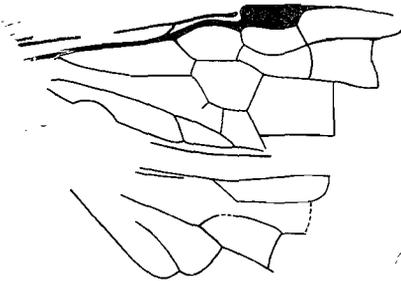
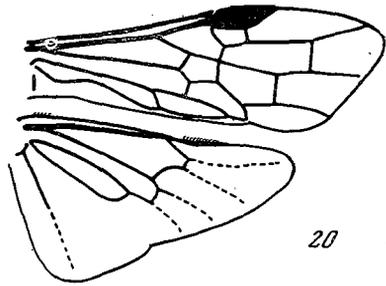
- 7(5). Вершина RS_1 много ближе к вершине RS_2 , чем к птеростигме. Ранний триас Ферганы. *Oryctoxyela* gen. nov. 8
 — Вершина RS_1 не ближе к вершине RS_2 , чем к птеростигме 9
 8. $RS + M$ немного не достигает середины ячейки 1мсу. Первый отрезок RS_1 явственный *O. anomala* sp. nov. (рис. 28)
 — $RS + M$ короткая. Первый отрезок RS_1 (проксимальнее 2г-гс) едва выражен *O. triassica* sp. nov. (рис. 29)
 9(7). Вершина RS_1 посредине между вершиной RS_2 и птеростигмой. Ранний триас Ферганы. *Ferganoxyla* gen. nov. 10
 — Вершина RS_1 гораздо ближе к птеростигме, чем к вершине RS_2 11
 10. $RS + M$ не достигает первой трети ячейки 1мсу *F. sogdiana* sp. nov. (рис. 30)
 — $RS + M$ заходит за первую треть ячейки 1мсу *F. destructa* sp. nov. (рис. 31)
 11(9). Шов между прескутумом и скутеллумом среднеспинки много короче последнего. 1м-су в 1,5 раза короче отрезка CuA , прилегающего к ней дистально. Ранний триас Ферганы. *Triassoxyela* A. Rasn., 1964 12
 — Шов между прескутумом и скутеллумом не короче или немного короче последнего. 1м-су приблизительно равной длины с отрезком CuA , прилегающим к ней дистально 13
 12. Прескутум и скутеллум среднеспинки тесно сближены. 2г-гс впадает в RS перед развилком *T. foveolata* A. Rasn., 1964 (рис. 32)
 — Прескутум и скутеллум раздвинуты на расстояние, равное половине длины последнего. 2г-гс впадает в RS_1 *T. orycta* sp. nov. (рис. 33)
 13(11). Птеростигма не вполне склеротизована. Брюшко склеротизованное, пунктированное. Ранний триас Ферганы *Asioxyela* A. Rasn., 1964 14
 — Птеростигма склеротизована. Брюшко мягкое, без заметной пунктировки. Ранний триас Ферганы. *Leioxyela* gen. nov. 17
 14. Шов между прескутумом и скутеллумом длиннее последнего. Первый отрезок RS_2 длиннее, чем 2г-гс *A. smilodon* A. Rasn., 1964 (рис. 34)
 — Шов короче скутеллума. Первый отрезок RS_2 не длиннее, чем 2г-гс 15
 15. 2г-гс впадает в R пред развилком *A. paurura* sp. nov. (рис. 35)
 — 2г-гс впадает в RS_1 16
 16. Ячейка 1мсу 5-угольная. Длина переднего крыла более 10 мм *A. grandipennis* (A. Rasn., 1964) (рис. 36)
 — Ячейка 1мсу 6-угольная. Длина переднего крыла 5 мм *A. parvula* sp. nov. (рис. 37)
 17(13). Первый отрезок RS_1 приблизительно равной длины с 2г-гс *L. (?) lata* (A. Rasn., 1964) (рис. 38)
 — Первый отрезок RS_1 много короче 18
 18. Первый отрезок RS_1 явственный 19
 — Первый отрезок RS_1 исчезающе короткий 20
 19. Ячейка 1г длиннее ячейки 2г (измеряются между основаниями RS , 1г-гс и 2г-гс). $RS + M$ заходит за первую треть ячейки 1мсу, последняя 6-угольной формы *L. mollis* sp. nov. (рис. 39)
 — Ячейка 1г короче ячейки 2г. $RS + M$ очень короткая, ячейка 1мсу 5-угольная *L. (?) grandis* sp. nov. (рис. 40)
 20(18). $RS + M$ заходит за первую треть ячейки 1мсу. 2м-су пред серединой ячейки 3гм *L. mitis* sp. nov. (рис. 41)
 — $RS + M$ очень короткая. 2м-су за серединой ячейки 3гм *L. (?) antiqua* (A. Rasn., 1964) (рис. 42)
 21(3). Ячейка 4г разделена поперечной, ячейка 3г много длиннее, чем ячейка 2г. Ранний триас Ферганы. *Madygenius* gen. nov. 22
 — Ячейка 4г без поперечной 23
 22. $RS + M$ заходит за середину ячейки 1мсу. 2г-гс впадает в RS проксимальнее развилка *M. extraradius* sp. nov. (рис. 43)
 — $RS + M$ далеко не достигает середины ячейки 1мсу. 2г-гс впадает в RS_1 *M. primitivus* sp. nov. (рис. 44)

Рис. 17—23. Представители надсемейства Siricidea

17. *Myrmictum schroeteri* (Germer, 1839); комбинированный рисунок преимущественно по экземплярам № 1847 I 501 (Баварская Палеонтологическая государственная коллекция, Мюнхен) и № 5189 (Музей Карнеги, Нью-Йорк); верхняя юра ФРТ (Золенгофен). 18. Крылья *Urocerus* Geoffr. 19. *Protosirex xelopterus* sp. nov.; голотип ПИН № 2784/1164; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 20. Крылья *Syntexis* Rohw. По Роуэру, 1915. 21. *Sepulca mirabilis* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3430; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 22. Крылья *Xiphodria* Latr. 23. *Karatavites angustus* A. Rasnitsyn, 1963; голотип ПИН № 2452/466; верхняя юра Южного Казахстана (Галкино)



5 MM



2 MM



3 MM

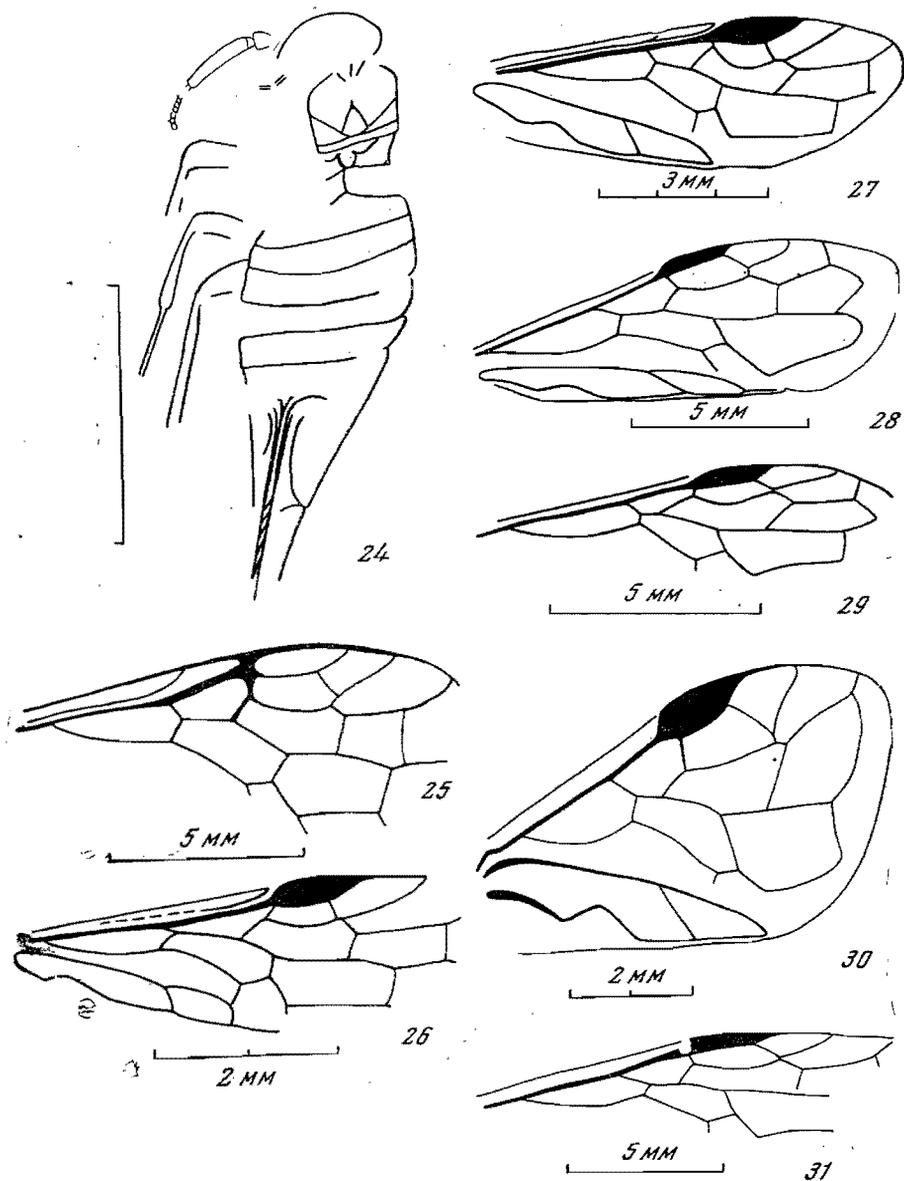


Рис. 24—31. Семейство Xyelidae, подсемейство Archexyelinae

24. *Dinoxyela armata* sp. nov.; голотип ПИН № 2240/4609; нижний триас Средней Азии (Джайляучо).
 25. *Archexyela crosbyi* Riek, 1955; голотип № C2232; верхний триас Австралии (Кросби). По Ряку, 1955.
 26. *Xyelinus angustiradius* A. Rasnitsyn, 1964; голотип ПИН № 2069/10; нижний триас Средней Азии (Джайляучо).
 27. *X. majus* sp. nov.; голотип ПИН № 2240/4616; нижний триас Средней Азии (Джайляучо).
 28. *Oryctoxyela anomala* sp. nov.; голотип ПИН № 2555/1754; нижний триас Средней Азии (Джайляучо).
 29. *O. triassica* sp. nov.; голотип ПИН № 2240/4618; нижний триас Средней Азии (Джайляучо).
 30. *Ferganoxelya sogdiana* sp. nov.; голотип ПИН № 2555/1752; нижний триас Средней Азии (Джайляучо).
 31. *F. destructa* sp. nov.; голотип ПИН № 2555/1753; нижний триас Средней Азии (Джайляучо)

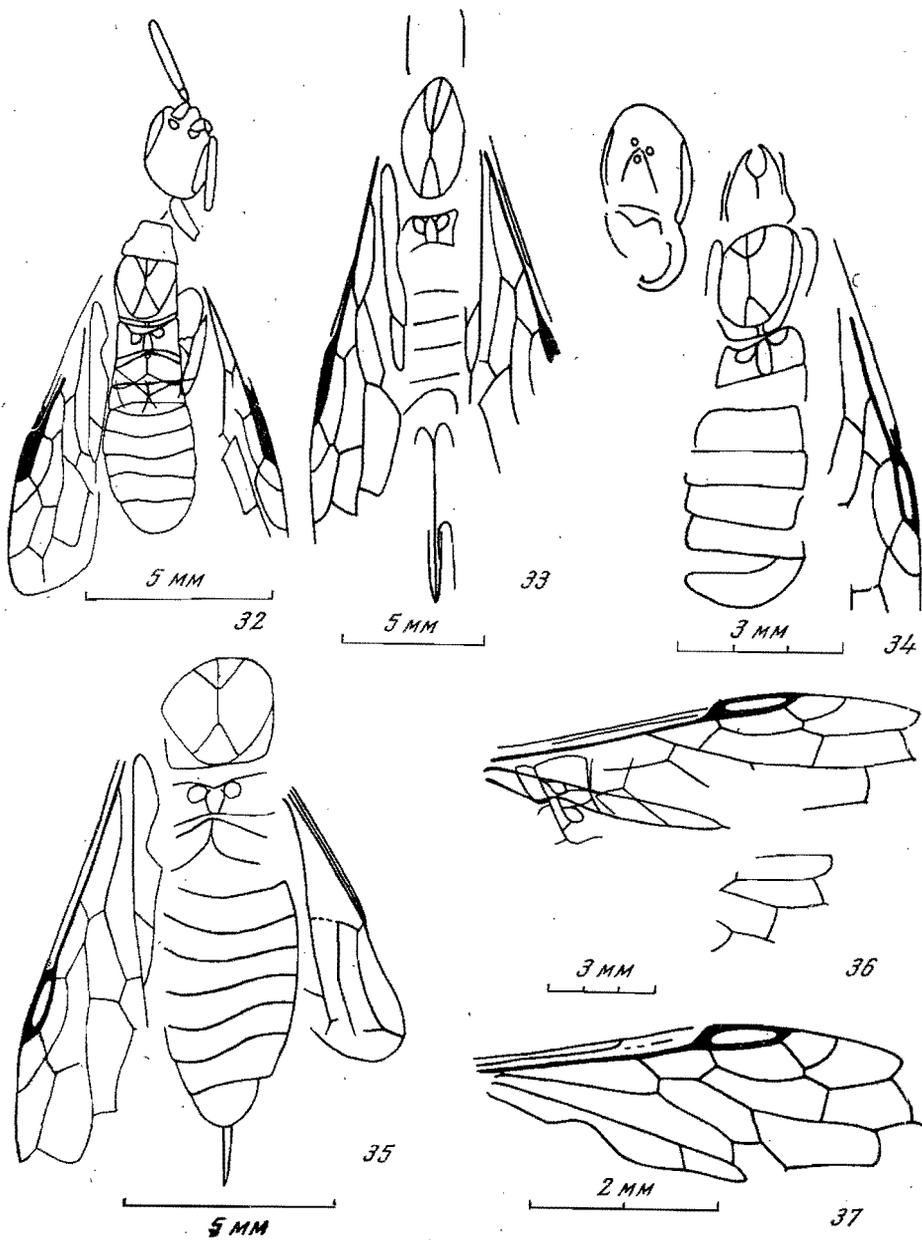


Рис. 32—37. Семейство Xyelidae, подсемейство Archexyelinae

32. *Triassoxyela foveolata* A. Rasnitsyn, 1964; голотип ПИН № 2070/1; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 33. *T. orycta* sp. nov.; голотип ПИН № 2555/1757; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 34. *A. ioxyela similodon* A. Rasnitsyn, 1964; голотип ПИН № 2069/5; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 35. *A. parvula* sp. nov.; комбинированный рисунок по экземплярам № 2240/4621 и 2240/4625; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 36. *A. grandipennis* (A. Rasnitsyn, 1964); экземпляр ПИН № 2555/1761; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 37. *A. parvula* sp. nov.; голотип ПИН № 2069/6; нижний триас Средней Азии (Джайляучо)

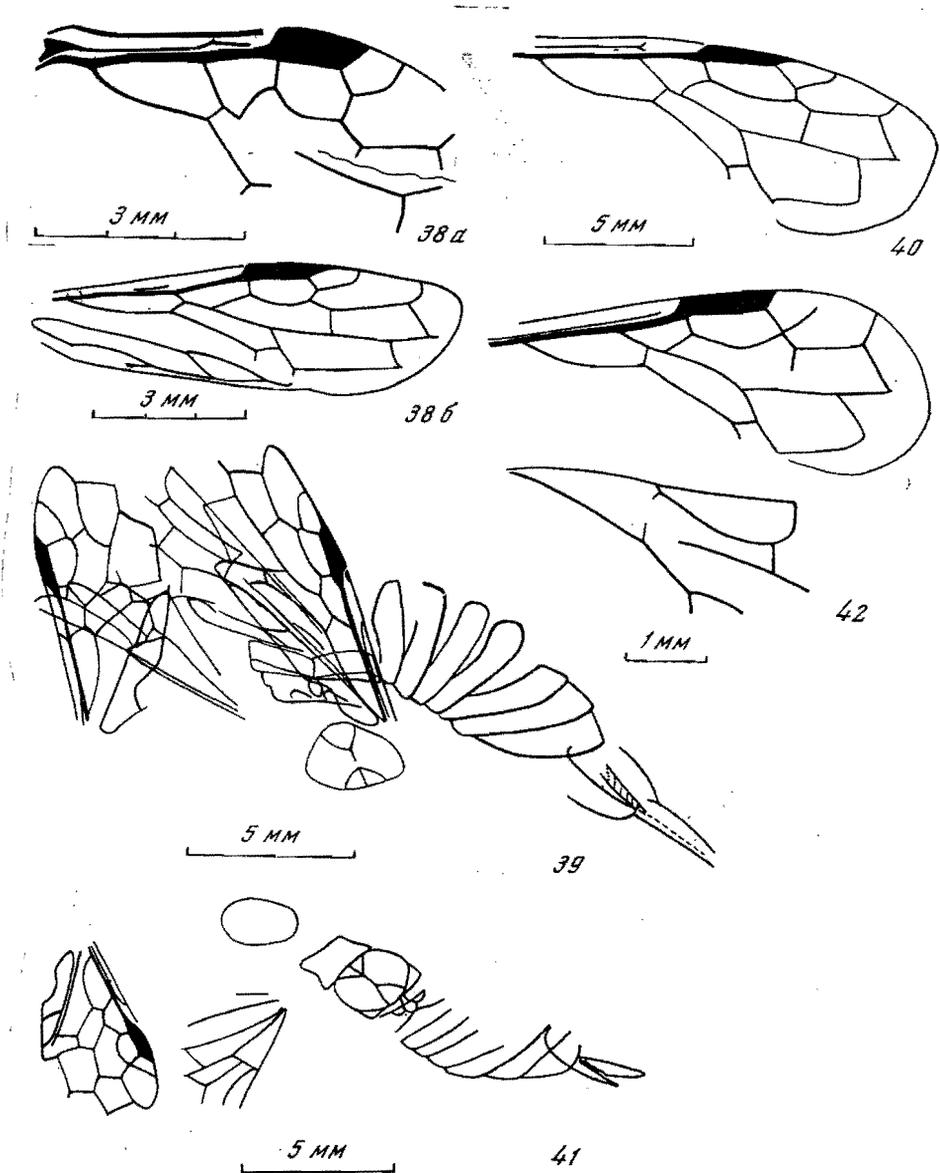


Рис. 38—42. Семейство Xyelidae, подсемейство Archxyelinae

38. *Leioxyela* (?) *lata* (A. Rasnitsyn, 1964); а — голотип ПИН № 2069/9, б — экземпляр ПИН № 2555/1763; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 39. *L. mollis* sp. nov.; голотип ПИН № 2240/4613; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 40. *L.* (?) *grandis* sp. nov.; голотип ПИН № 2240/4622; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 41. *L. mitis* sp. nov.; голотип ПИН № 2240/4615; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 42. *L.* (?) *antiqua* (A. Rasnitsyn, 1964); экземпляр ПИН № 2555/1751; нижний триас Средней Азии (Джайляучо)

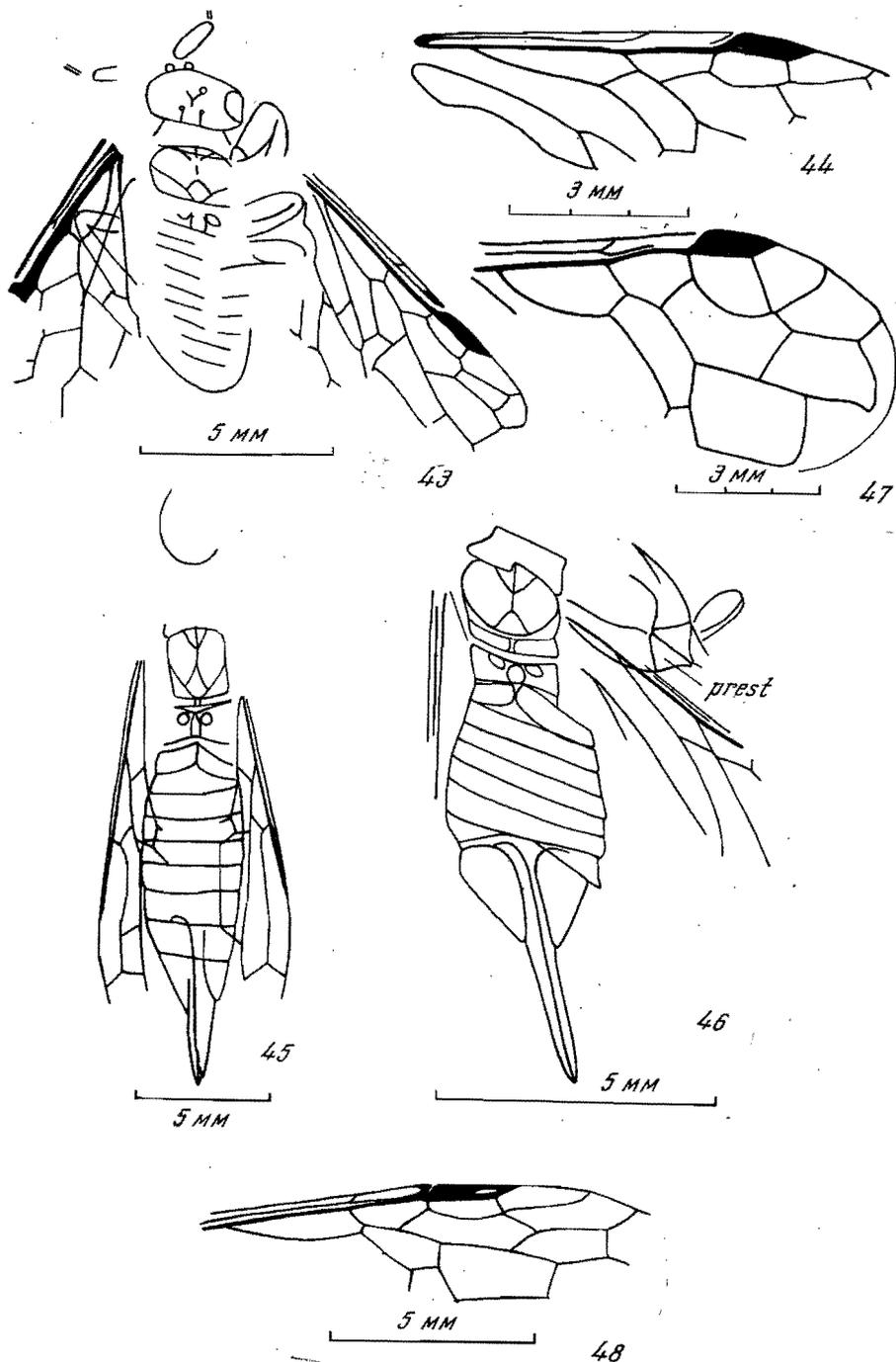


Рис. 43—48. Семейство Xyelidae, подсемейство Archexyelinae

43. *Madygenius extraradius* sp. nov.; голотип ПИН № 2240/4620; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 44. *M. primitivus* sp. nov.; голотип ПИН № 2555/1755; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 45. *Xiphoxyla procrusta* sp. nov.; голотип ПИН № 2240/4610; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 46. *X. (?) striata* (A. Rasnitsyn, 1964); голотип ПИН № 2069/2; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 47. *Euryxyla euryptera* A. Rasnitsyn, 1964; голотип ПИН № 2069/8; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 48. *Lithoxyla fenestralis* sp. nov., голотип ПИН № 2240/4626; нижний триас Средней Азии (Джайляучо)

- 23(21). 2г-rs и RS₁ не развиты. Переднеспинка поперечно-морщинистая. Ранний триас Ферганы. *Xiphoxyla* gen. nov. 24
 — 2г-rs и RS₁ развиты 25
24. Морщинистость переднеспинки неправильная. RS + M заходит далеко за середину ячейки 1mсу *X. procrusta* sp. nov. (рис. 45)
 — Морщинистость переднеспинки правильная. RS + M очень короткая *X.(?) striata* (A. Rasn., 1964) (рис. 46)
- 25(23). Птеростигма вполне склеротизованная. Ячейка 3г едва длиннее ячейки 2г. Ячейка 1mсу слабо сужена к основанию. Ранний триас Ферганы *Euryxyla* A. Rasn., 1964 (один вид, *E. euryptera* A. Rasn., 1964) (рис. 47)
 — Птеростигма с небольшим светлым окном за серединой. Ячейка 3г много длиннее ячейки 1mсу очень сильно сужена к основанию. Ранний триас Ферганы *Lithoxyla* gen. nov (один вид, *L. fenestralis* sp. nov.) (рис. 48)
- 26(2). R между 1г-rs и 2г-rs не более чем втрое короче, чем между 1г-rs и R + M (т. е. в пределах ячеек 1гm и 1г). RS₁ не развита, ячейка 3г в месте впадения в нее 3г-m уже последней. *Madugellinae* A. Rasn. 27
 — R между 1г-rs и 2г-rs не менее чем в 3,5 раза короче, чем между 1г-rs и R + M. RS₁ почти всегда развита, если нет, то 3г в месте впадения 3г-m шире последней 29
27. Птеростигма склеротизована. Первый отрезок RS много короче RS + M. 3г-m более чем вдвое ближе к вершине ячейки 3г, чем к 1г-m. су-а у вершины ячейки 1mсу. Ранний триас Ферганы *Madugella* gen. nov. (один вид, *M. analoga* sp. nov.) (рис. 49)
 — Птеростигма едва утолщена по нижнему краю. Первый отрезок RS много длиннее RS + M. 3г-m едва ближе к вершине ячейки 3г, чем к 2г-m. су-а приблизительно посредине ячейки 1mсу. Первые два членика антенн длинные, вместе приблизительно равной длины с третьим члеником 28
28. Птеростигма не расширена у поперечной 2г-rs, последняя немного длиннее, чем 1г-rs. 1m-су вдвое короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Яйцеклад плоский и широкий, округленный на вершине, ножны длиннее половины крыла. Поздняя юра южного Казахстана *Sirecomima* gen. nov. (один вид, *S. xiphophora* sp. nov.) (рис. 50)
 — Птеростигма резко расширена у поперечной 2г-rs, последняя гораздо короче, чем 1г-rs. 1m-су немного короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Жгутик самца более чем 20-члениковый, заметно длиннее первых трех члеников антенн. Поздняя юра южного Казахстана *Xyelula* gen. nov. (один вид, *X. hybrida* sp. nov.) (рис. 51)
- 29(26). Вершина С не утолщена перед птеростигмой, последняя слабосклеротизована (иногда лишь утолщены жилки в ее основании). R₁ в основании птеростигмы не утолщена. Яйцеклад далеко выступает за вершину брюшка, без оттянутой вершины, ножны сравнительно узкие. Гениталии самца у современных форм перевернуты на 180°. *Xyelinae* Newm. 30
 — Вершина С сильно утолщена, это утолщение расширяется вниз и соединяется с R₁ перед птеростигмой, так что перелом в вершине С проходит фактически внутри птеростигмы. Иногда область перелома широко десклеротизована, захватывает при этом как вершину С, кажущуюся поэтому тонкой, так и R₁, которая вследствие этого утоньшена в основании птеростигмы. Птеростигма хотя бы в основании или, наоборот, в дистальной части сильно склеротизована. Яйцеклад короткий, если далеко выступает за вершину брюшка, то ножны с оттянутой вершиной или необычайно широкие. Гениталии самца не перевернуты. *Macroxyelinae* Ashm. 47
30. Первый отрезок RS длиннее первого отрезка M. 1m-су не более чем в 1,5 раза короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. *Xyelini* Newm 31
 — Первый отрезок RS не длиннее первого отрезка M. 1m-су более чем в 1,5 раза короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. *Liadoxyelini* A. Rasn. 43
31. Костальное поле узкое, R прямая 32
 — Костальное поле расширенное, R изогнутая 39
32. 2г-rs далеко за серединой птеростигмы. Вершина RS₁ ближе к вершине RS₂, чем к птеростигме. Грудь гладкая. Яйцеклад плоский, прямой, ножны длиннее половины переднего крыла. Ранний мел (?) Забайкалья *Spathoxyla* gen. nov. [один вид, *S. fossilis* (A. Rasn., 1965)] (рис. 52)
 — 2г-rs не дистальнее середины птеростигмы. Грудь пунктированная. Вершина RS₁ ближе к птеростигме, чем к вершине RS₂. Ножны яйцеклада короче половины переднего крыла 33
33. Жгутик антенн 9-члениковый. SC впадает в С гораздо дистальнее уровня основания RS. Яйцеклад плоский, ножевидный, прямой, длиннее половины переднего крыла. Поздняя юра южного Казахстана. *Enneoxyela* A. Rasn., 1966...34
 — Жгутик антенн не менее чем 11-члениковый. SC впадает в С не дистальнее или едва дистальнее уровня основания RS. Яйцеклад игловидный, короче половины переднего крыла, более или менее изогнут книзу. *Eoxyela* A. Rasn., 1965...36
34. Третий членик антенн светлый, два первые и жгутик темные. Яйцеклад длин-

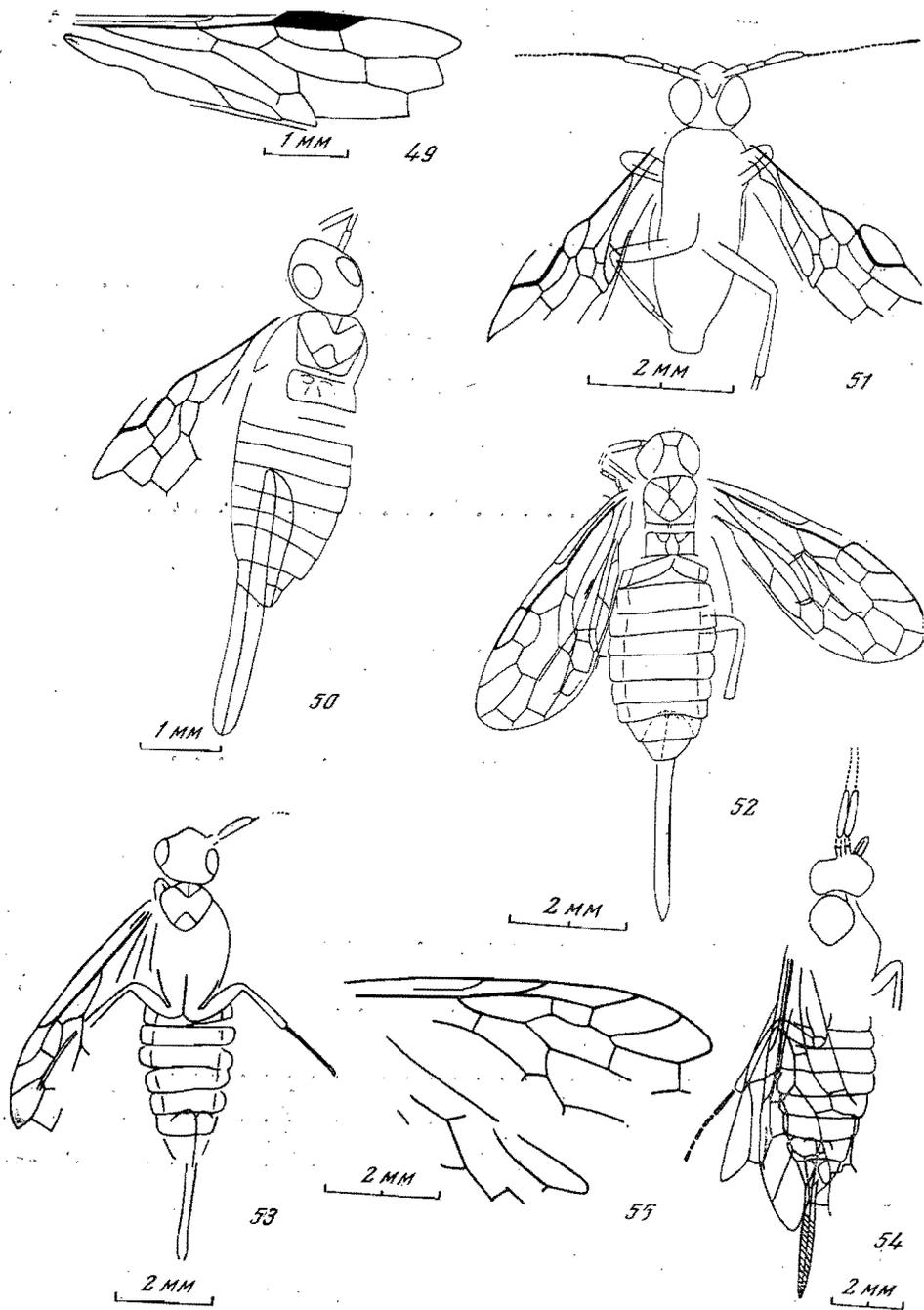


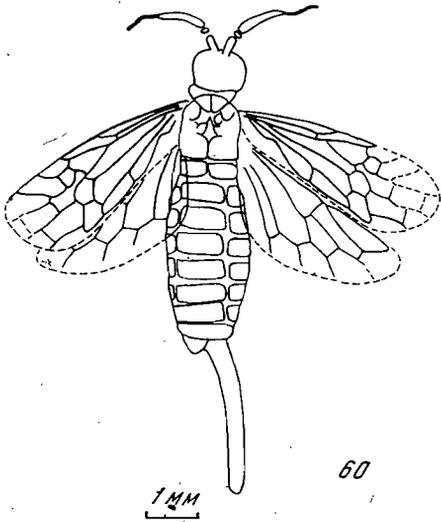
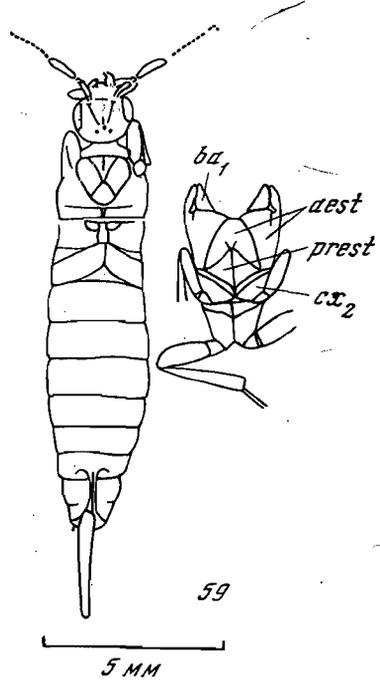
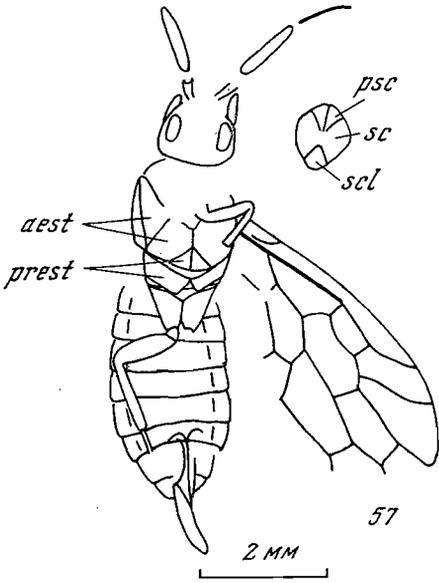
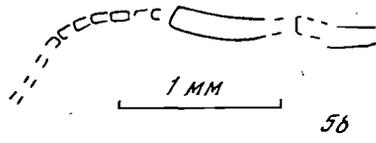
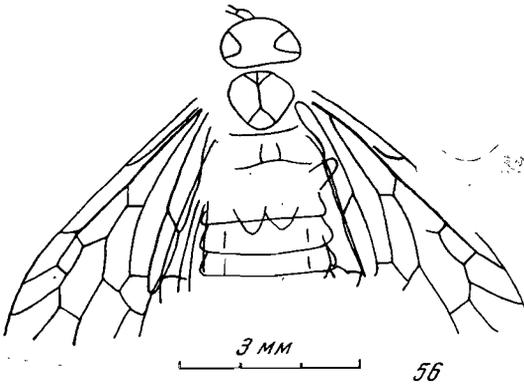
Рис. 49—55. Семейства Xyelidae, подсемейства Madygellinae и Xyelinae

49. *Madygella analoga* sp. nov.; голотип ПИН № 2240/4617; нижний триас Средней Азии (Джайляучо). 50. *Strescimita xiphophora* sp. nov.; голотип ПИН № 2784/1173; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 51. *Xyelula hybrida* sp. nov.; голотип ПИН № 2784/1161; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 52. *Spathoxyela fossilis* (A. Rasnitsyn, 1965); комбинированный рисунок по голотипу ПИН № 1989/2616 и экземпляру ПИН № 1989/3615; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 53. *Enneoxyela* (?) *karatavica* (A. Rasnitsyn, 1965); голотип ПИН № 2066/3428; верхняя юра южного Казахстана. 54. *E. crassicauda* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 2239/2483; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 55. *E. compressicauda* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 2239/2484; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)

- ный кинжаловидный, под ножами по всей длине с частыми косыми насечками. Ножны более чем вдвое длиннее вальвифера 35
- Помимо двух первых члеников антенн только вершина жгутика затемнена. Яйцеклад, возможно, игловидный, слегка расширенный перед вершиной, косых насечек не заметно. Ножны менее чем вдвое длиннее вальвифера *En. (?) karatavica* (A. Rasn., 1965) (рис. 53))
35. Яйцеклад: крыло = 1 : 1,8 *En. crassicauda* A. Rasn., 1966 (рис. 54)
- Яйцеклад: крыло = 1 : 1,5 *En. compressicauda* A. Rasn., 1966 (рис. 55)
- 36(33). SC едва достигает уровня основания RS. Первый отрезок RS приблизительно в 1,5 раза длиннее первого отрезка M. Ранний мел(?) Забайкалья *Eo. sibirica* sp. nov. (рис. 56)
- SC оканчивается дистальнее уровня основания RS. Первый отрезок RS более длинный. Поздняя юра южного Казахстана 37
37. Яйцеклад сильно изогнут вниз *Eo. scoliura* A. Rasn., 1965 (рис. 57)
- Яйцеклад едва изогнутый 38
38. Ножны в 1,5 раза длиннее вальвифера *Eo. punctata* A. Rasn., 1965 (рис. 58)
- Ножны вдвое длиннее вальвифера *Eo. atra* A. Rasn., 1966 (рис. 59)
- 39(31). Ячейка 2г не длиннее своей ширины. Развита поперечная 1г-м. В заднем крыле A₁ со свободным окончанием дистальнее поперечной cu-a. Яйцеклад изогнут кверху 40
- Ячейка 2г значительно длиннее своей ширины. Поперечной 1г-м обычно нет. В заднем крыле A₁ без свободного окончания. Яйцеклад очень редко изогнут кверху 41
40. Ножны яйцеклада параллельносторонние, широко округленные на вершине. В переднем крыле SC далеко заходит за основание RS. В заднем крыле 1г-м впадает в R. Оligоцен ФРГ *Pinicolites graciosus* Meun., 1920 (рис. 60)
- Ножны постепенно сужены к острой вершине. SC не достигает или едва достигает уровня основания RS. В заднем крыле 1г-м впадает в RS. Современные *Pleroneura* Konow, 1897
- 41(39). Грудь пунктированная. Третий членик антенн и бедра очень тонкие. Верхний лейас или нижний доггер Забайкалья *Xyelisca* gen. nov. (один вид, *X. leptopoda* sp. nov.) (рис. 61)
- Грудь без пунктировки, тонкосетчатая. Третий членик антенн и бедра толстые. Ранний мел (?) — ныне *Xyela* Dalm., 1819 42
42. Птеростигма почти не расширенная посередине. 1г-гс короче, чем 2г-гс. Переднее крыло короче тела. SC свободная, заходит за основание RS. Скутум среднегруды разделен продольным швом. Ранний мел (?) Забайкалья Подрод *Mesoxyela* A. Rasn., 1965 [один вид, *X. (M.) mesozoica* A. Rasn., 1965] (рис. 62)
- Птеростигма сильно расширенная посередине. 1г-гс длиннее 2г-гс. SC короткая, обычно прилегает к R. Скутум не разделен продольным швом. Оligоцен — ныне *Xyela* s. str. (рис. 63)
- 43(30). Первый отрезок RS не более чем в 1,5 раза короче первого отрезка M. R₁ в основании птеростигмы более или менее утолщенная. Вершина RS + M приблизительно посередине ячейки 1мсу 44
- Первый отрезок RS вдвое или почти вдвое короче первого отрезка M. R₁ в основании птеростигмы не утолщенная. Вершина RS + M далеко за серединой ячейки 1мсу 46
44. SC развита. Костальное поле расширенное. R₁ в основании птеростигмы сильно утолщена. *Liadoxyela* Mart., 1937 45
- SC не развита. Костальное поле узкое. R₁ в основании птеростигмы слабо утолщенная. Лейас Киргизии *Kirghizoxyela* A. Rasn., 1966 (один вид, *K. mirabilis* A. Rasn., 1966) (рис. 64)
45. Ячейки 2гм и 3гм равной длины, 2г-м посредине ячейки 2мсу. cu-a на уровне вершины RS + M. Лейас Ферганы *L. praecox* Mart., 1937 (рис. 65)
- Ячейка 2гм гораздо длиннее ячейки 3гм, 2г-м за серединой ячейки 2мсу. cu-a расположена значительно дистальнее, чем вершина RS + M. Поздний лейас или ранний доггер Прибайкалья *L. iensis* sp. nov. (рис. 66)
- 46(43). Птеростигма уже ячейки 2г. 1г-гс короче, чем 2г-гс. RS₁ развита. Голова с гипостомальным мостом. Поздняя юра южного Казахстана *Anotoxyela* A. Rasn., 1966 [один вид, *A. incerta* (A. Rasn., 1963)] (рис. 67)

Рис. 56—61. Семейство Xyelidae, подсемейство Xyelinae

56. *Eoxyela sibirica* sp. nov.; голотип ПИН № 1989/2612; нижний мел (?) Забайкалья (Байса).
 57. *E. scoliura* A. Rasnitsyn, 1965; голотип ПИН № 2066/3429; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 58. *E. punctata* A. Rasnitsyn, 1965; голотип ПИН № 2066/3331; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 59. *E. atra* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 2239/2481; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 60. *Pinicolites graciosus* Meunier, 1920; олигоцен ФРГ (Ротт). По Штаццу, 1937. 61. *Xyelisca leptopoda* sp. nov.; голотип ПИН № 2744/7; доггер Забайкалья



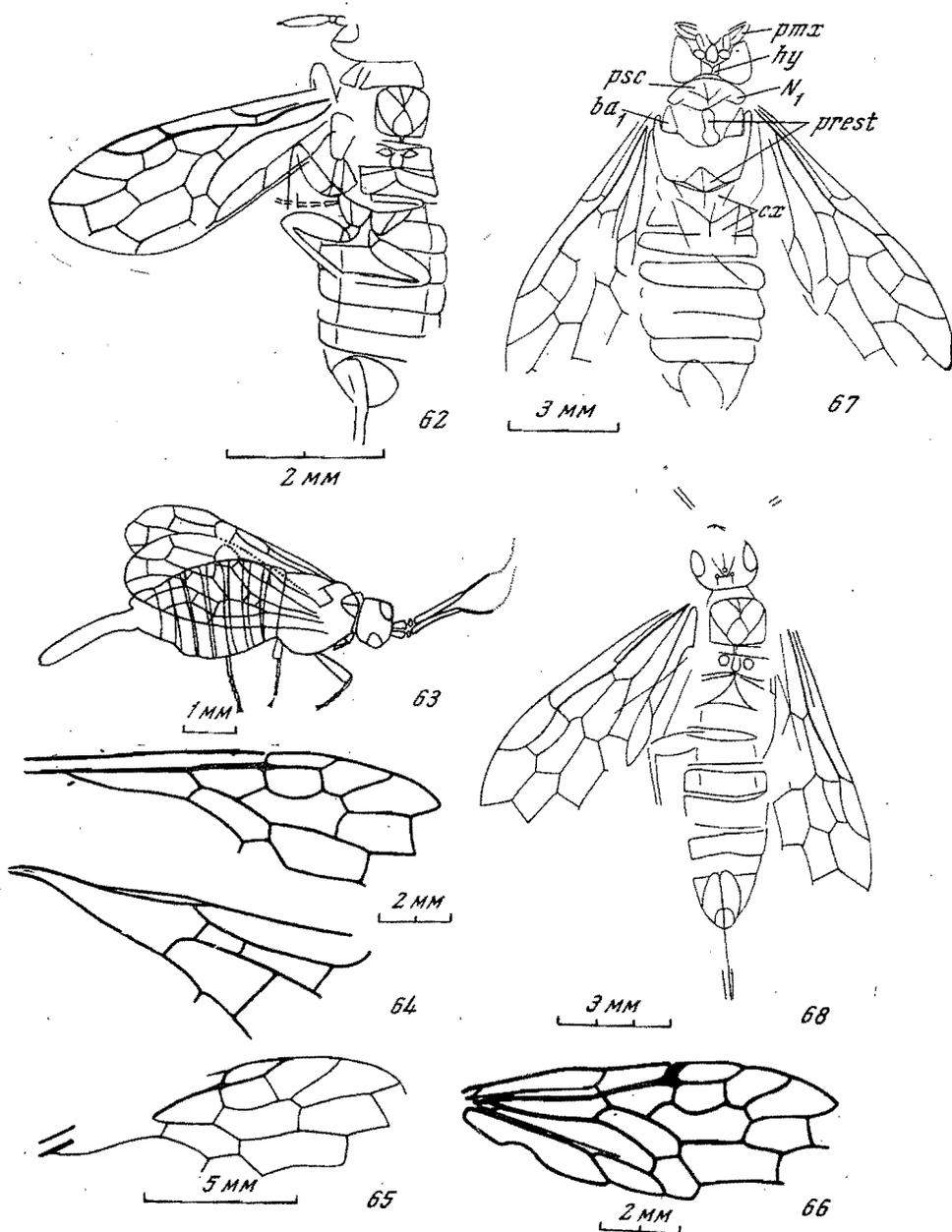
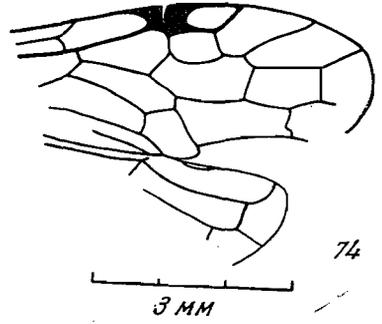
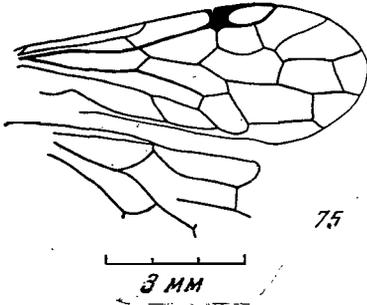
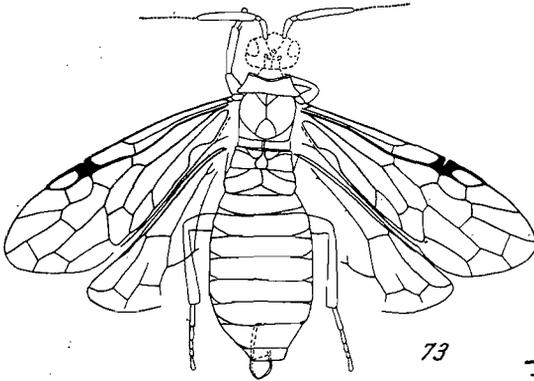
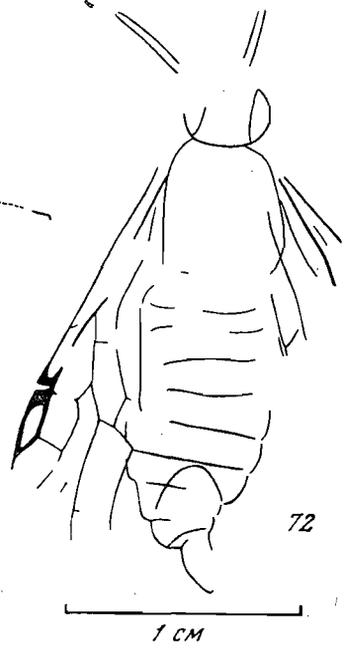
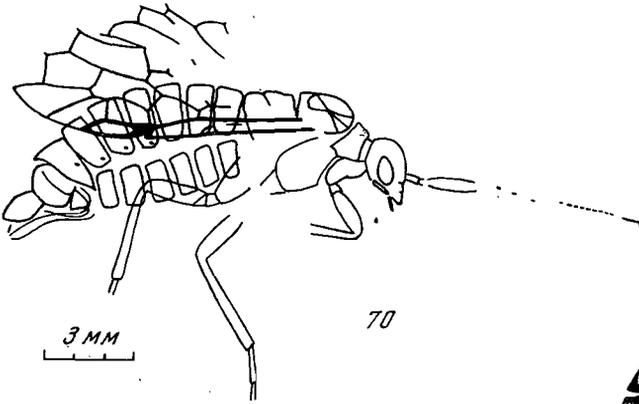
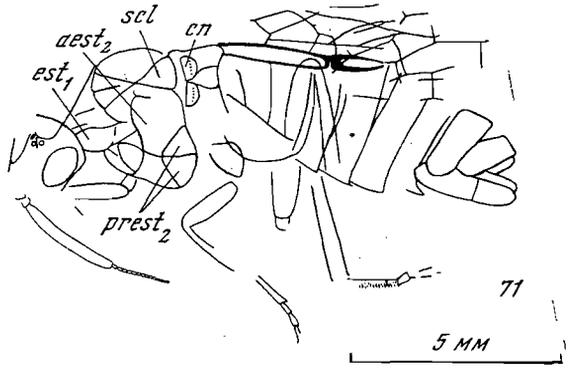


Рис. 62—68. Семейство Xyelidae, подсемейство Xyelinae

62. *Xyela (Mesoxyela) mesozoica* A. Rasnitsyn, 1965; голотип ПИН № 1989/2617; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 63. *X. (X.) magna* Statz, 1937; олигоцен ФРГ (Ротт). По Штатцу, 1937. 64. *Kirghizoxyela mirabilis* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 371/183; лйас Средней Азии (Иссык-Куль). 65. *Lydoxyela praecox* Мартунов, 1937; голотип № 4774/13, ЦНИГР музей, Ленинград; лйас Средней Азии (Кызыл-Кия). 66. *L. iensis* sp. nov.; голотип ПИН № 1487/103; нижняя или средняя юра Прибайкалья (Ия). 67. *Anotoxyela incerta* (A. Rasnitsyn, 1963); голотип ПИН № 2231/50; верхняя юра южного Казахстана (Галкино). 68. *Lydoxyela excellens* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 2384/1316; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)

- Птеростигма гораздо шире ячейки 2г. 1г-гс длиннее, чем 2г-гс. RS₁ не развита. Яйцеклад игловидный, прямой. Поздняя юра южного Казахстана
Lydoxyla A. Rasn., 1966 (один вид, *L. excellens* A. Rasn., 1966) (рис. 68)
- 47(29). Ножны яйцеклада с более или менее оттянутой вершиной. Жгутик антенн очень короткий. Птеростигма склеротизована в основании, в области перелома с небольшим светлым пятном. SC ветвится дистальнее основания RS, первый отрезок которой длиннее или едва короче первого отрезка M. 1м-си не более чем в 1,5 раза короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Macroxyelini Ashm. 48
- Ножны яйцеклада без оттянутой вершины. Первый отрезок RS и 1м-си короткие, или птеростигма без десклеротизованного участка около 1г-гс 49
48. Наличник выемчатый посредине. Оттянутая вершинная часть ножен яйцеклада длинная. SC впадает в R₁ вблизи основания RS. Современные
Macroxyela Kby, 1882
- Наличник асимметрично заостренный. Оттянутая вершина ножен очень короткая. SC впадает в R₁ почти посредине между RS и птеростигмой. Олигоцен — ныне
Megaxyela Ashm., 1898 (рис. 69)
- 49(47). Птеростигма склеротизована лишь в основании. Первый отрезок RS длиннее или немного (не более чем вдвое) короче первого отрезка M. Ножны яйцеклада короткие, не слишком широкие. Angaridylini A. Rasn. 50
- Птеростигма в дистальной части склеротизована, иногда со светлой серединой 55
50. Костальное поле узкое, R проксимальнее основания RS почти прямая. Первый отрезок RS приблизительно вдвое короче первого отрезка M 51
- Костальное поле расширенное, R изогнута. Первый отрезок RS длиннее половины первого отрезка M 52
51. Жгутик значительно длиннее трех первых члеников антенн. Грудь без грубой пунктировки. Мембрана крыла голая. Ножны яйцеклада расширенные посредине. Поздняя юра южного Казахстана
Nigrimonticola A. Rasn., 1966 (один вид, *N. longicornis* A. Rasn., 1966) (рис. 70)
- Жгутик короче третьего членика антенн. Грудь пунктированная. Мембрана крыла опушена. Ножны яйцеклада параллельносторонние. Ранний мел (?) Забайкалья
Vaissoxyela gen. nov. (один вид, *V. tarsalis* sp. nov.) (рис. 71)
- 52(50). SC впадает в C на уровне основания RS или немного дистальнее его. Первый отрезок RS немного короче первого отрезка M. Ножны яйцеклада едва длиннее своей ширины. Ранний мел (?) Забайкалья. *Angaridylina* A. Rasn., 1966 53
- RS впадает в C гораздо дистальнее основания RS. Первый отрезок RS длиннее первого отрезка M. Ножны яйцеклада почти вдвое длиннее ширины. Поздняя юра южного Казахстана
Ophthalmoxyela A. Rasn., 1966 (один вид, *O. bachyura* A. Rasn., 1966) (рис. 72)
53. RS₂ в месте впадения 3г-гс не отогнута вперед. Жилки крыла темные, ноги светлые
A. vitimica A. Rasn., 1966 (рис. 73)
- RS₂ у 3г-гс отогнута вперед 54
54. Жилки крыла и бедра темные
A. minor A. Rasn., 1966 (рис. 74)
- Жилки крыла и бедра светлые
A. pallipes A. Rasn., 1966 (рис. 75)
- 55(49). Птеростигма полностью склеротизована. Жгутик гораздо короче третьего членика антенн. 1м-си длиннее половины отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Gigantoxylini A. Rasn. 56
- Птеростигма в основании с широким светлым пятном. Жгутик длиннее третьего членика антенн. 1м-си обычно короче половины отрезка CuA, прилегающего к ней дистально 57
56. Жгутик втрое короче третьего членика антенн, 9-члениковый. Грудь гладкая, мембрана и край крыла голые. RS 4-ветвистая. В заднем крыле 2г-гс не развита. Ранний мел (?) Забайкалья
Gigantoxyla A. Rasn., 1966 (один вид, *G. quadrifurcata* A. Rasn., 1966) (рис. 1)
- Жгутик почти вдвое короче третьего членика, 11—13-члениковый. Голова и грудь пунктированные, край крыла коротко опушенный. SC 2-ветвистая, 2г-гс заднего крыла развита. Ранний мел (?) Забайкалья
Chaetoxyla A. Rasn., 1966 (один вид, *Ch. hirsuta* A. Rasn., 1966) (рис. 76)
- 57(55). Яйцеклад маленький, не очень широкий. SC ветвится дистальнее основания RS. Первый отрезок RS длиннее половины первого отрезка M. Ранний мел (?) Забайкалья. Ceroxyelini A. Rasn.
Ceroxyela A. Rasn., 1966 (один вид, *C. dolichocera* A. Rasn., 1966) (рис. 77)
- Яйцеклад необычайно широкий, иногда, кроме того, и довольно длинный. SC ветвится не дистальнее основания RS. Первый отрезок RS часто короче половины первого отрезка M. Xuelesini Benson 58
58. SC трехветвистая, впадает в R у самого основания RS. Птеростигма темная. 1м-си необычайно короткая. Ранний мел (?) Забайкалья
Xyelites A. Rasn., 1966 (один вид, *X. trigeminus* A. Rasn., 1966) (рис. 78)
- SC двухветвистая, впадает в R далеко от основания RS. 1м-си всего в 1,5—2 раза короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально 59



59. Третий членик и жгутик антенн очень длинные. Птеростигма темная. 1m-си короче половины отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Яйцеклад не выступает далеко за вершину брюшка, его ножны менее чем вдвое длиннее своей ширины. Современная . . . *Xyelecia* Ross, 1932 (один вид, *X. nearctica* Ross, 1932)
- Третий членик антенн гораздо короче головы, жгутик ненамного его длиннее. Птеростигма лишь по краям затемнена. 1m-си длиннее половины упомянутого отрезка CuA. Яйцеклад далеко выступает за вершину брюшка, его ножны более чем вдвое длиннее своей ширины 60
66. RS + M начинается непосредственно от R. Ячейка 2r гораздо шире птеростигмы. RS резко изогнута в месте впадения в нее 3r-м. Ножны яйцеклада заострены на вершине. Ранний мел (?) Забайкалья
Uroxyela A. Rasn., 1966 (один вид, *U. sicicauda* A. Rasn., 1966) (рис. 79)
- RS + M отдалена от R явственным отрезком RS. Ячейка 2r едва шире птеростигмы. RS у 3r-м почти прямая. Ножны яйцеклада широко округлены на вершине. Поздняя юра южного Казахстана
Microxyelecia gen. nov. (один вид, *M. brachycera* sp. nov.) (рис. 80)

Род *Xyelinus* A. Rasnitsyn, 1963

Xyelinus majus A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 27

Г о л о т и п — ПИН № 2240/4616; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; отпечаток переднего крыла.

О п и с а н и е. Первый отрезок RS_1 приблизительно равен первому отрезку RS_2 . RS + M занимает половину верхней стороны ячейки 1m-си. 2m-си далеко за серединой ячейки 3r-м. Длина переднего крыла 8 мм.

С р а в н е н и е. От *X. angustiradius* A. Rasn. отличается крупными размерами.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Lithoxyela* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *L. fenestralis* sp. nov.; ранний триас Средней Азии.

Д и а г н о з. Костальное поле узкое, ровное. Птеростигма не вполне склеротизована. 1r-gs впадает в R_1 перед самым основанием птеростигмы. 2r-gs в 3,5 раза ближе к вершине птеростигмы, чем к 1r-gs, впадает в развилку RS. Ячейка 2r гораздо короче ячеек 1r и 3r. Вершина RS_1 гораздо ближе к вершине RS_2 , чем к птеростигме.

С р а в н е н и е. Резко отличается от других родов своеобразной формой птеростигмы.

В и д о в о й с о с т а в. Один вид.

Lithoxyela fenestralis A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 48

Г о л о т и п — ПИН № 2240/4626; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток переднего крыла.

Рис. 69—75. Семейство Xyelidae, подсемейство Macroxyelinae

69. *Megaxyela petrefacta* Brues, 1908; голотип № 2049, Музей сравнительной зоологии, Кембридж, Массачусетс; олигоцен Колорадо (Флорисант). 70. *Nigrimonticola longicornis* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 2066/3427; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 71. *Baissoxyela tarsalis* sp. nov.; голотип ПИН № 1668/1819; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 72. *Ophthalmoxyela brachyura* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 2465/915; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 73. *Angaridyela vitimica* A. Rasnitsyn, 1966; комбинированный рисунок по голотипу ПИН № 1989/2618 и экземплярам ПИН № 1668/2345, 1989/2614 (задние ноги и задние крылья голотипа *A. pallipes* A. Rasnitsyn, 1966; ПИН № 1989/2615); нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 74. *A. minor* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 1989/2592; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 75. *A. pallipes* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 1989/2615; нижний мел (?) Забайкалья (Байса)

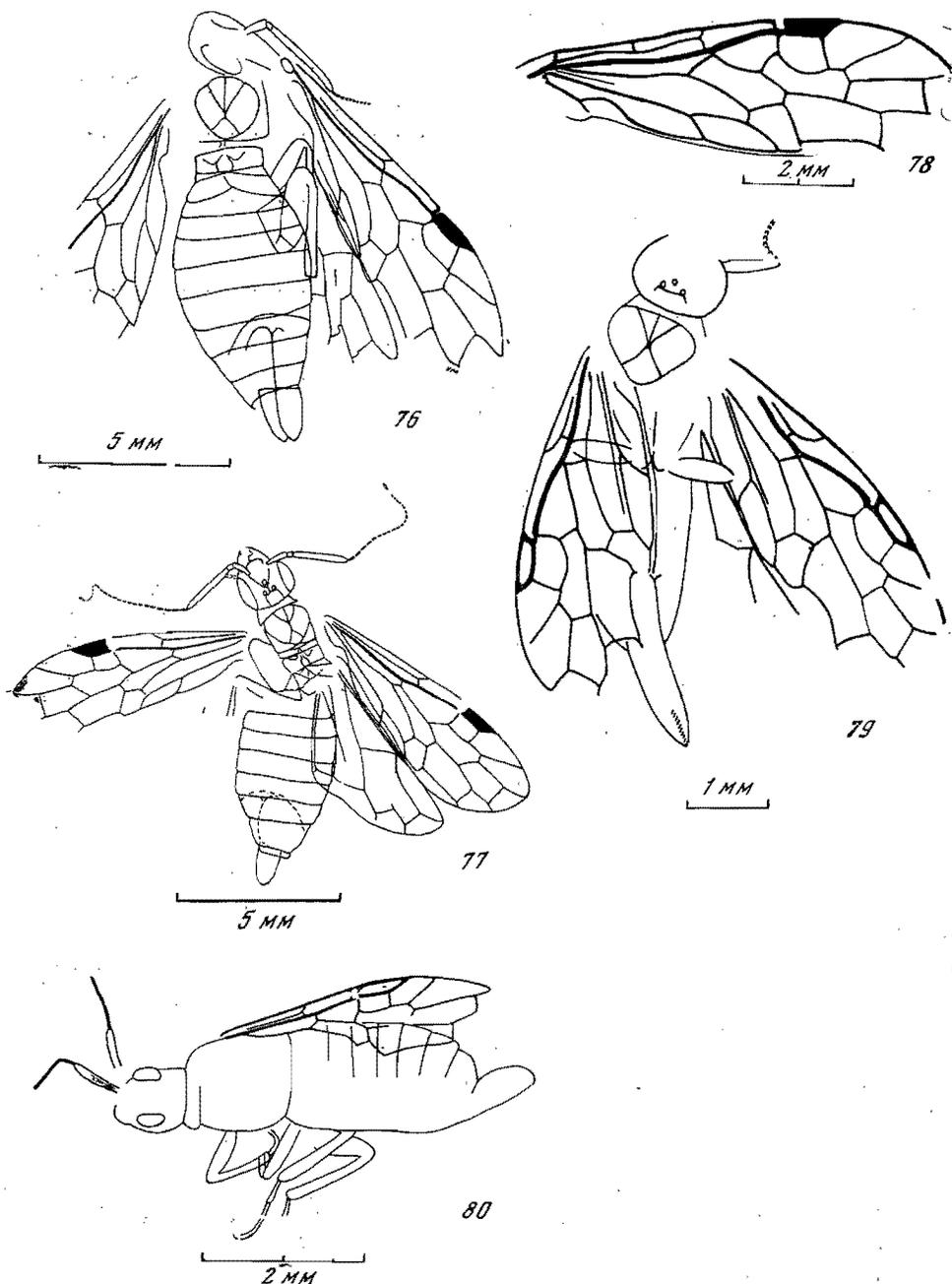


Рис. 76–80. Семейство Xyelidae, подсемейство Macroxyelinae

76. *Chaetoxyla hirsuta* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 1668/2340; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 77. *Ceroxyla dolichocera* A. Rasnitsyn, 1966; комбинированный рисунок по голотипу ПИН № 1989/2607 и экземпляру ПИН № 1989/2608; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 78. *Xyelites trigeminus* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 1989/2604; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 79. *Uroxyla sicicauda* A. Rasnitsyn, 1966; голотип ПИН № 1989/3348; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 80. *Microxyelecia brachycera* sp. nov.; голотип ПИН № 2784/1172; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)

О п и с а н и е. Птеростигма с небольшим прозрачным окном перед вершиной. $RS + M$ занимает около половины верхнего края ячейки 1мси. Первый отрезок RS_2 очень длинный, первый отрезок M очень короткий. 2м-си перед серединой ячейки 3гм. Длина переднего крыла 11 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Oryctoxyela* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *O. anomala* sp. nov.; ранний триас Средней Азии.

Д и а г н о з. Костальное поле узкое, ровное. Птеростигма склеротизована, 1г-гс в ее основании, 2г-гс у самой вершины, впадает в RS_1 , в самое его основание или дистальнее, тогда RS_1 в этом месте резко изогнута. Ячейка 2г короче ячейки 1г и немного короче ячейки 3г. Вершина RS_1 не менее чем вдвое ближе к вершине RS_2 , чем к птеростигме.

С р а в н е н и е. От близких родов отличается дистальным положением вершины RS_2 .

В и д о в о й с о с т а в. Два вида из раннего триаса Средней Азии.

Oryctoxyela anomala A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 28

Г о л о т и п — ПИН № 2555/1754; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; отпечаток переднего крыла.

О п и с а н и е. $RS + M$ занимает около половины верхнего края ячейки 1мси. 2г-гс впадает в RS_1 дистальнее развилка. Первый отрезок RS_2 длинный. 2м-си за серединой ячейки 3гм. Длина переднего крыла 12 мм.

С р а в н е н и е. Отличается длинной $RS + M$.

М а т е р и а л. Голотип.

Oryctoxyela triassica A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 29

Г о л о т и п — ПИН № 2240/4618; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток переднего крыла.

О п и с а н и е. $RS + M$ занимает около четверти верхней стороны ячейки 1мси. 2г-гс впадает в самое основание RS_1 . Первый отрезок RS_2 сравнительно длинный. 2м-си далеко за серединой ячейки 3гм. Длина переднего крыла около 10 мм.

С р а в н е н и е. Отличается короткой $RS + M$.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Madygenius*¹ A. Rasnitsyn, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *M. extraradius* sp. nov.; ранний триас Средней Азии.

Д и а г н о з. Голова и грудь, возможно также и брюшко, грубоямчатые. Костальное поле узкое, ровное. Птеростигма склеротизована, 1г-гс впадает в R_1 перед ее основанием, 2г-гс более чем вдвое ближе к вершине птеростигмы, чем к 1г-гс. Ячейка 2г много короче ячеек 1г и 3г; вершина RS_1 много ближе к вершине RS_2 , чем к птеростигме, между RS_1 и RS_2 дополнительная поперечная.

¹ Название рода от мадыгенской свиты.

С р а в н е н и е. Отличается дополнительной радиальной поперечной.

В и д о в о й с о с т а в. Два вида из раннего триаса Средней Азии.

Madygenius extraradius A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 43

Г о л о т и п — ПИН № 2240/4620; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток насекомого.

О п и с а н и е. RS + M занимает около двух третей верхней стороны ячейки 1m-cu. 2r-gs впадает в RS проксимальнее развилка. 2m-cu по середине ячейки 3m. В заднем крыле ячейка m-cu длинная, cu-a немного дистальнее ее середины, ячейка a едва короче ячейки cu-a. Тело и бедра темные, голени и середина брюшка светлее. Длина тела около 7,7 мм, переднего крыла — около 6—8 мм.

С р а в н е н и е. Отличается проксимальным положением 2r-gs.

М а т е р и а л. Голотип.

Madygenius primitivus A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 44

Г о л о т и п — ПИН № 2555/1755; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток переднего крыла.

О п и с а н и е. 2r-gs впадает в RS₁ дистальнее развилка RS, RS₁ в этом месте почти не изогнута. RS + M занимает около трети верхней стороны ячейки 3m. Длина переднего крыла около 9 мм.

С р а в н е н и е. Отличается дистальным положением 2r-gs.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Xiphoxylela* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Triassoxyela: Расницын, 1964, стр. 89 (р. р.)

Т и п о в о й в и д — *X. procrusta* sp. nov.; ранний триас Средней Азии.

Д и а г н о з. Костальное поле узкое, ровное, птеростигма склеротизована. 1r-gs впадает в R₁ перед основанием птеростигмы, 2r-gs и RS₁ на отпечатках не заметны, вероятно, слабые или отсутствуют. RS в пределах ячеек 2m и 3m без резких перегибов. Голова, переднеспинка, среднеспинка и особенно мезоплевры грубоморщинистые. Скульптура заднеспинки гораздо более слабая, по-видимому, того же типа, что и среднегруди. Брюшко прижизненно, вероятно, было гладкое и очень мягкое, на отпечатках тонкоморщинистое. Яйцеклад невооруженный, ножны без продольного утолщения или перегиба выше середины.

С р а в н е н и е. Отличается сильной редукцией жилкования.

В и д о в о й с о с т а в. Два вида из одного местонахождения.

*Xiphoxylela procrusta*¹ A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 45

Г о л о т и п — ПИН № 2240/4610; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток насекомого.

¹ Видовое название от греч. — растягивать.

О п и с а н и е. Голова между морщинами в грубых ячейках. Переднеспинка неправильно морщинистая. RS + M занимает около двух третей верхней стороны ячейки 1m-cu. 2m-cu приблизительно посередине 3gm. Ножны яйцеклада узкоокругленные, более или менее симметричные, равной с вальвифером длины. Длина тела без яйцеклада 16—18 мм, длина с яйцекладом 19—22 мм, длина переднего крыла до 14 мм.

С р а в н е н и е. Отличается неправильной морщинистостью переднеспинки.

М а т е р и а л. Два отпечатка из одного местонахождения.

Xiphoxyleta (?) *striata* (A. Rasnitsyn, 1964)

Рис. 46

Triassoxyleta striata: Расницын, 1964, стр. 91, рис. 4, табл. XIV, фиг. 2

З а м е ч а н и е. Из-за неполной сохранности жилкования крыльев этот вид отнесен к роду *Xiphoxyleta* лишь провизорно, на основании поперечной морщинистости переднеспинки, которая нигде более, кроме *X. procrusta*, не встречается.

Род *Ferganoxyleta*¹ A. Rasnitsyn, gen. nov

Т и п о в о й в и д — *F. sogdiana* sp. nov.; ранний триас Средней Азии.

Д и а г н о з. Костальное поле узкое, ровное. 1r-gs впадает в основание птеростигмы. 2r-gs не менее чем втрое ближе к вершине птеростигмы, чем к 1r-gs, впадает в RS₁ у ее основания. Ячейка 2r немного короче ячеек 1r и 3r. Вершина RS₁ приблизительно посередине между вершиной RS₂ и птеростигмой.

С р а в н е н и е. Отличается положением вершины RS₁ посередине между RS₂ и птеростигмой.

В и д о в о й с о с т а в. Два вида из раннего триаса Средней Азии.

*Ferganoxyleta sogdiana*² A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 30

Г о л о т и п — ПИН № 2555/1752; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; отпечаток переднего крыла.

О п и с а н и е. RS + M занимает менее трети верхней стороны ячейки 1m-cu. Первый отрезок RS₂ очень короткий. 2m-cu далеко за серединой ячейки 3gm. Длина переднего крыла 7 мм.

С р а в н е н и е. Отличается мелкими размерами.

М а т е р и а л. Голотип

Ferganoxyleta destructa A. Rasnitsyn sp. nov.

Рис. 31

Г о л о т и п — ПИН № 2555/1753; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток переднего крыла.

О п и с а н и е. RS + M занимает около 2/5 верхней стороны ячейки 1m-cu. Первый отрезок RS₂ длинный. Длина переднего крыла 14 мм.

С р а в н е н и е. Отличается крупными размерами.

М а т е р и а л. Голотип.

¹ Название рода от Ферганы.

² Вид назван по древнему государству Согд.

Род *Dinoxyela* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Типовой вид — *D. armata* sp. nov.; ранний триас Средней Азии.

Диагноз. Жгутик антенны 9-члениковый, короче третьего членика. Два членика щупиков (челюстные?) тонкие и длинные, цилиндрические. Голова, среднеспинка, мезоплевры и заднеспинка грубоямчатые. Строение крыльев не известно. Покровы брюшка тонкие, прижизненно, вероятно, гладкие. Стилеты яйцеклада с косыми насечками, начинающимися на уровне основания ножен.

Сравнение. Отличается крупными размерами.

Материал. Голотип.

■ *Dinoxyela armata* A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 24

Голотип — ПИН № 2240/4609, Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; почти полный отпечаток тела без крыльев.

Описание. Первый членик антенн шире остальных, второй маленький, жгутик более чем вдвое уже третьего членика, членики жгутика более или менее равной длины, за исключением более длинного последнего. Ножны яйцеклада грубопунктированные, едва короче вальвифера. Длина тела 24 мм, длина антенн 5,5 мм, длина яйцеклада 8 мм.

Материал. Голотип.

Род *Triassoxyela* A. Rasnitsyn, 1963

Triassoxyela foveolata A. Rasnitsyn, 1963

Рис. 32

T. kirghizica: Расницын, 1964, стр. 89 (р. р.)

Замечание. Голотип *T. kirghizica* отличается от голотипа *T. foveolata* преимущественно признаками, связанными с перекосом отпечатка. Это позволило отнести указанную форму к тому же виду.

Triassoxyela orycta A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 33

■ *T. kirghizica*: Расницын, 1964, стр. 89 (р. р.)

Голотип — ПИН № 2255/1757, Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток насекомого.

Описание. Шов между прескутумом и щитиком вдвое короче последнего. 2г-гс впадает в RS_1 , так что первый отрезок RS_1 явственно выражен. Первый отрезок RS_2 короткий. $RS + M$ занимает около половины верхней стороны ячейки 1мси. 2м-си приблизительно посредине ячейки 3гш. Ножны яйцеклада почти на треть короче вальвифера. Длина тела без яйцеклада около 20 мм, длина переднего крыла 14 мм, длина яйцеклада 6 мм.

Материал. Два экземпляра из одного местонахождения: кроме голотипа, паратип *T. kirghizica* A. Rasn. (экз. № 2069/4).

Род *Asioxyela* A. Rasnitsyn, 1963

Asioxyela paurura A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 35

Голотип ПИН № 2240/4621, Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток насекомого.

О п и с а н и е. Шов между прескутумом и щитиком немного короче последнего. В переднем крыле 2r-gs впадает в RS перед развилком. Первый отрезок RS₂ немного короче 2r-gs. RS + M занимает менее трети верхней стороны ячейки 1m-cu. 2m-cu посередине ячейки 3gm. В заднем крыле развита SC, достигающая вершины костального поля. m-cu перед вершиной ячейки 2gm, cu-a также далеко за серединой ячейки m-cu. Яйцеклад, видимо, сравнительно короткий. Длина тела без головы и яйцеклада 10—11 мм, с яйцекладом — 12—13 мм, длина переднего крыла 10—11 мм.

С р а в н е н и е. Отличается коротким яйцекладом.

М а т е р и а л. Два отпечатка из одного местонахождения.

Asioxyela parvula A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 37

Asioxyela parvula: Расницын, 1964, рис. 7 (nomen nudum)

Г о л о т и п — ПИН № 2069/6, Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; отпечаток переднего крыла.

О п и с а н и е. В переднем крыле 2r-gs впадает в RS₁ немного дистальнее развилка. Первый отрезок RS₂ немного короче 2r-gs. RS + M занимает около $\frac{2}{5}$ верхней стороны ячейки 1m-cu. 2m-cu посередине ячейки 3gm. Длина переднего крыла 5 мм.

С р а в н е н и е. Отличается малыми размерами.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Leioxyela* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *L. mollis* sp. nov.; ранний триас Средней Азии.

Д и а г н о з. Грудь пунктированная или морщинисто-пунктированная. Шов между прескутумом и щитиком немного короче последнего. В переднем крыле птеростигма вполне склеротизована. 1r-gs в ее основании, 2r-gs более чем втрое ближе к вершине птеростигмы, чем к 1r-gs, впадает в RS₁, иногда в самое ее основание. Ячейки 1r, 2r и 3r приблизительно равной длины или 3r более короткая. 1m-cu приблизительно равной длины с отрезком CuA, прилегающим к ней дистально. В заднем крыле 1r-m расположена на одной прямой с первыми отрезками RS и M. Брюшко гладкое. Ножны яйцеклада широкие, с продольным утолщением или перегибом в верхней части.

С р а в н е н и е. От близких родов *Asioxyela* и *Triassoxyela* отличается тонкими покровами брюшка.

В и д о в о й с о с т а в. 2—5 видов из раннего триаса Средней Азии (три вида, известные лишь по отпечаткам крыльев, отнесены к роду *Leioxyela* предположительно).

Leioxyela mollis A. Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1; рис. 39

Г о л о т и п — ПИН № 2240/4613; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток размацерированного насекомого.

О п и с а н и е. Скульптура заднеспинки сравнительно слабая. В переднем крыле первый отрезок RS₁ явственно выражен, первый отрезок RS₂ длинный. RS + M занимает около $\frac{2}{5}$ верхней стороны ячейки 1m-cu. 2m-cu за серединой ячейки 3gm. В заднем крыле m-cu в последней трети ячейки 2gm, cu-a, вероятно, около середины ячейки m-cu, a₁-a₂ перед

самой вершиной ячейки суа. Ножны яйцеклада равной длины с вальвифером. Длина тела без головы и яйцеклада 10 мм, длина переднего крыла 8—9 мм, заднего 6—8 мм, длина яйцеклада 6 мм.

С р а в н е н и е. Отличается дистальным положением одновременно 2г-rs и 2m-cu.

М а т е р и а л. Два экземпляра из одного местонахождения.

Leioxyela mitis A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 41

Г о л о т и п — ПИН № 2240/4615; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток тела и отдельно переднего и заднего крыльев.

О п и с а н и е. Переднеспинка приблизительно вдвое короче средне-спинки. Заднеспинка очень грубопунктированная. В переднем крыле 2г-rs впадает в RS_1 у самого ее основания. Первый отрезок RS_2 длинный. $RS + M$ занимает около $\frac{2}{5}$ верхней стороны ячейки 1m-cu. 2m-cu перед серединой ячейки 3гm. В заднем крыле су-а за серединой ячейки 1m-cu, ячейка а длинная. Ножны яйцеклада почти на треть длиннее вальвифера. Длина тела без яйцеклада 12 мм, длина переднего крыла 6,5 мм (у голотипа) — 11,5 мм, длина яйцеклада 3,5 мм.

М а т е р и а л. Два отпечатка из одного местонахождения.

Leioxyela (?) grandis A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 40

Г о л о т и п — ПИН № 2240/4622, Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас; неполный отпечаток переднего крыла.

О п и с а н и е. Первый отрезок RS_1 сравнительно длинный, первый отрезок RS_2 короче 2г-rs. $RS + M$ короткая, 2m-cu за серединой ячейки 3гm. Длина переднего крыла 15 мм.

С р а в н е н и е. От *L. antiqua*, также обладающей короткой $RS + M$, отличается дистальным положением 2г-rs.

З а м е ч а н и е. Вид отнесен к роду *Leioxyela* предположительно ввиду неполноты материала.

М а т е р и а л. Голотип.

ПОДСЕМЕЙСТВО MADYGELLINAE A. RASNITSYN, SUBFAM. NOV.

Д и а г н о з. Костальное поле узкое. С к вершине не утолщена. Задняя ветвь SC впадает в R близ основания RS , нередко SC отсутствует. R_1 у основания птеростигмы не прервана. RS простая. 1г-rs менее чем втрое ближе к 2г-rs, чем к основанию $M + CuA$. CuA приблизительно вчетверо ближе к 1m-cu, чем к M. Яйцеклад длинный.

С р а в н е н и е. Отличается от большинства Xyelidae простым RS , кроме того, от Archexyelinae — нормальным строением SC (задняя ветвь впадает в R, а не в C), от остальных подсемейств — сильной костализацией крыла (узкое и ровное костальное поле) и очень длинной ячейкой 2г.

З а м е ч а н и е. Включение Madygellinae в семейство Xyelidae обусловлено широкой ячейкой 3г + 4г (у *Madygella* и *Sirecomima* шире ячейки 2г вместе с птеростигмой), свидетельствующей о недавней редукции передней ветви RS . Об этом же говорит и габитуальное сходство *Madygella* gen. nov. с Archexyelinae, а *Sirecomima* gen. nov. и *Xyelula* gen. nov. — с Xyelinae.

С о с т а в. Три рода (*Madygella* gen. nov., *Sirecomima* gen. nov и *Xyelula* gen. nov.) из триаса и юры Средней Азии.

Род *Madygella*¹ A. Rasnitsyn, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *M. analoga* sp. nov.; нижний триас Ферганы.

Д и а г н о з. Птеростигма склеротизована. SC развита, задняя ветвь впадает прямо в основание RS, передняя — в C заметно дистальнее задней. R₁ прямая. Первый отрезок RS едва длиннее первого отрезка M, короче, чем RS + M. 2r-rs втрое ближе к вершине птеростигмы, чем к 1r-rs, гораздо длиннее ее. Ячейка 3r слабо сужается к 3r-m, расположенной недалеко от ее вершины. 1m-cu заметно короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально.

В и д о в о й с о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. Резко отличается хорошо развитой SC, склеротизованной птеростигмой и коротким первым отрезком RS.

Madygella analoga A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 49

Г о л о т и п — ПИН, № 2240/4617; Киргизская ССР, Ошская обл., Баткенский р-н, урочище Джайляучо; нижний триас, мадыгенская свита; отпечаток переднего крыла.

О п и с а н и е. RS + M почти достигает середины ячейки 1m-cu, почти вдвое длиннее первого отрезка RS. RS между 2r-rs и 2r-m почти втрое короче, чем между 1r-rs и 2r-rs. 2m-cu приблизительно посредине ячейки 3r-m. Длина переднего крыла 5 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Sirecomima* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *S. xiphophora* sp. nov.; поздняя юра южного Казахстана.

Д и а г н о з. Два первых членика антенн тонкие, длинные. Прескутум и скутеллум не соединены швом. В переднем крыле C и SC не сохранились, по-видимому, слабые. Птеростигма сравнительно узкая, едва затемнена по нижнему краю. R₁ заметно изогнутая, первый отрезок RS гораздо длиннее первого отрезка M, RS + M очень короткая. 1r-rs едва короче 2r-rs. Ячейка 3r сужается, начиная от 2r-m, 3r-m далеко от ее вершины. 1m-cu вдвое короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Яйцеклад плоский, очень широкий и длинный, параллельносторонний.

В и д о в о й с о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. От близкого рода *Xyelula*, описываемого ниже, отличается узкой птеростигмой, от *Madygella* — слабой склеротизацией птеростигмы, C и SC и длинным первым отрезком RS.

Sirecomima xiphophora A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 50

Г о л о т и п — ПИН № 2784/1173; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; верхняя юра.

О п и с а н и е. Первый членик антенн немного длиннее и толще второго. Глаза умеренно крупные. RS между RS + M и 1r-rs и между 2r-rs и 2r-m короткая. 2m-cu далеко за серединой ячейки 3m, cu-a перед серединой ячейки 1m-cu. Ножны яйцеклада немного длиннее вальвифера,

¹ Название рода от мадыгенской свиты.

широко округлены на вершине. Яйцеклад слегка изогнут книзу, его полная длина приблизительно равна длине крыла. Длина тела без яйцеклада 4,5 мм, с яйцекладом — 6,3 мм, длина крыла 3,3 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Xyelula* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *X. hybrida* sp. nov.; поздняя юра южного Казахстана; неполный отпечаток насекомого.

Д и а г н о з. Антенны длинные, два первых членика длиннее третьего, жгутик многочленистый, длиннее трех первых члеников. Глаза очень большие. Задние бедра тонкие, длинные. Длина переднего крыла почти равна длине тела (по крайней мере у самца). R_1 сильно изогнута. Птеростигма очень широкая, особенно у 2г-rs, едва затемнена вдоль нижнего края. С и SC не сохранились, вероятно, очень слабые. Первый отрезок RS более чем вдвое длиннее первого отрезка M. 2г-rs много короче, чем 1г-rs. Ячейка 3г дистальнее 2г-m резко сужается, 3г-m далеко от ее вершины. 1m-cu менее чем в 1,5 раза короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально.

В и д о в о й с о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. Резко отличается от других родов подсемейства расширенной птеростигмой. Это позволяет предположить, что описываемая форма вряд ли может оказаться самцом *Sirecomima*.

Xyelula hybrida A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 51

Голотип — ПИН № 2784/1161; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; верхняя юра; почти полный отпечаток довольно плохой сохранности.

О п и с а н и е. Первый членик антенн почти в 1,5 раза длиннее и заметно толще второго, третий слегка вздут, короче двух первых, жгутик почти в 1,5 раза длиннее первых трех члеников, приблизительно 23-члениковый, членики цилиндрические, в 2—3 раза длиннее своей ширины. Глаза занимают почти все бока головы и близко сходятся на лбу. Бедра сравнительно тонкие, задние довольно длинные, видимо, лишь немного короче голеней. RS между RS + M и 1г-rs и между 2г-rs и 2г-m короткая. 2m-cu посередине ячейки 3гm, cu-a посередине ячейки 1m-cu. Строение груди, брюшка и гениталий изучить не удается ввиду плохой сохранности отпечатка. Длина тела около 4 мм, переднего крыла — 3,3 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Eoxyela* A. Rasnitsyn, 1965

Eoxyela sibirica A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 56

Г о л о т и п — ПИН № 1989/2612; Забайкалье, р. Витим, урочище Байса; нижний мел (?); неполный отпечаток тела и крыльев средней сохранности.

О п и с а н и е. Первые два членика антенн короткие. В переднем крыле передняя ветвь SC едва достигает уровня основания RS. Первый отрезок RS едва в 1,5 раза длиннее первого отрезка M. RS + M достигает середины ячейки 1m-cu. Пунктировка груди, вероятно, из-за плохой сохранности не заметна. Голеи и жилки крыла светлые. Длина переднего крыла около 5,5 мм.

С р а в н е н и е. Отличается коротким первым отрезком RS.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Spathoxyela* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Eoxyela: Расницын, 1965, стр. 487 (р. р.)

Типовой вид — *Eoxyela fossilis* A. Rasn., 1965; ранний мел (?) Забайкалья.

Диагноз. Строение антенн неизвестно. Грудь без пунктировки. Мембрана и край крыла голые. R прямая, костальное поле узкое, ровное. SC свободная, оканчивается много дистальнее основания RS. Вершина RS_1 ближе к вершине RS_2 , чем к птеростигме. 1r-gs короче, чем 2r-gs, последняя далеко за серединой птеростигмы. Яйцеклад плоский, ножны длиннее половины переднего крыла.

Видовой состав. Один вид (рис. 52).

Сравнение. Отличается дистальным положением 2r-gs.

Род *Xyelisca* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Типовой вид — *X. leptopoda* sp. nov.; поздний лейас Забайкалья.

Диагноз. Антенны тонкие, жгутик короче третьего членика. Голова с хорошо развитым эпикраниальным швом. Грудь явно пунктированная. Щитик среднеспинки удален от прескутума на свою длину, скутум не разделен продольным швом. Ценхры широко расставленные, небольшие. В переднем крыле SC свободная, впадает в C немного дистальнее основания RS. R изогнутая, так что костальное поле расширено перед основанием RS. Первый отрезок RS вдвое длиннее первого отрезка M, приблизительно в 1,5 раза короче, чем $RS + M$. 1m-cu немного короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Опушение мембраны крыла не обнаружено, возможно, вследствие недостаточной хорошей сохранности отпечатка. В заднем крыле г-m впадает в RS вблизи его основания.

Видовой состав. Один вид.

Сравнение. От ближайшего рода *Xyela* Dalm. отличается пунктировкой груди.

Xyelisca leptopoda A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 61

Голотип — ПИН № 2744/7; Бурятская АССР, Заиграевский р-н, р. Брянка, падь Новая Брянь; верхний лейас, ичетуйская свита; неполный отпечаток насекомого средней сохранности.

Описание. Первый членик антенн длинный, изогнутый, второй очень тонкий, более чем вдвое короче первого, третий несколько толще второго, в 1,5 раза длиннее двух первых, жгутик приблизительно такой же толщины, как второй членик, составляет около $\frac{3}{4}$ длины третьего, возможно, слегка утолщен к вершине. Мандибулы, по-видимому, большие. Ноги довольно длинные, очень тонкие, задние бедра почти линейные. Длина тела около 9 мм.

Материал. Голотип.

Род *Liadoxyela* Martynov, 1937

*Liadoxyela iensis*¹ A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 66

Liadoxyela praecox: Расницын, 1966, стр. 70, рис. 1 (р. р.)

Голотип — ПИН № 1487/103; Прибайкалье, р. Ия у д. Владимировка; верхний лейас или нижний доггер (черемховская свита); отпечаток переднего крыла.

¹ Вид назван по р. Ия.

О п и с а н и е. SC впадает в R перед самым основанием RS, в C — несколько дистальнее его. RS между 2r-rs и развилком длиннее первого отрезка RS₂. Ячейка 2r^m гораздо длиннее ячейки 3r^m, равной длины с ячейкой 2m-cu, 2r-m за серединой последней. Вершина RS + M посредине ячейки 1m-cu, cu-a гораздо дистальнее, второе ближе к 1m-cu, чем к M. Длина переднего крыла 9,3 мм.

С р а в н е н и е. Отличается дистальным положением 2r-m и cu-a.
М а т е р и а л. Голотип.

Род *Baissoxyela*¹ A. Rasnitsyn, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *B. tarsalis* sp. nov.; ранний мел (?) Забайкалья.

Д и а г н о з. Голова с крупными глазами и ясно отграниченной теменной площадкой. Жгутик 16-члениковый, вдвое короче двух предшествующих члеников антенн. Грудь пунктированная. Ценхры почти соприкасающиеся. Анэпистерны впереди преэпистернов разделены продольным швом. В переднем крыле R почти прямая, так что костальное поле не расширенное. SC не сохранилась. Первый отрезок RS вдвое короче первого отрезка M, RS + M длинная. Мембрана крыла опущена. Бедрa тонкие, задние голени слабо расширенные к вершине, 2—4-й членики средних и задних лапок приблизительно равной длины, вместе равны первому. Десятый тергит брюшка вполне свободный. Ножны яйце-клада короткие, параллельносторонние, широкоокругленные на вершине.

С р а в н е н и е. Отличается коротким жгутиком антенн.

В и д о в о й с о с т а в. Один вид.

Baissoxyela tarsalis A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 71

Г о л о т и п — ПИН № 1668/1819; Забайкалье, р. Витим, урочище Байса; нижний мел (?); остаток целого насекомого со смятыми крыльями.

О п и с а н и е. Антенны темные, 1—4-й членики жгутика светлее. Первые членики жгутика почти вдвое длиннее своей ширины, слегка расширенные к вершине, дистальные цилиндрические, более короткие, три последние членика поперечные, немного шире предшествующих. Тело темное, бедра и голени светлые, лапки немного темнее. Первые два членика задней лапки снизу со щеткой грубых волосков, пятый гораздо короче первого. Ножны яйце-клада в 1,5 раза короче вальвифера. Длина тела с яйце-кладом 11,5 мм, длина яйце-клада 2,2 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Microxyelecia* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *M. brachycera* sp. nov.; поздняя юра южного Казахстана.

Д и а г н о з. Глаза небольшие, сильно выпуклые. Первые два членика антенн гораздо короче третьего, вместе с ним не длиннее головы, жгутик приблизительно равной длины с ними. Ноги сравнительно короткие. R прямая, так что костальное поле узкое, равное. SC впадает в C и R проксимальнее основания RS, двуветвистая. Птеростигма затемнена по краям, с широким светлым пятном в основании. Первый отрезок RS немного короче первого отрезка M. Ячейка 2r едва шире птеростигмы. Вершина RS₁ гораздо ближе к птеростигме, чем к RS₂, последняя дистальнее 2r-m, прямая, 3r-m перед ее вершиной. 1m-cu лишь немного короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Яйце-клад далеко высту-

¹ Род назван по урочищу Байса.

пает за вершину брюшка, его ножны вдвое длиннее ширины, широко округлены на вершине.

В и д о в о й с о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. Отличается длинными 1m-си и первым отрезком RS.

Microxyelecia brachycera A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 80

Голотип — ПИН № 2784/1172; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; верхняя юра; почти полный отпечаток средней сохранности.

О п и с а н и е. Третий членик антенн слегка утолщен перед вершиной. Передние бедра слабо утолщены, задние сильнее. Задние лапки тонкие, короче голени. 2m-си за серединой очень длинной ячейки 3гm. Ножны яйцеклада сверху выпуклые, снизу почти прямые, слабосуженные к широкой вершине. Длина тела без яйцеклада 4,5 мм, длина переднего крыла около 3,5 мм, длина ножен яйцеклада 0,8 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

НАДСЕМЕЙСТВО TENTHREDINIDEA LATREILLE, 1802

Д и а г н о з. Ротовое отверстие головной капсулы не отделено от мандибулярных впадин и от затылочного отверстия. Антенны разнообразного строения, 3—40-члениковые. Задний край переднеспинки глубоковыемчатый. Среднеспинка без поперечного шва. Среднегрудь без анэпистернального моста, преэпистерны трапециевидные или треугольные. Обе вершинные шпоры передней голени хорошо развиты, очень редко (у *Pachylota* Curtis) обе редуцированы. В переднем крыле первый отрезок RS более чем вдвое короче первого отрезка M, чаще даже M сливается с RS от самого ее основания. Ячейка 2г вместе с птеростигмой шире ячейки 3г. Ячейка 1г не длиннее половины ячейки 2г или слита с 2гm. 2г-гs впадает в RS гораздо дистальнее 2г-м или не развита. RS обычно простая, если двуветвистая, то развилка расположен ближе к 3г-м, чем к 2г-м. 1m-си лишь крайне редко короче половины отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Шероховатое поле расположено позади A₂, редко изогнутой, иногда прерванной в этом месте. Ценхры развиты. В заднем крыле 1г-м впадает в RS почти всегда далеко от его основания. 2г-м не развита. Яйцеклад почти всегда хорошо развит, короткий, не выступает далеко за вершину брюшка, плоский, ножевидный. Мужские гениталии перевернуты на 180°, гоностили подвижные, без перепончатого диска, эдеагус не трубчатый. Личинка с брюшными ногами (хотя бы на 10-м сегменте) или же с членистыми субанальными придатками.

С о с т а в. Шесть современных семейств, известных также из третичных отложений: всеветвно распространенные Tenthredinidae, Argidae и Cimbicidae; Pergidae, найденные везде, кроме Палеарктики; голарктические Diprionidae; Blasticotomidae, известные ныне только из Палеарктики, но в третичных отложениях найденные в западной Неарктике; кроме того, позднеюрские Xyelotomidae из южного Казахстана.

СЕМЕЙСТВО XUELOTOMIDAE A. RASNITSYN, 1968

Д и а г н о з. Третий членик антенн резко увеличен, жгутик толстый, немногочленистый. В передних крыльях 2г-гs развита, RS между M и 1г-гs более или менее развита. 3г замкнутая на вершине крыла. 1m-си не короче отрезка CuA, дистально прилегающего к ней. Ячейка 1mси более чем в 1,5 раза длиннее своей ширины, си-а далеко за ее серединой. RS + M и CuA между M и си-а параллельны или расходятся к вершине

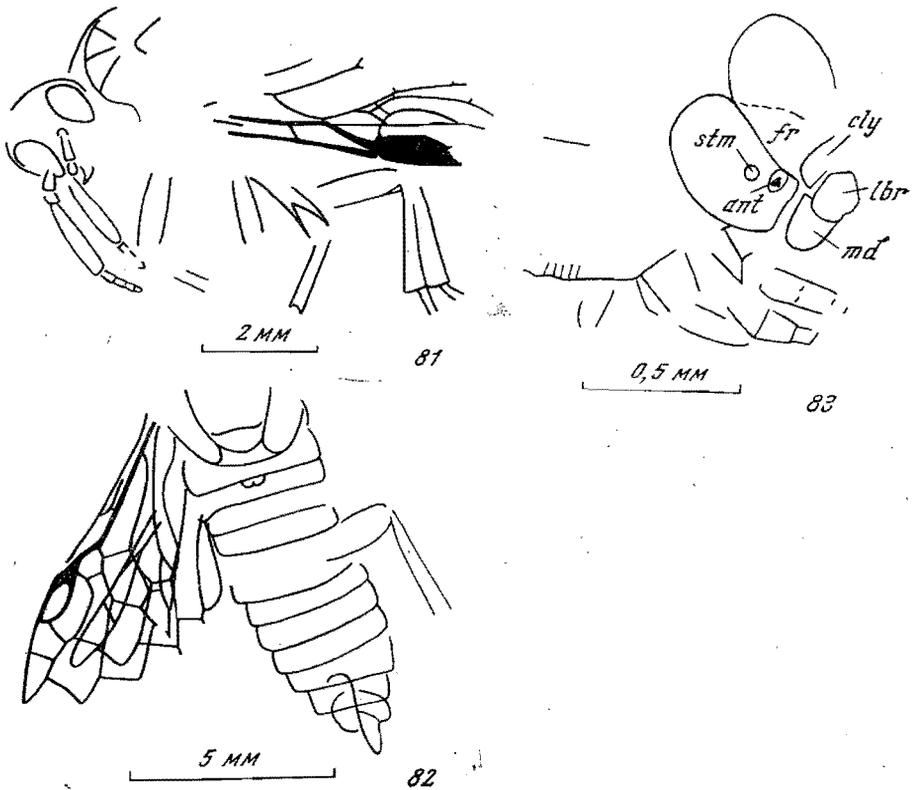


Рис. 81—83. Надсемейство Tenthredinidea

81. *Xyelotoma nigricornis* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3334; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 82. *Pseudoxyela heteroclita* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3333; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 83. *Vitimitarva paradoxa* sp. nov.; голотип ПИН № 1989/3106; нижний мел (?) Забайкалья (Байса)

крыла. Анальная ячейка замкнутая, перед вершиной с косой поперечной. М и CuA не продолжают дистальнее поперечных 3r-m и 2m-cu.

С о с т а в. Два или три рода из поздней юры Казахстана.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ ХУЕЛОТОМИДАЕ

1. Птеростигма вполне склеротизована. Первый отрезок RS не выражен. Жгутик антенн 4-члениковый. Основание щитика острое *Xyelotoma* A. Rasn., 1968 (один вид, *X. nigricornis* A. Rasn., 1968) (рис. 81)
- Птеростигма склеротизована лишь частично. Первый отрезок RS ясный 2
2. RS простая. Птеростигма лишь посредине прозрачная. Жгутик антенн 5-члениковый *Xyelocerus* A. Rasn., 1968 (один вид, *X. admirandus* A. Rasn., 1968) (рис. 5)
- RS двуветвистая. Птеростигма склеротизована лишь в основании. Развита продольный ствол SC. В заднем крыле ячейка r с поперечной жилкой. Основание щитика дугообразное *Pseudoxyela* A. Rasn., 1968 (один вид, *P. heteroclita* A. Rasn., 1968) (рис. 82)

TENTHREDINIDEA INCERTAE SEDIS

Род *Vitimitarva*¹ A. Rasnitsyn, gen. nov.

Типовой вид — *V. paradoxa* sp. nov., ранний мел (?) Забайкалья.

¹ Название рода от р. Витим.

Описание. Личинка. Головная капсула с эпикраниальным швом, передние ветви которого прямые, расходящиеся под острым углом, соприкасаются с антеннальными сочленениями. Ниже антенн эти швы несколько изогнуты медиально, так что лоб внизу сужен. Антенны короткоколические, из трех сильно поперечных члеников. Глаза крупные, расположены дорзо латеральнее антенн и не касаются их. Наличник короткий, с прямыми или почти прямыми краями, верхняя губа почти вдвое длиннее его. Ноги сравнительно крупные. Туловище, возможно, узкокольчатое. Судя по морфологии, *Vitimilvarva* была скорее всего открытоживущей, сравнительно малоподвижной личинкой, подобно большинству личинок Tenthredinidea.

Состав. Один вид.

Сравнение. Среди известных личинок Symphyta только Xyelidae и Blasticotomidae обладают, подобно *Vitimilvarva*, антеннальными сочленениями, достигающими краев лба, однако у Xyelidae антеннальные сочленения касаются не только краев лба, но и глазков. Это заставляет отнести *Vitimilvarva* к надсемейству Tenthredinidea и сближать ее с Blasticotomidae, от которых описываемая форма все же резко отличается укороченными 3-члениковыми антеннами, длинной верхней губой и, вероятно, открытым образом жизни. Возможно, что описываемый род принадлежит к семейству Xyelotomidae, сходному с Blasticotomidae по ряду примитивных признаков.

Vitimilvarva paradoxa A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 83

Голотип — ПИН № 1989/3106; Забайкалье, р. Витим, урочище Байса; нижний мел (?); отпечаток передней части тела личинки (возможно, ее личинной шкурки).

Описание. Голова и ноги темные, тело и тазики ног, по-видимому, светлее. Расстояние от глаза до антеннальной впадины меньше, до лба — равно диаметру глаза. Верхняя губа на вершине закруглена, с небольшой выемкой посередине. Длина головной капсулы от нижнего края наличника 0,5 мм, ширина головной капсулы около 0,65 мм, длина передней ноги не менее 0,5 мм.

Материал. Голотип.

НАДСЕМЕЙСТВО MEGALODONTIDEA KONOW, 1897

Диагноз. Ротовое отверстие отделено от затылочного. Мандибулярные впадины замкнутые (строение головной капсулы известно лишь для современных). Антенны не менее чем 13-члениковые, разнообразного строения. Задний край переднеспинки лишь слегка вогнутый. Первичные швы среднеспинки (срединный, парапсидальные и V-образный) развиты, поперечного шва нет. Щитик с острым передним краем. В переднем крыле костальное поле не менее чем в 4—5 раз шире R. RS простая. 2r-rs расположена проксимальнее или слегка дистальнее, чем 2r-m. Ячейка 3r вблизи вершины птеростигмы уже, чем ячейка 2r вместе с птеростигмой. Шероховатое поле в основании анальной области крыла и ценхры (кожистые лопасти заднегруди, на которых фиксируется шероховатое поле сложенных крыльев) развито. В заднем крыле 1r-m впадает в RS на расстоянии от его основания, обычно превышающем длину 1r-m. Передние голени современных представителей с двумя хорошо развитыми шпорами на вершине. Яйцеклад очень короткий, когтевидный, его ножны у современных форм иногда не вполне отделены от вальвифера, на вершине с рудиментарными стилями. Мужские гениталии с подвижными гоностиями, несущими перепончатый диск у вершины нижней их стороны.

Эдеагус не трубчатый, положение гениталий обычно нормальное. Личинки (у современных) с 5—6-члениковыми грудными ногами, но без брюшных ног и с членистыми субанальными придатками, антенны длинные, 6—7-члениковые, удаленные от эпикраниального шва, глаза позади и ниже их. Живут в паутинных трубках или в свернутых листьях.

С о с т а в. Хуелыды и Парамфилиды из поздней юры Казахстана, кайнозойские Рамфилиды (Голарктика) и современные Мегалодонтиды (Палеарктика).

СЕМЕЙСТВО PARARAMPHILIIDAE A. RASNITSYN, 1968

Д и а г н о з. Третий членик антенн, по-видимому, резко увеличен. В переднем крыле SC не развита, но костальное поле широкое, расширенное у основания RS. Первый стрезок RS длиннее очень короткого первого отрезка М. Ячейка 3г очень узкая и длинная, как у многих Archehuelyinae (Хуелыды). RS без заметного изгиба у 3г-м, но у 2г-гс и 2г-м изогнута. 1м-си очень короткая. М + CuA резко изогнута, со свободным основанием CuA. Выемка анальной ячейки сильно сдвинута к основанию крыла, по-видимому, очень плоская. В заднем крыле SC развита.

С о с т а в. Один род и вид, *Pararamphilius confusus* A. Rasn., 1968, из поздней юры Казахстана (рис. 10).

СЕМЕЙСТВО ХУЕЛЫДИДЫ А. RASNITSYN, 1968

Д и а г н о з. Антенны умеренно многочленистые, их третий членик резко увеличен, занимает не менее трети длины антенн. Среднегрудь с короткими треугольными преэпистернами и анэпистернальным мостом. В переднем крыле SC двуветвистая, задняя ветвь впадает в R проксимальнее основания RS. 1м-си короче половины отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Основание CuA не развито, М + CuA без резкого изгиба близ середины. Второй тергит брюшка не расщеплен. Гениталии, по крайней мере у *Strophandria* A. Rasn., перевернуты на 180°, вользеллы кружные, с коротким дигитусом.

С о с т а в. Четыре рода из поздней юры Казахстана.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ И ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ХУЕЛЫДИДЫ

1. Голова маленькая. Птеростигма вполне склеротизованная. Ячейка 1г едва короче ячейки 1гм. Задняя ветвь SC косая, длинная *Xyelyda* A. Rasn., 1968 (один вид, *X. excellens* A. Rasn., 1968) (рис. 84)
- Голова большая. Птеростигма посредине светлая. Задняя ветвь SC вертикальная, короткая 2
2. Ячейка 3гм не расширена к вершине, 2м-си перед ее серединой, 3г-м короче, чем 2м-си. В заднем крыле ячейка г не расширена к вершине, 1г-м образует явственный угол с первым отрезком М, си-а перед серединой или едва за серединой ячейки 2гм. *Mesolyda* A. Rasn., 1963 3
- Ячейка 3гм резко расширена к вершине, 2м-си за ее серединой, реже посредине. 3г-м длиннее, чем 2м-си. В заднем крыле ячейка г расширена к вершине, 1г-м и первый отрезок М расположены почти на одной прямой. си-а далеко за серединой ячейки 2г-м 4
3. SC далеко не достигает уровня основания RS. R перед основанием RS слегка изогнута, первый отрезок RS направлен скорее к основанию крыла, чем к вершине. Ячейка 1мси симметричная. В заднем крыле A₁ между a₁-a₂ и си-а длиннее последней *M. jurassica* A. Rasn., 1963 (рис. 85)
- SC достигает уровня основания RS, R прямая. Первый отрезок RS направлен к вершине крыла. Ячейка 1мси асимметричная. В заднем крыле A₁ между a₁-a₂ и си-а короче последней *M. depressa* sp. nov (рис. 86)
- 4(2). Ячейка 2гм короче ячейки 3гм, 2м-си посредине последней. Выемка ячейки 1а очень слабая. Длина тела более 20 мм *Strophandria* A. Rasn., 1968 (один вид, *S. grossa* A. Rasn., 1968) (рис. 87)
- Ячейка 2гм длиннее ячейки 3гм, 2м-си за серединой последней. Выемка ячейки 1а нормальная. Гораздо мельче. *Proloda* A. Rasn., 1968 5

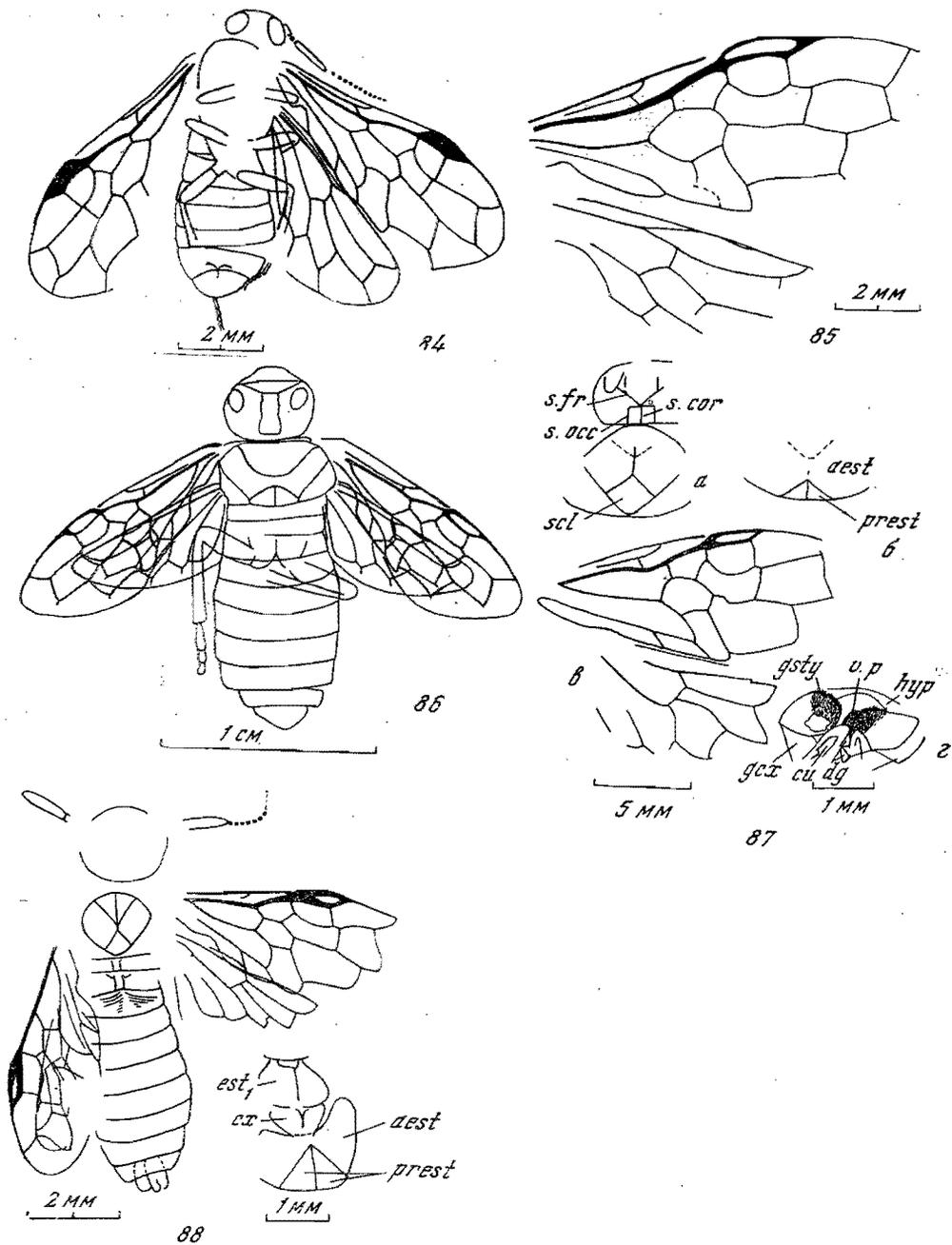


Рис. 84—88. Надсемейство Megalodontidea

84. *Xyeloda excellens* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3332; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 85. *Mesolyda jurassica* A. Rasnitsyn, 1963; голотип ПИН № 2231/45; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 86. *M. depressa* sp. nov.; голотип ПИН № 2784/1163; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 87. *Strophandria grossa* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2239/2494; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка); а — голова и среднеспинка, б — среднегрудь, в — крылья, г — гениталии. 88. *Prolyda xyelocera* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2239/2498; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)

5. Третий членик антенн едва короче жгутика и ширины головы. Птеростигма лишь по краям затемнена. 3—9-й сегменты брюшка светлые *P. karatavica* A. Rasn., 1968 (см. рис. 12)
 — Третий членик антенн значительно короче. Птеростигма лишь посредине светлая. Брюшко темное *P. xylocera* A. Rasn., 1968 (рис. 88)

Род *Mesolyda* A. Rasnitsyn, 1963

Mesolyda depressa A. Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 10; рис. 86

Г о л о т и ц — ПИН № 2784/1163; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; верхняя юра; почти полный отпечаток хорошей сохранности.

О п и с а н и е. Голова поперечно овальная, немного уже груди. Глаза небольшие. Мезопреэпистерны короткие и очень широкие. Задние бедра сравнительно тонкие, лапки, по-видимому, короче голеней, их членики короткие и широкие. В переднем крыле SC достигает уровня основания RS, R прямая, первый отрезок RS направлен к вершине крыла, вдвое короче первого отрезка M. Птеростигма почти не склеротизованная, сравнительно узкая. 2g-m расположена дистальнее, чем 2g-rs. Ячейка 1mсу не вполне симметричная, су-а за ее серединой. 1m-су длиннее половины отрезка су-а, прилегающего к ней дистально. 2m-су в первой трети ячейки 3gm. В заднем крыле ячейка г притуплена на вершине, ячейка 2gm наиболее широкая за серединой, в месте впадения в нее m-су. су-а впадает перед серединой ячейки mсу. А₁ между а₁-а₂ и су-а гораздо короче последней. Длина тела 16,5 мм, переднего крыла 12 мм.

С р а в н е н и е. Отличается апикальным направлением первого отрезка RS и крупными размерами.

М а т е р и а л. Голотип.

НАДСЕМЕЙСТВО SERPHIDEA NEWMAN, 1834

Д и а г н о з. Ротовое отверстие отделено от затылочного ложной гулярной пластинкой. Сочленовые ямки мандибул не замкнуты. Антенны более или менее гомомные. Развита только одна вершинная шпора передней голени. 2g-rs впадает в RS проксимальнее 2g-m. RS простая. SC не развита, костальное поле узкое (не более чем вдвое шире R). Ячейка 3g уже, чем ячейка 2g вместе с птеростигмой. А₂ прямая, шероховатое поле крыла, так же как ценхры заднегруди, не развито. В заднем крыле свободного основания CuA нет. Яйцеклад плоский, хорошо развитый, но короткий, ножны без рудиментов стилей. Мужские гениталии не перевернутые, гоностили без перепончатого диска, сросшиеся с гонокосмами. Личинки с редуцированными грудными ногами и маленькими, иногда членистыми субанальными придатками развиваются в стеблях и ветвях покрытосемянных растений.

С о с т а в. Одно семейство, известное из Голарктики и Мадагаскара с позднего мезозоя и доныне.

СЕМЕЙСТВО SERPHIDAE NEWMAN, 1834

Д и а г н о з. Тело стройное. Голова крупная, переднеспинка широкая, сзади почти прямая. Крылья узкие, задние с маленькой югальной лопастью. В переднем крыле первый отрезок RS очень короткий. Ячейка 2g короткая. 1m-су длиннее отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Ячейка 1mсу большая, су-а у ее основания. В заднем крыле 1g-m впадает в RS далеко от ее основания. су-а у основания ячейки mсу. Брюшко более или менее сжато с боков, сочленение между первыми двумя его сег-

ментами обеспечивает некоторую подвижность брюшка в вертикальной плоскости.

С о с т а в. Два подсемейства — *Serphinae* (поздний мезозой и кайнозой Голарктики) и *Athetocerphinae* (Мадагаскар, современное).

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПОДСЕМЕЙСТВ,
ТРИБ И НЕКОТОРЫХ РОДОВ SERPHIDAE

1. Нижнегубные щупики 3-члениковые, длиннее нижнечелюстных. Костальное поле прозрачное. Яйцеклад изогнутый кверху. Мадагаскар
- Нижнегубные щупики 4-члениковые, короче нижнечелюстных. Костальное поле склеротизованное, темное. Яйцеклад прямой или изогнутый книзу. Голарктика. Подсемейство *Athetocerphinae* (один род, *Athetocerphus* Benson) 2
2. Основания антенн ближе друг к другу, чем к тенториальным ямкам. Первый отрезок М прямой или слабоизогнутый 3
- Основания антенн не ближе друг к другу, чем к тенториальным ямкам. Первый отрезок М вверху часто сильно изогнут. Яйцеклад прямой. Триба *Pachycephini* 4
3. Антенны не утолщенные к вершине. Первый членик задней лапки не короче, чем три следующих вместе. Яйцеклад более или менее изогнутый книзу
- Антенны утолщенные к вершине. Первый членик задней лапки значительно короче трех следующих. Яйцеклад прямой Триба *Cephini* 5
- 4(2). Ячейка 3г в 3,5 раза длиннее своей ширины. 2г-м ближе к 3г-м, чем к 2г-с. Анальная поперечная расположена заметно дистальнее основания ячейки 1мсу. Ранний мел Сибири
- Ячейка 3г значительно уже, 2г-м расположена ближе к 2г-рс. Степи Европы, современные
5. Третий членик антенн длиннее четвертого, жгутик не более чем вдвое длиннее ширины головы *Pachycephus* Stein, 1876
- Третий членик антенн короче четвертого, жгутик более чем вдвое длиннее ширины головы *Characopygus* Konow, 1899

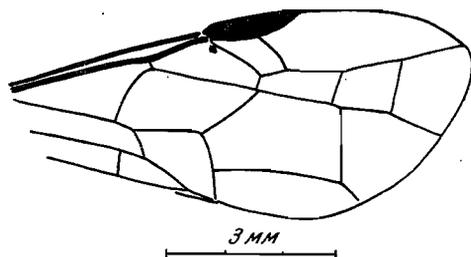


Рис. 89. Семейство Serphidae

Mesocerphus sibiricus A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 1989/2602; нижний мел (?) Забайкалья (Байса)

НАДСЕМЕЙСТВО SIRICIDEA BILLBERGH, 1820

Д и а г н о з. Затылочное отверстие отделено от ротового гипостомальным или чаще — постгенальным мостом, несущим продольный шов. Сочленовые впадины мандибул открытые. Антенны многочленистые. Переднеспинка и среднеспинка разнообразного строения, заднеспинка обычно с ценхрами. Среднегрудь с треугольными презэпистернами. В переднем крыле костальное поле узкое, не более чем второе шире R, 1г-рс всегда развита. У основания заднего края крыла, в выемке ячейки 1а обычно присутствует шероховатое поле. Одна из шпор передней голени очень короткая или отсутствует. Первый тергит брюшка расщепленный посредине. Яйцеклад свободный, игловидный (не плоский), хорошо развитый. Гениталии самца обычно в нормальном положении. Гоностили подвижные, перепончатый диск у вершины нижней их стороны (не развит у *Anaxyelidae*). Эдеагус не трубчатый. Личинки без брюшных ног

и субанальных придатков, с сильно редуцированными не членистыми грудными ногами, развиваются в древесине.

С о с т а в. Семь семейств: Gigasiricidae, Karatavitidae и Sepulcidae из юры Средней Азии, Murgicidae из юры-палеогена Евразии, Siricidae и Anaxyelidae, известные с юры Азии доныне, и современные Xiphidiidae.

СЕМЕЙСТВО GIGASIRICIDAE A. RASNITSYN, 1968

Д и а г н о з. Мандибула с длинным острым вершинным зубцом. Верхняя губа широкая. Третий членик антенн резко увеличен. Среднегрудь без поперечного шва. Крыло без особенно сильного гофра. SC хорошо развита, обычно с двумя вершинными ветвями, впадает в C проксимальнее основания RS. Первый отрезок RS направлен косо к вершине крыла, длиннее первого отрезка M. 2r-m, 3r-m, 2m-cu переднего крыла и 1r-m и m-cu заднего крыла развиты. cu-a не заходит в последнюю треть ячейки 1m-cu. Шероховатое поле, так же как и ценхры заднегруды, развиты. В заднем крыле развито такое же, как у Xyelidae, свободное основание CuA, а иногда и все три поперечных r-m.

С о с т а в. Три рода из юры Средней Азии.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ GIGASIRICIDAE

1. Птеростигма почти не склеротизована. Первый отрезок M короче половины первого отрезка RS и почти вдвое короче 1m-cu. Ранняя юра Ферганы
Liasirex A. Rasn., 1968 (один вид, *L. sogdianus* A. Rasn., 1968) (рис. 90)
- Птеростигма вполне склеротизована. Первый отрезок M длиннее половины первого отрезка RS и лишь немного короче 1 m-cu 2
2. SC свободная, двуветвистая. RS + M короче первого отрезка RS. Ячейка 2gm много короче ячейки 3gm. В заднем крыле две поперечных r-m. Поздняя юра южного Казахстана
Gigasirex A. Rasn., 1968 (один вид, *G. longipes* A. Rasn., 1968) (рис. 91)
- SC тесно прилегает к R. RS + M длиннее первого отрезка RS. Ячейка 2gm длиннее ячейки 3gm. В заднем крыле три поперечных r-m. Поздняя юра южного Казахстана
Protosirex gen. nov. (один вид, *P. xyelopterus* sp. nov.) (рис. 19)

Род *Protosirex* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Т и п о в о й в и д — *P. xyelopterus*, sp. nov.; поздняя юра южного Казахстана.

Д и а г н о з. Голова на довольно длинной шейке, со вздутыми висками. Третий членик антенн приблизительно такой же толщины, как первый, в три раза толще и короче 16-членикового жгутика. Глаза довольно крупные. Наличник поперечный, глубоковыемчатый посредине. Верхняя губа симметричная, плосковыемчатая на вершине. Переднеспинка узкая. Среднеспинка грубопунктированная. Скutelлум с острым передним краем, почти достигающим прескутума. В переднем крыле SC вплотную прилегает к R, так что задняя ее ветвь не заметна. Птеростигма узкая, склеротизованная. Первый отрезок RS почти в 1,5 раза длиннее первого отрезка M. RS + M заходит за середину ячейки 1m-cu. 1r-rs гораздо короче, чем 2r-rs. Ячейка 2gm длиннее ячейки 3gm. 3r-m перед самой вершиной ячейки 3r, сильно суженной к вершине. 1m-cu немного длиннее первого отрезка M, немного короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. 2m-cu перед серединой ячейки 3gm. В заднем крыле развиты SC и все три поперечные gm, 2r-m ближе к 3r-m, чем к 1r-m, и почти вдвое короче ее. m-cu перед серединой ячейки 3gm. Гофр мембраны внешнего края крыла явственный. По-видимому, все жилки не продолжают дистальнее поперечных и лишены свободных окончаний.

В и д о в о й с о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. Отличается SC, плотно прилегающей к R.

Protosirex xylopterus A. Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. V, фиг. 12; рис. 19

Г о л о т и п — ПИН № 2784/1164; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; верхняя юра; почти полный отпечаток хорошей сохранности.

О п и с а н и е. Третий членик антенны приблизительно вдвое длиннее первого, сужающийся к вершине. Первые членики жгутика втрое, конечные менее чем вдвое длиннее своей ширины. Гипопигий самца короткий, по-видимому, широкоокругленный на вершине. Голова с антеннами, грудь и первый сегмент брюшка темные, остальное брюшко светлое с Т-образными темными пятнами на средних сегментах. Длина тела 16,5 мм, переднего крыла — 9 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

СЕМЕЙСТВО SEPULCIDAE A. RASNITSYN, 1968

[nom. transl., hic (ex Sepulcinae A. Rasnitsyn, 1968)]

Д и а г н о з. Крылья без ясного гофра. В переднем крыле SC в виде поперечной или не развита. Первый отрезок RS направлен косо к вершине крыла. 2г-м, 3г-м и 2м-си развиты. Ячейка 1мси большая, с сильно S-образно изогнутым нижним краем, си-а в ее последней трети. Изгиб A₂ вокруг шероховатого поля развит. 1г-м заднего крыла не развита, возможно, также и 2г-м.

С о с т а в. Два рода из юры Средней Азии.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ

1. SC в виде поперечной. 2г-гс и 2г-м расположены почти на одном уровне. Развит рудимент основания CuA, вдающийся в ячейку 1мси у ее середины. Ножны яйцеклада широкие, клиновидные, немного длиннее вальвифера, далеко выступают за вершину брюшка. Поздняя юра южного Казахстана
. . . *Sepulca* A. Rasn., 1968 (один вид, *S. mirabilis* A. Rasn., 1968) (рис. 21)
- SC и основание CuA не развиты. 2г-гс расположены гораздо проксимальнее, чем 2г-м. Лейас Ферганы
Sepulenta A. Rasn., 1968 (один вид, *S. syricta* A. Rasn., 1968) (рис. 92)

СЕМЕЙСТВО ANAXYELIDAE MARTYNOV, 1925

Syntexidae: Benson, 1935, p. 539 (syn. nov.)

Д и а г н о з. Грудь более или менее грубопунктированная. Передне-спинка широкая со слабоогнутым задним краем. Поперечный шов среднеспинки не развит. Передний край щитика далеко выдается вперед, острый или закругленный. Препристерны треугольные, достигающие переднего края среднегруди (у *Syntexyela magna* A. Rasn., 1968) или соединены с ним продольным швом (у *Syntexis libocedri* Rohw., 1915). Ценхры, так же как шероховатое поле переднего крыла, развиты. Крылья без ясного гофра. SC переднего крыла в виде поперечной, расположенной проксимальнее основания RS, или отсутствует. Первый отрезок RS направлен к вершине крыла, значительно длиннее первого отрезка M. 3г-м и 2м-си развиты, 2г-м — нет. Ячейка 1мси 5—6-угольная, си-а не в самом ее основании. В заднем крыле часто развита SC. Поперечная г-м одна (3г-м). Яйцеклад игловидный, ножны иногда конические. Гоностили, по крайней мере у современного вида, без перепончатого диска.

С о с т а в. Три подсемейства, десять родов. Юра — ныне.

З а м е ч а н и е. Anaxyelidae и Syntexidae объединены в одном семействе в связи с их большим морфологическим сходством (вторые, вероятно, являются потомками первых).

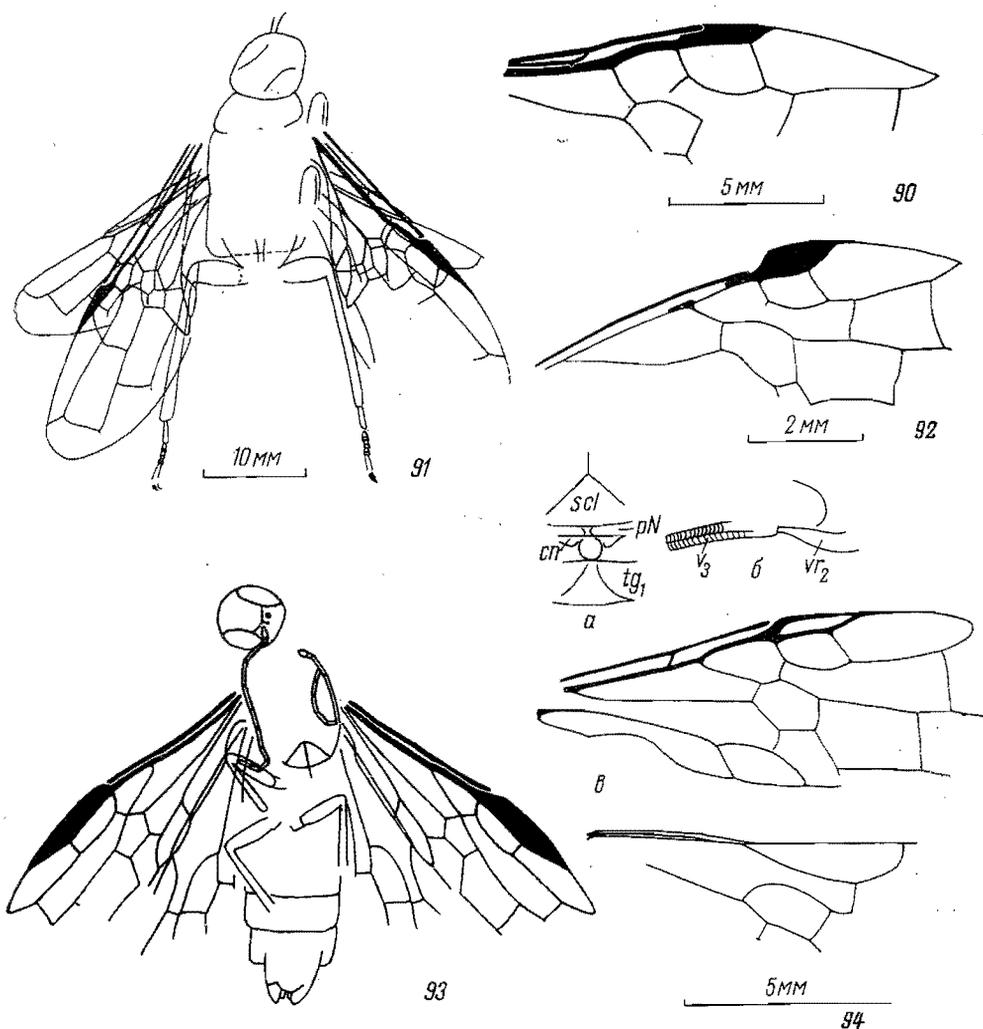


Рис. 90—94. Семейство Gigasiricidae, Sepulcidae и Anaxyelidae

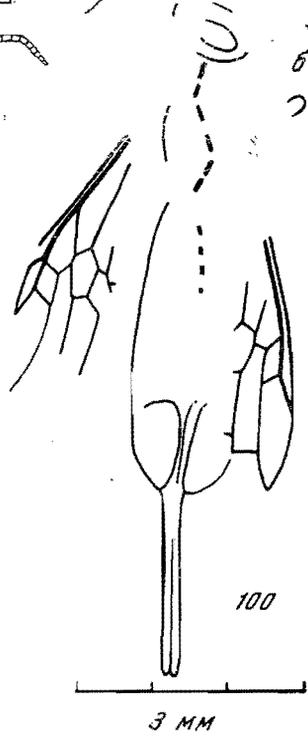
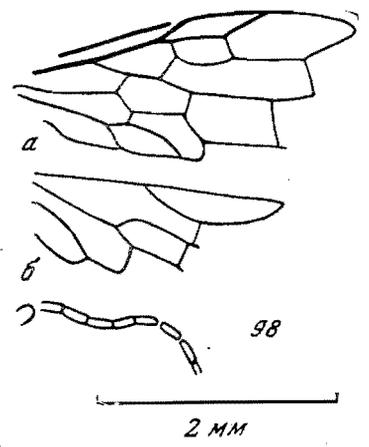
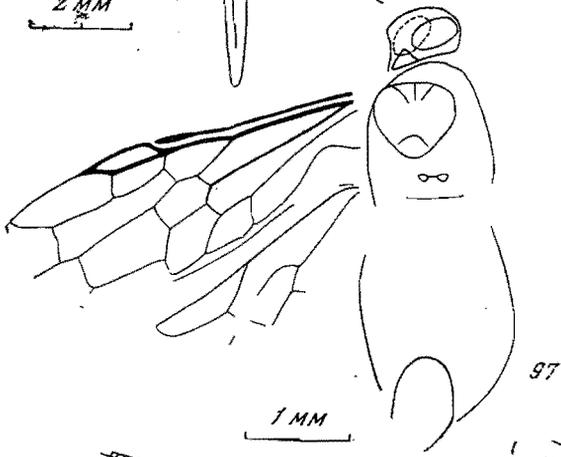
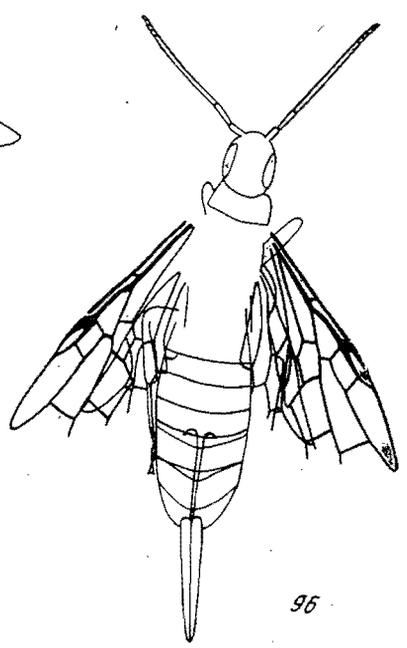
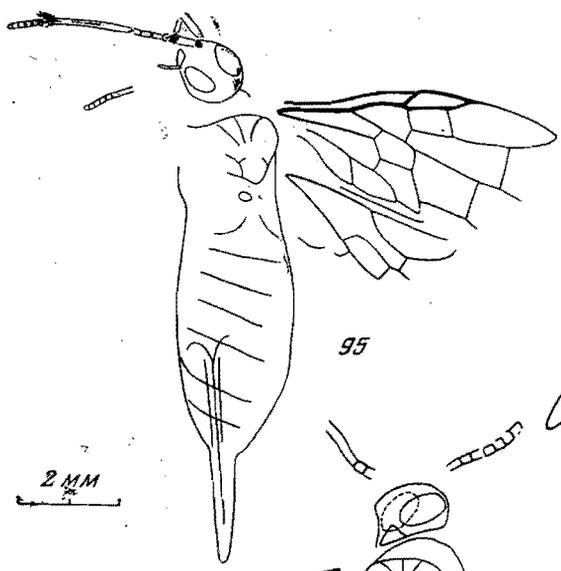
90. *Liasirex sogdianus* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2345/421; лейас Средней Азии (Шураб).
 91. *Gigasirex longipes* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3338; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 92. *Sepulenia syriaca* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2345/422; лейас Средней Азии (Шураб). 93. *Dolichostigma tenuipes* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 1989/2603; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 94. *Kempendaja jacutensis* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 923/4; нижний мел Якутии (Кемпендай)

a — часть среднеспинки, заднеспинка и первый тергит брюшка, б — сохранившаяся часть яйцеклада; в — крылья;

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ И ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ANAXYELIDAE

1. Ячейка 2r расширена к основанию, ячейка 3r не замкнута. RS + M достигает 1m-су. В заднем крыле RS не достигает края крыла, m-су не развита. Вальви-фер длиннее ячейки 1gm. Гонокосы вытянуты далеко над гоностилиями. Современный (Калифорния, на *Libocedrus decurrens* Torr.). Syntexinae Benson . . .
Syntexis Rohw., 1915 (один вид, *S. libocedrii* Rohw., 1915) (рис. 20)
- Ячейка 2r расширена к вершине, ячейка 3r замкнута. RS + M не достигает 1m-су. В заднем крыле m-су развита, RS достигает края крыла. Гоностили прикреплены к вершинам гонокоса. Мезовой 2
2. Птеростигма заходит за середину ячейки 3r. RS и M соединяются в одной точке. Ранний мел (?) Забайкалья. Dolichostigmatinae A. Rasn.
Dolichostigma A. Rasn., 1968 (один вид, *D. tenuipes* A. Rasn., 1968) (рис. 93)

- Птеростигма далеко не достигает середины ячейки 3г. RS + M явственная. *Anaxyelinae* Mart. 3
- 3. Птеростигма слабо склеротизована. В заднем крыле M между m-си и г-м короче m-си 4
- Птеростигма полностью склеротизована, реже с небольшим светлым пятном. 10
- 4. Передний край скутеллума острый. RS + M короче CuA между M и си-а. Ножны яйцеклада тонкие, кольчатые, отогнуты книзу. Ранний мел Якутии . . . *Kempadaja* A. Rasn., 1968 (один вид, *K. jacutensis* A. Rasn., 1968) (рис. 94)
- Передний край скутеллума закруглен. RS + M обычно длиннее, чем CuA между M и си-а. Ножны яйцеклада не кольчатые, вниз чаще не отогнуты. Антенны нитевидные 5
- 5. Антенны светлые, с темным основанием и вершиной. Ножны яйцеклада толстые, конические, не более чем на четверть длиннее вальвифера. Поздняя юра южного Казахстана. *Sphenosyntexis* gen. nov. 6
- По меньшей мере базальная половина антенн темная. Ножны яйцеклада тонкие, параллельносторонние, не менее чем в 1,5 раза длиннее вальвифера. Поздняя юра южного Казахстана. *Anaxyela* Mart., 1925 7
- 6. 5 вершинных члеников антенн темные. В заднем крыле си-а перед серединой ячейки mси. Ножны яйцеклада едва длиннее вальвифера 5
- 4 вершинных членика антенн затемнены. В заднем крыле си-а за серединой ячейки mси. Ножны яйцеклада на четверть длиннее вальвифера 5
- 7(5). Членики антенн поперечные . . . *A. parvula* A. Rasn., 1963 (рис. 97)
- Членики антенн длиннее своей ширины 8
- 8. M между 2m-си и 3г-м почти равной длины с 2m-си. Яйцеклад изогнутый книзу, ножны в 1,5 раза длиннее вальвифера . . . *A. nana* (A. Rasn., 1968) (рис. 98)
- M между 2m-си и 3г-м короче половины 2m-си. Яйцеклад не изогнут книзу, ножны в 1,8 раза длиннее вальвифера 9
- 9. Членики жгутика антенн менее чем вдвое длиннее своей ширины. RS + M заходит за середину ячейки 1mси . . . *A. gracilis* Mart., 1925 (рис. 99)
- Членики жгутика антенн более чем втрое длиннее своей ширины. RS + M не достигает середины ячейки 1mси . . . *A. destructa* sp. nov. (рис. 100)
- 10(3). Передний край скутеллума острый. Ножны яйцеклада гораздо короче вальвифера. Антенны распиренные в базальной части и утоньшенные к вершине. RS + M и си-а не достигают середины ячейки 1mси. M между 2m-си и 3г-м длиннее половины 2m-си. В заднем крыле г-м немного дистальнее m-си. Поздняя юра южного Казахстана. *Brachysyntexis* gen. nov. 11
- Передний край скутеллума округлен. Ножны яйцеклада не короче вальвифера. 13
- 11. 3г-м длиннее, чем 2m-си. Глаза необычайно большие. Скутеллум и прескутелм тесно сближены. Задние ноги короткие, бедра очень толстые. *B. nova* sp. nov. (рис. 101)
- 3г-м короче, чем 2m-си. Глаза меньше. Скутеллум и прескутелм раздвинуты . 12
- 12. Яйцеклад сравнительно далеко выдается за вершину брюшка. Голова короткая, со вздутыми висками *B. brachyura* (A. Rasn., 1968) (рис. 102)
- Яйцеклад едва выдается за вершину брюшка. Голова длинная, со слабыми висками. Задние ноги сравнительно длинные . . . *B. micrura* sp. nov. (рис. 103)
- 13(10). Членики жгутика антенн сильно расширены к вершине, гомономные (строение вершины жгутика не известно). В заднем крыле г-м далеко не достигает m-си. В переднем крыле RS + M и си-а не достигают середины ячейки 1mси. Поздняя юра южного Казахстана *Anasyntexis* A. Rasn., 1968 (один вид, *A. strophandra* A. Rasn., 1968) (рис. 104)
- Членики жгутика иной формы. г-м дистальнее m-си 14
- 14. В заднем крыле M между m-си и г-м длиннее m-си. Яйцеклад длиннее тела, у основания ножен слегка отогнут книзу, разделенный 4—5 утолщениями на «сегменты» равной длины. Голова сужена сразу за глазами. Поздняя юра южного Казахстана *Kulbastavia* A. Rasn., 1968 [один вид, *K. macrura* (A. Rasn., 1963)] (рис. 105)
- M между m-си и г-м короче m-си. Яйцеклад короче тела 15
- 15. Базальная часть жгутика антенн, образованная одним, реже несколькими очень плотно соединенными члениками, резко превосходит по толщине остальные членики жгутика. M между 2m-си и 3г-м лишь немного короче 2m-си. Ножны яйцеклада по крайней мере в одном случае толстые, конические. Поздняя юра южного Казахстана. *Syntexyela* A. Rasn., 1968 16
- Толщина члеников жгутика плавно уменьшается к вершине (иногда также и к основанию). M между 2m-си и 3г-м не менее чем вдвое короче 2m-си. Ножны тонкие, параллельносторонние. Поздняя юра южного Казахстана. *Urosyntexis* gen. nov. 19
- 16. Утолщенная базальная часть жгутика образована 8 плотно спаянными члениками. Дистальные членики жгутика гораздо тоньше средних. RS + M далеко



- не достигает середины ячейки 1мси. Ножны яйцеклада конические
 *S. media* (A. Rasn., 1963) (рис. 106)
 — Утолщен один третий членик антенн. RS + M достигает или почти достигает
 середины ячейки 1мси 17
 17. Средние членики жгутика антенн толстые, лишь немного тоньше птеростигмы
 и всего в 1,5 раза длиннее своей ширины, дистальные гораздо тоньше. В заднем
 крыле г-ш и м-си впадают почти в одну точку
 *S. asiatica* A. Rasn., 1968 (рис. 107)
 — Членики жгутика гораздо более тонкие и длинные, почти не утончающиеся
 к вершине. м-си и г-ш расставлены более чем на половину длины последней. . 18
 18. Птеростигма с небольшим прозрачным участком. RS + M и си-а почти дости-
 гают середины ячейки 1мси *S. inversa* A. Rasn., 1968 (рис. 108)
 — Птеростигма вполне склеротизована. RS + M далеко заходит за середину
 ячейки 1мси, си-а в ее первой трети *S. gracilicornis* A. Rasn., 1968 (рис. 109)
 19(15). Антенны одноцветные, 13-члениковые. Ножны яйцеклада слегка дугообразно
 изогнуты, почти вдвое длиннее вальвифера. 1г-гс короче, чем 2г-гс
 *U. drepanura* (A. Rasn., 1968) (рис. 110)
 — Антенны со светлым кольцом на 8—10 члениках, 14—16-члениковые. Яйцеклад
 прямой. 1г-гс не короче 2г-гс 20
 20. Антенны 14-члениковые. 1г-гс длиннее, чем 2г-гс. Ножны почти вдвое длиннее
 вальвифера *U. magna* (A. Rasn., 1968) (рис. 111)
 — Антенны 16-члениковые. 1г-гс и 2г-гс равной длины, так же как вальвифер и
 ножны яйцеклада *U. depressa* sp. nov. (рис. 112)

Род *Sphenosyntexis* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Anaxyela: Расницын, 1963, стр. 90 (р.р.)

Т и п о в о й в и д — *Anaxyela antonovi* A. Rasnitsyn, 1963; поздняя юра южного Казахстана.

Д и а г н о з. Антенны нитевидные, светлые, с темными основными и вершинными члениками. Основание скутеллума дугообразное. Птеростигма слабосклеротизована. RS + M достигает середины ячейки 1мси, си-а перед ее серединой. М между 2м-си и 3г-ш длиннее половины 2м-си. В заднем крыле г-ш расположена немного дистальнее м-си, си-а проксимальнее середины ячейки мси. Ножны яйцеклада толстые, конические, не длиннее или немного длиннее вальвифера.

В и д о в о й с о с т а в. Два вида из поздней юры южного Казахстана.

С р а в н е н и е. Отличается светлыми нитевидными антеннами с темным основанием и вершиной.

Sphenosyntexis pallicornis A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 96

Г о л о т и п — ПИН, № 2784/1162; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; верхняя юра; полный отпечаток средней сохранности.

О п и с а н и е. Третий членик антенн тонкий и длинный, расширенный к вершине, темный, последующие, кроме четырех вершинных, светлые, последние едва длиннее своей ширины. Голова значительно длиннее ширины. Задние лапки длиннее голени, их первые два членика

Рис. 95—100. Семейство Anaxyelidae

95. *Sphenosyntexis antonovi* (A. Rasnitsyn, 1963); гелотип ПИН № 2452/591; верхняя юра южного Казахстана (Галкино). 96. *Sphenosyntexis pallicornis* sp. nov.; голотип ПИН № 2784/1162; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 97. *Anaxyela parvula* A. Rasnitsyn, 1963; голотип ПИН № 2452/583; верхняя юра южного Казахстана (Галкино). 98. *A. nana* (A. Rasnitsyn, 1968); голотип ПИН № 2554/1300; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка); а — крылья, б — антенна. 99. *A. gracilis* Martynov, 1925; голотип ПИН № 2452/481; верхняя юра южного Казахстана (Галкино). 100. *A. destructa* sp. nov.; голотип ПИН № 2384/1314; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)

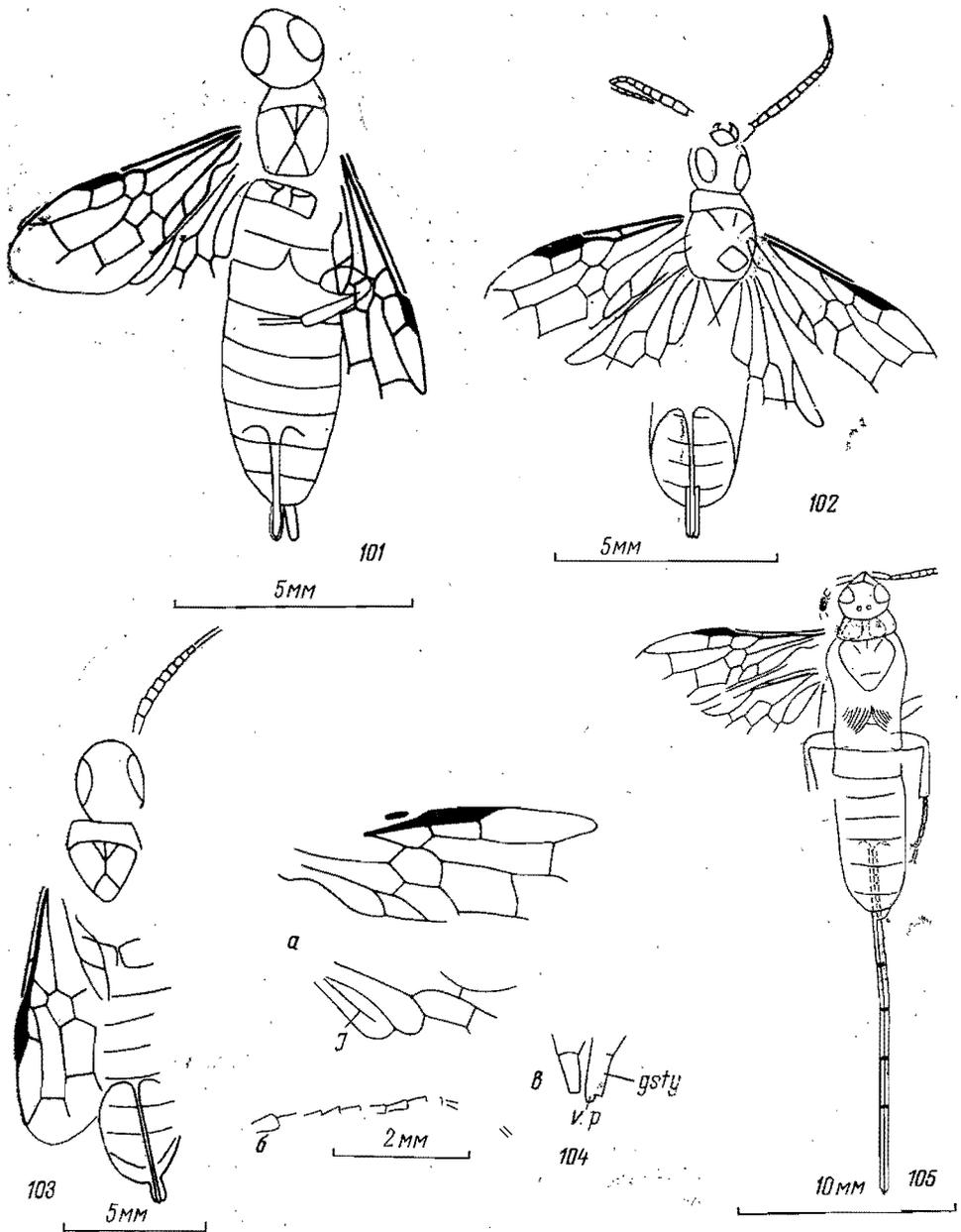


Рис. 101—105. Семейство Anaxyelidae

101. *Brachysyntexis nova* sp. nov.; голотип ПИН № 2784/1159; верхняя юра южного Казахстана (Михайловна). 102. *B. brachyura* (A. Rasnitsyn, 1968); голотип ПИН № 2066/3340; верхняя юра южного Казахстана (Михайловна). 103. *B. micrura* sp. nov.; голотип ПИН № 2239/2486; верхняя юра южного Казахстана (Михайловна). 104. *Anasyntexis strophandra* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3369; верхняя юра южного Казахстана (Михайловна): а — крылья, б — антенна, в — гениталии. 105. *Kulbastavia macrura* (A. Rasnitsyn, 1963); голотип ПИН № 1789/14; верхняя юра южного Казахстана (Галкино)

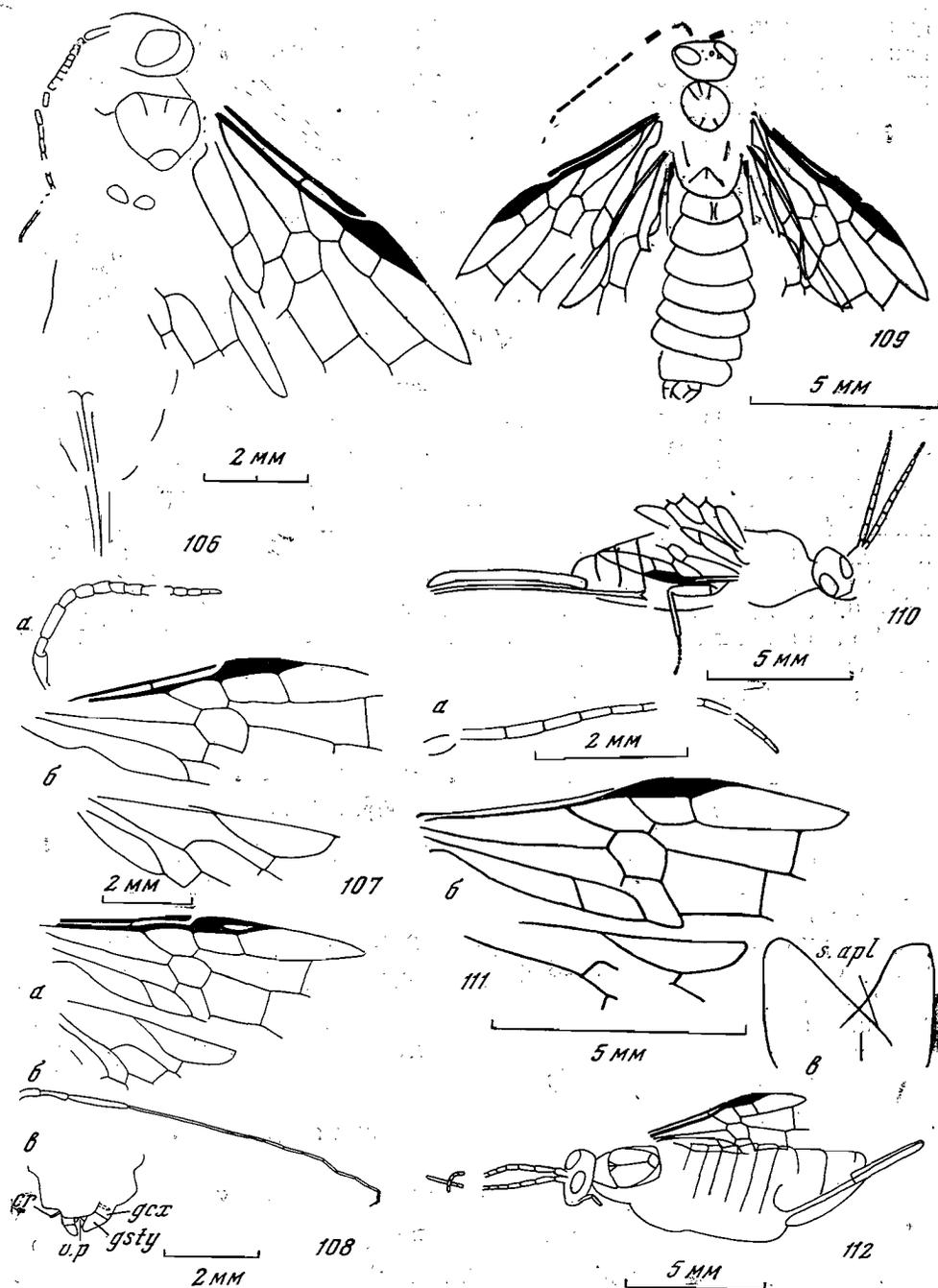


Рис. 106—112. Семейство Anaxyelidae

106. *Syntexyela media* (A. Rasnitsyn, 1968); голотип ПИН № 2452/477; верхняя юра южного Казахстана (Галкино). 107. *S. asiatica* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2239/2488; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка): а — антенна, б — крылья. 108. *S. inversa* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3339; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка); а — крылья, б — антенна, в — генигалии. 109. *S. gracilicornis* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3341; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 110. *Urosyntexis drepanura* (A. Rasnitsyn, 1968); голотип ПИН № 2239/2487; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 111. *U. magna* (A. Rasnitsyn, 1968); голотип ПИН № 2554/1301; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка); а — антенна, б — крылья, в — среднегрудь. 112. *U. depressa* sp. nov.; голотип ПИН № 2784/1160; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)

цилиндрические, остальные расширены к вершине, первый такой же длины, как все остальные вместе. Ножны яйцеклада на четверть длиннее вальвифера. Длина тела без яйцеклада 9 мм, с яйцекладом — 12 мм, длина переднего крыла 7 мм, длина яйцеклада 5 мм.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Anaxyela* Martynov, 1925

Syntexyela: Расницын, 1968, стр. 201 (р. п., quoad *S. nana* A. Rasn.).

Anaxyela destructa A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 100

Г о л о т и п — ПИН № 2384/1314; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; верхняя юра; неполный отпечаток плохой сохранности.

О п и с а н и е. Членики жгутика антенн почти в 4 раза длиннее своей ширины. В переднем крыле RS + M далеко не достигает середины ячейки 1psi, короче, чем CuA между M и cu-a. M между 2m-cu и 3r-m короткая. Ножны яйцеклада почти вдвое длиннее вальвифера, яйцеклад более или менее прямой. Длина тела с яйцекладом 8,5 мм, без яйцеклада — 6,3 мм, длина переднего крыла 4,5 мм, длина яйцеклада 3,5 мм.

С р а в н е н и е. Отличается от *A. nana* A. Rasn. длинным яйцекладом, от остальных видов — тонкими антеннами.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Brachysyntexis* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Syntexyela: Расницын, 19686, стр. 201 (р. п.)

Т и п о в о й в и д — *Syntexyela brachyura* A. Rasnitsyn, 1968; поздняя юра южного Казахстана.

Д и а г н о з. Антенны толстые, постепенно утончающиеся к вершине. Скutelлум с острым передним краем. Птеростигма склеротизована, не достигает середины ячейки 3r. RS + M короче, чем CuA между M и cu-a, не достигает середины ячейки 1 psi. M между 2m-cu и 3r-m длиннее половины 2m-cu. В заднем крыле r-m немного дистальнее m-cu, cu-a близ середины ячейки psi. Ножны яйцеклада не длиннее половины вальвифера.

В и д о в о й с о с т а в. Три вида из поздней юры южного Казахстана.

С р а в н е н и е. Отличается очень коротким яйцекладом.

Brachysyntexis nova A. Rasnitsyn, sp. nov.

Табл. VI, фиг. 15; рис. 101

Г о л о т и п — ПИН № 2784/1159; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; верхняя юра; неполный отпечаток средней сохранности.

О п и с а н и е. Голова почти не длиннее своей ширины, с огромными глазами. Расстояние между прескутумом и скутеллумом в 4 раза короче последнего. Задние ноги очень короткие, бедра менее чем вдвое длиннее своей ширины, в 1,5 раза короче голеней. RS + M почти достигает середины ячейки 1psi. Ячейка a заднего крыла почти достигает cu-a. Ножны яйцеклада вдвое короче вальвифера. Длина тела с яйцекладом 11 мм, без яйцеклада — 10,3 мм, длина переднего крыла 5,7 мм, яйцеклада — 2,4 мм.

С р а в н е н и е. Отличается сравнительно длинным яйцекладом.

М а т е р и а л. Голотип.

Brachysyntexis micrura A. Rasnitsyn, sp. nov.

Syntexyela brachyura: Расницын, 19686, стр. 202 (р. р.)

Рис. 103

Г о л о т и п — ПИН № 2239/2486; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; верхняя юра южного Казахстана.

О п и с а н и е. Первый членик антенн гораздо тоньше первых члеников жгутика, расширенный к вершине; первый членик жгутика в 1,5 раза длиннее своей ширины, следующие почти квадратные. Голова значительно длиннее ширины. Прескутум и скутеллум расставлены на половину длины последнего. Задние бедра и голени сравнительно тонкие и длинные. RS + M очень короткая. Ножны яйцекада в 4 раза короче вальвифера. Длина тела с яйцекадом 20 мм, длина переднего крыла 10,3 мм, длина яйцекада 5 мм.

С р а в н е н и е. Отличается очень коротким яйцекадом.

М а т е р и а л. Голотип.

Род *Urosyntexis* A. Rasnitsyn, gen. nov.

Syntexyela Расницын, 19686, стр. 201 (р. р.)

Т и п о в о й в и д — *Syntexyela magna* A. Rasnitsyn, 1968; поздняя юра южного Казахстана.

Д и а г н о з. Антенны щетинковидные, членики жгутика гомономные, постепенно уменьшающиеся к вершине. Основание скутеллума дугообразное. Птеростигма склеротизована, далеко не достигает середины ячейки 3г. M между 2m-си и 3г-м не длиннее половины 2m-си. В заднем крыле г-м немного дистальнее си-а. Ножны яйцекада параллельносторонние, тонкие, в основании не отогнуты вниз.

В и д о в о й с о с т а в. Три вида из поздней юры южного Казахстана.

С р а в н е н и е. Отличается от *Brachysyntexis* длинным яйцекадом, от других родов — гомономными щетинковидными антеннами.

Urosyntexis depressa A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 112

Г о л о т и п — ПИН № 2784/4160; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; верхняя юра; неполный отпечаток средней сохранности.

О п и с а н и е. Антенны, по-видимому, 16-члениковые, первый членик короткий, первый членик жгутика не менее чем в 1,5 раза длиннее его, слегка расширенный к вершине, остальные цилиндрические, более короткие, постепенно уменьшающиеся к вершине, второй членик втрое, вершинные — в 1,5 раза длиннее своей ширины. Дистальная часть восьмого, девятого и десятых членики светлые, остальные темные. Виски слабые, короткие. Прескутум и скутеллум очень короткие, раздвинуты на расстояние, втрое больше последнего. RS + M заходит за середину ячейки 1мс. Ножны яйцекада и вальвифер равной длины. Длина тела с яйцекадом 13 мм, без яйцекада — 11 мм, длина переднего крыла 6 мм, яйцекада — 5,8 мм.

С р а в н е н и е. Отличается многочленистыми антеннами и коротким яйцекадом.

М а т е р и а л. Голотип.

СЕМЕЙСТВО KARATAVITIDAE A. RASNITSYN, 1963

Д и а г н о з. Антенны щетинковидные. Среднеспинка с прямым поперечным швом. В переднем крыле SC не развита, все обычные поперечные присутствуют. Первый отрезок RS направлен к вершине крыла, длиннее первого отрезка M. 2r-gs перед серединой птеростигмы. 1m-cu не короче или немного короче отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. cu-a в основании ячейки 1m-cu. Ячейка a без выемки в основании, шероховатое поле не развито, очевидно, также и цехкры заднеспинки. В заднем крыле развиты SC, две r-m и m-cu, свободного основания CuA нет. Брюшко между первыми двумя сегментами сужено.

С о с т а в. Единственный род с двумя видами из поздней юры южного Казахстана.

З а м е ч а н и е. Karatavitidae обнаруживают признаки, характерные для Serphidae (и притом сближающие последних с Arocrita), а именно: проксимальное положение 2r-gs и cu-a, прямая A_2 , редукция шероховатого поля и сужение брюшка позади первого его сегмента. Однако наличие прямого поперечного шва среднеспинки, узкий, скорее игловидный, чем ножевидный, яйцеклад, а также длинный первый отрезок RS указывают на принадлежность семейства все же к Siricidae. При этом Karatavitidae в очень большой степени заполняют морфологический гиагус между Siricidae и Arocrita, особенно юрскими, к сожалению, почти еще не описанными.

Род *Karatavites* A. Rasnitsyn, 1963

Karatavites medius A. Rasnitsyn, sp. nov.

Рис. 113

Г о л о т и п — ПИН № 2784/1169; южный Казахстан, хребет Каратау, д. Михайловка; поздняя юра; отпечаток крыла хорошей сохранности.

О п и с а н и е. Костальное поле сравнительно широкое. Ячейка 1r почти вдвое длиннее своей ширины. Первый отрезок RS резко изогнут в основании. 2r-m ближе к 1m-cu, чем к 2m-cu. cu-a удалена от основания ячейки 1m-cu почти на половину своей длины. Длина крыла 8,5 мм.

С р а в н е н и е. От *K. angustus* A. Rasn., 1963 (см. рис. 23, 114) отличается проксимальным положением 2r-m, дистальным положением cu-a и меньшими размерами.

М а т е р и а л. Голотип.

СЕМЕЙСТВО SIRICIDAE BILLBERGH, 1820

Karatavitidae: Расницын, 1968b, стр. 208 (р. р., quoad Auliscinae A. Rasn., 1968)

Д и а г н о з. Голова крупная. Переднегрудь не образует шейки. Переднеспинка без резкого сужения посередине. Среднеспинка с поперечным швом, медиально широко слитым с дуговидным основанием скutelлума; свободные боковые части шва направлены косо вперед. В переднем крыле SC в виде короткого продольного ствола или не развит, реже в виде поперечной. Основание RS перпендикулярно R или направлено косо к основанию крыла. 3r-m и 2m-cu развиты. cu-a не заходит в последнюю треть ячейки 1m-cu. В заднем крыле две поперечных r-m, m-cu развиты. Гениталии современных форм в норме не перевернуты на 180°.

С о с т а в. 13 родов трех подсемейств. Поздняя юра — ныне.

З а м е ч а н и е. Auliscinae A. Rasn., 1968, введены в описываемое семейство ввиду их сходства по форме среднеспинки и жилкованию крыльев с представителями двух других подсемейств и вероятной филогенетиче-

ской близости (Auliscinae, видимо, близки к предкам Praesiricinae и Siricinae, хотя и не являются ими).

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА МЕЗОЗОЙСКИХ SIRICIDAE

1. Среднеспинка без ясных парапсидальных и продольного швов. Дистальная часть крыла с мощным гофром. Первый отрезок RS направлен косо к основанию крыла. Ячейка 3г замкнута, отсупа от края крыла, или открыта. Анальная ячейка заднего крыла очень узкая или не замкнута. Вершина брюшка с мощным направленным назад отростком. Оligocen — ныне Siricinae Billb.
- Среднеспинка с ясными продольным и парапсидальными швами. Крыло без сильного гофра. Ячейка 3г замкнута на крае крыла. Анальная ячейка заднего крыла нормальная. Вершина брюшка без отростка 2
2. Первый отрезок RS направлен косо к основанию крыла. Ячейка 1г едва короче ячейки 2г. 1м-си короче половинной отрезка CuA, прилегающего к ней дистально. Ячейка 1мси длиннее ячейки 2г. Ранний мел (?) Забайкалья. Praesiricinae A. Rasn. Praesirex A. Rasn., 1968 (один вид, *P. hirtus* A. Rasn., 1968) (рис. 115)
- Основание RS приблизительно перпендикулярно R. Ячейка 1г много короче ячейки 2г. Поздняя юра южного Казахстана. Подсемейство Auliscinae A. Rasn. 3
3. Первый отрезок RS гораздо длиннее RS + M. 2г-м расположена дистальнее, чем 2г-гс. Ножны яйцеклада вдвое короче вальвифера Megaulisca A. Rasn., 1968 (один вид, *M. grossa* A. Rasn., 1968) (рис. 116)
- Первый отрезок RS и RS + M приблизительно равной длины. Ножны длиннее 4
4. Первый членик антенн тонкий. 2г-м расположена дистальнее, чем 2г-гс. Задние бедра втрое длиннее своей ширины. Ножны яйцеклада в 2,5 раза длиннее вальвифера Megura A. Rasn., 1968 (один вид, *M. magnifica* A. Rasn., 1968) (рис. 117)
- Первый членик антенн толстый. 2г-м расположена проксимальнее, чем 2г-гс. Задние бедра вдвое длиннее ширины. Ножны короче вальвифера. Aulisca A. Rasn. 1968 5
5. Третий членик антенн едва длиннее четвертого. Базальные членики жгутика расширены к вершине, дистальные цилиндрические. Ножны длиннее $\frac{2}{3}$ вальвифера A. odontura A. Rasn., 1968 (рис. 118)
- Третий членик антенн равной длины с четвертым и пятым, взятыми вместе. Все членики жгутика цилиндрические. Ножны короче $\frac{2}{3}$ вальвифера A. varicornis A. Rasn., 1968 (рис. 119)

СЕМЕЙСТВО MYRMICIDAE МАА, 1949

Megapteritidae: Расницын, 1968б, стр. 217 (syn. nov.)

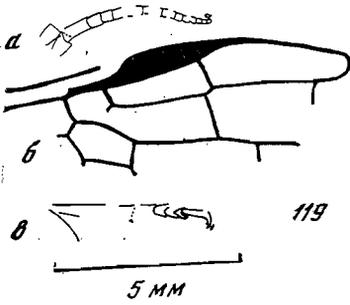
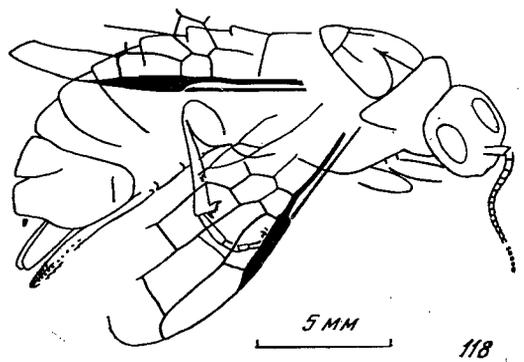
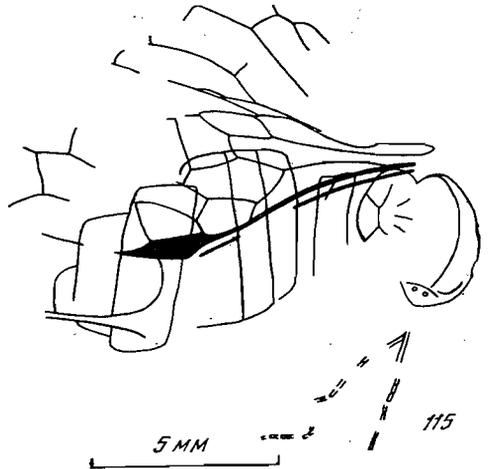
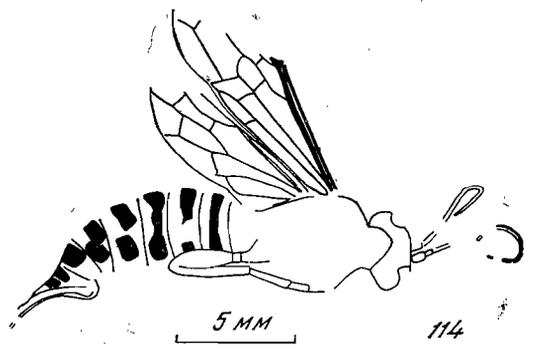
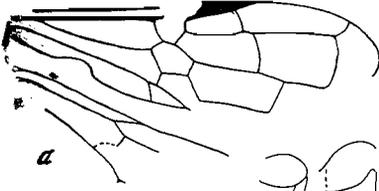
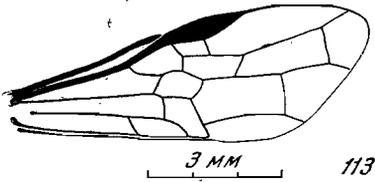
Д и а г н о з. Жилкование крыльев сильно сокращено: отсутствуют по крайней мере 3г-м и 2м-си. Продольный ствол SC иногда развит. Первый отрезок RS может быть направлен как к вершине крыла, так и к его основанию. По крайней мере у некоторых форм в заднем крыле развиты 1г-м, м-си и, возможно, также 3г-м.

С о с т а в. Четыре рода и пять видов из юры — палеогена Евразии.

З а м е ч а н и е. Сборная группа, объединяемая главным образом признаками редукции жилкования. Строение тела почти не известно даже для наиболее изученного вида.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ И ВИДОВ СЕМЕЙСТВА MYRMICIDAE

1. Первый отрезок RS почти вдвое длиннее первого отрезка M. Ячейка 3г замкнута на крае крыла. Ячейка 1мси сильно расширена к вершине, си-а за ее серединой. Развито свободное основание CuA. Крыло короче 20 мм, без гофра. Лейас Ферганы. Shurabisca A. Rasn., 1968 (один вид, *Sh. liassica* A. Rasnitsyn, 1968) (рис. 120)
- Первый отрезок RS короче. Ячейка 3г не замкнута, или ее вершина не лежит на крае крыла. Ячейка 1мси не расширена сильно к вершине, си-а перед ее серединой. Свободного основания CuA, по-видимому, нет. Крупнее 2
2. Крыло с сильным гофром. Развита слабый продольный ствол SC. Основание RS направлено к вершине крыла. RS + M не достигает 1м-си. си-а впадает в CuA в первой трети ячейки 1мси. M + CuA перед развилком сильно изогнута. Тело плотное, вальковатое. Поздняя юра Европы. Myrmicium Westw., 1854 3
- Крыло без гофра. SC не развита. Основание RS перпендикулярно R или направлено косо к основанию крыла. RS + M достигает 1м-си. си-а впадает в развилок M + CuA, последняя не изогнута перед развилком 4



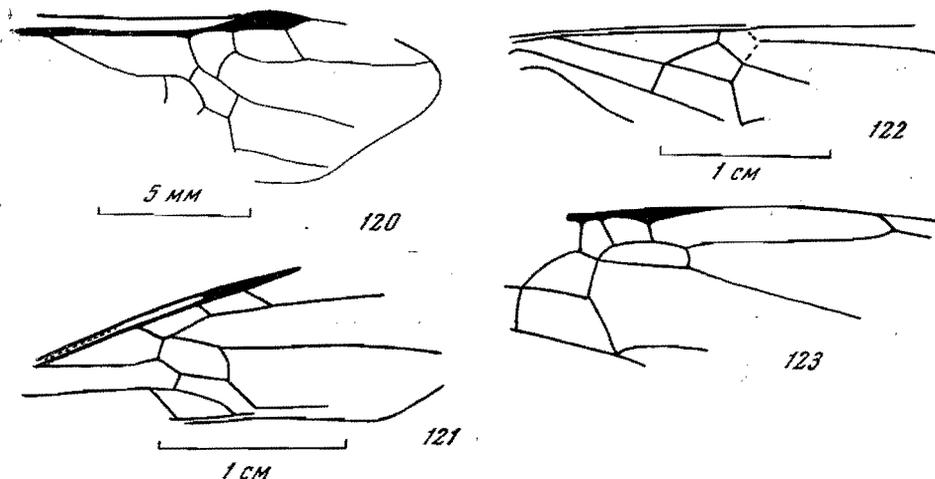


Рис. 120—123. Семейство Murgmiciidae

120. *Shurabisca lassica* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2345/420; лейас Средней Азии (Шураб).
 121. *Murgmicium heeri* Westwood, 1854; голотип; верхняя юра Англии. По фотографии, полученной от доктора Р. Вуттона. 122. *Formicium brodiei* Westwood, 1854; голотип; верхняя юра Англии. По фотографии, полученной от доктора Р. Вуттона. 123. *Megapterites mirabilis* Cockerell, 1920, голотип; эоцен Англии. По Кокереллу, 1921

3. Птеростигма наиболее широкая у основания. Антенны немного короче переднего крыла, нитевидные. Яйцеклад короче половины переднего крыла, ножки тонкие, цилиндрические, занимают около трети его длины. Титон ФРГ
 *M. schroeteri* (Germ., 1839) (sensu Маа, 1949) (рис. 17)
 — Наибольшая ширина птеростигмы у поперечной 2г-гс. Ранний пурбек Англии
 *M. heeri* Westw., 1854 (рис. 121)
 4(2). Основание RS образует острый угол с R. 2г-м не развита. Поздняя юра (ранний пурбек) Англии
 *Formicium* Westw., 1854 (один вид, *F. brodiei* Westw., 1854) (рис. 122)
 — Основание RS образует прямой угол с R. 2г-м развита. Ранний (?) эоцен Англии
 *Megapterites* Cock., 1920 (один вид, *M. mirabilis* Cock., 1920) (рис. 123)

НАДСЕМЕЙСТВО ORUSSIDEA NEWMAN, 1834

Д и а г н о з. По крайней мере проксимальная часть жгутика антенн более или менее гомономная. Затылочное отверстие отделено от ротового гипостомальным мостом, несущим продольный шов. Сочленовные ямки мандибул не замкнуты. Одна из вершинных шпор передней голени сильно редуцирована. Поперечный шов среднегруди развит (по крайней мере у современных форм). Костальное поле узкое. Жилкование сильно редуцировано; 1г-гс сохраняется самое большее в виде следа, 3г-м и 2ш-си не развиты, ячейки 1а нет. R мощная, C сравнительно слабая. Шероховатое поле переднего крыла и ценхры заднегруди развиты. Первый

Рис. 113—119. Семейства Karatavitidae и Siricidae

113. *Karatavites medius* sp. nov.; голотип ПИН № 2784/1169; верхняя юра южного Казахстана (Михайловна). 114. *K. angustus* A. Rasnitsyn, 1963; экземпляр ПИН № 2784/1170; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 115. *Praesirex hirtus* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 1989/2605; нижний мел (?) Забайкалья (Байса). 116. *Megaulisca grossa* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2239/2493; верхняя юра южного Казахстана (Михайловна): а — крылья, б — яйцеклад, в — средняя нога, г — задняя нога. 117. *Megura magnifica* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2554/1298; верхняя юра южного Казахстана (Михайловна). 118. *Aulisca odontura* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3336; верхняя юра южного Казахстана (Михайловна). 119. *A. variicornis* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3337; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка); а — антенна, б — переднее крыло, в — передняя нога

тергит брюшка цельный. Яйцеклад игловидный, более или менее длинный, свободный, или втянутый в брюшко. Гениталии современных форм не перевернутые, гоностили сросшиеся с гонокосами, без перепончатого диска, у *Paroryssidae* свободные, эдеагус не трубчатый (для *Paroryssidae* не известен). Личинки *Oryssidae* паразитируют на личинках древогрызущих насекомых.

С о с т а в. Два семейства: современные широко распространенные *Oryssidae* и *Paroryssidae*, известные лишь из поздней юры южного Казахстана.

СЕМЕЙСТВО PARORYSSIDAE MARTYNOV, 1925

Д и а г н о з. Антенны прикреплены свободно, их основания не прикрыты выступом лба. В переднем крыле RS между M и 2r-gs развита не слабее, чем 2r-m. Яйцеклад свободный, не втянутый в брюшко. Гоностили свободные.

С о с т а в. Три рода из поздней юры южного Казахстана.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА РОДОВ И ВИДОВ СЕМЕЙСТВА PARORYSSIDAE

1. Переднегрудь вытнута в виде шейки. R₁ между RS и птеростигмой резко изогнута. Яйцеклад прямой, длиннее тела *Paroryssus* Mart., 1925 (один вид, *P. extensus* Mart., 1925) (рис. 15)
- Переднегрудь не образует шейки. R₁ прямая. Яйцеклад много короче тела 2
2. 2r-m явственная. Яйцеклад изогнут вверх. *Praeoryssus* A. Rasn., 1968 3
- 2r-m не развита. Яйцеклад прямой или изогнут вниз. *Microoryssus* A. Rasn., 1968 4
3. Первый отрезок RS прямой. RS + M не достигает вершины ячейки 1m-cu. Ячейка 2a замкнута *P. venosus* A. Rasn., 1968 (рис. 124)
- Первый отрезок RS в основании изогнут. RS + M достигает вершины ячейки 1m-cu. Ячейка 2a не замкнута *P. gracilis* A. Rasn., 1968 (рис. 125)
- 4(2). 2r-gs прямая 5
- 2r-gs в основании изогнута. Ноги темные 8
5. Антенны к вершине утолщены. RS в основании изогнута. В заднем крыле вершина RS изогнута параллельно переднему краю крыла. Ноги темные, толстые. Яйцеклад короткий, слегка изогнутый книзу *M. brachyurus* A. Rasn., 1968 (рис. 126)
- Антенны не утолщены к вершине 6
6. Антенны не утончаются к вершине. В заднем крыле вершина RS изогнута параллельно краю крыла. Ноги толстые, темные. Яйцеклад изогнут вниз. *M. robustus* A. Rasn., 1968 (рис. 127)
- Антенны утончаются к вершине. В заднем крыле вершина RS не изогнута параллельно краю крыла. Ноги тонкие 7
7. Первый отрезок RS прямой. Ноги светлые. Яйцеклад прямой *M. subtilis* A. Rasn., 1968 (рис. 128)
- RS в основании изогнута. Ноги темные *M. antennatus* A. Rasn., 1968 (рис. 129)
- 8(4). Ноги толстые. В заднем крыле вершина RS изогнута параллельно переднему краю крыла. Яйцеклад слегка изогнут книзу, с заостренной вершиной *M. crassipes* A. Rasn., 1968 (рис. 130)
- Ноги тонкие. Первый отрезок RS прямой *M. minus* A. Rasn., 1968 (рис. 131)

SUPERFAMILIA INCERTAE SEDIS

СЕМЕЙСТВО PARARCHEXYELIDAE A. RASNITSYN, 1968

Д и а г н о з. Крыло сильно костализовано. R прямая. SC двуветвистая, передняя ветвь впадает в C проксимальнее основания RS, задняя сразу после развилка сближается или на коротком расстоянии сливается с R, затем снова отходит от нее и впадает в вершину C. Первый отрезок RS длиннее короткого первого отрезка M. 2r-gs косая; на вершине резко изогнута, впадает в ячейку 2r-m. 2r-m сильно скошена. M + CuA сильно изогнута. 1m-cu длинная. Выемка ячейки a₁ хорошо развита.

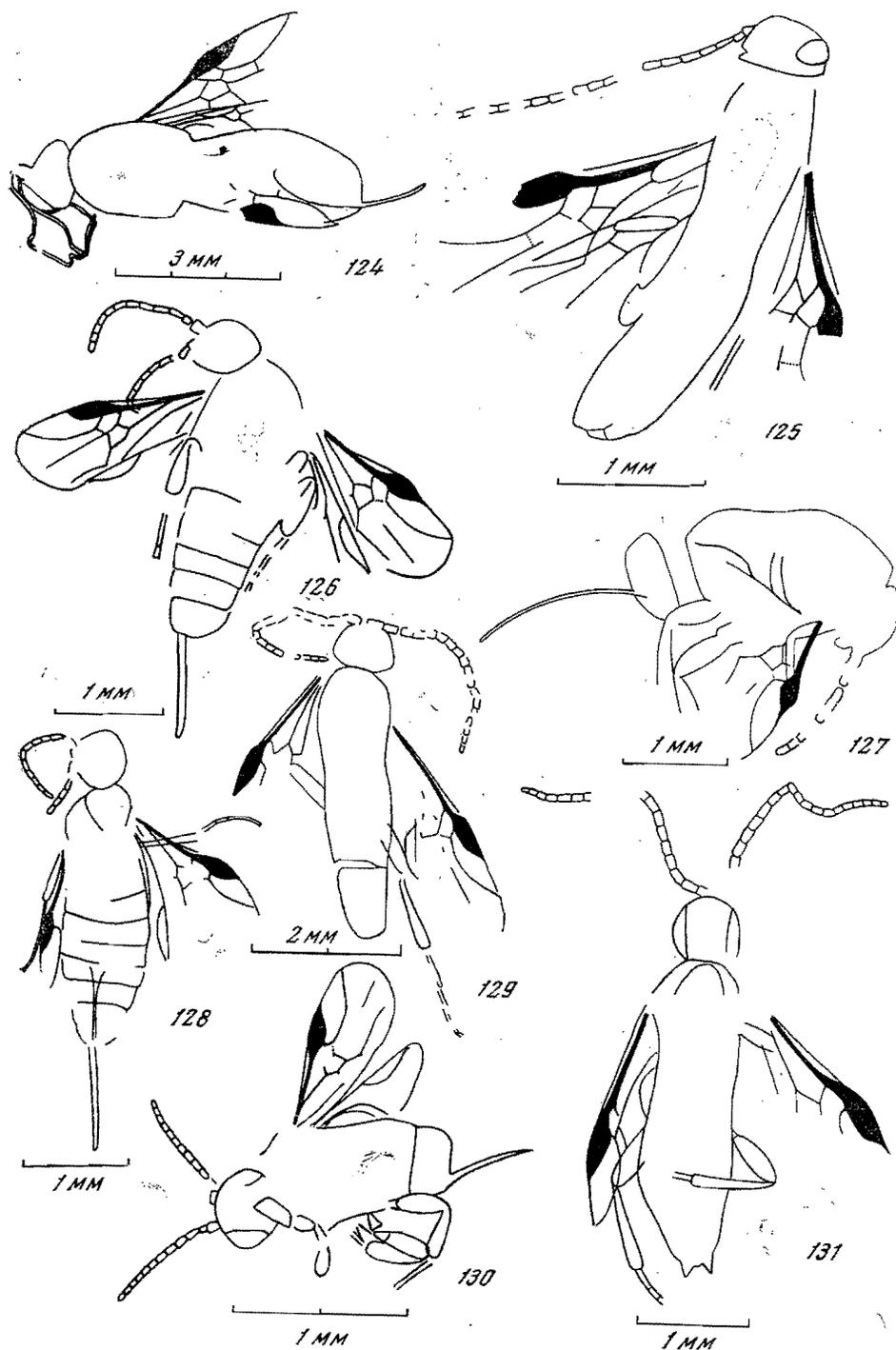


Рис. 124—131. Семейство Paroryssidae

124. *Pracoryssus venosus* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2066/3345; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 125. *P. gracilis* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2239/2492; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 126. *Microgryssus brachyurus* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2239/2531; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 127. *M. robustus* A. Rasnitsyn, 1968; комбинированный рисунок по голотипу № 2239/2490 и экземпляру ПИН № 2066/3355; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 128. *M. subtilis* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2239/2575; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 129. *M. antennatus* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2554/1304, верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 130. *M. crassipes* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2554/1305; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка). 131. *M. minus* A. Rasnitsyn, 1968; голотип ПИН № 2239/2552; верхняя юра южного Казахстана (Михайловка).

С р а в н е н и е. По многим признакам описываемое семейство обнаруживает тесную связь с Xyelidae Archexyelinae. Строение костального поля *Pararchexyela* и нижнетриасовых Archexyelinae почти идентично, лишь SC у первой более мощная и уже обнаруживает первые шаги слияния дистальной части SC с R. Радиальные ячейки очень сходны с тем, что наблюдалось бы у *Asioxyela smilodon* A. Rasn. или *Asioxyela grandipennis* (A. Rasn.) после редукции дистального отрезка RS_1 — такие же длинные ячейки, изгиб 2r-rs, похожий на основание RS_1 . Несмотря на большое сходство, Pararchexyelidae не могут быть, по-видимому, включены ни в подсемейство Archexyelinae, ни даже в семейство Xyelidae, так как они далеко эволюционировали в отношении костализации крыла, захватившей уже не только костальное поле, но и радиальные ячейки (3r уже, чем 2r вместе с птеростигмой), и превзошли в этом отношении даже Madygellinae. Некоторые признаки, например косое положение 2r-m, напоминают Megalodontidae и некоторых Siricidae. Резкий изгиб M + CuA, свидетельствующий о недавнем существовании в крыле свободного основания CuA, также характерен для некоторых Siricidae (Sepulcidae, *Sirex* и др.) и Megalodontidae (Pamphiliidae и *Parapamphilius*). Возможно, *Pararchexyela* действительно близка к предкам кого-либо из них, однако скорее — это независимая ветвь Symphyta, эволюционировавшая в сходном направлении. Таким образом, систематическое положение *Pararchexyela*, известной лишь по отпечатку переднего крыла, остается пока не ясным.

С о с т а в. Один род и вид (*Pararchexyela macroptera* A. Rasn., 1968) (рис. 2) из поздней юры Казахстана.

СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК SYMPHYTA

При составлении настоящей главы преследовалась цель не столько свести основные данные по строению исследуемой группы насекомых, сколько подготовить фактический материал, необходимый для выяснения родственных связей надсемейств и семейств подотряда и его взаимоотношений с другими насекомыми. Поэтому не все системы органов описаны одинаково подробно.

С другой стороны, во многих случаях проводится сравнение строения той или иной структуры с соответствующими образованиями представителей других отрядов насекомых.

Далее, высшие перепончатокрылые, относящиеся к подотряду *Aroscrita*, предполагаются происходящими непосредственно от *Symphyta*, вероятно, от форм, близких к *Siricidea* (Расницын, 1968а). Поэтому проблема происхождения всего отряда сводится к происхождению *Symphyta*. Вопрос о возникновении *Aroscrita*, требующий для своего решения учета обильного и до сих пор еще не описанного палеонтологического материала, далеко выходит за рамки настоящей работы. Поэтому сравнения морфологии *Symphyta* и *Aroscrita* здесь не проводится.

ВЗРОСЛОЕ НАСЕКОМОЕ

ГОЛОВА

Головная капсула

Головная капсула (рис. 132) представляет собой единое скелетное образование, разделенное системой швов на ряд участков. Происхождение швов и ограниченных ими полей капсулы различно, что неоднократно отмечалось исследователями, которые по этой причине предлагали отказаться от использования термина «шов» для обозначения по крайней мере большинства соответствующих структур головы насекомого (Snodgrass, 1962). Действительно, само понятие «шов» означает линию срастания первично независимых частей, и в этом смысле совершенно справедливо его использование при описании черепа позвоночных, образованного сросшимися костями. В головной капсуле насекомого лишь немногие швы возникают аналогичным образом. Таково происхождение, например, постокципитального шва, возникшего в результате прирастания к голове прежде независимого лабиального сегмента, и клипеогенального шва, возникшего при дорзальном сдвигании наличника, в результате чего последний срастается боковыми краями со щеками. Точно так же шов появляется при срастании краев головной капсулы между ротовым и затылочным отверстиями.

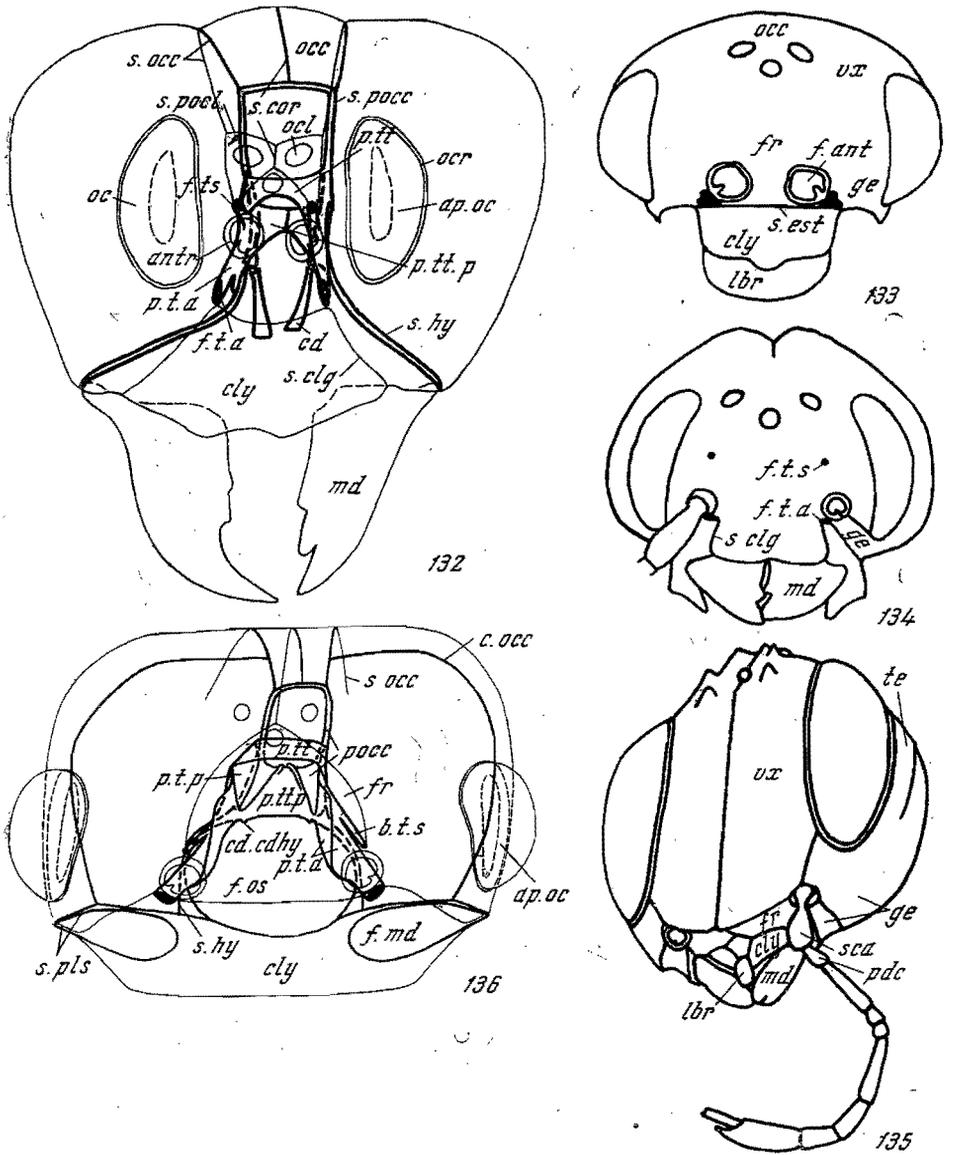


Рис. 132—136. Голова Symphyta

132. Схема строения головы *Cimbex Oliv.* (Cimbicidae). Тонкими линиями изображены детали строения передней стенки головы, толстыми — тенториума и задней стенки. 133. *Pleroneura Knw.* (Xyelidae). По Дюпорту и Вигелю, 1953. 134. *Urocerus Geoffr.* (Siricidae). По Россу, 1937. 135. *Orussus F.* (Orussidae). 136. Схема строения головы Pamphiliidae. Тонкими линиями изображены детали строения передней стенки головы, толстыми — тенториума и задней стенки

Настоящим швом у взрослых Symphyta и многих других насекомых является и эпикраниальный шов. Первично он появляется в виде истончения покровов, предопределяющего линию разрыва шкурки при линьке (личинная линия). У взрослого насекомого, уже не линяющего, участки капсулы, разделенные личинной линией, вторично срастаются с образованием настоящего шва, утолщенного на внутренней стороне, иногда даже снабженного здесь мощным ребром.

Другие разграничительные линии головной капсулы насекомого не являются по происхождению швами и возникли как вторичные ребра жесткости, укрепляющие прежде цельную и однородную головную капсулу. Однако в своем нынешнем виде они морфологически не отличаются от истинных швов и иногда даже соединяются с последними таким образом, что установить границу между ними не всегда удается. Так, далеко не всегда можно определить, какая часть гипостомального шва (продолжение постокципитального) является интерсегментальной, а какая интрасегментальной. Поэтому не представляется возможным и необходимым именовать разграничительные линии головной капсулы в соответствии с их происхождением (шов в одном случае, борозда — в другом). Вероятно, разумнее сохранить одно название, например устоявшийся термин «шов», но при этом не надо вкладывать в него тот смысл, в котором «шов» употребляют в сравнительной анатомии позвоночных. В первую очередь не следует рассматривать ограниченные швами участки как первично независимые склериты и, следовательно, придавать слишком большое значение положению швов, их наличию или отсутствию: как известно, швы головы насекомого легко мигрируют, исчезают и появляются (Snodgrass, 1960) почти независимо от своей природы (истинный шов или только ребро жесткости).

Топография головной капсулы Symphyta довольно проста и отличается от основной схемы расчленения головы Pterygota главным образом редукцией некоторых швов. Ниже голова рассматривается расположенной ортогатно (челюстями вниз), как это и характерно для положения покоя у Symphyta.

На нижнем крае головы медиально расположен наличник. Боковые края его у Xyelidae (рис. 133) свободны, у остальных Hymenoptera на большем или меньшем протяжении соединены клипоегенальным швом со щеками. Сверху клипоефронтальный или эпистомальный шов отделяет наличник от лба. В верхнебоковых углах наличника, в краях эпистомального шва лежат передние тенториальные ямки — точки инвагинации передних ножек тенториума.

Расположенный над наличником лоб дорзально граничит с теменем, латерально — со щеками. От темени он отделен лобным швом — передними ветвями эпикраниального шва, начинающимися над передним глазком и впадающими в верхние тенториальные ямки (точки инвагинации верхних ветвей тенториума) над основаниями антенн. В ряде случаев этот шов продолжается дальше вниз, обходит снаружи основания антенн, сливаясь здесь на некотором протяжении с кольцевым швом, часто окаймляющим сочленовное отверстие антенн, и затем впадает в передние тенториальные ямки. У многих Symphyta лобный шов не развит и граница лба с теменем и щеками проводится по воображаемой линии между передним глазком, основаниями антенн и передними тенториальными ямками. У некоторых форм (Siricidae, Orussidae, Pamphiliidae, некоторые Xyelidae и т. д., рис. 133—136) антенны непосредственно примыкают к наличнику, так что лоб и щеки не соприкасаются. При этом у Orussidae лоб над антеннами резко перегнут и образует козырек, под которым спрятаны не только наличник, но и основания антенн.

Дорзальнее лба расположено темя, внизу, на уровне антенн, переходящее в щеки. У *Strophandria* (Xyelidae, см. рис. 87) приблизительно на уровне верхнего края сложных глаз темя пересекается дополнительными боковыми ветвями фронтального шва.

Щеки занимают боковую поверхность головы ниже сложных глаз, спереди поднимаясь между ними и лбом до темени. Ниже лба щеки граничат с наличником (кроме Xyelidae, у которых клипоегенальный шов часто не развит). Внизу щеки непосредственно достигают края головной капсулы или (у *Xyela*, *Cimbex*, *Sirex* и других форм) отделены от него плевросто-

мальным швом, ниже которого проходят узкие плевростомы. Плевростомальный шов может переходить спереди в эпистомальный, а сзади в гипостомальный, как это обычно и изображается на схемах (Snodgrass, 1960).

На задней стороне головы щеки дорзально (на уровне нижнего края сложных глаз) переходят в виски, а медиально — в постгены. Как дорзальная, так и медиальная границы щек на задней стороне головы проводятся условно из-за отсутствия соответствующих швов, кроме *Stelidarge*, *Argidae* (рис. 137), где развиты нижние, постгенальные части затылочного шва, и некоторых других форм, где сходного положения швы появляются вторично.

У более примитивных насекомых затылочный шов образует неполное кольцо вокруг затылочного отверстия. У некоторых *Symphyla* такое кольцо также развито (например, у *Rhogogaster*, *Xiphidria*, *Pamphilus* и т. д., рис. 136, 138), но оно выглядит снаружи не бороздой, как другие швы, а гребнем, подобно многим другим вторичным образованиям, например линиям, ограничивающим так называемую теменную площадку у многих *Tenthredinidae* и *Orussidae* или соединяющим основания антенн. Кольцевой затылочный гребень, подобный описанному выше, известен и у других *Oligoneoptera* (*Myrmeleon*).

Помимо кольцевого гребня, на задней поверхности головы многих *Symphyla* расположены два параллельных или слегка расходящихся шва, поднимающихся от верхнебоковых углов затылочного отверстия (точнее, от окружающего его постокципитального шва). Эти швы выходят на дорзальную поверхность головы позади задних глазков или немного латеральнее их и непосредственно позади глазков часто соединены поперечным швом, пересекающим развилку эпикраниального шва. Сравнение с головой личинки *Symphyla* (рис. 139) показывает, что именно эти параллельные швы являются у имаго затылочными и что нижние постгенальные их части сохранились, видимо, только у *Stelidarge*, где они занимают приблизительно то же положение, что у личинки. Таким образом, затылок *Symphyla* превращен в узкую полосу, поднимающуюся над затылочным отверстием и достигающую или почти достигающую задних глазков. Дорзальная часть этой полосы, именуемая обычно «теменной площадкой», является, следовательно, частью затылка, внутри которого проходит коронарный шов (непарная часть эпикраниального шва). Поскольку затылок может достигать развилки этого шва, т. е. лба, темя *Symphyla* часто оказывается разрезанным пополам.

Аналогичное строение затылочного шва, в частности разрыв его над затылочным отверстием на две ветви, выходящие на дорзальную поверхность головы, возможно, является исходным для всех *Oligoneoptera*. Оно наблюдается у имаго и личинки *Sialis* и *Panorpa*, у некоторых жуков (рис. 140), у имаго многих двукрылых. Кольцеобразный же шов, видимо, или появляется вторично, как у муравьиных львов, или же возникает в результате вторичного замыкания затылочного шва при обособлении вытягивающейся в переднегрудь шеи (у личинок многих жуков). При этом у *Neuropteroidea* и большинства *Coleoptera* затылочный шов обходит вокруг затылочного отверстия, а у *Mecopteroidea*, так же как у *Hymenoptera*, он доходит только до дорзолатеральных углов затылочного отверстия, где сливается с постокципитальным швом, причем нижние части затылочного шва — постгенальные швы — часто не развиты.

Непосредственно вокруг затылочного отверстия проходит постокципитальный шов, отделяющий узкий постокципут. Внизу шов упирается в задние тенториальные ямки и продолжается дальше под названием гипостомального шва, ограничивающего гипостомы, примыкающие непосредственно к ротовому отверстию. Эти швы сохраняются, видимо, почти всегда, кроме тех случаев, когда гипостомы вместе со своими швами полностью

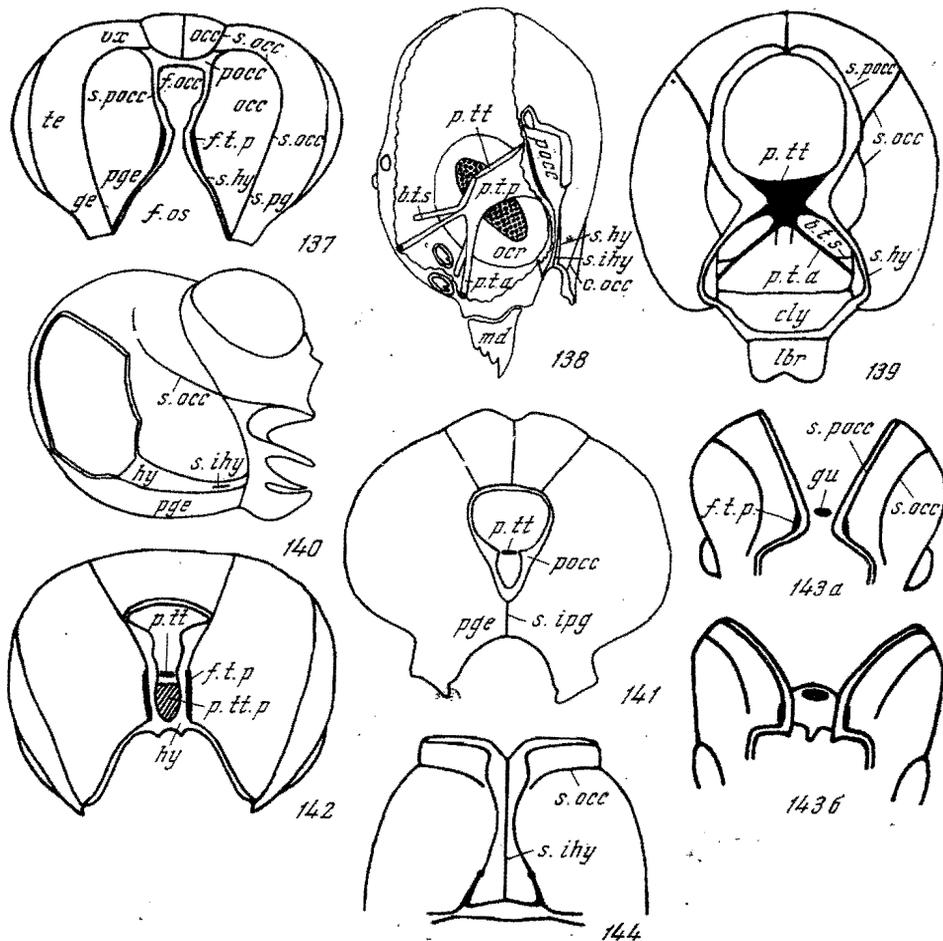


Рис. 137—144. Строение задней поверхности головы и тенториума насекомых
 137. *Stelidarge* Knw. (Argidae). 138. *Xiphidria* Latr. (Xiphidriidae). 139. Личинка *Clavellaria* Leach. (Cimbicidae). По Паркеры, 1935. 140. *Cicindela* L. (Coleoptera). 141. *Urocerus* Geoffr. (Siricidae). По Россу, 1937. 142. *Cephus* Latr. (Cephidae). По Россу, 1937 с изменениями. 143. *Sialis* Latr. (Megalo- ptera): а — личинка, б — куколка. 144. Личинка *Macrodytes* Thoms. (Coleoptera)

вытесняются на некотором протяжении постгенами, смыкающимися по средней линии между затылочным и ротовым отверстиями.

Упомянутый способ укрепления головной капсулы — смыкание ее краев между затылочным и ротовым отверстиями — широко распространен у Symphyta, но достигается различными путями. Наиболее очевидный и простой способ, смыкание гипостом и последующее вытеснение их постгенами, в чистом виде наблюдается только у Siricidae, Orussidae, Megalodontidae и, может быть, также у *Anomoxyela* (Xyelidae) (рис. 67, 141). Так, у Xiphidriidae, Orussidae, Megalodontidae и *Anomoxyela* капсула замкнута гипостомальным мостом, очень узким у представителей первых двух семейств. У Siricidae гипостомы на некотором протяжении вытеснены постгенами, смыкающимися посередине и образующими постгенальный мост. И в том и в другом случае образующаяся перемычка разделена продольным швом — линией срастания независимых прежде склеритов.

У некоторых Tenthredinidae (многие Cimbicidae и Pergidae, рис. 132) происходит замыкание головной капсулы выростами нижнего края перед-

них тенториальных ножек, срастающимися без шва под шейной мембраной. Аналогичный процесс произошел, по-видимому, и у *Cephidae* (рис. 142), однако здесь нижняя часть перемычки выступает наружу из-под мембраны. Возможно, в ее образовании какое-то участие принимали гипостомы, однако отсутствие здесь швов косвенно свидетельствует против этого. У *Pamphiliidae* (рис. 132), так же как у *Siricidae* и в противоположность *Tenthredinidae* и *Cephidae*, склерит, замыкающий головную капсулу, не перекрыт шейной мембраной, наружный. Он лишен срединного шва, но отделен двумя швами от постокципуга и благодаря этому более всего напоминает так называемую гулярную пластинку — склерит, иногда расположенный в шейной мембране и имеющий тенденцию прирастать к краям головной капсулы. Однако нижние углы этой пластинки оттянуты и, вклиниваясь между постокципугом и гипостомами впереди тенториальных ямок, непосредственно переходят в медиальные лопасти передних тенториальных ножек. Очевидно, замыкающая пластинка здесь возникла как разрастание тенториума, присосшее к шейной мембране.

Интересно, что у *Megalodontidea* помимо замыкания затылочного отверстия происходит срастание плевростом с наличником между ротовым отверстием и основаниями мандибул, в результате чего сочленовные ямки последних замыкаются. Это связано с укреплением области сочленения резко увеличенных мандибул, поскольку увеличение размеров и приобретение сходной формы мандибул у жалоносных перепончатокрылых также сопровождаются срастанием плевростом и наличника медиальнее мандибул. По данным Бенсона (Benson, 1938), сочленовные ямки мандибул замкнуты и у *Themos* (*Argidae*).

Таким образом, представляется, что замыкание головной капсулы *Symphyla* протекает разными путями, но без участия гулярной пластинки. Нужно отметить, что роль этой пластинки в замыкании затылочного отверстия у *Oligoneoptera* кажется сильно преувеличенной. Свободный шейный склерит здесь известен, видимо, только у личинок *Megaloptera*. В процессе метаморфоза *Sialis* этот склерит прирастает к постокципугу и, вероятно, разрастается вперед, так что между ротовым и затылочным отверстиями капсулы оказывается дополнительный склерит, ограниченный двумя швами, независимыми от постокципитальных (рис. 143).

У других *Oligoneoptera*, в том числе у жуков, даже при незамкнутой капсуле между краями постокципуга не наблюдается никаких склеритов, кроме постментума (часть нижней губы). У некоторых личинок жуков, например у *Limnebiidae*, *Hydroscaphidae*, *Ptiliidae*, правда, наблюдается обособленный склерит, отделенный швами от постокципуга (Böving, Craighead, 1930—1931), однако эти швы изображаются здесь очень широкими, так что их «гулярная» пластинка может оказаться подвижной, лабиальной по происхождению.

У других *Oligoneoptera* при замыкании головной капсулы парных швов между постокципитальными швами не наблюдается. Более того, в ряде случаев развит непарный продольный шов — результат непосредственного слияния постокципугов без участия гулярной пластинки (у личинок некоторых жуков семейств *Carabidae*, *Dytiscidae*, *Staphilinidae*, *Silphidae*, у многих взрослых *Adephaga*, рис. 144—145). В других случаях мост между постокципитальными швами непрерывный, что хотя и допускает, но отнюдь не доказывает присутствия в его составе гулярной пластинки. Поэтому от использования последнего термина по отношению к *Oligoneoptera*, видимо, правильнее отказаться, за исключением тех случаев, когда существование независимого шейного склерита более или менее надежно доказано, как у *Megaloptera*.

Тенториум

Эндоскелет головы, называемый тенториумом, у перепончатокрылых образован тремя парами впаиваний головной капсулы — передними и задними ножками и верхними ветвями тенториума. Задние ножки, наиболее мощные, по верхнему краю соединены перемычкой — тенториальным мостом, вынесенным вперед от затылочного отверстия и приблизительно перпендикулярным плоскости капсулы в районе задних тенториальных ямок. Лишь у *Megalodontidea*, где задняя стенка головы внизу изогнута, тенториальный мост вторично оказался параллельным ее нижней части. У *Cerphidae* от переднего края моста отходит тонкая нить — корпютендон.

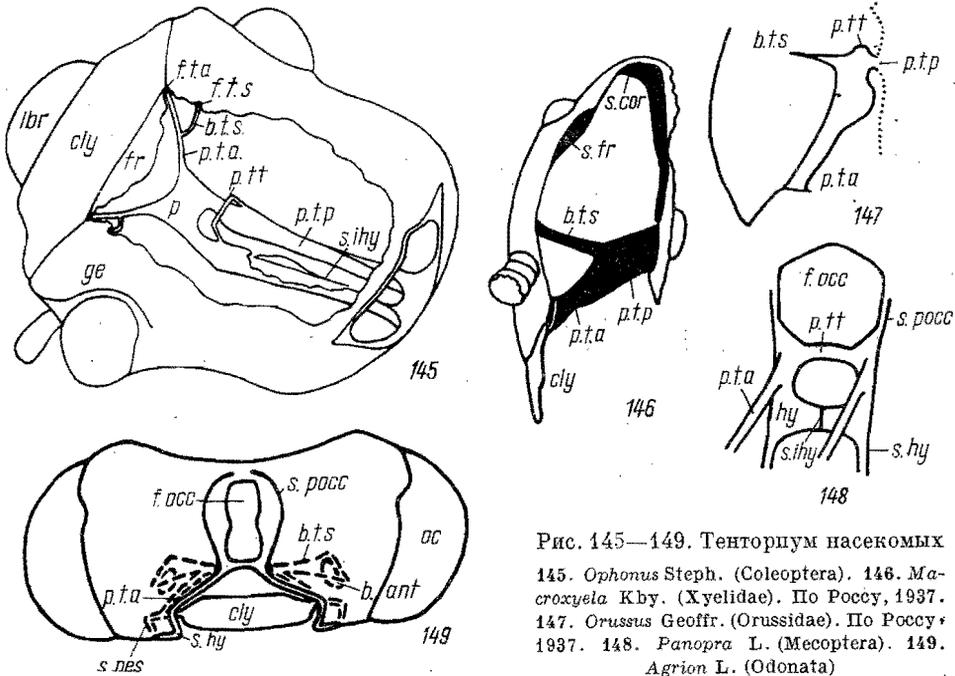


Рис. 145—149. Тенториум насекомых
 145. *Ophonus* Steph. (Coleoptera). 146. *Macrocxyela* Kby. (Xyelidae). По Посьу, 1937.
 147. *Orussus* Geoffr. (Orussidae). По Посьу, 1937.
 148. *Panopra* L. (Mecoptera). 149. *Agrion* L. (Odonata)

Впереди тенториального моста задние ножки переходят в передние, впадающие в боковые углы наличника. Нижние края передних ножек несут медиальные отростки, принимающие иногда участие в замыкании головной капсулы. От верхнего края передних ножек недалеко от их основания отходят верхние ветви тенториума, впадающие в вершины эпикраниального шва над основаниями антенн. При этом у *Xyelidae* и *Tenthredinidea* (рис. 132, 146) основания верхних ветвей расположены на уровне моста, а вершины выше его плоскости, тогда как у остальных *Symphyta* (рис. 138) основания ветвей находятся ниже моста, а вершины иногда лишь достигают его плоскости, но не переходят ее. У *Orussidae* (рис. 147) верхние ветви укорочены и не достигают передней стенки головы.

По сравнению с другими отрядами *Oligoneoptera* тенториум *Hymenoptera* является, по-видимому, наиболее измененным. У *Neuropteroidea* и *Mecopteroidea* (рис. 148) тенториум в типе не имеет явственных задних ножек, мост расположен в плоскости задней стенки головы и выглядит продолжением постокципута, пересекающего здесь затылочное отверстие. Передние ножки отходят прямо от постокципитального шва ниже моста и практически независимо от него. Такое строение тенториума уже довольно близко к тому, что наблюдается у *Machilis*, где «передние» ножки, несущие верхние ветви, не связаны не только с телом тенториума, но и вообще с обла-

тью затылочного отверстия, а их концы, соответствующие передним, прикрепляются не на передней поверхности головы, а позади мандибул (Snodgrass, 1960).

У Odonata и Ephemeroptera (рис. 149) строение тенториума приблизительно такое же, как у Neuropteroidea, хотя передние ветви еще не вполне, передвинулись вперед из положения, характерного для *Machilis*, и располагаются латерально.

У Parnoptera, как и у Neuropteroidea, тело тенториума еще не сдвинуто внутрь полости головы и находится на уровне ее задней стенки, но уже поднято на задних ножках и повернуто перпендикулярно ее плоскости, как у Symphyta. У Coleoptera задние ножки тоже развиты, а тело тенториума вынесено, как у Symphyta, внутрь головы, но плоскость его остается приблизительно параллельной той части задней стенки капсулы, от которой отходят задние ножки (рис. 145).

Наконец, у Polyneoptera тенториум разнообразного строения, сходный в одних случаях с примитивным тенториумом Neuropteroidea и даже Palaeoptera, в других — с более измененным тенториумом равнокрылых, жуков или перепончатокрылых, а иногда становится и еще более сложным.

Антенны

Первый членик антенн (scapus) довольно крупный (обычно толще и длиннее последующих члеников, часто за исключением третьего), но все же не бывает удлинненным настолько, чтобы антенны приобрели колечатую форму, характерную для многих Hymenoptera Aprocrita. В отличие от других члеников scapus снабжен мышцами, приводящими в движение дистальную часть антенн.

Второй членик антенн (pedicellus) невелик по размерам (меньше других члеников, иногда за исключением конечных), но также является уникальным. Здесь расположен джонстонов орган, воспринимающий, как известно, звуковые колебания и колебания субстрата.

Третий и последующие членики антенн образуют жгутик, насчитывающий от 1 до почти 40 члеников. Жгутик может быть и гомономным, и резко гетерономным. Приблизительно гомономные жгутики бывают нитевидными, щетинковидными (заостряющимися к вершине) или, наоборот, булавовидными (с утолщенной вершиной), четковидными, пильчатыми, гребенчатыми, перистыми.

Для резко гетерономных жгутиков антенн Symphyta характерны как утолщенные к вершине (головчатые антенны Cimbicidae и некоторых Pergidae, рис. 151), так и утолщенные к основанию. В последнем случае обычно сильно увеличен третий членик антенн (первый членик жгутика), образованный слиянием нескольких базальных члеников жгутика. Считавшиеся характерными ранее только для Xyelidae (рис. 1) и обнаруженные в типичном их виде у нескольких вымерших мезозойских семейств (Xyelotomidae, Xyelidae, Gigasiricidae, возможно, также Pararamphiliidae, немного менее отчетливо у *Synthexyela*, Anaxyelidae), эти антенны представляют особый интерес. Дело в том, что жгутик такой формы, необычайной и явно вторичной для насекомых, связывается плавными и непрерывными морфологическими рядами с другими типами антенн Symphyta, причем антенны промежуточной формы между гомономными и типичными «ксиелидными» (т. е. с непропорциональным, но все же сравнительно небольшим третьим члеником) нетрудно обнаружить почти во всех семействах Symphyta. Особенно важны в этом отношении антенны Anaxyelidae. У *S. inversa* и *S. gracilicornis*, например, третий членик антенн хотя и не такой большой, как у Xyelidae, но все же в несколько раз длиннее и гораздо толще, чем каждый из последующих. У *S. asiatica* этот членик

гораздо меньше, хотя и остается еще подобно тому, что наблюдается у многих современных Symphyta, непропорционально крупным по сравнению с другими члениками жгутика. Наконец, у *Urosyntexis* третий членик ничем существенно не отличается от остальных.

Этот ряд можно было бы рассматривать как иллюстрацию простого процесса увеличения базального членика жгутика. Однако увеличенный третий членик не является простым члеником — об этом свидетельствуют не только его строение (Benson, 1945) и онтогенез у *Xyelidae* (Расницын,

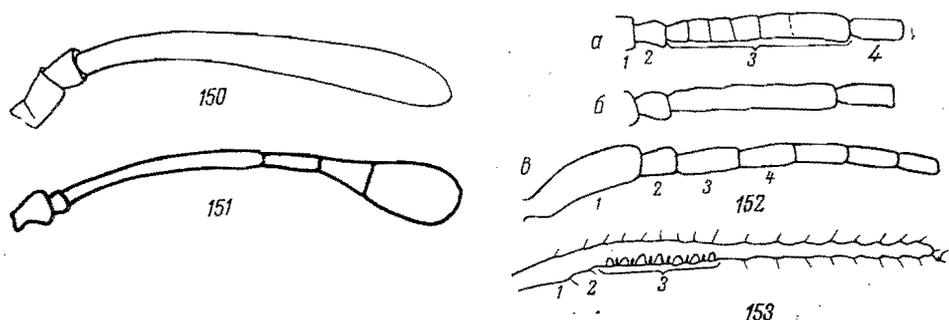


Рис. 150—153. Антенны Symphyta

150. *Arge* Schrnk. (Argidae). 151. *Cimbex* Oliv. (Cimbicidae). 152a. *Caenolyda* Knw.; 152b. *Pamphilus balteatus* Fall.; 152в. *Pamphilus* sp. (Pamphiliidae); а, б — по Бенсону, 1945, в — по Миддлхауфу; 1958, 153. Антенны куколки *Xyela* Dalm. (Xyelidae)

1968б), но и форма антенн у некоторых других Анахуелиды. Так, у *S. media* базальные членики жгутика, толстые и очень плотно прилегающие друг к другу, напоминают слегка подразделенный на первичные членики «третий» членик антенн *Xyelidae*, так что при первоописании они были приняты за единый членик (Расницын, 1963). У *Brachysyntexis* первые членики жгутика хотя и увеличены в размерах, но более подвижны и, постепенно уменьшаясь дистально (и базально), не столь резко отграничены от конечной части антенны и не выглядят единым члеником. От простых гомонимных антенн типа антенн *Urosyntexis* они отличаются уже слабо.

Непрерывный морфологический ряд соединяет «ксиелидные» антенны и с такими необычными образованиями, как антенны Argidae (рис. 150) и некоторых Blasticotomidae, где развит лишь один членик жгутика, правда, очень большой и нередко причудливой формы. Он может быть просто удлиненоовальным, булавовидным, постепенно утончающимся с нитевидной вершиной, в виде изогнутой палочки с густой щеткой волосков и даже лировидным, расщепленным вдоль почти до самого основания (у большинства Sterictophorinae). Такие антенны образовались, очевидно, в результате постепенной редукции дистальной части жгутика, еще не дошедшей до конца у большинства Blasticotomidae и особенно у Xyelotomidae и вполне закончившейся у Argidae. Важно отметить, что Argidae и Blasticotomidae близки друг другу, но у третьего семейства этой группы, Pergidae, антенны более обычного строения или с относительно слабо увеличенным третьим члеником.

Таким образом, ксиелидные антенны оказываются связанными постепенными переходами со всеми другими типами антенн Symphyta, а сами Xyelidae благодаря им — со всеми надсемействами или группами явно родственных надсемейств подотряда. Подобное распределение признаков само по себе заставляет усомниться в справедливости первого приходящего в голову предположения о том, что антенны *Xyelidae* являются

тупиковой специализацией и не связаны прямо с гомономными антеннами большинства остальных Symphyta. В этом случае типичные «ксиеллидные» антенны должны были возникнуть независимо минимум трижды (у предка *Xyelotomidae*, *Blasticotomidae* и *Argidae*, у *Xyelydidae* и у *Syntexyela*), а более слабое увеличение третьего членика — десятки раз в разных группах подотряда. Трудно предположить, чтобы это уникальное образование возникало столь часто, но только в одной группе. Действительно, даже антенны некоторых двукрылых имеют лишь отдаленное сходство с описанными выше — размеры третьего членика бывают сравнимыми с дистальной частью антенны только в том случае, когда антенны укорочены, а дистальные их членики малоподвижные, более или менее редуцированные. У других насекомых подобные образования, видимо, совсем не известны. Для второго подотряда перепончатокрылых, *Arocrita*, не характерен даже слабо увеличенный третий членик антенн.

Самое же главное, что противоречит этому предположению, связано с характером антенн *Anaxyelidae*. Предположение о независимом увеличении третьего членика у разных Symphyta означает в данном случае, что у видов близких родов этот результат может достигаться совершенно разными способами — простым увеличением одного членика в ряду *Urosyntexis* → *Syntexyela* и слиянием нескольких базальных члеников жгутика и их утолщением в ряду *Brachysyntexis* → *Syntexyela media*. Кроме того, увеличение третьего членика антенн у *Parphiliidae* (рис. 152) также должно трактоваться как слияние, тогда как во многих других случаях никаких намеков на сложный характер увеличенного базального членика жгутика нет.

Все это делает более вероятным процесс редукции первично (для перепончатокрылых) увеличенного сложного третьего членика, причем в одних случаях эта редукция происходила прямо, а в других членик распадался на составляющие его первичные членики. Такое предположение не исключает параллельной эволюции антенн, но заменяет параллельное возникновение нового органа параллельной его редукцией. Последняя же, очевидно, должна осуществляться легче и проще, а потому и чаще (с большей вероятностью).

Высказанная гипотеза предполагает только кажущееся нарушение закона необратимости эволюции: как показал Сушкин (1915), восстановление однажды утраченного органа возможно в том случае, если исходное состояние сохраняется все же на некоторых этапах онтогенеза. Именно с этим процессом мы, видимо, и имеем дело: у ранней куколки *Xyela julii* Bréb. третий членик антенн сегментирован почти столь же явственно, как и дистальная часть жгутика (рис. 153); членистость третьего членика хорошо заметна и у куколки *Atomacera* (*Argidae*) (Lindquist, Trinnel, 1965). Такое исчезнувшее у имаго примитивное строение органа может случайно вновь появляться у него как индивидуальное отклонение, именуемое атавизмом. Если впоследствии этот атавизм почему-либо окажется полезным в новой обстановке, он может быть подхвачен отбором и превратиться в нормальный признак вида. Как указывает Шмальгаузен (1942), атавистическое восстановление утраченного признака возможно даже в том случае, когда этот признак, как таковой, исчез полностью, а не только у имаго, но сохранились еще скрытые морфогенетические механизмы, обеспечивающие его возникновение. Следовательно, если признак сохраняется в онтогенезе хотя бы в скрытом виде, при соответствующем направлении отбора он может вновь стать явным. Поскольку на рассматриваемом этапе эволюции признак или его морфогенетические механизмы не исчезали, а лишь были скрыты от исследователя, то восстановление примитивного строения взрослого организма с помощью описанных выше процессов не может рассматриваться как нарушение закона необратимости эволюции в его строгой формулировке (см. также Шишкин, 1967).

Таким образом, кажется наиболее вероятным, что предки всех Symphyta обладали «ксиелидными» антеннами с утолщенными и слившимися в единое целое базальными члениками жгутика. В пользу этого предположения свидетельствуют помимо приведенных выше соображений большая древность и примитивность самих Xyelidae и вообще более широкое, чем сейчас, распространение таких антенн у мезозойских Symphyta (в том числе и в иных семействах, чем Xyelidae). Если сказанное выше справедливо, то базальный членик жгутика антенн всех Hymenoptera не гомологичен дистальным. Тем не менее за ним условно сохраняется то же название, поскольку у большинства перепончатокрылых он не отличается существенно от других члеников жгутика антенн.

В связи с той неожиданно большой ролью, которую антенны с резко увеличенным сложным третьим члеником могли сыграть в эволюции перепончатокрылых (не исключено, что они возникли в одновременно со становлением самого отряда), заманчиво было бы выяснить функциональный смысл этого приспособления. Однако сказать по этому поводу можно очень немногое. В частности, наблюдения Гарлика (Garlik, 1923) показали, что *Macroxyela ferrugenea* Say при питании глубоко погружает голову в почку ильма, так что снаружи остаются заметными только вершины антенн. Третий членик антенны *Macroxyela* очень длинный, а дистальная, гомономная часть жгутика (в систематике Xyelidae условно именуемая просто жгутиком) короткая, так что при питании она, вероятно, вся остается свободной и несет сторожевую функцию. Наличие длинного цельного членика в основании жгутика, по-видимому, может облегчить резкое отгибание в сторону его гомономной части (внутри нормального жгутика такие перегибы, по крайней мере у перепончатокрылых, не наблюдаются). Если подобный способ питания, например на мужских шишках голосемянных, был свойствен предкам Xyelidae, то это могло стать дополнительным стимулом для возникновения «ксиелидных» антенн, способных сигнализировать об опасности даже при глубоком погружении головы.

Ротовой аппарат

Верхняя губа представляет собой пластинку, обычно широкую, реже узкую, иногда сильно удлинненную (у *Megalodontes*, где она входит в состав длинного сосущего хоботка, рис. 154). От ее основания вверх поднимается часто сильно склеротизованная глотка, несущая на своей задней, морфологически вентральной стороне плотную глоточную пластинку.

Эпифаринкс слабый, перепончатый, расположен на задней поверхности верхней губы в ее основании. Мандибулы (верхние челюсти) примитивного, типичного для многих отрядов насекомых строения, но без подвижного придатка (простеки), у многих форм дифференцированы на зубчатую дистальную часть (до четырех главных зубцов у Xyelidae) и широкую молярную, сильно развитую у Xyelidae (рис. 272), где он используется для перетирания пыльцы и другой растительной пищи. У остальных Symphyta молярная часть мандибулы превращена в длинный режущий край (рис. 155) или просто не обособлена. У Pamphiliidae и Megalodontidae (рис. 156) мандибулы сильно увеличены и имеют серповидную форму, напоминая челюсти некоторых жалоносных перепончатокрылых. Так же как и у последних, мола здесь редуцирована и сохранились лишь два мощных вершинных зубца. Функциональный смысл таких мандибул, служащих у Aculeata для удержания добычи и для строительства гнезда, для Pamphiliidae и Megalodontidae совершенно не ясен. Огромные серповидные мандибулы развиты также у *Asioxyela smilodon* (Xyelidae) (рис. 34), но здесь слабо выраженная мола все же развита, а вершинные зубцы тонкие, причем проксимальный перпендикулярен телу мандибулы (и дистальному зубцу). Иногда (у *Orussus* и у некоторых Argidae, рис. 157—158) может происходить

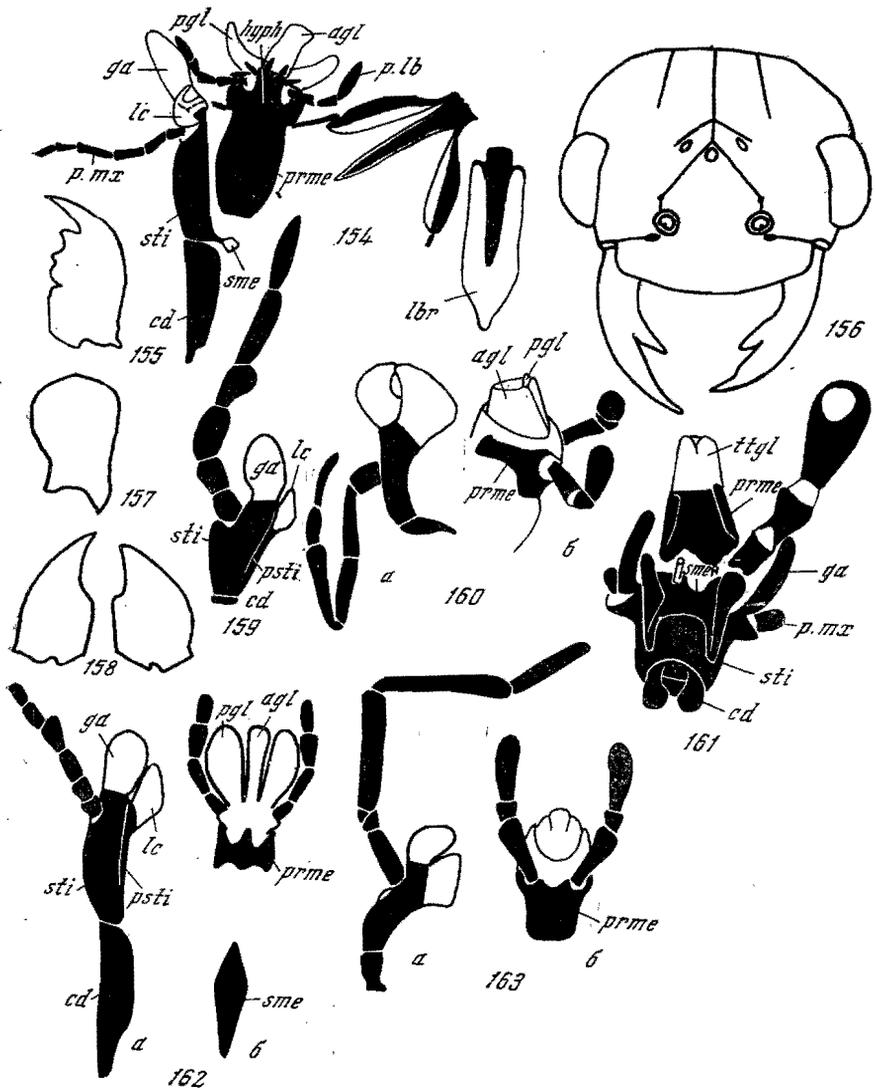


Рис. 154—163. Ротовой аппарат Symphyta

154. Верхняя и нижняя губы и нижняя челюсть *Megalodontes* Latr. (Megalodontidae). 155. Правая мандибула *Tenthredo* L. (Tenthredinidae). 156. Голова и мандибулы *Acantholyda* A. Costa (Pamphiliidae) спереди. 157. Правая мандибула *Orussus* Geoffr. (Orussidae). 158. Мандибулы *Sterictiphora* Billb. (Argidae). 159. Максилла *Arge* Schm. (Argidae). 160. а — максилла и б — нижняя губа *Syntexis* Rohw. (Anaxyelidae); 161. Лабιοмаксиллярный комплекс *Urocerus* Geoffr. (Siricidae). 162. *Trichostoma* Leach (Cimbicidae): а — максилла, б — нижняя губа. 163. *Orussus* Geoffr. (Orussidae): а — максилла, б — нижняя губа. По Россу, 1937

и полная редукция зубов. Росс (Ross, 1937) указывает также на процесс вторичного увеличения числа зубов у некоторых Tenthredinini до четырех, однако форма их мандибул позволяет допустить и первичность такого их строения (рис. 155).

Для многих Symphyta характерна асимметрия мандибул, выражающаяся в различиях числа и формы зубов правой и левой челюстей. Существенное различие наблюдается в строении мандибул у ксилофагов и у остальных

ных Symphyta (у рогахостов и у пилильщиков, по принятой в русской литературе терминологии). Если у пилильщиков плоскость, в которой расположены зубцы, совпадает с плоскостью, в которой движутся мандибулы, так что последние сохраняют первичную функцию резания, наиболее характерную для насекомых — хищников и сапрофагов, то у Siricidae (рис. 138), Orussidae и особенно у некоторых Cerphidae режущий край мандибулы вывернут, образуя значительный, иногда даже прямой угол с плоскостью движения мандибул. Благодаря этому мандибулы становятся способными не просто разрушать субстрат, разрезая его, а отгрызать целые кусочки древесины, что должно сильно облегчать процесс выхода взрослого насекомого из растения, которым питалась его личинка.

Максиллы, или нижние челюсти, у перепончатокрылых тесно срастаются своими внутренними краями с нижней губой, образуя так называемый лабиомаксиллярный комплекс, который действует как единое целое при слизывании или сосании жидкой пищи, что является основной функцией этих органов. Лабиомаксиллярный комплекс возникает и у некоторых других Oligoneoptera (например, у ручейников).

В некоторых случаях лабиомаксиллярный комплекс Symphyta удлиняется, образуя длинный хоботок. При этом у *Megalodontes* удлинение происходит главным образом за счет проксимальных, сросшихся частей, так что максиллы и нижняя губа остаются приблизительно равной длины (рис. 154), тогда как у *Eurys* (Pergidae) особенно сильно удлинены свободные части нижней губы.

Базальный склерит максиллы, кардо, не расчлененный, сочленен с гипостомой немного ниже задних тенториальных ямок. У *Corynis* (Cimbicidae) гипостома в этом месте сильно оттянута вниз. Сочленовных мышцелков на основании кардо чаще всего (видимо, первично) два, как и у многих других насекомых. Нередко, правда, оба мышцелка объединяются в один (у *Dolerus*, *Arge*, *Megalodontes*, *Syntexis*, рис. 154, 159, 160). Кардо может сильно удлиняться (у *Megalodontes*, *Cimbex*, *Trichorachus*, *Eurys*), причем у *Megalodontes* он перед вершиной сильно изогнут, так что в положении покоя, когда наружная (задняя) сторона кардо примыкает к задней стенке головы, его дистальная, перегнутая вперед, часть остается заметной. У *Urocerus* (Siricidae) оба кардо срослись между собой, но сочленения их с гипостомами остались независимыми (рис. 161).

К вершине кардо прикрепляется приблизительно прямоугольный стипес, несущий две дистальные лопасти — галею и лацинию — и членистый максиллярный щупик. У *Arge* и *Trichiosoma* (Cimbicidae, рис. 162) Росс (Ross, 1937) обнаружил отделенную швом узкую медиальную часть стипеса — парастипес. Парастипес выражен также у *Dolerus* (Tenthredinidae). У *Megalodontes* основания сильно удлинённых стипесов образуют небольшие выросты, направленные друг к другу, но еще не соединяющиеся. У Siricidae стипесы, так же как и кардо, вполне срослись друг с другом, образовав крупный полулунный склерит, внутри которого расположена нижняя губа.

Медиальная лопасть максиллы, лациния, расположена на вершине или перед вершиной стипеса, при развитии парастипесе — на его вершине. Лациния обычно слабее склеротизована, чем галея (латеральная лопасть), и часто меньше ее вооружена волосками, щетинками, иногда превращенными в крючки, и т. д. У *Xylecia* лациния булавовидная, у Siricidae (кроме Siricidae) и Orussidae (рис. 163) крупная, лопастевидная, слабо вооружена. У *Megalodontes* лациния (а не галея, как считает Арора; Arora, 1956) сильно увеличена, вероятно, в связи с удлинением всего лабиомаксиллярного комплекса и образованием сосущего хоботка. У Siricidae и некоторых Pergidae (рис. 164) лациния не развита. Правда, Демоль (Demoll, 1909) изображает у *Urocerus* небольшую лацинию, однако автору, так же как и Ароре, обнаружить ее не удалось.

Галея у *Xyelidae* (рис. 165) еще не отчленена от стипеса, но сама подразделена на латеральную эктогалею и медиальную эндогалею (первая крупнее второй и сильнее вооружена у *Macroxyelinae*. У *Xyelinae* соотношение обратное). У остальных *Symphyla* галея обособляется от стипеса, но остается цельной (кроме *Perga*, у которой склеротизованы основание и вершина галеи, в результате чего последняя кажется двучлениковой; рис. 164). Иногда галея развита слабо (у *Megalodontes*).

На наружном крае стипеса перед его вершиной расположен максиллярный щупик, состоящий из одного (*Urocerus*) — семи (у *Moaxiphia*, *Xiphodriidae*, не менее семи у *Xyela*) члеников, однако чаще всего их пять-шесть. Обычно щупики несут сенсорную функцию, но у *Xyelidae* они используются также для сбора пыльцы и транспортировки ее к ротовым частям. В связи с этим их базальные членики (второй-третий) часто сильно увеличены, а конечные снабжены длинными волосками. У *Xyelini* (рис. 165) конечные членики, кроме того, сильно мембранизованы, что облегчает сбор пыльцы, прилипающей к голой мембране. Это сильно затрудняет подсчет числа члеников.

У *Siricidae* максиллярные щупики редуцированы до одного членика (возможно, в связи с афагией). У некоторых *Cerphidae* (рис. 166) последний членик может располагаться асимметрично — не на вершине предпоследнего, а ближе к его основанию. В остальном максиллярные щупики *Symphyla* сравнительно однообразные, более или менее гомомные.

Максиллы перепончатокрылых, так же как и мандибулы, не отличаются принципиально от соответствующих органов не только *Oligoneoptera*, но, пожалуй, и остальных крупных групп крылатых насекомых.

Нижняя губа, как уже упоминалось, соединена перепонкой с прилегающими с боков максиллами, так что дистальные лопасти последних налегают на вершину нижней губы, образуя обычно не вполне замкнутый канал для поступления жидкой пищи. Соединительная мембрана между максиллами и нижней губой полностью охватывает проксимальный склерит последней (субментум) и в той или иной степени — дистальный, прементум. Срединный склерит, ментум, у перепончатокрылых не развит. Как известно, ментум является вторично обособленной дистальной частью постментума (Matsuda, 1965). Проксимальная часть постментума в случае такого разделения называется субментумом. Ввиду этого не вполне ясно, первично или вторично отсутствует ментум у *Hymenoptera*, т. е. присутствует ли у них постментум, еще не разделившийся на два склерита, или уже субментум. В пользу первого предположения свидетельствует тесный контакт обоих имеющихся склеритов у наиболее древнего и примитивного семейства — *Xyelidae* (рис. 165), в пользу второго — широкая перепончатая область, разделяющая их у всех остальных представителей подотряда, а также наличие развитого ментума у ряда личинок *Symphyla* (рис. 167) и у личинок некоторых жуков и сетчатокрылых. Правда, ментум *Oligoneoptera* не соответствует ментуму *Polynoptera*, так как здесь к нему подходят мышцы, что не свойственно ментуму последних (Matsuda, 1965). Вероятно, обособление ментума происходило независимо в этих двух группах, а возможно, и у разных представителей *Oligoneoptera*. В таком случае присутствие ментума у личинок некоторых *Symphyla* не должно рассматриваться как доказательство существования его у предков перепончатокрылых не только на имагинальной, но, может быть, и на личиночной стадиях.

Субментум (условно будем использовать этот термин) обычно представлен небольшим склеритом, округлым, прямоугольным, иногда узким, удлинненным (рис. 162) или, наоборот, поперечным (рис. 166). Агора (Агора, 1956) изображает у *Megalodontes* на месте субментума три небольших



Рис. 164—171. Лабномаксиллярный комплекс Symphyta и нижняя губа Coleoptera
 164. *Perga* Leach (Pergidae). По Тейту, 1962. 165. *Xyela* Dalm. (Xyelidae). 166. *Syrista* Knw. (Cephi-
 dae). 167. Личинка *Trachelus* Fabr. (Cephiidae). По Паркеры, 1935. 168. *Acantholyda* A. Costa (Pamphi-
 liidae). 169. *Blasticotoma* Klug (Blasticotomidae). 170. *Xiphidria* Latr. (Xiphidriidae). 171. *Cupes*
 Fabr. (Coleoptera). По Пономаренко, 1969

склерита. Автору их обнаружить не удалось — у исследованного им представителя того же рода субментум был просто сильно десклеротизован и не обособлен четко от окружающей мембраны. У *Orussidae* (рис. 163) и некоторых *Pamphiliidae* (рис. 168) субментум не развит.

Прементум представлен у *Symphyta* склеротизованной пластинкой с загнутыми внутрь, к ротовой полости, боковыми краями и в той или иной степени также дистальным краем. У *Megalodontidae* и *Pamphiliidae* внутрь загнут и проксимальный край, в результате прементум приобретает форму более или менее замкнутой прямоугольной чаши.

Боковые стенки прементума часто оттянуты в отростки, у вершин которых у *Blasticotoma* (рис. 169) и *Megalodontes* (рис. 154) лежат небольшие округлые (в первом случае) или удлинённые (во втором) склериты. У *Megalodontes* к свободным концам этих четко очерченных склеритов подходят другие, с нерезкими боковыми краями, гораздо более длинные, достигающие углов глотки. Положение проксимальных концов этих склеритов характерно для суспензориев, которые должны начинаться, однако, более медиально, — по бокам от гипофаринкса, особого органа, расположенного на внутренней (передней) поверхности нижней губы. У *Symphyta* гипофаринкс чаще всего представляет собой просто более или менее опущенную, почти не склеротизованную переднюю поверхность прементума, несущую одно, реже два (*Siricidae*) отверстия слюнных желез. В пределах этой области автору не удалось обнаружить никаких удлинённых склеритов типа суспензориев. Даже если небольшой участок вокруг выхода слюнного протока, более точно соответствующий гипофаринксу других насекомых, склеротизован сильнее [у *Xiphydria* (рис. 170), *Blasticotoma* и особенно у *Megalodontes*], то он все равно не вступает в более тесную связь с описанными выше дополнительными склеритами и не несет боковых лопастей — суперлингов, о которых упоминает Мацуда (Matsuda, 1965).

Против гомологизации упомянутых склеритов с суспензориями свидетельствует также следующая особенность строения ротового аппарата *Megalodontes*. От верхнего края глотки у него отходит, как обычно, верхняя губа, здесь сильно удлинённая, от боковых — упомянутые склериты, а от нижней — узкая и длинная языковидная пластинка, свободная на всем своем протяжении, кроме основания, и очень похожая по структуре на длинные боковые склериты. Гомологов этой пластинки не известно. Очевидно, это новообразование, и, следовательно, весьма вероятно сходное происхождение и боковых склеритов. Причина появления всех этих новообразований более понятна — складываясь вместе, они образуют канал для нектара, являющегося основной пищей для обладателя этого уникального приспособления.

Возвращаясь к суспензории, нужно отметить, что Мацуда (Matsuda, 1956) указывает на наличие его в стенках глотки *Macrophya* (*Fenthredinidae*), т. е. в области, не характерной для этого органа. Арора (Arora, 1956) изображает суспензории на рисунках нижней губы почти всех изученных им *Symphyta*, однако судя по этим рисункам его суспензории, по крайней мере в некоторых случаях, не подходят к глотке, а главное — их не изображает Росс (Ross, 1937), не упоминает в таком положении Мацуда (Matsuda, 1965), и автору также не удалось обнаружить их ни у одного из исследованных им представителей подотряда.

На вершине прементума расположены парные параглоссы и алаглосса (слившиеся у перепончатокрылых глоссы, медиальные лопасти вершины нижней губы). В основании этих трех лопастей можно различить два — шесть небольших склеритов, из которых два, расположенные между основаниями алаглоссы и параглоссы, присутствуют постоянно, два, находящиеся перед основаниями параглоссы и еще сохраняющие связь с вершиной прементума, найдены только у *Cephalcia* (*Pamphiliidae*) и *Blasticotoma*,

а два, окаймляющие снаружи основания параглосс, — у *Cephalcia* и *Arge*.

У Tenthredinidea алаглосса уже параглосс (шире и одновременно длиннее их только в длинном хоботке *Eurys*, Pergidae; по Benson, 1963). У остальных Symphyta алаглосса более широкая и обычно равной длины с параглоссами или лишь немного длиннее их. У *Macroxyela* (Xyelidae) она сильно укорочена, но тем не менее параглоссы остаются раздвинутыми на расстояние, превышающее их собственную ширину.

Иногда все три лопасти нижней губы сливаются, образуя тотаглоссу (Siricidae, многие Pergidae), или даже исчезают вовсе (*Themos*, Argidae; по Benson, 1938).

Интересно строение алаглоссы *Syntexis* (рис. 160), дугообразно изогнутой и частично охватывающей слабо развитые параглоссы. Росс (Ross, 1937), описавший ротовой аппарат *Syntexis*, указывает на значительное сходство такой алаглоссы с алаглоссой стебельчатобрюхих перепончатокрылых, называемой им дуплаглоссой. Однако в последнем случае параглоссы остаются снаружи от полусвернутой дуплаглоссы. Именно такое строение вершины нижней губы характерно для некоторых Cerphidae, в частности для *Syrista* (рис. 166).

Наиболее сильно изменена нижняя губа, как и другие части лабиомаксиллярного комплекса, у Siricidae (рис. 161). Здесь сохраняются лишь следы расчленения на прементум и длинную коническую тотаглоссу. Впрочем, поскольку тотаглосса явно свернута в трубку и даже несет короткий продольный шов на внутренней поверхности, возможно, что она образована одной алаглоссой. Редукцию нижней губы также, очевидно, следует связывать с афагией Siricidae.

Нижнегубной щупик Symphyta трех — пятичлениковый, редко двучлениковый, причем у Xiphidriidae, согласно Бенсону (Benson, 1954), число члеников может варьировать даже в пределах одного вида. По данным Ароры (Агога, 1956), у *Urocerus* и *Xiphidria* четвертый членик их внешне трехчлениковых щупиков редуцирован до так называемой сенсорной ямки. Однако подобная ямка или просто обособленный участок последнего (не обязательно третьего) членика встречается у многих Symphyta (*Xyela*, Cerphidae, некоторые Pergidae) и, вероятно, не является редуцированным члеником. Демоль (Demoll, 1909), обнаруживший вокруг сенсорной ямки у Siricidae скопление нервных волокон и иннервацию ими щетинок внутри ямки, предположил обонятельную функцию этого органа.

В остальном нижнегубные щупики Symphyta довольно однообразны, часто приблизительно гомономны или со вздутым последним члеником (особенно это характерно для Siricidea и Orussidea, а также для Xyelidae).

Сравнение нижней губы Symphyta и других Oligoneoptera обнаруживает значительное сходство их строения, если учитывать только наиболее примитивных в этом отношении представителей разных отрядов. У большинства мекоптероидов глоссы и параглоссы отсутствуют, но у ряда ручейников хорошо развит так называемый гаустеллум, соответствующий, видимо, тотаглоссе, а у *Micropteryx* (Lepidoptera) параглоссы даже обособлены от алаглоссы. У неврптероидов развита тотаглосса, именуемая здесь лигулой, но у близких к ним жуков параглоссы нередко оказываются обособленными, в некоторых случаях свободны и глоссы. При этом у *Cupes clathratus* Sols. строение лопастей нижней губы почти идентично таковому *Machilis* (рис. 174).

Таким образом, нижняя губа Symphyta представляется довольно примитивной по сравнению с нижней губой остальных Oligoneoptera, хотя и не самой примитивной.

Мускулатура головы¹

Большая часть внутренней поверхности головной капсулы *Symphyla* занята мощной приводящей мышцей мандибулы, которая подходит к внутреннему краю основания последней. Область ее прикрепления захватывает даже глазные аподемы — кольцевые внутренние выступы, сужающие вход в глазную полость, которые соответствуют плохо заметным снаружи узким кольцевым склеритам—окуляриям, окружающим сложные глаза (рис. 136, 138). Более слабая мышца-антагонист, отводящая мандибулу и, естественно, не преодолевающая при этом значительного сопротивления, занимает сравнительно мало места на боковых частях внутренней поверхности головы. Дистальная часть этой мышцы фиксирована на латеральном крае основания мандибулы.

Часто наблюдающаяся корреляция между мощностью мандибул и размерами головы, в особенности степенью развития висков, объясняется, вероятно, именно величиной приводящей мышцы мандибул. Очень сильное развитие этих мышц, и, следовательно, висков характерно, с одной стороны, для ксилофагов, вынужденных самостоятельно выгрызаться из древесины (*Cephididae*, *Siricidae*, *Orussidae*), с другой,— у форм, где сильно увеличенные мандибулы служат для защиты, нападения или каких-либо других, ближе не выясненных целей (*Pamphiliidae*, *Megalodontidae*, *Cimbex*, *Tenthredo*).

Помимо указанных мандибулярных мышц к головной капсуле *Symphyla* прикрепляются небольшие фронто-лабральные мышцы и фронто-клипео- и лабро-фарингеальные мышцы, подвешивающие глотку вместе с мышцей, идущей к глотке сзади, от середины тенториального моста. Кроме того, еще одна мышца идет от темени к пищеводу позади мозга.

От нижней поверхности верхних ветвей тенториума, верхней поверхности передних ножек и от боковых частей тенториального моста три мышечных пучка идут к основанию антенн, первый членник которых содержит две мышцы.

От медиальных отростков передних тенториальных ножек мышца идет к срединной части кардо, к стипесу, прементуму и алаглоссе (по Тейлор — к основаниям параглос). У *Cimbex* и *Athalia* развита, кроме того, мышца, соединяющая основание кардо с наружной поверхностью задних ножек тенториума или прилегающей частью затылка, у *Macrophya* она соединяет постгены с гипостомами у основания кардо. От наружной поверхности задних ножек тенториума отходят также мышцы субментума. Хорошо развита внутренняя мускулатура лабиомаксиллярного комплекса, подробно описанная перечисленными выше авторами.

Сравнение мускулатуры головы *Symphyla* и других насекомых обнаруживает значительную ее олигомеризацию у рассматриваемой группы. В частности, у многих представителей *Thysanura*, *Palaeoptera*, *Polynoptera*, *Paraneoptera* и *Oligoneoptera* обычны такие мышцы, как мандибуло-тенториальные, мандибуло-гипофарингеальные, максилло- и лабио-краниальные, которые не развиты у *Symphyla*, иногда лишь за исключением кардо-окципитальной мышцы. При этом упрощение мускулатуры не сопровождается упрощением морфологии ротового аппарата и его функции.

ГРУДЬ

Значительная сложность строения груди насекомых и глубокие изменения, характерные для груди перепончатокрылого по сравнению с более примитивными формами, заставляют начать настоящий раздел работы с

¹ Помимо данных автора использованы результаты наблюдений Тейлор (Taylor, 1931), Мацуды (Matsuda, 1957, 1965) и Дхиллона (Dhillon, 1966), проведенных соответственно на *Pteronidea*, *Macrophya* и *Athalia* (*Tenthredinidae*).

пзложения принятой схемы расчленения крылатого сегмента груди насекомого.

Морфологическая терминология груди перепончатокрылых, равно как и остальных насекомых, противоречива и сильно запутана. При ограниченном объеме настоящей работы провести подробное сопоставление схем расчленения, предложенных разными авторами, не представляется возможным. Здесь описание груди *Symphyta* дается на основе заранее выбранной схемы, критически здесь не анализируемой, а просто возможно подробнее изложенной и иллюстрированной, с целью облегчить читателю ориентировку в материале и сравнение его с описаниями, данными другими авторами по другим схемам.

Здесь принята с небольшими изменениями предложенная Мацудой (Matsuda, 1963) схема расчленения стерноплевральной области груди и схема Снодграсса (Snodgrass, 1910) для грудного тергита.

Согласно Снодграссу, тергит груди состоит из двух главных склеритов — большого нотума и расположенного позади его узкого постнотума (рис. 172). Нотум разделен на несколько участков швами, которые возникли как внутренние ребра жесткости и, следовательно, истинными швами не являются. Основными швами нотума являются V-образный, парапсидальные и продольный швы. Позади V-образного шва расположен скутеллум, между ним и парапсидальными швами — скутум, а между парапсидальными — прескутум, разделенный пополам продольным швом. У некоторых перепончатокрылых развит, кроме того, поперечный шов, отделяющий заднебоковые участки скутума — аксиллы. Первично (например у *Xiphodria*, рис. 173) это совсем не шов, а, наоборот, истончение кутикулы, облегчающее сгибание нотума при полете.

Передний край нотума вместе с задним краем предыдущего сегмента может погружаться внутрь груди, образуя фрагму — важный элемент эндоскелета груди.

Постнотум обычно с боковыми швами, на заднем крае несет вторую фрагму сегмента, также глубоко погруженную внутрь груди. Эта фрагма соединена с передним краем следующего сегмента и является одновременно его передней фрагмой.

Вентроплевральная часть грудного сегмента, по данным Мацуды (Matsuda, 1963), первично была образована непарной срединной стернальной частью и боковыми кольцеобразными склеритами — плеврами (рис. 174—175).

Стернит груди можно схематически представить прямоугольной пластинкой, на боковых краях которой расположены фуркальные ямки — следы впячивания ветвей фурки, еще одного важного элемента эндоскелета груди. Поперек стернита проходят два шва: передний, соединяющий фуркальные входы, отделяет впереди себя базистернит, а позади — фуркастернит, задний шов является границей между фуркастернитом и спинистернитом (спинистернумом). Последний у своего заднего края несет непарное впячивание, аналогичное ветвям фурки.

Плеврит груди образует кольцо вокруг тазика и сам разделен кольцевым швом на наружную часть — анаплевру и внутреннюю — катаплевру. Косой плевральный шов делит ее на передний эпистерн (соответственно подразделенный на анэпистерн и катэпистерн) и задний эпимер, также состоящий из анэпимера и катэпимера.

Анэпистерн разделен анаплевральным швом на верхний, собственно анэпистерн, и нижний, преэпистерн. Более узкий катэпистерн нередко тоже бывает подразделен продолжением анаплеврального шва или просто сужением на собственно катэпистерн и нижний участок, который здесь назван постэпистерном (Мацуда не дает ему особого названия). Внутренняя (задняя) часть катэпистерна обособлена в виде серповидного склерита — трохантина.

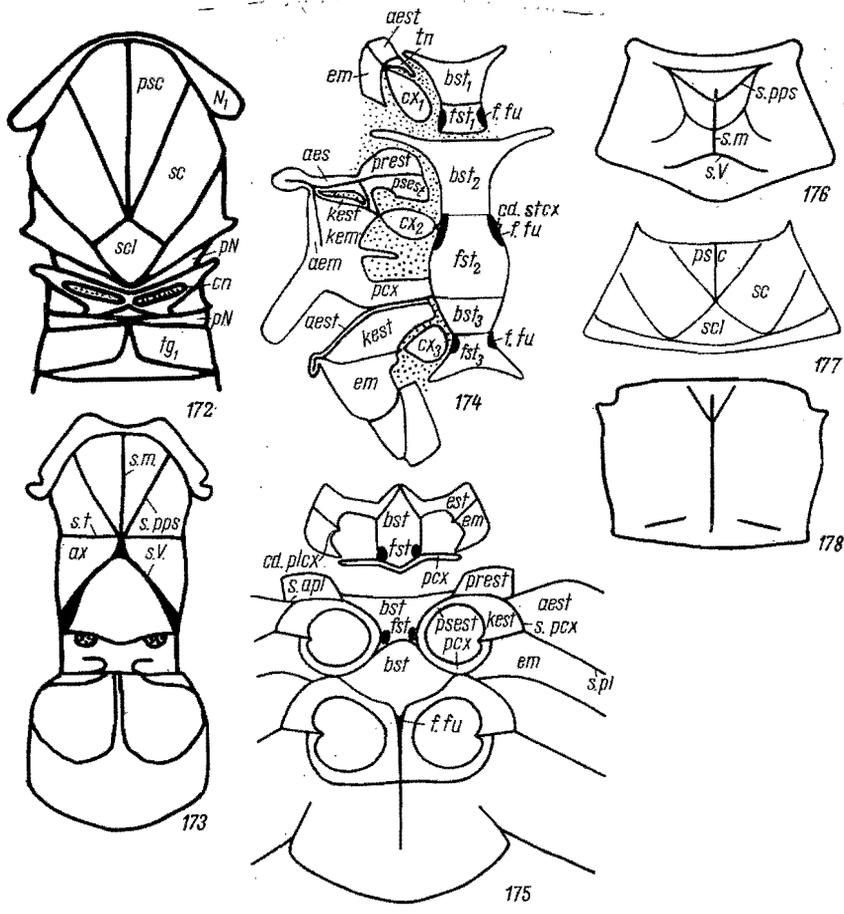


Рис. 172—178. Грудь насекомых

172. *Arge Schrnk.* (Argidae) сверху. 173. *Xiphidria Latr.* (Xiphidriidae) сверху. По Россу, 1937. 174. Схема расчленения стерноплевральной области груди *Siphonurus Eat.* (Ephemeroptera). 175. Схема расчленения стерноплевральной области груди *Agrion L.* (Odonata). 176. Переднеспинка *Cicadatra Kol.* (Homoptera). 177. Переднеспинка *Priacma Lec.* (Coleoptera)

Анэшимер и катэшимер не подразделены швами на участки, однако нижняя часть катэшимера, лежащая позади тазика и смыкающаяся первично с постэпистерном, имеет особое название — посткоккале.

Внутри плеврального кольца располагается, как уже упоминалось, тазик, сочлененный с выступом плеврита у нижнего края плеврального шва и с трохантинном. У *Oligoneoptera* возникает третья сочленение тазика — с постэпистерном.

На верхний край плеврального шва, поднимающийся над верхней границей плеврита в виде плеврального столбика, опирается крыло. Впереди столбика часть анэшистера обособлена и образует два базаларных склерита, играющих важную роль в передаче мышечного усилия на крыло. Субаларный склерит, расположенный позади столбика и имеющий сходную функцию, является, вероятно, частью тергита, именно его постнотума (см. ниже).

Следует еще раз отметить, что термин «шов» и по отношению к плевростеральной области груди употребляется чисто условно. Некоторые швы, вероятно, действительно возникли в результате соединения независимых

склеритов [например, стерноплевральные швы, а по мнению Мацуды (Matsuda, 1963) также и прекоксальный и анаплевральный швы], другие же, несомненно, являются просто внешним отражением внутреннего ребра жесткости (плевральный шов).

Переднегрудь

Переднегрудь перепончатокрылых, так же как других насекомых, сильно отличается от описанной выше схемы: в связи с отсутствием крыльев переднегрудного сегмента строение последнего более простое, чем средне- и заднегруды, частично из-за сохранения примитивных особенностей, частично же — вторично упрощенное. К числу примитивных, плезиоморфных, признаков строения переднегруды прежде всего следует отнести ее некоторую независимость от остальной груди. У *Cephidae*, *Siricidae* и, вероятно, многих других *Symphyta* (кроме *Tenthredinidea*) более или менее подвижна переднеспинка. Очень характерна для перепончатокрылых большая подвижность стерноплевральной части переднегруды, что обеспечивает свободу движения головы и передних ног. В определенной степени эта подвижность усилена вторично, однако само подвижное сочленение плевр переднегруды с тергитом кажется более примитивной особенностью по сравнению с жесткой конструкцией средне- и заднегруды, тем более что это характерно для большинства других насекомых, в небольшой степени даже для некоторых жуков (*Cupedidae*).

Переднеспинка, первично имеющая форму простой прямоугольной пластинки с отогнутыми вниз передними углами и лишь иногда со следами продольного шва, видимо, вторично упрощена, поскольку у некоторых других насекомых, например у *Agrion* (*Odonata*), многих *Cicadidae* (*Homoptera*), *Priacma* (*Coleoptera*) (рис. 176—178), иногда удается обнаружить структуры, позволяющие интерпретировать их в качестве элементов типичного расчленения грудного тергита.

Среди дальнейших изменений переднеспинки в эволюции *Symphyta* можно отметить потерю ее подвижности у многих форм, сужение ее посредине, так что задний край переднеспинки, а иногда и передний становятся сильно вогнутыми. Сильный изгиб заднего края переднеспинки характерен для всего надсемейства *Tenthredinidea* (рис. 172) и для *Siricidae* (рис. 179), переднего и заднего края — для *Xiphydriidae* (рис. 173). Кроме того, вдоль переднего края переднеспинки иногда появляется шов, или же ее передняя часть отгибается вниз, что тоже особенно характерно для *Tenthredinidea*, хотя встречается и у других *Symphyta*. Для некоторых *Symphyta* характерны также оттянутые вниз передние углы переднеспинки, правда, не смыкающиеся позади тазиков друг с другом, как это считает Ричардс (Richards, 1956).

Плевральные части переднегруды перепончатокрылых, так же как у многих других отрядов насекомых (*Ephemeroptera*, *Blattodea*, *Neuroptera*, *Mecoptera*), не только независимы от тергита, но и подвижно сочленены со стернитом, что также, видимо, является примитивным состоянием. Однако сами проплевры при этом сильно вторично упрощены и, кроме того, слиты с цервикалиями — первично независимыми склеритами, соединяющимися с проплевры с головой. В результате передние концы проплевр непосредственно подходят к сочленовным мышцам постокципуга, расположенным выше тенториальных ямок. Границы срастания проплевр и цервикалий, видимо, не сохранились, поэтому весь склерит вслед за Снодграссом (Snodgrass, 1910) условно именуется проплеврой.

Проплевры *Symphyta* (рис. 181) представляют собой своеобразной формы пластинку, расширенную посредине и с оттянутыми передним и

задним концами. Вершина переднего конца имеет несколько иную структуру (рельеф) и снабжена направленным назад отростком; возможно, эта часть соответствует цервикалиям. Задняя оттянутая часть проплевры погружена в полость тела и является плевральной аподемой. Впереди нее проходит шов, на нижнем конце которого расположено сочленение с тазиком, а к верхнему подходит ветвь фурки. Таким образом, по своему положению этот шов вполне соответствует плевральному шву, так что склерит, расположенный впереди него, хотя бы в задней своей части образован эпистерном, а не одними только цервикалиями, как считает Росс (Ross, 1937). Позади плеврального шва расположен эпимер, несущий описанную выше плевральную аподему, характерную и для многих других насекомых.

Различия в строении проплевр разных *Symphyla* хотя и не велики морфологически, но существенны для характеристики групп родственных надсемейств. Так, для *Megalodontidea* (рис. 182), *Cephidea* (рис. 183), *Siricidea* (рис. 184) и *Orussidea* (рис. 185) характерны проплевры, сомкнутые по средней линии не менее чем на половине своей длины. Напротив, проплевры *Xyelidae* и большинства *Tenthredinidea* (рис. 181) не соприкасаются, а у некоторых *Tenthredinidea* хотя и соединены, но на значительно меньшем расстоянии (рис. 186).

Простернум маленький, восьмеркообразной формы, передняя доля иногда (у *Megalodontidae* и у *Orussus*; рис. 187—188) узкоклиновидная, слегка раздвигающая сомкнутые плевры, чаще же округлая, прилегающая сзади к смыкающимся медиальным частям проплевр. Задняя доля простернума лежит между передними тазиками. Обе доли (передняя иногда лишь в задней части) разделены срединной продольной линией, отмечающей место инвагинации, — «дискримен» по терминологии Ферри (Ferris, 1940). Это означает, что, следуя трактовке Мацуды, собственно стернум переднегруди *Symphyla* нужно считать в большинстве случаев инвагинированным, так же как в средне- и, как правило, заднегруди, а пластинка передней доли соответствует презистернам, задней доли — постэпистернам, вполне отделившимся от соответствующих частей первичной проплевры (ан- и катэпистерна). Другими словами, анаплевральный шов здесь еще сохраняет свое первичное строение узкого пространства между упоминавшимися склеритами плевры. Правда, по мнению Мацуды (Matsuda, 1963), первично склериты не были разделены полностью. Обособление пре- и постэпистернов от остального плеврита и переход их в стерральную область характерны для переднегруди многих других *Oligoneoptera* (*Tipula* etc.).

Линия инвагинации фурки иногда спереди раздвоена (у *Cimbex*), а лежащая между ее ветвями область, вероятно, соответствует базистернуму. В некоторых случаях дискримен укорочен и не достигает переднего края склерита, при этом у *Monophadnoides* (*Tenthredinidae*) в передней его части сохраняется обособленный короткий участок шва, указывающий на вторичность редукции дискримена и на презистермальную природу всего участка.

Ветви фурки в результате инвагинации стернита приподняты на общем основании. Их вершины налегают на верхний край плевры над плевральным швом. Передние отростки ветвей фурки обычно короткие, иногда не развиты, у *Cimbex* и в меньшей степени у *Blasticotoma* (рис. 189) они длинные. Задние отростки мощные у *Tenthredinidea*, *Megalodontidea*, *Cephidae* и *Orussidea* (рис. 187—192), у *Xyelidae* они почти не развиты. У *Xiphidria* (рис. 193), *Xeris* (но не у *Urocerus*; рис. 194) и у самцов *Orussus* задние ветви соединяются друг с другом, образуя в первых двух случаях крышу над телом фурки, в третьем — кольцо позади него. У самки *Orussus* яйцеклад глубоко втягивается внутрь тела, так что его петля ложится на фурку переднегруди, в связи с этим ее ветви разделены до осно-

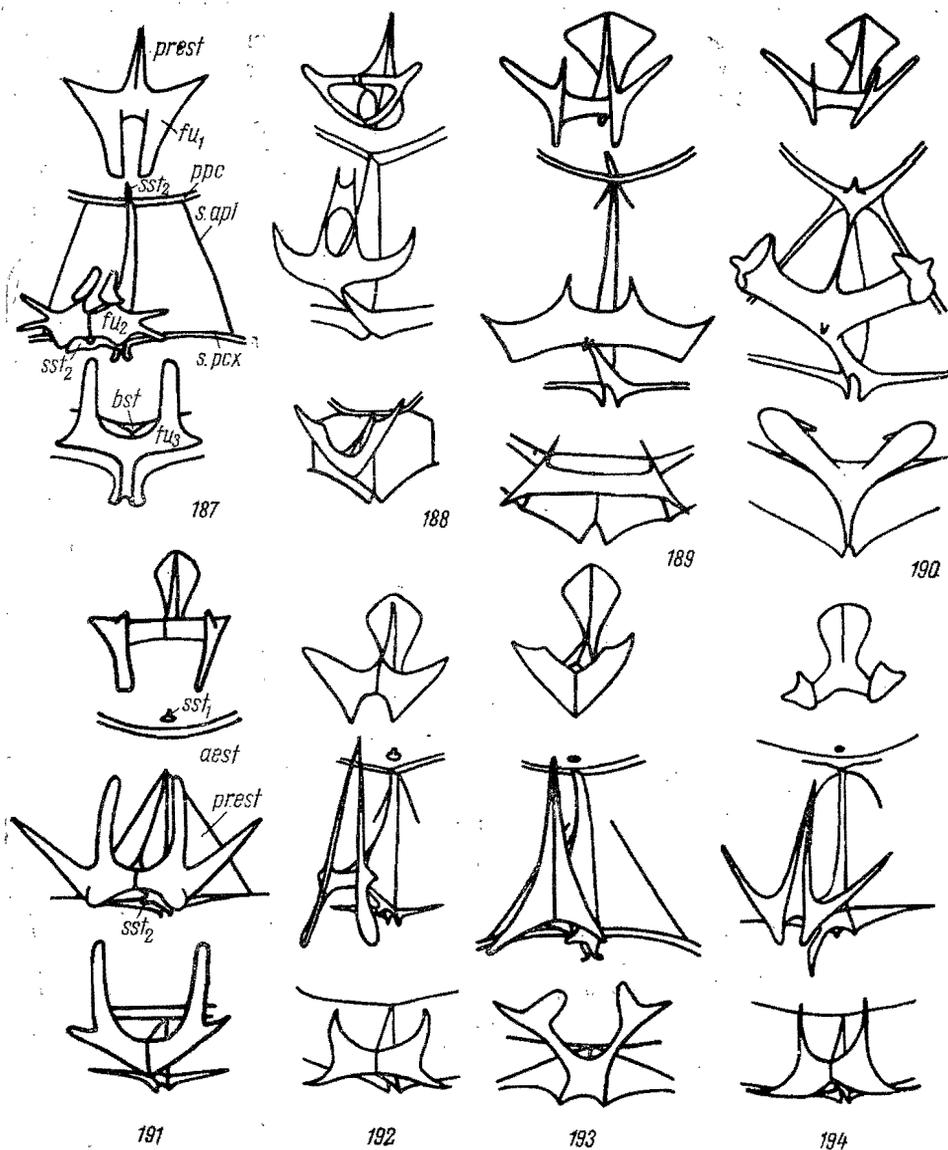


Рис. 187—194. Фурки Symphyta

187. *Megalodontes* Latr. (Megalodontidae). 188. ♂ *Orussus* Geoffr. (Orussidae). 189. *Blasticotoma* Klug (Blasticotomidae). 190. *Rhogogaster* Knw. (Tenthredinidae). 191. *Acantholyda* A. Costa (Pamphiliidae). 192. *Cephus* Latr. (Cephidae). 193. *Xiphydria* Latr. (Xiphydriidae). 194. *Urocerus* Geoffr. (Siricidae)

вания и независимо отходят от стернита. В результате фуркастернум и базистернум вторично оказываются развитыми по всей своей длине, симулируя вместе с фуркой примитивное строение стернита (рис. 195).

Рудимент трохангина сохраняется у отдельных представителей почти всей надсемейств в виде маленьких округлых или удлинённых склеритов, свободно лежащих в мембране у коксоплеврального сочленения. Подобная редукция трохангина переднегруди и исчезновение коксотрохангинального сочленения характерны, видимо, для всех Oligoneoptera, кроме жуков, и для некоторых других насекомых (например *Agrion* (рис. 175)).

Спинистернум переднегруди независим от остальных частей сегмента и первично лежит свободно в мембране перед передним краем среднегруди (рис. 182—185). У *Blasticotomidae* (рис. 181) и *Megalodontidae* спинистернум прирастает к среднегруди, у *Tenthredinidea* (кроме *Blasticotomidae*) он уже полностью включен в ее передний край (рис. 186).

Среднегрудь

Среднеспинка несет обычно все основные швы — продольный, парасидальные и V-образный. У большинства *Siricidea* (кроме *Anaxyelidae* и *Gigasiricidae*) и у *Orussidae* развит также поперечный шов, у *Siricidae* (рис. 179) уже изменивший первичное свое направление: посредине он широко слит с передней частью V-образного шва, имеющего здесь дугообразную форму, а свободные боковые части направлены косо вперед. У *Orussidae* (рис. 180) латеральное парасид развиты дополнительные швы, идущие от поперечного шва вперед. Эти швы, как известно, характерны для высших перепончатокрылых (*Aroscrita*). Нередко те или иные швы или их части сглаживаются, становятся незаметными, однако полная редукция швов происходит редко.



Рис. 195. Фурка переднегруди ♀ *Orussus* Geoffr. (*Orussidae*)

Передняя фрагма среднегруди небольшая, простая, выглядит продолжением ногтума в полость тела, задняя, образованная задним краем постнотума, гораздо крупнее и расчленена на большую двойную или двухлопастную среднюю часть и две небольшие дополнительные боковые лопасти (латерофрагмы). Боковые части постнотума продолжают вниз, достигая эпимера среднегруди, как это характерно и для многих других насекомых (ср. рис. 196).

Плевральные части среднегруди также сильно развиты. Плевральный шов разделяет плевру на узкий эпимер, иногда (у *Xyela* и многих *Tenthredinidea*; рис. 197) подразделенный на анепимер и катэпимер, и большой эпистерн.

Вверху плевральный шов выступает в виде столбика, на который опирается вторая аксиллярная пластинка основания крыла, внизу — коксальный отросток, образующий, как и в переднегруди, латеральное сочленение тазика.

Во многих случаях сохраняется анаплевральный шов, отделяющий анепистерн от преэпистернов, и прекоксальный, позади которого расположен едва заметный катэпистерн и узкий постэпистерн (рис. 183). На двух отпечатках *Eoxyela* (рис. 57, 59) заметны также дополнительные швы неясной природы, расположенные латеральнее анаплевральных.

От переднедорзальных углов анепистернов отчленены две базаларе, перед более крупной из них — первой (нижней) лежит среднегрудная стигма (дыхальце), более плотно прилегающая, впрочем, к задним углам переднеспинки. У *Megalodontidae* первая базаларе не развита (рис. 198).

По средней линии пре- и постэпистерны сомкнуты вдоль срединного шва (дискримена), так что весь стернит среднегруди инвагинирован. Правда, у многих *Tenthredinidea* впереди дискримен раздвоен и отделяет треугольный участок, похожий на остаток базистернума, сохраняющийся у многих других *Oligoneoptera* (рис. 186). Однако наличие здесь входа непарной аподемы и отсутствие такого треугольника у тех *Symphyla*, у которых развит свободный спинистернум, указывает на иную природу участка.

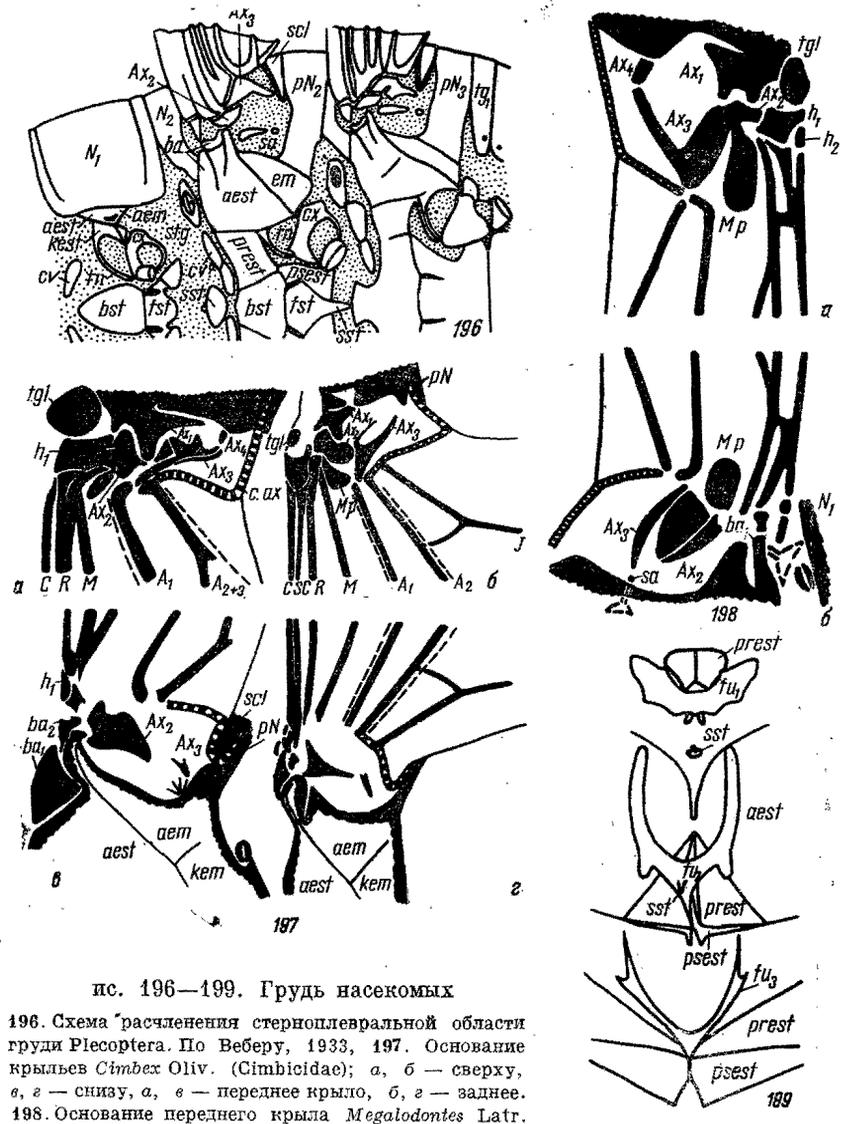


рис. 196—199. Грудь насекомых

196. Схема расчленения стерноплеуральной области груди *Plescoptera*. По Веберу, 1933, 197. Основание крыльев *Cimbec* Oliv. (*Cimbecidae*); а, б — сверху, в, г — снизу, а, в — переднее крыло, б, г — заднее. 198. Основание переднего крыла *Megalodontes* Latr. (*Megalodontidae*); а — сверху, б — снизу. 199. Фурки *Xyela* Dalm. (*Xyelidae*)

Видимо, это просто спинистернум, т. е. действительно часть стернита, но не средне-, а переднегруди.

Кроме того, дискримен может быть отделен от переднего края среднегруди префектусом — узкой, обычно гладкой полоской, возникающей вторично и окаймляющей спереди среднегруди у многих перепончатокрылых. Реже (у *Pamphiliidae*, *Xyelidae* и большинства *Xyelidae*; рис. 88, 182, 199) впереди дискримена смыкаются анапистерны.

Постэпистерны вкливаются между тазиками и здесь в противоположность переднегруди образуют второе сочленение с тазиком взамен коксо-трохантинального, исчезнувшего при редукции трохантина (рудимент последнего сохраняется очень редко, например у *Pamphiliidae*; рис. 182). Такое коксопостэпистернальное сочленение возникает, видимо, только на средне- и заднегруди и только у *Oligoneoptera* (рис. 200). Позади тазиков никаких склеритов не развито (вероятно, в результате редукции посткок-

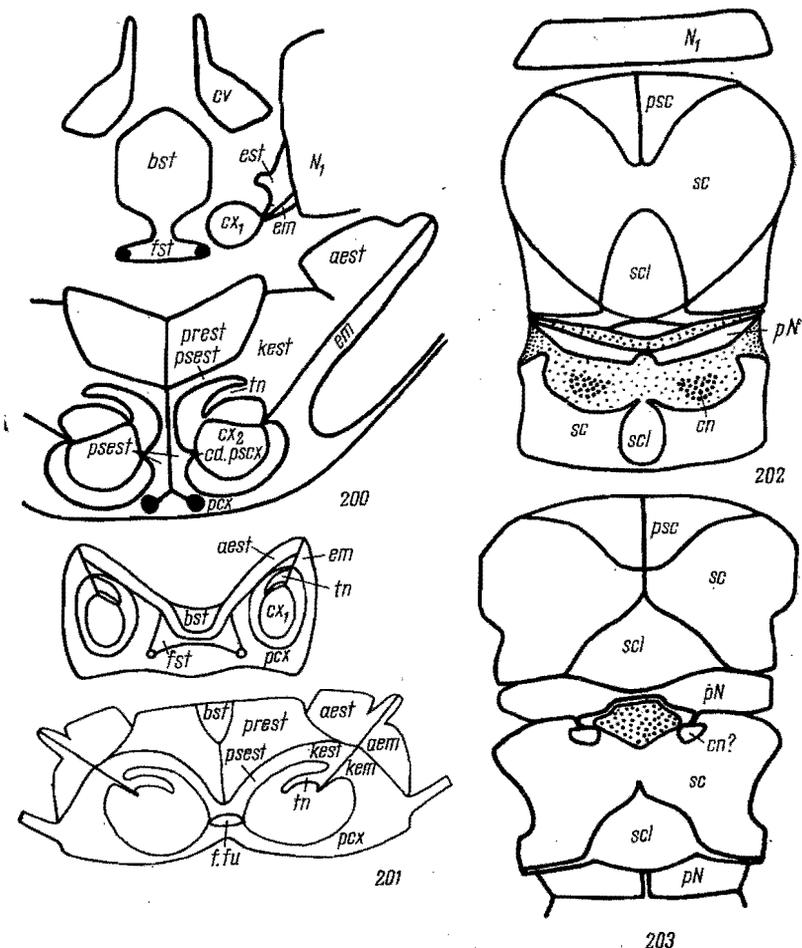


Рис. 200—203. Грудь насекомых

200. Схема расчленения стерноплевральной области груди *Chrysopa* Leach (Neuroptera). 201. То же *Cicadatra* Kol. (Homoptera). 202. Грудь куколки *Xyela* Dalm. (Xyelidae). 203. Средне- и заднеспинка *Chrysopa* Leach (Neuroptera)

сале) в противоположность остальным Oligoneoptera, Paraneoptera и Pa-Iaeoptera (рис. 175, 200, 201), но не Polyneoptera, у которых посткокксале, насколько известно, также всегда редуцировано (рис. 196).

Строение среднегруды Symphyta весьма разнообразно и также может быть использовано для характеристики надсемейств при анализе эволюции подотряда. Из признаков среднеспинки это особенно относится к поперечному шву, в плевральной части груди наиболее важна форма преэпистернов и фурки. Преэпистерны Megalodontidae и большинства Tenthredinidea, кроме Blasticotomidae (рис. 181) и, вероятно, Xyelotomidae, а также некоторых Tenthredinidae (рис. 190) и Diprionidae, широко выходят на передний край среднегруды, точнее на препектус или на спинистернум, образуя трапециевидную фигуру (рис. 186). У остальных Symphyta анаплевральные швы впереди сходятся, отделяя преэпистернальный треугольник. Во многих случаях анаплевральные швы не развиты, тогда форма преэпистернов определяется положением границы между плевральными и дорзовентральными мышцами. При этом в большинстве случаев треугольник достигает переднего края среднегруды (рис. 183—185), однако у *Xyela* (рис. 189) и *Syntexis* эпистерны увеличены и соприкасаются друг с

другом впереди преэпистерн вдоль узкой щели (в первом случае) или шва (во втором). У Pamphiliidae, Xyelidae и большинства остальных Xyelidae, кроме Archxyelinae, анэпистерны также смыкаются перед преэпистернами, но уже без шва (рис. 67, 88, 182).

Ввиду того что преэпистерны первично широко разделяют эпистерны, кажется очевидным, что первый тип строения среднегруди Symphyta наиболее примитивный, а последний — самый специализированный. Такого мнения придерживается, например, Бенсон (Benson, 1938), традиционно называющий преэпистерны стернумом. Однако треугольная форма преэпистернов и особенно смыкание впереди них анэпистернов указывают на преимущественное развитие плевральных мышц, базирующихся на эпистернах, по сравнению с дорзовентральными, отходящими от преэпистернов. Как известно, плевральные мышцы являются крыловыми мышцами прямого действия, а дорзовентральные — непрямого, причем преимущественную роль в полете лучших летунов (кроме стрекоз) играют именно последние. В частности, это характерно и для большинства перепончатокрылых.

Широкое распространение треугольных преэпистернов, следовательно, должно рассматриваться как указание на многократное и независимое усиление роли прямых мышц крыла, т. е. на эволюцию в направлении, совершенно не характерном ни для второго подотряда перепончатокрылых, ни для большинства других насекомых. При этом в одних случаях треугольные преэпистерны обнаруживаются у плохо летающих форм (Xyelidae, Pamphiliidae, *Neodiprion*), в других же, что наиболее парадоксально, — у очень хорошо летающих Cephidae, Siricidae и Orussidae. Другими словами, эволюция мускулатуры оказывается совершенно не связанной с эволюцией ее основной функции — полета.

Значительно более ясна ситуация при предположении, что для перепончатокрылых исходным является строение эпистерн и преэпистерн, характерное для большинства Xyelidae, для Pamphiliidae и Xyelidae: преэпистернальный треугольник, отделенный от переднего края сегмента эпистернальным мостом. В таком случае «примитивная» трапециевидная форма преэпистернов должна была возникнуть вторично, в результате постепенного удлинения и расширения их при усилении дорзовентральной мускулатуры. Промежуточные этапы этого процесса широко представлены среди Symphyta. В то же время мощность полета и относительные размеры эпистернов и преэпистернов не должны быть связаны друг с другом однозначно, так как полет зависит и от ряда других факторов. Именно с этим, вероятно, связан тот факт, что формы с более узкими преэпистернами, например Siricidae и Cephidae, могут обладать более сильным полетом, чем Tenthredinidae.

Исходная точка предлагаемой гипотезы — первичность треугольных преэпистернов и эпистернального моста — базируется на предположении о том, что ранняя эволюция перепончатокрылых, предшествовавшая появлению известных нам групп, сопровождалась усилением полета за счет плевральных мышц, как у стрекоз, и лишь впоследствии преимущественное развитие начали получать дорзовентральные мышцы. Никаких прямых указаний на этот процесс у нас нет из-за отсутствия каких-либо материалов по соответствующему периоду эволюции отряда, однако кажется более разумным допустить одно изменение, в какой-то степени объяснимое, хотя прямо и не подтвержденное, чем целый ряд таких же изменений, к тому же происходивших в условиях, не позволяющих обосновать эти изменения функционально.

Что касается фурки среднегруди, то морфологические различия, хотя и весьма стойкие, касаются здесь лишь преимущественного развития и направления отдельных ее ветвей. Такие особенности строения фурки, как узкое основание, высокий гребень перед ней и медиальный отросток на

задней стороне ее (рудимент спинистернума среднегрудки), стабильны (рис. 187—194).

Наиболее широко распространена и, видимо, наиболее примитивна фурка со сравнительно тонкими удлиненными передними и боковыми ветвями, причем боковые ветви обычно более или менее укорочены по сравнению с передними и направлены несколько вперед. Такая фурка характерна для всех Symphyta, кроме Tentredinidea, причем у Megalodonitidea боковые ветви приблизительно равной длины с передними, а у Cephidae они почти редуцированы, но развиты задние ветви. У Cephidae, Siricidae и Orussidae передние ветви в той или иной степени соединены между собой, причем у Cephidae и Siricidae соединены их вершины, у Orussidae перемишка соединяет средние части ветвей, у *Xiphydria* пластинка, соединяющая ветви по всей их длине, образует крышу над фуркой.

У Tentredinidea максимального развития достигают боковые ветви, сильно утолщенные и направленные прямо или почти прямо в стороны. Передние ветви, еще довольно сильные (по сравнению с другими представителями надсемейства) у Blasticotomidae, у остальных Tentredinidea укорочены. Более или менее устойчивых различий в строении фурки отдельных семейств Tentredinidea обнаружить не удается.

Функциональный смысл диагностических признаков в строении фурки не вполне ясен. Правда известно, что к передним ветвям подходят продольные интерсегментальные мышцы, а к боковым — мышцы ног и мышцы, соединяющие фурку с плевральным ребром (внутренним отражением плеврального шва). Поэтому можно предположить, что у большинства Symphyta основные напряжения фурки связаны с управлением движениями переднегрудки и вместе с ней головы. У Tentredinidea, напротив, основной функцией фурки является обеспечение опоры фурко-коксовых и фурко-трохантеральных мышц, усилившихся для компенсации редуцированных здесь терго-педальных и большинства плевро-педальных мышц. Кроме того, возможно, что заметную роль играет обеспечение так называемого эффекта щелчка, состоящего в том, что крыло оказывается устойчивым только в своих крайних верхнем и нижнем положениях и что переход из одного из них в другое может быть только быстрым, скачкообразным (Прингл, 1960). Эффект щелчка определяется упругостью боковых стенок крылоносного сегмента, управляемой натяжением фурко-плевральных мышц.

Заднегрудь

В связи с меньшими размерами и подчиненной ролью задних крыльев по сравнению с передними заднегрудь развита гораздо слабее среднегрудки, хотя и построена приблизительно по одному с ней плану и отличается от среднегрудки гораздо меньше, чем переднегрудь.

На заднеспинке (рис. 13, 172, 173, 180, 202) можно обнаружить расчленение на скутум и скутеллум, прескутум явно выражен, как и у других Oligoneoptera. Постнотум развит, его большая вертикально расположенная задняя часть играет роль задней фрагмы заднегрудки (передняя фрагма общая со среднегрудью).

Уникальной особенностью заднеспинки являются ценхры — парные кожистые лопасти, реже перепончатые или вторично склеротизованные окна, расположенные у переднего края заднеспинки и несущие микроскопические крючки, на которых фиксируется шероховатое поле анальной области крыла при сложенных крыльях. Благодаря этому крылья, сложенные в покое плоско на спинке, оказываются прочно закрепленными, и опасность того, что сидящее насекомое будет сорвано ветром, силь-

но уменьшается. По мнению Бенсона (Benson, 1950) именно наличие ценхров объясняет крайнюю редкость даже короткокрылых форм в этой группе, не говоря уже о бескрылых, несмотря на то, что многие Symphyta проводят значительную часть своей жизни в кронах деревьев, и на обилие их в арктических и в горных фаунах.

Ценхры развиты у всех Symphyta, кроме Cephidae и Karatavitidae, где отсутствие их, несомненно, вторично. Возможно, что редукция ценхров здесь связана с сужением крыла и уменьшением его сопротивления ветру, или же с усилением полета, сделавшим порывы ветра менее опасными для этих насекомых.

По данным Маллоча (Malloch, 1937, цит. по Benson, 1938), ценхры возникают из межсегментной мембраны, и действительно, у куколки *Xyela* (рис. 202) заднеспинка склеротизируется, начиная с задней ее части, так что зачатки ценхров вначале расположены в обширной мембранизованной области, отделяющей среднегрудь от склеротизованной части заднегруды. Кроме того, у некоторых Argidae (рис. 172) и Pergidae ценхры узкие, щелевидные, как и должны были бы выглядеть дериваты интерсегментальной мембраны (Benson, 1938), а у некоторых форм, например у *Sirex* и *Baissoxyela* (рис. 71), овальные или полукруглые, как у большинства Symphyta, ценхры соединены швом, что также может свидетельствовать о возникновении их из межсегментальной мембраны.

Здесь следует уточнить, что, поскольку ценхры лежат внутри тергита, речь может идти лишь о вторично межсегментальной мембране, отделявшей акротергит (Snodgrass, 1910), и затем в большей своей части исчезнувшей. Такая мембрана хорошо развита у ручейников (Tindall, 1965), однако у большинства Oligoneoptera она редуцирована если не полностью, то до небольшого участка посередине передней части тергита. Впрочем, нельзя быть уверенным и в том, что это действительно рудимент, а не зачаток мембранизованной щели.

Весьма существенно, что у многих сетчатокрылых, например *Chrysopa* (рис. 203), *Mantispa*, *Ascalaphus*, непосредственно на тергальном склерите по бокам от описанного мембранизованного участка расположены шероховатые поля, у *Chrysopa* вплотную примыкающие к мембране. По положению и функции они вполне соответствуют, а по строению напоминают ценхры и, видимо, являются их гомологами. Это делает более вероятным предположение, что ценхры могли возникнуть в эволюции не из мембраны, а прямо на склерите рядом с рудиментом (или зачатком) интерсегментальной мембраны. В таком случае наиболее примитивной формой ценхров будет не узкая щелевидная, свойственная лишь немногим специализированным представителям Tenthredinidea, а округлая, наиболее типичная для подотряда.

Плевростернальная часть заднегруды по своему строению напоминает среднегрудь (рис. 181—186), ниже перечислены только основные различия между ними. Стига заднегруды прилегает не к тергиту, а к эпимеру предыдущего сегмента. Первая базаларе обычно отсутствует (развита у *Sirex*). Эпимеры некоторых Pergidae слиты с первым тергитом брюшка. Преэпистерны, если отделены от анаэпистерн (что бывает не всегда, как, впрочем, и в среднегруды), никогда не образуют треугольник. У Ramphiliidae их граница обозначена надрезом переднего края сегмента, вероятно, представляющим собой рудимент анаплевральной щели. Постэпистерны часто очень широкие, нередко не обособлены от преэпистерн. У *Cimbex* развиты посткоккале, так что задние тазиковые впадины замкнуты, очевидно, вторично. Фурка (рис. 187—194, 199) по своему строению близка к фурке среднегруды, но соединения передних ветвей не происходит, и вообще ее изменчивость гораздо меньше, так что фурки заднегруды Xyelidae, Megalodontidea, Cephidae, Siricidea и Orussidea гораздо больше похожи друг на друга, чем фурки среднегруды. У Tenthredinidea заднегрудная фурка,

как и среднегрудная, образована преимущественно мощными боковыми ветвями, однако здесь она часто сидячая, так что может быть выражен как бази-, так даже и фуркастернум. Впрочем, фурка заднегруди обычно тесно приближена к переднему краю сегмента, и узкое пространство впереди нее, обычно утолщенное, часто является, видимо, просто префектусом, а не бази-стернумом. Однако у *Blasticotoma* (рис. 181), *Stelidarge*, *Lophyrotoma*, у многих *Vlepposampinae* и других фуркастернум присутствует несомненно. По-видимому, появление фуркастернума здесь обусловлено появлением сидячей фурки, а это связано в свою очередь, видимо, с описанным выше для среднегруди перераспределением испытываемых фуркой напряжений. Аналогичный процесс вторичного освобождения стернита наблюдается в переднегруди ♀ самки *Orussus* и, вероятно, ряда других *Symphyta*. Поэтому можно предположить, что стерниты всех сегментов груди перепончатокрылых первично были инвагинированными.

В пользу этой гипотезы свидетельствует целый ряд фактов, и в первую очередь характер распределения свободных стернитов в груди *Oligoneoptera* и *Paraneoptera* (см. рис. 200—201). Как известно, для этих двух групп очень характерна криптостерния, и свободные стерниты, особенно фуркастернум, развиты обычно только на бескрылом сегменте — переднегруди, реже на сегменте с меньшей парой крыльев (у перепончатокрылых — на заднегруди, у жуков — на среднегруди). Очень часто свободные стерниты можно наблюдать в груди вторично бескрылых насекомых, например у педоморфных (личинкообразных) самок многих жуков, бабочек-мешечниц, у бескрылых тлей и т. д. Кроме того, иногда наружный стернит вторично появляется при уплощении тела насекомого и связанном с этим раздвигании оснований его тазиков. Это происходит у некоторых *Chalcididea*, описанных Компером (Compere, 1962), и, вероятно, также у *Nepidae* (*Heteroptera*).

Широкое распространение свободного стернита у педоморфных форм указывает на пути восстановления однажды исчезнувшего свободного состояния стернита. Поскольку стернит инвагинируется только у имаго, а у личинки (нимфы) остается открытым, для восстановления его у имаго достаточно задержки развития стеральной области. Это в сущности тот же самый процесс, который предполагался выше для антенн *Symphyta* и уже давно был описан П. П. Сушкиным (1915) на примере позвоночных. Его можно обозначить как гипоморфную гетерохронию, или частичный гипоморфоз. Действительно, согласно Шмальгаузену (1940), гипоморфоз есть упрощение и примитивизация строения организма в результате неотении, когда более примитивная преимагинальная стадия развития становится взрослой, а преждее имаго исчезает. Здесь же мы имеем дело с сохранением на конечной стадии развития не всех, а лишь некоторых признаков молодого организма, возникающих в результате изменения соотношения скоростей развития отдельных органов.

Возвращаясь к проблеме эволюции стернита груди насекомых, можно сделать вывод о возможности вторичного восстановления свободного стернита, т. е. принять гипотезу Ферри (Ferris, 1940) о первичности инвагинированного стернита, ограничив, правда, сферу ее действия только когортами *Oligoneoptera* и *Paraneoptera*.

Мускулатура груди

Мускулатура груди *Symphyta* изображена на схеме, построенной по результатам более подробного изучения *Urocerus gigas* (L.) (*Siricidae*) и затем проверенной и уточненной по данным анатомирования представителей семейств *Xyelidae*, *Tenthredinidae*, *Cimibicidae*, *Argidae*, *Blasticotomidae*, *Pamphiliidae* и *Megalodontidae* (рис. 204). Кроме того, были исполь-

зованы данные Вебера (Weber, 1927), Тейта (Tait, 1962) и Дхиллона (Dhillon, 1966) по мускулатуре соответственно *Schizocerus* и *Tenthredo*, *Perga* и *Athalia*.

Поскольку места прикрепления всех обнаруженных мышц изображены на рис. 204, подробный перечень мышц не приводится. Необходимо сделать лишь следующие уточнения. У *Tenthredinidea* в среднегруди не развиты терго-трохантеральная и проспино-фуркальная мышцы, у *Siricidea* — все проспинальные. Мезофурко-метапреэпистернальная мышца найдена только у *Xyela*. Согласно Дхиллону (Dhillon, 1966), мезоскуто-базальная мышца у *Athalia* является скуто-регулярной. По его данным, *A. proxima* обладает мезэпимеро-трохантеральной мышцей, однако автору у *A. colibri*, как и у остальных *Symphyta*, удалось обнаружить только эпимеро-мерококсальную мышцу, которую Вебер (Weber, 1927) считает базикоксальной. Фурко-тенториальная мышца, по данным Вебера, является фурко-гипостомальной, проэпимеро-трохантеральная — проэпимеро-коксальной, проспино-коксальная — проспино-простеральной, а мезофурко-метаплевральная — мезофурко-метаплеврокостальной.

Часть мелких плевральных мышц найдена не у всех изученных форм, однако уверенности в их действительном отсутствии у тех или иных видов пока нет. Дорзальные продольные мышцы, изображенные интерсегментальными (как проното-мезонотальная и мезоскутелло-метанотальная), в действительности являются интрасегментальными: задние точки их прикрепления образованы сросшимися частями соответственно про- и мезонотума и мезопостнотума и метанотума.

Сравнение мускулатуры груди *Symphyta* с мускулатурой других *Oligoneoptera* обнаруживает ее неожиданно большую полноту. Это связано с тем, что изучение мускулатуры *Symphyta* проводилось ранее только на представителях надсемейства *Tenthredinidea*, для которых характерна редукция ряда мышц, особенно терго- и плевро-педальных.

Ниже использованы сравнительные данные по представителям отрядов *Megaloptera*, *Neuroptera*, *Mecoptera*, *Trichoptera*, *Diptera*, *Lepidoptera* (Hasken, 1939; Czihak, 1953; Kelsey, 1954, 1957; Tiegs, 1955; Chadwick, 1959; Smart, 1959; Treat, 1959; Tindall, 1965).

Наиболее сильно редуцированы мышцы переднегруди *Symphyta*. Отсутствуют, в частности, проното-окципитальные и проното-тенториальные, все дорзовентральные, кроме ното-плевральных, ното-цервикальных и ното-мерококсальных. Нет также плевро-мерококсальной и прямой цервикобазикоксальной мышц и всех мышц, идущих к нижней части постокципуга, кроме тех случаев, когда фурко-тенториальная мышца превращается в фурко-постокципитальную. Стернум, пре- и постэпистерны лишены всех мышц, кроме постэпистерно-базис- и -мерококсальных и иногда преэпистерно-базикоксальных.

В связи с отсутствием гулярной пластинки и интерсегментальных плевритов опирающиеся на них мышцы также не развиты. Не обнаружена, возможно просто пропущена, интрафуркальная мышца.

Значительно более полон набор мезо- и метаторакальных мышц. Здесь отсутствуют фурко-постерофрагмальная, анэпистерно-преэпистернальная, анэпистерно-спинальная, мерококсо-спинальная, преэпистерно-базикоксальная, а также мезотерго-трохантеральная и все трохангинальные мышцы, кроме метаното-трохангинальной, найденной у *Urocerus*. Заметно упрощена плевральная мускулатура, в частности, найдены только две аксиллярные мышцы. Из-за отсутствия интерсегментальных плевритов не развиты и соответствующие им мышцы. С другой стороны, у *Symphyta* развита эпимеро-меральная мышца, по-видимому, не известная у имаго других насекомых. Кроме *Symphyta*, она найдена только у личинки *Corydalus* (Kelsey, 1957).

Интересно положение косой мезоскуто-латерофрагмальной мышцы, являющейся здесь, так же как у других Oligoneoptera, у Palaeoptera (Ephemeroptera) и у Paraneoptera, депрессором тергита, т. е. антагонистом интерфрагмальных мышц, а не синергистом (флексором тергита), как это характерно для Polyneoptera (Snodgrass, 1929; Tiegs, 1955; Beier, 1961).

Ноги

Тазики Symphyta конические, на передней поверхности с продольным швом от места прежнего сочленения с трохантином до переднего сочленовного мышцелка вертлуга (рис. 181—186). В результате редукции трохантина передние тазики имеют только одно базальное сочленение с коксальным отростком плеврального шва, средние и задние, кроме того, сочленены с отростком постэпистерн. Их сочленовная ось расположена в горизонтальной плоскости перпендикулярно оси тела, так что колебания тазика движут ногу в вертикальной плоскости, параллельной оси тела насекомого.

Вертлуг отходит от вершины тазика, реже (у Siricidae, Orussidae; рис. 184—185) сочленение сдвинуто латерально, так что вершина переднего тазика частично замкнута. У Cephidae (рис. 183) вертлуг занимает даже субапикальное положение на тазике, вполне замкнутом на вершине. Ось коксо-трохантерального сочленения перпендикулярна коксо-плевральной сочленовной оси, поэтому движения вертлуга обеспечивают приведение и отведение ноги к сагиттальной плоскости и от нее.

Вертлуг Symphyta выглядит двучлениковым (рис. 62), но в отличие от действительно двучленикового вертлуга стрекоз и личинок ручейников дистальный членик представляет здесь вторично отчлененную базальную часть бедра, о чем свидетельствует отсутствие оканчивающихся в нем мышц.

Бедро, за исключением двучленистости, вполне типичного для насекомых строения, иногда лишь с зубцом на нижней стороне. Сочленение бедра с вертлугом и частей бедра между собой малоподвижное. Более подвижно расположенное на вершине бедра сочленение его с голенью. Вращаясь в этом сочленении, голень может описывать половину окружности в той же самой плоскости, в которой бедро вместе с трохантером вращается вокруг тазика.

Голеи обычно вооружены двумя вершинными шпорами и несколькими предвершинными (рис. 116, 118). Единственная предвершинная шпора передней голени найдена только у *Acantholyda* (Pamphilidae). На средних голенях бывает до трех предвершинных шпор, на задних — до четырех. Вершинные шпоры полностью отсутствуют только у *Pachylota* (Pergidae); у Cephidea, Siricidea, Orussidea и некоторых Pergidae одна из вершинных шпор передних голеней (передняя) не развита или очень короткая. Изредка редуцируется одна из вершинных голеней средних и задних ног. Концы шпор иногда бывают мембранизованными (Benson, 1954).

Среди модификаций шпор Symphyta наиболее характерно изменение одной из вершинных шпор передней голени (рис. 205). Эта шпора, почти никогда не исчезающая, обычно слегка изогнута и снабжена коротким предвершинным или вершинным дополнительным отростком, между которым и основанием шпоры, как правило, расположена перепоччатая каемка или (у *Syntexis*) густой хитиновый гребень. Первый членик лапки напротив шпоры несет покрытую густыми короткими волосками выемку, которая вместе со шпорой образует аппарат для чистки антенн. Этот аппарат развит у всех Xyelidea, Megalodontidea, Cephidea, Siricidea и Orussidea, а среди Tenthredinidea он развит только у Blasticotomidae и большинства Tenthredinidae. По-видимому, отсутствие щеточного аппарата на вершине передних голеней у остальных Tenthredinidea все же вторично.

Лапки обычно пятичлениковые, первый членик, как правило, наибольший, четвертый наименьший. У ♀ *Orussus* (рис. 205) передние лапки, соглас-

но Россу (Ross, 1937), четырехчленковые, причем первый членик укорочен и спрятан внутри модифицированной (полуотчлененной) вершины голени. Однако нормальная, густо опушенная выемка в основании первого видимого членика указывает на то, что это скорее действительно первый членик и что вся лапка трехчлениковая. Оси тибіотарзального и интертарзальных сочленений параллельны сочленовным осям, расположенным в основаниях вертлуга и голени. Дистальная часть члеников лапки (кроме последнего) снизу иногда бывает расщеплена и затянута перепонкой. Чаще последняя более или менее далеко выступает, образуя одну, иногда (у *Xiphodria*) две кожистые лопасти (подробнее см. Venson, 1945). Последний членик лапки несет два коготка, нередко снабженных зубцами, и непарную присоску — аролиум. Кроме того, здесь расположены дополнительные склериты, управляющие движением коготков и аролиума. Подробно этот аппарат описан Аророй (Arora, 1953) и Дхиллоном (Dhillon, 1966). Последним автором подробно описана также мускулатура ноги *Athalia* (Tenthredinidae).

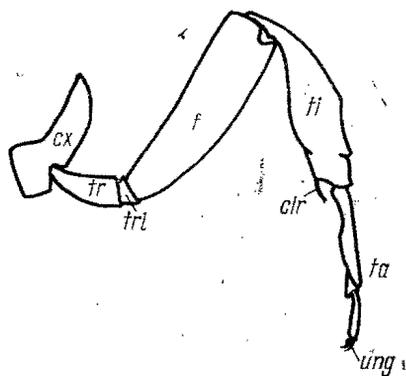


Рис. 205. Передняя нога ♀ *Orussus* Geoffr. (Orussidae)

Крылья

Переднее крыло *Symphya* (рис. 206) имеет форму длинного, не совсем правильного усеченного треугольника, направленного узкой усеченной вершиной к груди, а длинной стороной — вперед. Передний край крыла почти прямой, так же как и задний, внешний край выпуклый, его задний участок обычно несколько выступает назад по отношению к собственно заднему краю крыла. Заднее крыло также приблизительно треугольное, с прямым, даже слегка вогнутым передним краем. Выпуклый внешний край здесь расположен косо и непрерывно переходит в задний, а короткая третья сторона треугольника образована границей крыла с грудью. Передний край заднего крыла в полете с помощью системы крючков жестко фиксируется на подвернутом заднем крае переднего крыла, а выступающий назад участок внешнего края последнего слегка налегает на вершину заднего крыла. В результате оба крыла объединяются в единую поверхность, ограниченную двумя прямыми (передний край переднего крыла и граница крыльев с грудью) и дугой окружности (непрерывно переходящие друг в друга внешний край переднего крыла и внешний и задний края заднего).

Поверхность обоих крыльев, образованная тонкой мембраной и часто покрытая микротрихиями, первично более или менее равномерно укреплена редкой сетью толстых и крепких жилок, подробнее рассматривающихся ниже. Эта сеть пересекается системой продольных и поперечных складок, облегчающих сгибание крыльев в разных направлениях.

Передний край функционального крыла (соединенных в полете переднего и заднего крыльев) укреплен двумя более или менее утолщенными параллельными костальной и радиальной жилками. Утолщение радиальной жилки (рис. 15—16), а иногда и костальной (рис. 9) может быть чрезвычайно сильным. За серединой переднего края обе эти жилки замещены утолщенной ячейкой — птеростигмой. Костальная жилка отделена от птеростигмы разрывом, радиальная — более или менее сильным истончением или тоже разрывом (рис. 77), через которые к вершине прямого

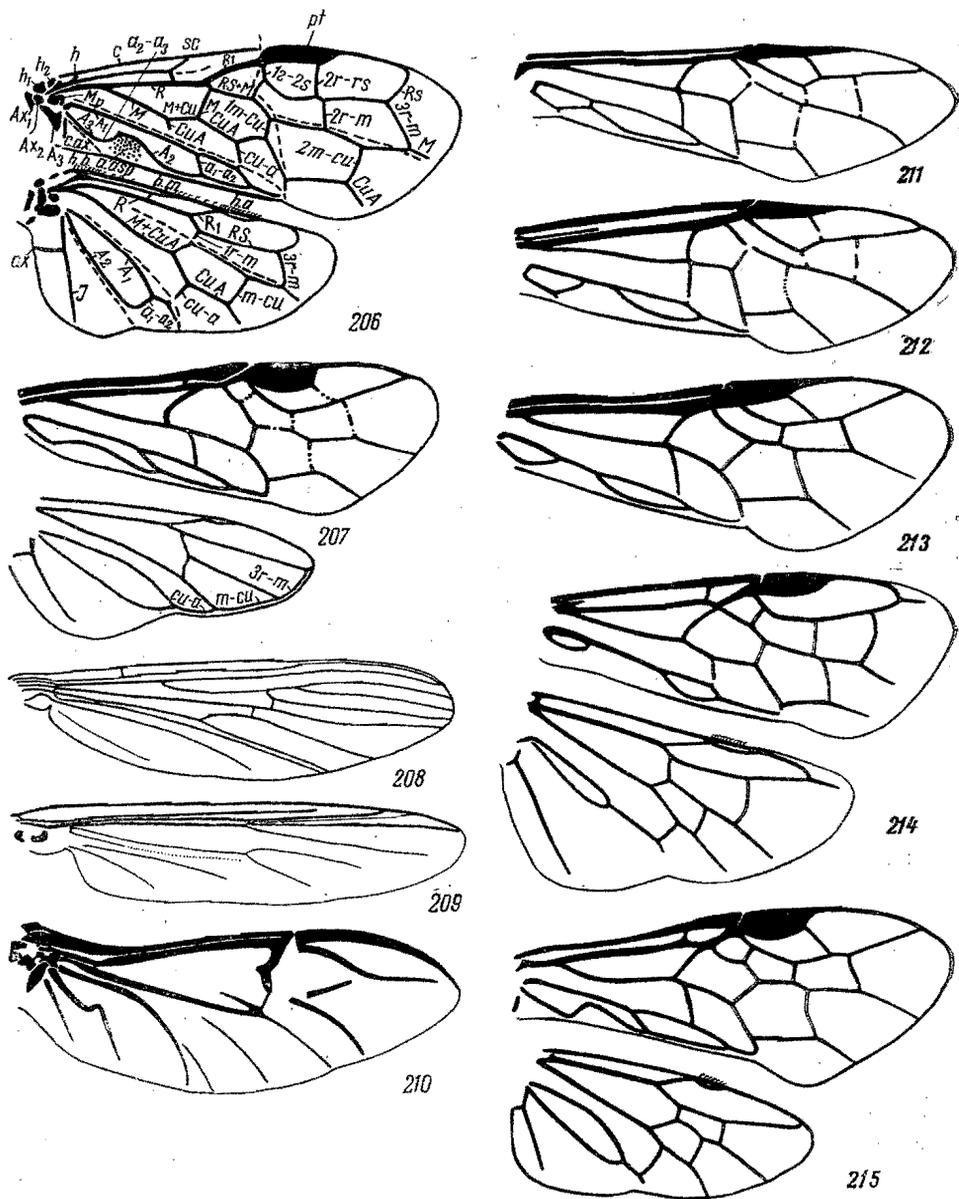


Рис. 206—215. Крылья насекомых

206. *Cephalcia* Panz. (Pamphiliidae). 207. ♂ *Caliroa* O. Costa (Tenthredinidae). По Макджиливри, 1906. 208. *Culex* L. (Diptera). 209. *Chironomus* Mg. (Diptera). 210. *Geotrupes* Latr. (Coleoptera). 211. ♀ *Cimbex* Oliv. (Cimbicidae). 212. *Zaraea* Leach. (Cimbicidae). 213. *Corynis* Thunb. (Cimbicidae). 214. *Arge* Schrnk. (Argidae). 215. *Eriocampa* Htg. (Tenthredinidae)

заднего края переднего крыла проходит поперечная складка, позволяющая вершине переднего крыла при взмахе отгибаться вниз (табл. VIII, фиг. 24).

Дистальнее птеростигмы передний край переднего крыла укреплен одной радиальной жилкой (очевидно, слившейся здесь с костальной), которая доходит или почти доходит до вершины крыла. Внешний — задний край функционального крыла не окаймлен жилками, как передний, и обычно лишь слегка укреплен подходящими сюда свободными окончаниями продольных жилок. Кроме того, здесь часто развита неправильная волнистость или правильная гофрировка мембраны, подробнее описанная Бен-

соном (Benson, 1945). Только у немногих самцов Tenthredinidae (рис. 207) внешний край заднего крыла частично окаймлен сдвинувшимися дистально поперечными жилками. Чаще же, наоборот, даже свободные окончания жилок в краевой мембране исчезают (рис. 5), а в ряде случаев редуцируются и внешние поперечные, так что едва ли не половина крыла оказывается свободной от жилок (рис. 16).

Описанные выше процессы выпрямления и укрепления переднего края функционального крыла и освобождения от жилок внешнего и заднего края Б. Б. Родендорф (1949) называет костализацией и связывает с совершенствованием полета. Что касается переднего края крыла, то уже наиболее примитивными представителями Symphyta достигнуто едва ли не максимальное его выпрямление, и дальнейшая эволюция отряда уже практически не затрагивает этот признак. Наоборот, перераспределение жилок по поверхности крыльев очень характерно для эволюции перепончатокрылых. Наиболее равномерным и потому наименее костализованным жилкованием среди Symphyta обладают, по-видимому, некоторые Xyelidae (рис. 60), наиболее костализованы крылья у Orussidea, особенно у *Microryssus* (рис. 126—131), и, пожалуй, некоторых мелких Tenthredinidae (рис. 9).

Непосредственные причины процесса костализации, широко распространенного в эволюции большинства насекомых, не вполне ясны. Б. Б. Родендорф (1949) считает, что костализация обусловлена увеличением скорости полета, Г. И. Рязанова (1967) связывает ее с частотой взмахов. Логически можно предположить, что причиной костализации могут оказаться также скорость самого крыла или его ускорение. Скорость полета надежно определена для очень малого числа насекомых, полная скорость крыла изучена еще хуже. Однако большая часть последней приходится на скорость крыла относительно тела и может быть определена для целого ряда насекомых на основе данных, полученных О. Сотавалтой (Sotavalta, 1947). Эти же данные позволяют грубо определить и ускорение крыла. В частности, средняя скорость вершины крыла равна произведению частоты взмахов на амплитуду (в радианах) и на длину крыла, а ускорение пропорционально произведению скорости на частоту взмахов. Поэтому можно попытаться проверить, как тесно связаны с костализацией все три фактора.

Результаты расчетов показывают, что в первом приближении увеличение как частоты взмахов, так и скорости и ускорения крыла сопровождается усилением костализации — по всем этим показателям последнее место занимают ширококрылые бабочки (*Catocala*, *Geometra*, *Rhopalocera*) и сетчатокрылые, за ними следуют стрекозы и по меньшей степени в отношении частоты и костализации — Mecoptera, Trichoptera, Plecoptera, Blattodea и д. д. Diptera, Lepidoptera (Heterocera), Hymenoptera, Coleoptera и другие опережают эти группы по всем четырем показателям. Более точное сравнение последних по каждому из факторов дать трудно прежде всего из-за невозможности количественной оценки степени костализации, а также из-за недостатка фактических данных, особенно по амплитуде взмаха.

Тем не менее можно попытаться расположить в порядке возрастания частоты, скорости и ускорения те формы, для которых все эти величины известны, и сравнить полученные три ряда по уровню костализации.

Последнее место по всем трем показателям среди изученных насекомых занимают ширококрылые бабочки, что хорошо согласуется со слабой костализацией их крыльев. Далее частота взмаха крыла возрастает в последовательности *Aeshna* → Lepidoptera (Heterocera), Tipulidae, Ichneumonidae → Scarabaeidae, *Dolycoris* → Apidae, Vespidae, *Bombylius*, *Eristalis* → Culicidae, Chironomidae; скорость вершины крыла — Culicidae → *Aeshna* → Tipulidae, Chironomidae, Ichneumonidae → Lepidoptera (Heterocera), *Bombylius*, *Eristalis*, *Dolycoris* → Apidae, Vespidae → Scarabaeidae и ее ускорение — *Aeshna* → Lepidoptera (Heterocera), Tipulidae, Ichneumonidae → Culicidae, Scarabaeidae, *Dolycoris* → *Bombylius*, *Eristalis* → Apidae, Vespidae, Chironomidae.

Наиболее серьезное несоответствие между слабой костализацией крыла и большой частотой его взмаха обнаруживают Culicidae (рис. 208) и в меньшей степени другие двукрылые. Скорость, частота взмаха и особенно ускорение крыла Ichneumonidae по сравнению с высокой степенью его костализации следует, наоборот, расценивать как неожиданно малые. В остальном же корреляция между костализацией крыла и тремя характеристиками его движения в полете представляется удовлетворительной.

Таким образом, корреляция между костализацией, с одной стороны, и частотой, скоростью и ускорением — с другой, хотя и существует, но отнюдь не является строгой и во многих случаях нарушается. Несколько более точной среди них кажется связь костализации со скоростью крыла, однако различия между всеми тремя параметрами с точки зрения костализации все же незначительны.

Помимо факторов, непосредственно характеризующих полет насекомого, определенное влияние на костализацию оказывают другие особенности организма, в частности его размеры. Роль размеров особенно ярко проявляется у перепончатокрылых, среди которых наиболее костализованными крыльямиобладают очень мелкие формы, такие, как Chalcididae и большинство Proctotrupidae. Сильная костализация характерна и для мелких представителей Formicidae, Bethyloidea, Sphecidae, Apidae и т. д., а также для Cynipidae. Во многих случаях параллельно с уменьшением размеров происходит явное увеличение птеростигмы — одного из важнейших элементов аппарата костализации (рис. 7, 211—213). Конечно, мелкие перепончатокрылые иногда сохраняют слабо костализованные крылья, например, некоторые Xyelidae, однако глубокая костализация происходит, по-видимому, только при уменьшении размеров, так что крупные формы с костализованными крыльями возникают в результате вторичного увеличения размеров. В отношении Orussidae это предположение подтверждается находкой мелких Paroryssidae, их предполагаемых предков, в отношении других форм (Siricidae, многие Mymecidae, Scolidae, Apterogynidae и т. д.) — развитием у них мощного гофра, укрепляющего задний край крыла и функционально замещающего редуцированные жилки.

Следовательно, уменьшение размеров крыла у перепончатокрылых сопровождается, как правило, его костализацией. Конечно, уменьшение размеров прямо связано с редуцией жилкования — прочность небольшого крыла может быть обеспечена меньшим числом жилок. Однако этот фактор должен действовать равномерно по всей площади крыла, тогда как в действительности от жилок в первую очередь освобождается его внешний и задний край. Поэтому следует попытаться найти иные причины костализации, например проанализировать связь размеров с теми или иными характеристиками полета насекомого.

В этом отношении очень важной оказывается эмпирическая формула (8a) Сотавалты (Sotavalta, 1947), описывающая связь между различными параметрами, определяющими характер полета. Оригинальная запись этого уравнения $F = 0,25 A - 1,25 B - 0,75 C - 0,6 S_1 + 4,84$, где F — логарифм частоты взмаха, A — логарифм веса насекомого, B — логарифм длины крыла, C — логарифм амплитуды взмаха, S_1 — логарифм относительной нагрузки, т. е. отношение кубического корня из квадрата веса тела к площади крыла. Для наших целей удобнее изменить форму записи. Для этого обозначим частоту через f , вес тела — p , площадь крыла — s , его длину — l , амплитуду — α и введем дополнительно удлинение крыла λ — отношение квадрата его длины к площади, т. е. $\lambda = \frac{l^2}{s}$. Тогда уравнение (8a) Сотавалты можно записать следующим образом:

$$\frac{f^{3/2} \cdot s^2 \cdot \alpha^{5/3} \cdot \lambda}{p} = \text{Const.} \quad (1)$$

При такой записи от абсолютных размеров оказываются зависимыми два параметра — вес и площадь крыла, причем при постоянстве остальных переменных (и в том числе частоты) площадь должна изменяться прямо пропорционально корню квадратному из веса тела (а не корню кубическому из квадрата веса, как это происходило бы при сохранении всех пропорций, т. е. при увеличении веса пропорционально кубу линейных размеров, а площади — квадрату их). Другими словами, размеры крыла в таком случае должны меняться медленнее размера тела. Если же воспользоваться результатами измерения веса и площади крыла, полученными Родендорфом (1951) для трехсот представителей самых различных групп двукрылых, то оказывается, что площадь крыла как внутри семейств, так и между ними изменяется в среднем пропорционально именно квадратному корню из веса тела! Таким образом, изменения веса тела и площади крыла в эволюции двукрылых действительно компенсируют друг друга, позволяя частоте взмаха изменяться в значительной степени независимо от них. Сходные результаты дает и анализ данных, полученных Рязановой (1965) на стрекозах: внутри каждого из подотрядов, исключая из *Zygoptera* своеобразных *Agriionidae*, изменение площади крыла так же отстает от изменения веса тела, как и у двукрылых. Можно предположить, что в большой степени эта закономерность должна соблюдаться и в других группах, и действительно, зависимость частоты взмаха от размеров насекомого, довольно четкая внутри узких групп (особенно у особей изменчивых по размеру видов), при рассмотрении более разнородного материала (Sotavalta, 1947, табл. 8) не обнаруживается.

В среднем независимые от размеров колебания частоты взмаха перепончатокрылых делают более четкой связь скорости крыла с размерами, а именно падение этой скорости приблизительно пропорционально уменьшению размеров. Это означает усиление костализации при снижении скорости крыла у перепончатокрылых, тогда как при низких значениях скорости соотношение оказывается обратным. Поэтому более логичной представляется следующая гипотеза: адаптивная ценность костализации приближается к своему максимуму уже при средних значениях частоты взмаха, ускорения и скорости крыла, но осуществление ее сильно тормозится размерами крыла. В частности, последние определяют величину сил инерции, на преодоление которых шмель, например, затрачивает в 200 раз больше энергии, чем на создание подъемной силы (Sotavalta, 1947). При изменении размеров крыла, сохраняющем его пропорции постоянными во всех трех измерениях, момент инерции и пропорциональные ему инерционные силы при постоянстве частоты и амплитуды взмаха будут изменяться пропорционально пятой степени длины крыла (момент = $M \cdot r^2$, где M — масса, r — приведенная длина крыла). Столь же быстро при этом будут изменяться и аэродинамические силы:

$$P_a = \frac{1}{2} \rho \cdot V^3 \cdot S \cdot C, \quad (1)$$

где P_a — аэродинамическая сила, ρ — плотность воздуха, V — линейная скорость, т. е. произведение частоты взмаха на его амплитуду и на длину крыла, S — площадь крыла, C — коэффициент (Weis-Fogh and Jensen, 1956). Прочность жилок в таком случае будет расти гораздо медленнее, поскольку деформация жестко закрепленного на одном конце стержня прямо пропорциональна кубу его длины и обратно пропорциональна четвертой степени его толщины. Поэтому при пропорциональном увеличении крыла прочность его жилок будет расти только как кубический корень из четвертой степени длины, и при резком возрастании нагрузок каждая жилка сможет обслуживать все меньшую часть площади крыла. Это и вызывает, по-видимому, большую равномерность жилкования крыла крупных насекомых. С другой стороны, резкое возрастание инерционных

нагрузок делает невозможным существование резко утолщенных и утяжеленных жилок и птеростигмы у переднего края крыла. Относительное сокращение этих структур вместе с равномерным распределением жилок и приводит к меньшей костализации более крупного крыла.

Таким образом, кажется вероятным, что костализация крыла полезна всем или почти всем перепончатокрылым, поскольку минимальное значение частоты в пределах отряда, обнаруженное Сотавальтой (Sotavalta, 1947) у некоторых Ichneumonidae (*Opheltes*, *Ophion*, *Parabatus*), составляет 52—55 взмахов в секунду, у *Acantholyda*, Pamphiliidae — 58. Однако реально осуществимая степень костализации определяется размерами крыла насекомого.

Вероятно, именно поэтому у перепончатокрылых, двукрылых, жуков и других насекомых с частотой взмахов крыла, превосходящей 50 в секунду, частота и степень костализации столь слабо зависят друг от друга. В то же время при переходе от низких значений частоты (5—10 взмахов у некоторых бабочек (к средним) 30—50 у стрекоз, тараканов, сетчатокрылых и т. д.), когда инерционные нагрузки еще невелики, их связь более очевидна.

Остановимся теперь на изменениях формы крыла Symphyta в эволюции. Уравнение (1) показывает, что с увеличением частоты и амплитуды взмаха и с увеличением размера крыла его удлинение должно уменьшаться, т. е. крыло должно становиться более широким. При увеличении веса тела удлинение, наоборот, растет, так что крыло становится более узким. На примере двукрылых и стрекоз мы видели, что вес тела и размеры крыла часто (в среднем) компенсируют изменения друг друга, так что удлинение крыла может быть более или менее независимым от размеров. Поскольку у перепончатокрылых переднее и заднее крылья в полете действуют как единое целое, здесь вычисляется удлинение функционального крыла, т. е. отношение квадрата длины переднего крыла к суммарной площади обоих крыльев. Результаты расчета удлинения приблизительно у 200 представителей самых различных групп Hymenoptera, в том числе всех семейств Symphyta, показали, что у близких форм часто наблюдается сужение крыла с увеличением его размеров (рис. 7, 211—213). Это может быть связано с тем, что у близких форм более вероятно соблюдение пропорциональности при изменении размеров, в результате чего вес тела растет быстрее, чем площадь крыла, и вызывает поэтому рост удлинения. С другой стороны, сужение крыла при увеличении размеров часто сопровождается также уменьшением частоты взмаха. Например, данные Сотавальты (Sotavalta, 1947) доказывают параллельное изменение всех трех параметров у *Vespa* и увеличение частоты взмаха с уменьшением размеров у Ichneumonidae, а уменьшение при этом удлинения крыла Ichneumonidae обнаружилось в наших расчетах. Таким образом, сужение крыла у более крупных насекомых может быть связано как с сохранением пропорций при изменении размера, так и с уменьшением у них частоты взмаха.

Как уже отмечалось, рост удлинения с увеличением размера крыла наблюдается в пределах то более, то менее узких групп (видов, родов, реже семейств). Общей такой закономерности обнаружить не удастся, и если сравнить средние значения длины и удлинения крыла различных групп перепончатокрылых, в частности разных семейств Symphyta, то они оказываются в общем совершенно не связанными друг с другом.

Следовательно, форма, точнее удлинение, функционального крыла не обнаруживает ясных связей с другими особенностями строения насекомого и его полета, помимо тех, которые описываются уравнением (1), и само по себе не позволяет делать никаких определенных выводов о полете того или иного перепончатокрылого. Однако, помимо этого, существуют, по-видимому, некоторые дополнительные зависимости между пропорциями и размерами частей функционального крыла, а именно передних и задних крыльев перепончатокрылых насекомых. Для отыскания таких зависимос-

тей был использован упоминавшийся выше материал — около 200 пар крыльев, принадлежащих видам 46 семейств Нуменортега и представляющих большинство типов крыльев, известных для отряда. В частности, были использованы крылья таких редких или экзотических групп, как Xyelidae, Orussidae, Stephanidae, Pelecinidae, Trigonalidae, Embolemidae и др. Особое внимание было обращено на большие, сильно изменчивые группы (Tenthredinidae, Ichneumonidae, Braconidae, Sphecidea, Apidea) и на формы с сильной индивидуальной изменчивостью размеров (*Urocerus*, *Ephialtes*, *Atanycolus*, *Vespini*, *Bombinae*). Заранее были исключены из круга исследуемых форм мелкие перепончатокрылые с крыльями короче 2—3 мм, поскольку с аэродинамической точки зрения их полет может оказаться совершенно иным (Прингл, 1963). На этом материале было проверено около 20 различных эмпирических формул, по-разному описывающих зависимость между длиной переднего и заднего крыльев (соответственно l_1 и l_2) или их площадью (s_1 и s_2) и их удлинением (λ_1 и λ_2). Наиболее удачными оказались уравнения типа

$$\frac{\sqrt{\lambda_2}}{\lambda_1} \cdot \sqrt[12]{s_2} \approx 0,54 \text{ мм}^{1/6} \dots \quad (2)$$

и

$$\frac{\sqrt[3]{\lambda_2}}{\lambda_1} \cdot \sqrt[6]{l_2} \approx 0,48 \text{ мм}^{1/6} \dots \quad (3)$$

На одном и том же материале коэффициент вариации константы в обоих случаях был равен 9,4%, тогда как коэффициент вариации λ_1 , например, составляет 12%.

Уравнения (2) и (3) можно интерпретировать следующим образом. Прежде всего с увеличением крыла насекомого, часто сопровождающим общее увеличение размеров насекомого, переднее крыло становится относительно уже, а заднее шире. Функциональный смысл этой зависимости кажется ясным. Исследования Вейс-Фо и Дженсена (Weis-Fogh, Jensen, 1956) показали, что в связи со скручиванием крыла при взмахе не только у птиц, но и у насекомых сила тяги в полете создается почти исключительно вершинной третью крыла, а подъемная сила — всем крылом, но не одинаково разными его частями. У перепончатокрылых вершина функционального крыла образована одним передним крылом, тогда как значительная (у *Symphyla* обычно большая) часть основания приходится на заднее крыло. Поэтому логично предположить, что у этих насекомых главной функцией переднего крыла является создание силы тяги, а заднего — подъемной силы.

Сила тяги в установившемся полете уравнивается лобовым сопротивлением насекомого и при постоянной скорости пропорциональна квадрату его линейных размеров, а подъемная сила компенсирует вес насекомого и, следовательно, должна быть пропорциональной кубу линейных размеров. Поэтому при постоянстве пропорций вес тела и подъемная сила будут изменяться быстрее, чем лобовое сопротивление и сила тяги насекомого, быстрее должна изменяться и площадь заднего крыла по сравнению с передним. Именно это и достигается, по-видимому, расширением заднего крыла перепончатокрылых при увеличении их размеров. Правда, не вполне понятно, почему описанные компенсаторные изменения более точно скоррелированы с величиной именно заднего крыла.

Далее из уравнений (2) и (3) следует, что независимо от описанного процесса, компенсирующего различную скорость изменения тяги и подъемной силы, и накладываясь на него, может происходить синхронное сужение или расширение обоих крыльев. Это вполне согласуется с отмеченной выше независимостью удлинения функционального крыла от размеров насекомого. Можно понять также, почему удлинение заднего крыла меняется быстрее, чем переднего: во-первых, заднее крыло составляет лишь часть

поверхности, создающей подъемную силу, и притом меньшую ее часть, в то же время изменение его площади должно компенсировать относительно малую изменчивость ширины основания переднего крыла. Во-вторых, заднее крыло короче переднего и, следовательно, имеет меньшую линейную скорость. Поэтому оно создает меньший аэродинамический эффект на единицу площади, чем переднее, что также должно компенсироваться более быстрым изменением площади заднего крыла.

Таким образом, форма, пропорции и общая структура крыла перепончатокрылых вообще и Symphyta в частности связаны между собой определенными закономерностями. Однако эти закономерности, по крайней мере при нынешнем уровне знаний, не позволяют нам по морфологии крыла судить об особенностях полета этих насекомых, в частности о характере полета вымерших перепончатокрылых. Более полезными особенностями общего строения крыла оказываются с точки зрения анализа эволюции перепончатокрылых, позволяя в некоторых случаях определять направление изменения их размеров (вторичное увеличение размеров *Siricidae*, *Myrmicidae* и *Orussidae*).

Несравненно более важными для изучения филогенеза перепончатокрылых оказываются более тонкие детали строения крыла, а именно характер и особенности жилкования. Правда, мы почти никогда не можем дать функционального толкования различий в жилковании, но даже чисто морфологический анализ системы жилок крыла дает чрезвычайно много для восстановления эволюции группы, тем более что именно крылья чаще всего и лучше всего сохраняются в ископаемом состоянии.

Общий план жилкования, довольно сходный в переднем и заднем крыльях перепончатокрылых, внешне сильно отличается от жилкования других насекомых из-за резких изгибов, многочисленных слияний жилок и утраты морфологических различий между продольными и поперечными жилками. В результате этого номенклатура жилок Hymenoptera долгое время не соответствовала общепринятой в энтомологии, и лишь в 1936 г. Росс (Ross, 1936) и несколько позже, но независимо от него Мартынов (1937) предложили действительно рациональную номенклатуру, в настоящее время широко распространенную в гименоптерологической литературе, особенно зарубежной, и с незначительными изменениями принятую в настоящей работе.

Как уже упоминалось, передний край переднего крыла в основной и средней его частях образован костальной жилкой (C), вершина которой отделена переломом от птеростигмы. Позади C проходит слабая субкостальная жилка (SC) весьма изменчивого строения, едва ли не наиболее постоянной особенностью которой является треугольное расширение ее основания, сохраняющееся даже при редукции самой жилки, и наличие короткой гумеральной поперечной жилки (h) между SC и C немного дистальнее их оснований. SC является у перепончатокрылых единственной вогнутой жилкой (т. е. лежащей в углублении мембраны). Наиболее примитивна форма SC у *Archexyelinae* (рис. 43), где жилка, давая несколько передних ветвей (на отпечатках видны 1—2 ветви, но, возможно, что число их было большим), достигает вершины C перед самой птеростигмой. Следующий этап эволюции демонстрирует нам, видимо, *Pararchexyela* (рис. 2), где основание конечной ветви SC, изгибаясь, соединяется с лежащей позади радиальной жилкой (R), но тут же отходит от нее и впадает в вершину C, как у *Archexyelinae*. На месте соединения SC и R первично, вероятно, находилась поперечная жилка, вторично утраченная у *Archexyelinae*: слиянию параллельных жилок обычно предшествует укорочение соединяющей их жилки (чаще поперечной); ничем не соединенные жилки сливаются редко.

Дальнейшая эволюция субкостальной системы характеризуется расширением области слияния SC и R, так что от дистальной ветви SC остает-

ся лишь основание, часто выглядящее поперечной между SC и R, и вершина, замыкающая дистальное поле (так у перепончатокрылых условно обозначают область между C и R). Вершинный участок SC очень часто вообще исчезает. Он хорошо развит, часто даже расширен только у Масохеллины (рис. 1) и, по-видимому, у Tenthredinidea (рис. 7—8). При этом вершина SC в основании плотно примыкает к птеростигме, так что перелом переднего крыла в основании последней кажется проходящим внутри нее.

В результате описанных процессов появилась считающаяся типичной для Symphyta прямая SC с развилком на конце (рис. 206). При этом у большинства форм исчезли и дополнительные передние ветви, сохранившиеся только у некоторых Хуелиды (рис. 1, 78). У *Caenolyda* (Pamphiliidae), кроме того, передняя ветвь SC сильно удлинилась и вторично достигла вершины C. Однако и типичная двуветвистая SC удерживается далеко не у всех Symphyta и характерна лишь для части Хуелиды, для *Pseudoxyela* (Хуелотомиды?), Pamphiliidae, Хуелиды, Gigasiricidae, некоторых Siricidae и, может быть, Murgmicidae. Дальнейшая эволюция SC во многих случаях характеризуется слиянием с R и базальной ее части, так что от SC остается в виде поперечной только ее передняя ветвь (у многих Tenthredinidea, у Sepulcidae, Xiphidriidae, Anaxyelidae, некоторых Siricidae) или даже эта поперечная исчезает. Впрочем, последний результат — полное отсутствие свободной SC — может быть достигнут и путем прямой ее редукции, без слияния с R. Этот процесс имел место у некоторых Хуелиды (рис. 64) и, вероятно, также у Megalodontidae, Paaramphiliidae, Cephidae, Orussidae и у некоторых современных Siricidae.

Радиальная жилка проходит более или менее параллельно C и SC. Обычно не дистальнее середины крыла назад от нее отходит главная ее ветвь — радиальный сектор (RS), а сама жилка идет далее под названием R_1 . Последняя далеко за серединой крыла выходит на передний край, ограничивая снизу и снаружи утолщенную (иногда слабо) ячейку — птеростигму. Далее R_1 идет по краю крыла обычно до встречи с задней ветвью RS, оканчивающейся у вершины крыла или перед ней. Иногда R_1 оканчивается, не достигая RS (рис. 3), или отходит назад перед встречей с ней внутрь крыла (рис. 214).

RS первично отходит от R косо к вершине крыла и сближается с медиальной жилкой (M). У некоторых Хуелиды (рис. 60) еще сохраняется соединяющая их поперечная жилка $1r-m$, но в остальных случаях она исчезла в результате слияния RS и M, образовавших RS + M. Последняя нередко удлиняется за счет первого отрезка RS, становящегося очень коротким или вообще исчезающим, так что M иногда сливается вначале даже прямо с R. Укороченный первый отрезок RS характерен для целого ряда форм, но в особенности для Tenthredinidea, Pamphiliidae и Cephidae, причем у большинства Tenthredinidea он вообще не выражен, и M сливается с R иногда задолго до развилка RS и R_1 (рис. 211—215).

Во многих случаях происходит сдвигание основания RS к вершине крыла. Одновременно иногда изменяется направление этой жилки с апикального на вертикальное и даже несколько базальное (косо к основанию крыла). Такое изменение направления спорадически встречается в разных группах, но наиболее характерно оно для Siricidae и Megalodontidae (рис. 11, 218).

Дистальнее RS + M RS идет косо вперед до поперечной $1r-rs$, соединяющей ее с основанием птеростигмы или с R_1 перед этим основанием. $1r-rs$ является одной из самых стабильных поперечных крыла, лишь изредка не достигающей птеростигмы (у некоторых Cephidae) или полностью редуцированной (у Orussidae). Иногда исчезает отрезок RS между RS + M и $1r-rs$, тогда разделяемые им ячейки $1r$ и $2gm$ сливаются (рис. 4, 6, 7).

За поперечной 1r-m RS приблизительно параллельна переднему краю крыла. Здесь в нее, как правило, первой впадает 2r-rs, которая отходит обычно от середины или вершины птеростигмы, и лишь у некоторых *Cephidae*, у *Karatavitidae* и большинства *Orussidea* сдвинута ближе к основанию птеростигмы. У *Tenthredinidea* 2r-rs направлена значительно более косо к вершине крыла, чем у других *Symphyta*, и впадает в RS дистальнее 2r-m, тогда как в других надсемействах соотношение поперечных почти всегда обратное. Нередко (преимущественно среди тех же *Tenthredinidea*) 2r-rs отсутствует.

У большинства *Xyelidae* RS ветвится немного проксимальнее или дистальнее 2r-rs. Ветвей обычно две, у *Pleroneura* иногда больше (Ross, 1936). Между ветвями RS может находиться поперечная жилка (рис. 43). У *Pseudoxyela* (*Xyelotomidae*?, рис. 82) также развиты две ветви RS, но их развилок сдвинут почти к самой вершине крыла, и передняя ветвь направлена не косо к вершине, как у *Xyelidae*, а прямо к переднему краю крыла. Задняя ветвь RS перед вершиной, в месте впадения в нее 3r-m, может быть более или менее резко отогнута вперед (по-видимому, это более примитивное состояние).

Медиальная жилка, в основании на большом протяжении слитая с CuA (передней ветвью кубитальной жилки), в самом начале, кроме того, слита с R. От развилка M + CuA приблизительно около середины крыла M идет косо вперед до 1r-m или RS, после чего резко изогнута к дистальному краю крыла. Отсюда M почти прямая, слегка расходящаяся с RS. Спереди к ней подходят поперечные 2r-m и 3r-m, довольно часто не развиты, сзади — 1m-cu и 2m-cu, присутствующие почти постоянно (2m-cu отсутствует у *Mutomiciidae* и *Orussidea*, 1m-cu — у некоторых *Orussidea*). 1m-cu впадает в M проксимальнее 2r-m, иногда даже (у *Microxyssus*, *Paroxyssidae* — рис. 126 и у *Syntexis*, *Anaxyelidae* — рис. 20) в вершину RS + M. 2m-cu — между 2r-m и 3r-m, реже, у некоторых *Tenthredinidea* — перед 2r-m. Ветвей M у перепончатокрылых не известно¹.

CuA кажется отходящей вместе с M от R. Однако у некоторых *Xyelidae*, *Argidae*, *Pergidae*, *Pamphiliidae*, *Siricidae*, *Sepulcidae* и у *Parapamphilus* (рис. 10) помимо обычной поперечной cu-a, расположенной дистальнее развилка M и CuA, развита дополнительная проксимальная «поперечная», в ряде случаев она внизу изгибается базально и соединяется с задней кубитальной жилкой (CuP), слабой жилкой, часто вообще не развитой у *Symphyta*. По-видимому, эта «поперечная» и является действительным основанием CuA (Ross, 1936), тем более что аналогичная, но более проксимально расположенная жилка заднего крыла *Xyelidae* и *Gigasiricidae* (рис. 1, 91) является несомненным свободным основанием CuA.

Дистальнее развилка M и CuA последняя часто (не всегда) слегка отогнута назад и здесь соединена с cu-a, впадающей на другом конце непосредственно в переднюю анальную жилку (A₁). Далее, иногда после небольшого изгиба вперед, CuA принимает поперечную 1m-cu, резко изгибается назад, принимает изогнутую вперед вершину A₁, снова резко изгибается параллельно переднему краю крыла, а затем часто слегка изгибается назад в месте впадения в нее 2m-cu. CuA у перепончатокрылых также не ветвится.

CuP, как уже упоминалось, является слабой жилкой, не достигающей cu-a, часто она совершенно не выражена. CuP не бывает изогнута, ее основание независимо от других жилок и расположено ближе к A₁, чем к

¹ Ветви M, изображаемые Шаровым (19576) у *Cretavus* (*Cretavidae*, по нашему мнению, *Aprocrita incertae sedis*), по-видимому так же, как передняя из двух дополнительных ветвей RS (его RSa), являются просто обычными складками мембраны.

R + M. CuP и A₁ тесно сближены, между ними проходит тонкий анальный шов, ограничивающий анальную область спереди и обеспечивающий ей некоторую подвижность относительно остальной части крыла. Анальный шов прерывает cu-a и A₁ перед впадением ее в CuA и выходит на задний край крыла приблизительно на уровне птеростигмы. A₁ также почти прямая, но очень сильная, всегда хорошо развитая жилка, сильно изогнутая вперед лишь в самом основании и вершине (перед CuA) и со слабым изгибом назад дистальнее cu-a. Перед cu-a от A₁ отходит назад (чаще косо) поперечная a₁-a₂.

A₂ и A₃ обе неполные, образуют характерную для Symphyta изогнутую жилку, замыкающую сзади анальную ячейку. Согласно Россу (Ross, 1936) и Бенсону (Benson, 1951), A₂ не развита на коротком отрезке от основания до поперечной a₂-a₃. A₃, наоборот, обычно не развита дистальнее, от a₂-a₃ до места своего слияния с A₂, причем здесь в ряде случаев (у некоторых Xyelidae и Siricidae) развиты ее рудименты в начале, а иногда и в конце этого участка (рис. 386, 246).

В результате этих редукций и небольших изменений направления жилок, сглаживающих углы в точках их соединения, A₂ и A₃ объединяются в единую жилку, в основании изогнутую внутрь анальной ячейки и впадающую в A₁ вблизи вершины последней. В выемке анальной ячейки, образованной описанным выше изгибом, расположено шероховатое поле, которое при сложенных крыльях фиксируется на ценхрах заднеспинки.

Таково типичное строение анальной системы Symphyta. В ряде случаев происходит ее упрощение. Так, у Cephidae и Karatavidae (рис. 113) в связи с редукцией ценхров и шероховатого поля A₂ + A₃ выпрямляется и выемка исчезает. У Megalodontidae (рис. 11) выемка также исчезла, но шероховатое поле сохранилось, переместившись внутрь ячейки (частичное захождение поля вперед за A₂ наблюдается уже у некоторых Xyelidae). У многих Tenthredinidea a₁-a_{2,3} сдвигается базально и постепенно укорачивается, так что A₁ и A_{2,3} посередине сливаются, а анальные ячейки остаются далеко удаленными друг от друга. У Orussidea и некоторых Tenthredinidea A_{2,3} в той или иной степени редуцирована, так что одна или обе ячейки оказываются открытыми (рис. 6, 16).

Позади анальных жилок в основании крыла проходит короткий югальный шов, по которому происходит подгибание расположенной позади него югальной части крыла при его складывании. Внутри югальной области проходит упругий аксиллярный корд — утолщение мембраны, похожее на жилку, но в отличие от нее не склеротизованное полностью, а укрепленное спиральной хитиновой нитью и потому упругое, не жесткое. Возможно, корд является десклеротизованным рудиментом основания анального веера. Выходя на задний край югальной лопасти, аксиллярный корд идет по нему до заднего края скутеллума. Иногда участок корда внутри югальной лопасти остается склеротизованным (у Xyelidae, Pamphiliidae, Xiphydriidae, некоторых Tenthredinidae), изредка (у некоторых Tenthredinidae) вблизи края крыла он дает короткий отросток вперед, кажущийся рудиментом югальной жилки (J). Последняя развита у многих Oligoneoptera (рис. 217), но расположена у них обычно непосредственно позади югального шва. Поэтому описанная выше рудиментарная жилка Symphyta больше похожа не на югальную (J), а на остаток обычной для многих Oligoneoptera передней ветви аксиллярного корда, окаймляющей дистальную часть края югальной лопасти. Здесь эта часть корда должна была в таком случае лишь слегка сдвинуться вперед.

Дистальнее югальной области задний край крыла утолщен и загнут вниз и вперед, в полете за него цепляются крючки переднего края заднего крыла, скрепляющие оба крыла в одно целое. Утолщение заднего края простирается до выхода сюда анального шва, далее край крыла нормальный, тонкий.

Как уже упоминалось выше, жилки переднего крыла пересекаются системой складок — истончениями мембраны, которые проходят через более или менее десклеротизованные участки жилок (рис. 7, 206 и др.). Одна из этих складок начинается с разрыва костальной жилки перед основанием птеростигмы, пересекает R под этим разрывом и раздваивается у заднего внешнего угла ячейки 1r. Передняя ветвь, часто также раздвоенная, идет между RS и M к вершине крыла, задняя проходит через десклеротизованный участок соединения RS + M и 1m-си в ячейку 2mси. Отсюда отходят часто уже три ветви — одна внутрь ячейки 1m-си, вторая через 2m-си к наружному краю крыла, а третья через внутренний угол ячейки 2mси к вершине прямого заднего края крыла. Перед CuA от этой третьей складки часто отходит еще одна наружная ветвь, также пересекающая 2m-си. Кроме того, перед A₁ от основания крыла до вершины его заднего края идет анальная складка, пересекающая си-а и вершину A₁, а позади основания A_{2,3} — короткая косая югальная складка.

Заднее крыло Symphyta по переднему краю вооружено системой крючков, соединяющих его в полете с задним краем переднего крыла. Полный набор крючков, развитый только у Xyelidae и Pamphiliidae (рис. 206), состоит из двух плотных групп крючков в основании крыла и за его серединой. В этом месте R₁ соединяется с C и вновь несколько отходит от нее, отделяя небольшую ячейку, аналогичную птеростигме, но не утолщенную. Между этими двумя группами зацепок, базальной и дистальной, располагается длинный ряд расставленных медиальных зацепок. У остальных Symphyta имеются только дистальная группа (Megalodontidae, большинство Tenthredinidea и некоторые Siricidae), базальные и дистальные (Xiphodriidae и некоторые Siricidae) или медиальные и дистальные (Cephiidae, Orussidae, *Syntexis* и некоторые Tenthredinidea и Siricidae).

Костальная жилка проходит по краю крыла; соединившись с R₁, она обычно доходит до RS, реже немного не достигает ее (рис. 3, 8) или соединяется с RS, отступя от края крыла (рис. 214). Внешний и задний края заднего крыла, так же как и переднего, не окаймлены жилками, лишь у некоторых Tenthredinidae (рис. 207) создается впечатление C, обходящей на небольшом расстоянии от края все крыло от RS до A₂. Однако в действительности окаймляющая жилка составлена сдвинувшимися дистально поперечными r-m, m-си и a₁-a₂.

SC развита, видимо, только у Xyelidae, Pamphiliidae, Karatavitidae и некоторых Cimbicidae и Anaxyelidae, где она помимо базальной поперечной h несет обычно две ветви, впадающие одна в C отступя от вершины костального поля, другая в R немного проксимальнее первой (рис. 206) или же, как в переднем крыле Archexyelinae, в самую вершину костального поля (рис. 69). В ряде случаев вторая ветвь SC не развита (рис. 35).

R более или менее прямая, ветвится немного проксимальнее птеростигмальной ячейки. Строение R₁ описано выше. RS не ветвистая, вначале идет косо назад и к вершине крыла (редко прямо назад), обычно до места впадения в нее 1r-m. Между 1r-m и 3r-m RS чаще всего параллельна переднему краю крыла. В ряде случаев (Xyelidae, многие Siricidae) 1r-m впадает в RS у самого его основания или даже прямо в R, проксимальнее RS. При этом изгиб RS не связан с поперечной и часто оказывается довольно плавным. У Anaxyelidae 1r-m отсутствует. У двух представителей Tenthredinidea (*Pseudoxyela*, Xyelotomidae? и *Adelmos*, Tenthredinidae) развита поперечная r-rs, отходящая от птеростигмальной ячейки (рис. 82).

2r-m развита только у некоторых Xyelidae и некоторых Gigasiricidae. Более постоянна 3r-m, но и она нередко отсутствует (особенно в семействе Tenthredinidae). При редукции жилкования 3r-m может сильно сдвигаться базально, на место 1r-m — у некоторых Anaxyelidae, особенно у *Syntexis* (рис. 20).

Дистальнее 3r-m RS направляется к краю крыла, часто изгибается (иногда резко) вперед и заканчивается перед его вершиной, редко прямая, упирающаяся в вершину крыла (рис. 3, 8). Во многих случаях RS не достигает R₁ и оканчивается слепо перед краем крыла (рис. 16).

М заднего крыла в отличие от переднего ни в основании, ни дистальнее не слита с RS. Однако общий ствол ее с CuA хорошо выражен, длинный, и, так же как и в переднем крыле, дистальнее M + CuA свободная M направлена косо вперед. Принимая 1r-m, M резко изгибается наружу и, слегка расходясь с передним краем крыла, идет к его наружному краю позади вершины. Между 1r-m и 2r-m M иногда не выражена (рис. 69, 77). Поперечная m-cu одна, расположена обычно проксимальнее 3r-m, иногда не развита, одновременно, как правило, не развита и 3r-m, за исключением Pergidae, Zenarge, Syntexis (рис. 6, 20).

Свободное основание CuA, соединяющееся с M недалеко от начала последней, развито у большинства Xyelidae и у *Gigasirex*. Дистальнее M + CuA CuA почти прямая, направлена к заднему краю крыла. В CuA впадают обычно две поперечные — дистальная m-cu и проксимальная cu-a.

CuP не развита, однако анальный шов, первично проходящий непосредственно позади нее, хорошо выражен. Анальные жилки почти не изогнуты, A₁ проходит непосредственно позади анального шва, A₂ спереди примыкает к югальной, A₃ не развита. Поперечная a₁-a₂ одна, A₁ и A₂ дистальнее ее иногда не развиты, в некоторых случаях (некоторые Pergidae, Siricidae, Orussidae) могут отсутствовать сама a₁-a₂ и даже A₂ (рис. 6, 16, 18).

Югальная лопасть обычно широкая, реже (у Cerphidae) маленькая, у *Cladomacra* (Pergidae) вообще не развита. Югальная жилка (J) прямая, ее основание примыкает к основаниям A₁ и A₂ или же соединено с ними аксиллярным кордом, иногда более или менее склеротизованным. Позади J корд продолжается к заднему краю крыла и вдоль него, как и в переднем крыле, к заднему краю скутеллума. Во многих случаях место отхождения корда от J сдвигается дистально. Возможно, впрочем, что этот сдвиг кажущийся и вызван тем, что участок корда между A₂ и J устанавливается на одной линии с J и склеротизируется, становясь похожим на участок J проксимальнее основания задней части корда.

Дистальная часть J у некоторых особей *Urocetus* (рис. 18) несет рудименты дополнительных ветвей, видимо, соответствующих тем, которые Мартынов (1925) наблюдал у *Issus* (Homoptera). У некоторых Cimbicidae и, видимо, только у них развита поперечная между J и A₂ (рис. 7).

Весьма важно разобраться в природе этих жилок и сравнить строение анальной и югальной систем разных групп Pterygota. Дело в том, что представляющиеся наиболее примитивными анальные системы задних крыльев многих Palaeoptera (рис. 218) и Polyneoptera (рис. 219) весьма сходны с таковыми передних крыльев этих же и многих других насекомых (ср. рис. 217) и образуют такой же правильный веер дугообразно соединенных в основании анальных жилок. Дифференциация этого веера, в результате которой можно противопоставить задние анальные жилки передним, назвав их югальными, происходит явно вторично, так что никакого первичного югума здесь нет.

У Paraneoptera (рис. 220) и Oligoneoptera (рис. 221) югальные жилки противопоставляются анальным прежде всего из-за того, что между ними проходит югальная складка, по которой югальная область крыла подгибается при его складывании. Само же строение югальных жилок отнюдь не говорит об их независимом происхождении от анальных. У Polyneoptera крыло тоже складывается, но при этом подгибается, часто складываясь веерообразно, вся анальная область. Лишь одна, редко две передние анальные жилки могут останавливаться впереди складки (рис. 219). У некоторых

тараканов и термитов расположенная перед складкой анальная жилка хорошо развита, многоветвистая (Мартынов, 19376), однако у других Polyneoptera она или редуцируется, как это хорошо заметно при сравнении различных представителей Blattodea и Isoptera, или постепенно сдвигается за складку, к остальным анальным жилкам, например у веснянок (рис. 222).

Таким образом, вся или почти вся анальная область заднего крыла Polyneoptera по ее положению в сложенном крыле соответствует югальной области Paraneoptera и Oligoneoptera, а также, вероятно, и тех немногих Palaeoptera, которые, подобно им, приобрели способность складывать крылья, подгибая лишь небольшой участок крыла позади большей части анальных жилок. Собственно говоря, именно так и считал А. В. Мартынов (1925, 19376). Однако большое сходство строения жилок этих областей заставило еще Снодграсса (Snodgrass, 1929) не согласиться с Мартиновым и считать и те и другие анальными жилками.

По-видимому, югальные жилки заднего крыла возникают только вторично в результате дифференциации анальной системы. При этом у Paraneoptera, Oligoneoptera и, видимо, у некоторых Palaeoptera обособление югума связано с образованием подгибающейся части крыла, отделяющей в разных случаях одну (рис. 229) или две (рис. 220—221) задних анальных жилки, нередко впрочем редуцирующихся (рис. 223). В результате перед югальной складкой у Paraneoptera, Hymenoptera и Coleoptera остаются два главных ствола анальных жилок, позади нее нередко тоже два. У других Oligoneoptera, наоборот, впереди югальной складки остаются три анальных, позади — одна. Таким образом, общее число главных анальных стволов первично, по-видимому, одинаково у всех Paraneoptera и Oligoneoptera и равно четырем. То же характерно и для передних крыльев этих насекомых, с тем отличием, что здесь югальная складка проходит всегда позади третьей анальной жилки.

У Polyneoptera первично гомономный анальный веер также иногда дифференцируется на переднюю («анальную») и заднюю («югальную») группы жилок, однако эта дифференциация не связана со складыванием крыла. Последнее произошло раньше, чем обособление «югума», и к тому же в иных условиях, чем у Oligoneoptera и Paraneoptera. Polyneoptera, по-видимому, с самого начала были крупными тяжелыми насекомыми, летавшими с малой частотой взмаха и потому обладавшими широкими крыльями. В то же время они были тесно связаны со скважинами подстилки и другими сходными местообитаниями и в связи с этим складывали крылья плоско на спине, так, чтобы они меньше всего торчали в стороны. Этим сильно ограничивается максимально допустимая ширина сложенного крыла и, следовательно, обеспечивается преимущество тем формам, которые способны подгибать всю или почти всю анальную область. Конечно, тот же результат мог быть достигнут и простой редукцией анальной области и сужением крыла, однако для плохо летающих и в большинстве тяжелых Polyneoptera это, вероятно, было бы равносильно утрате полета (см. выше о соотношении между весом насекомого и размерами крыльев).

Для остальных насекомых, способных складывать крылья, обычно весьма характерна их крышевидная форма в состоянии покоя, доступная им из-за более открытого образа жизни, не столь строго ограничивающего ширину сложенных крыльев. Поэтому здесь оказывается возможным подгибание небольшого участка крыла, включающего лишь одну-две жилки. Даже в тех случаях, когда у Paraneoptera и Oligoneoptera в результате расширения крыла или изменения способа его складывания складки появляются и в преюгальной области (например, у некоторых цикадок, жуков и многих ручейников и бабочек), анальная дуга не пересекается образующимися складками и не переворачивается на 180° при складывании крыла, как это характерно для Polyneoptera.

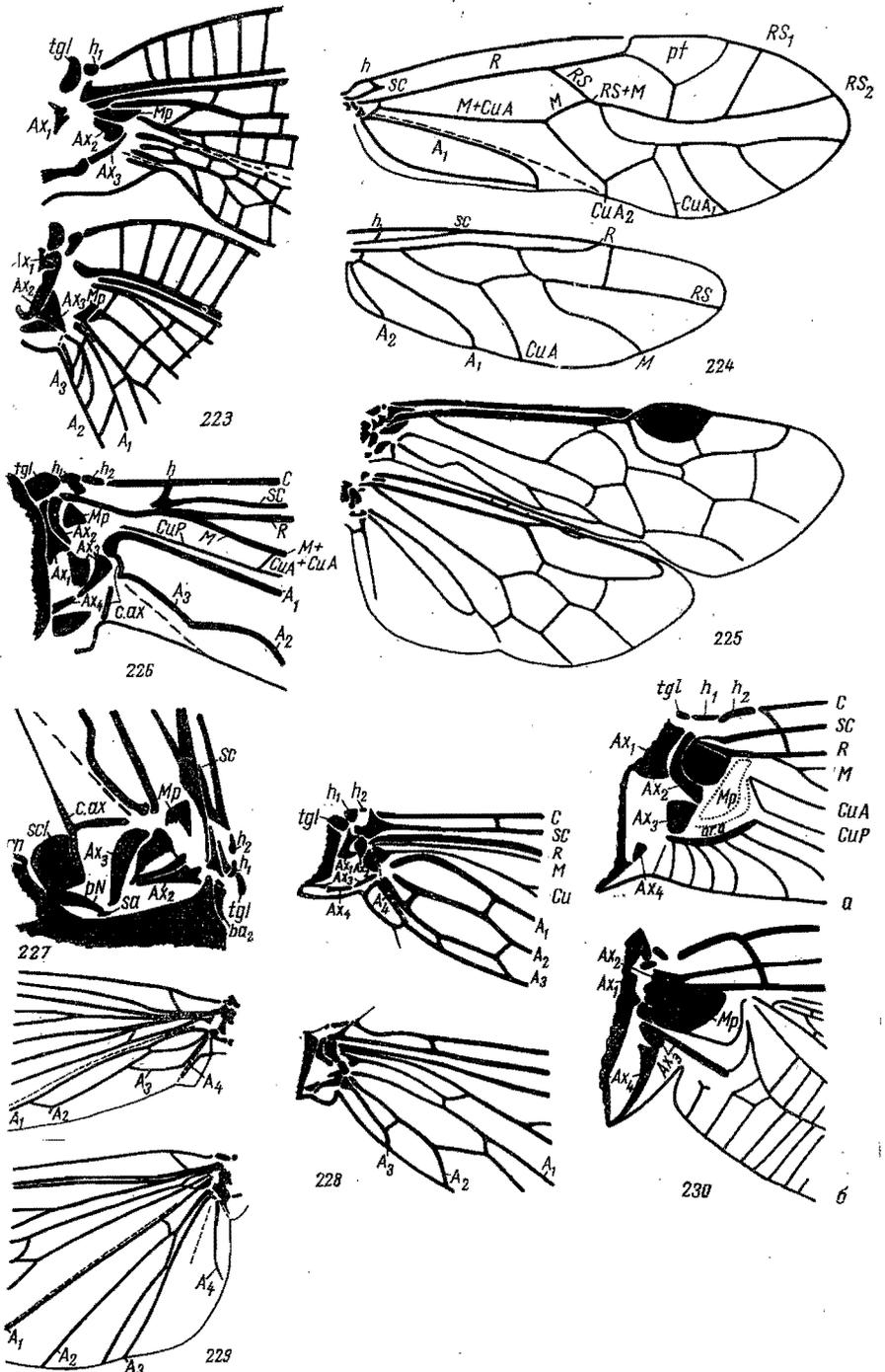


Рис. 223—230. Крылья насекомых.

223. Основания крыльев *Ascalaphus* Fabr. (Neuroptera). 224. Крылья *Graphopsocus* Kolbe (Psocoptera). 225. Крылья *Blasticotoma* Klug (Blasticotomidae). 226. Основание переднего крыла *Macroxyla* Кбу. (Xyelidae). По Россу, 1936. 227. Основание переднего крыла *Eoxiphidria* Sem. et Guss. (Xiphidriidae) снизу. 228. Основания крыльев *Panorpa* L. (Mecoptera). 229. Основания крыльев *Phryganea* L. (Trichoptera). 230. Основания крыльев Ephemeroptera; а — *Siphonurus* Eat., б — *Ephemera* L.

Что касается переднего крыла и преанальной области заднего, то они мало дают для анализа происхождения перепончатокрылых. Несмотря на своеобразие жилкования крыльев Нумептерга, крылья многих Ноптерга, особенно некоторых Psocoptera (рис. 224), обнаруживают необычайное конвергентное сходство с ними. Это сходство представляется гораздо более глубоким, чем у Protohumeoptera, которых Тильярд (Tillyard, 1927) считал предками перепончатокрылых. В действительности же, как показали Мартынов (1930) и Карпентер (Carpenter, 1930), Protohumeoptera являются сильно специализированной группой Palaeoptera, далекой от Нумептерга.

Крыловое сочленение

Аппарат сочленения переднего и заднего крыльев с грудью весьма сходен (рис. 197, 216). Передний край между основанием С и скутумом занят обычно крупной крыловой чешуйкой (тегулой) и более или менее скрытыми под ней двумя плечевыми или гумеральными пластинками, h_1 и h_2 . Первая гумеральная пластинка обычно расширена сильно назад, до основания SC и R + M и до второй аксиллярной пластинки, иногда даже слита с последней, вторая — маленькая, палочковидная.

Позади тегулы и плечевых пластинок проксимально лежит первая аксиллярная пластинка (Ax_1). Ее называют также передним крыловым отростком нотума, поскольку она представляет собой не вполне отчлененный изогнутой щелью двуглавый выступ тергита, к которому подходит слабая мышца с плеврального ребра. С Ax_1 сочленена Ax_2 , к которой дистально примыкают основание R + M и медиальная пластинка (Mp), спереди — h_1 , сзади Ax_3 . Ось сочленения двух первых аксиллярных пластинок, приблизительно параллельная оси тела и перпендикулярная оси крыла, является, видимо, той осью, вокруг которой и происходит колебание крыла относительно тергита груди. Опускание крыла вызывается сокращением интерфрагмальных мышц, которые изгибают тергит и поднимают вместе с его серединой основание крыла. К ним присоединяются также плевро- и педо-базальярные и субальярные мышцы, непосредственно опускающие крыло (см. ниже). Антагонистами мышц, опускающих крыло, являются ното-преэпистернальные, ното-педальные и скуто-латерофрагмальные мышцы, которые распрямляют тергит и, опуская его боковые части с сочлененными с ними аксиллярными пластинками, поднимают крыло.

Ax_3 образована неправильно дугообразным или треугольным склеритом, передний конец которого сочленен с Ax_1 или Ax_2 , дистальный — с близко сходящимися основаниями A_1 и A_2 , задний — с боковым отростком скутеллума (задний крыловой отросток), дистальная часть которого иногда обособляется в виде Ax_4 . Ax_3 , к которой подходят сильные мышцы от плеврального ребра, является важнейшим элементом механизма складывания крыла и вообще движений его в своей плоскости: вращаясь вокруг оси, образованной базальными ее сочленениями (с Ax_1 или Ax_2) и с отростком скутеллума), пластинка может подниматься, увлекая за собой вверх и к телу основания анальных жилок. Это автоматически приводит к вращению всего крыла назад вокруг передней головки Ax_1 и к подгибанию югальной области. При этом складки между плечевыми пластинками распрямляются, медиальная пластинка (Mp) слегка сгибается, приближаясь нижней своей стороной к Ax_2 , и одновременно сдвигается к основанию анальных жилок и к Ax_3 . Поворот крыла назад приводит также к тому, что участок гибкой мембраны, расположенной у заднего края крыла между югальной лопастью и скутумом, собирается в складки.

При расправлении крыла Ax_3 опускается, переворачиваясь дистальным концом наружу, и занимает горизонтальное положение, а при дальнейшем движении крыла вперед распрямляется и собранный в складки участок мембраны в самом основании заднего края крыла.

Складывание крыла обеспечивается в основном сокращением плевроаксиллярных мышц, переворачивающих Ax_3 . Расправляется крыло преимущественно под действием базальярных мышц, тянущих передний край крыла вниз и вперед (Shodgrass, 1929; Родендорф, 1949).

Помимо аксиллярных пластинок на дорзальной стороне основания крыла расположена упоминавшаяся выше медиальная пластинка, вклинивающаяся между основаниями $R + M$ и CuP (точнее, общим основанием Cu). Если последнее не развито, Mr сзади примыкает к основанию A_1 . Mr у *Symphyla* простая, не подразделенная на две части, как у ряда других насекомых, но у большинства форм, кроме *Xyelidae* и *Tenthredinidea*, на заднем крае с выемкой перед вершиной заднего края (рис. 206, 216) или, у *Orissidae*, с направленным назад вершинным отростком (рис. 16). У *Tenthredinidea* (рис. 197, 225) и *Xyelidae* (рис. 226) Mr цельная. Описанная выемка не соответствует границе между частями двойной Mr , наблюдавшейся у некоторых других насекомых, — как известно, по этой границе продолжается внутрь основания крыла складка, по которой лежащее позади нее пространство (включая заднюю часть Mr) подгибается при складывании крыла. У *Symphyla* эта складка проходит между Mr и Ax_2 , которые иногда соединены гибким хитиновым мостиком. Таким образом, Mr *Symphyla* соответствует, видимо, лишь передней медиальной пластинке других насекомых, а задняя Mr здесь срослась с Ax_2 . Возможен и обратный вариант: поскольку задняя Mr развита далеко не у всех насекомых, она может появляться у них вторично, в результате обособления задней части Ax_2 .

Плевральная область груди также принимает большое участие в образовании сочленения крыла. Центральную роль здесь играет плевральный столбик — выступающая вверх часть плеврального ребра, на которую опирается нижняя часть Ax_2 и которая является основной опорой крыла в полете. Впереди плеврального столбика лежит узкая вторая базальяре, на вершину которой, иногда отчлененную, опирается нижней своей стороной h_1 . Впереди и ниже второй базальяре располагается более крупная первая, к которой у большинства *Symphyla* подходит общее сухожилие базальярных мышц (у *Megalodontidea* эти мышцы прикрепляются к первой базальяре).

Позади столбика на нижнюю сторону основания крыла выходят части Ax_2 и Ax_3 . Ниже их у *Xyelidae*, *Megalodontidea* и *Cephidae* в мембране лежит небольшая субальяре (субальярная пластинка), к которой прикреплено сухожилие субальярных мышц (рис. 198). У остальных *Symphyla* субальяре не развита и сухожилие оканчивается прямо в мембране на ее месте; согласно Дхиллону (Dhillon, 1966), у *Athalia* оно фиксировано непосредственно на Ax_3 . У *Eoxiphidria* (*Xiphidriidae*) к месту прикрепления субальярного сухожилия подходит тонкий отросток боковой части постнотума (рис. 227), что подтверждает мнение Мадзуды (Matsuda, 1960) о тергальной природе субальяре.

Описанное выше строение крылового сочленения перепончатокрылых весьма сходно с тем, что наблюдается у более примитивных представителей других крупных групп *Pterygota* (рис. 219, 220, 223, 228—229). По-видимому, строение этого органа не может быть сейчас использовано ни для выяснения родственных отношений перепончатокрылых с другими *Oligoneoptera*, ни для решения проблемы происхождения этих последних. Правда, данные Беккера (1966) свидетельствуют о том, что по крайней мере *Palaeoptera* резко отличаются по этому признаку от остальных *Pterygota* в связи с тем, что у них отсутствует способность складывать крылья над

брюшком нижней их стороной вниз, а не наружу. Своеобразное строение сочленовного аппарата стрекоз хорошо известно (Прингл, 1960). По мнению Беккера, морфология основания крыла второго современного отряда Palaeoptera, поденок, внешне сходна с морфологией аксиллярного аппарата Neoptera (рис. 230), однако принципы их работы совершенно разные. В частности, у поденок в связи со слабым соединением тергита груди с аксиллярным аппаратом последний не служит для передачи движений тергита на крыло, движимое одними только прямыми крыловыми мышцами. Поэтому интерфрагмальные и дорзовентральные мышцы поденок никакого влияния на крыло оказывать не могут и не являются, следовательно, непрямыми крыловыми мышцами.

С этой точкой зрения едва ли можно согласиться. Простой опыт доказывает наличие достаточно прочного соединения тергита с крылом: если к тергиту и стерниту среднегруди свежееубитой поденки приклеить тупыми концами две булавки и слегка подвигать ими, сдавливая и растягивая грудь насекомого, крылья начинают совершать такие же летательные движения, как и у других насекомых.

По-видимому, строение и механика основания крыла Neoptera и более примитивных представителей Palaeoptera действительно очень близки, несмотря на неспособность последних складывать крылья. Согласно Нокс (Кнох, 1935), в заднегруди поденки *Heptagenia* развита даже плевроаксиллярная мышца, функцией которой, как мы видели, является складывание крыла. В сущности это вполне понятно, если учесть, что один из вымерших отрядов Palaeoptera, Diaphanopteroidea, вторично приобрел способность складывать крылья (Залесский, 1949; Родендорф, 1962). Если бы строение сочленовной области крыла Palaeoptera было бы совершенно иным, складывание крыльев для них было бы невозможным.

Существенно здесь и то, что утрата многими Neoptera (Lepidoptera — Rhopalocera и Geometridae, Hymenoptera — Cephidae и некоторые Apsigita, Diptera — Tipulidae etc.) способности складывать крылья крышевидно или плоско на спине обычно не приводит к упрощению аксиллярного аппарата. Поскольку Palaeoptera, видимо, вторично утратили способность складывать крылья (Родендорф, 1968), это объясняет сохранение ими нормального крылового сочленения и даже мышцы, складывающей крыло.

БРЮШКО

Брюшко Symphyta (рис. 231) состоит из 10 видимых сегментов. Андо и Окада (Ando, Okada, 1958) показали, что последний сегмент *Aglaostigma* (Tenthredinidae) является в действительности 11-м, а 10-й слился с 9-м. Однако пока мы для удобства условно сохраним за последним сегментом 10-й номер, тем более что слияние двух предыдущих ему сегментов пока еще не подтверждено на других объектах. Тем не менее сам по себе этот факт остается очень важным.

Тергиты брюшка шире стернитов, их боковые части, несущие на первых восьми тергитах стигмы, подогнуты вниз, причем область перегиба иногда превращается в резкое ребро. У многих Xyelidae шов, отделяющий стигмоносные части тергитов (латеротергиты), проходит медиальнее края брюшка, так что по бокам последнего идет широкая закраина, образованная сложенными вдвое латеротергитами.

Первый тергит часто расщеплен вдоль, у Pamphiliidae расщеплен и второй тергит (рис. 13), а у *Anaxyela gracilis* Mart. все тергиты состоят из парных пластинок (рис. 99). Сильно ослаблена вдоль средней линии склеротизация тергитов у многих Xyelidae. Тенденция к слабой склеротизации средней линии тергитов брюшка заставляет вспомнить о том, что в эмбрио-

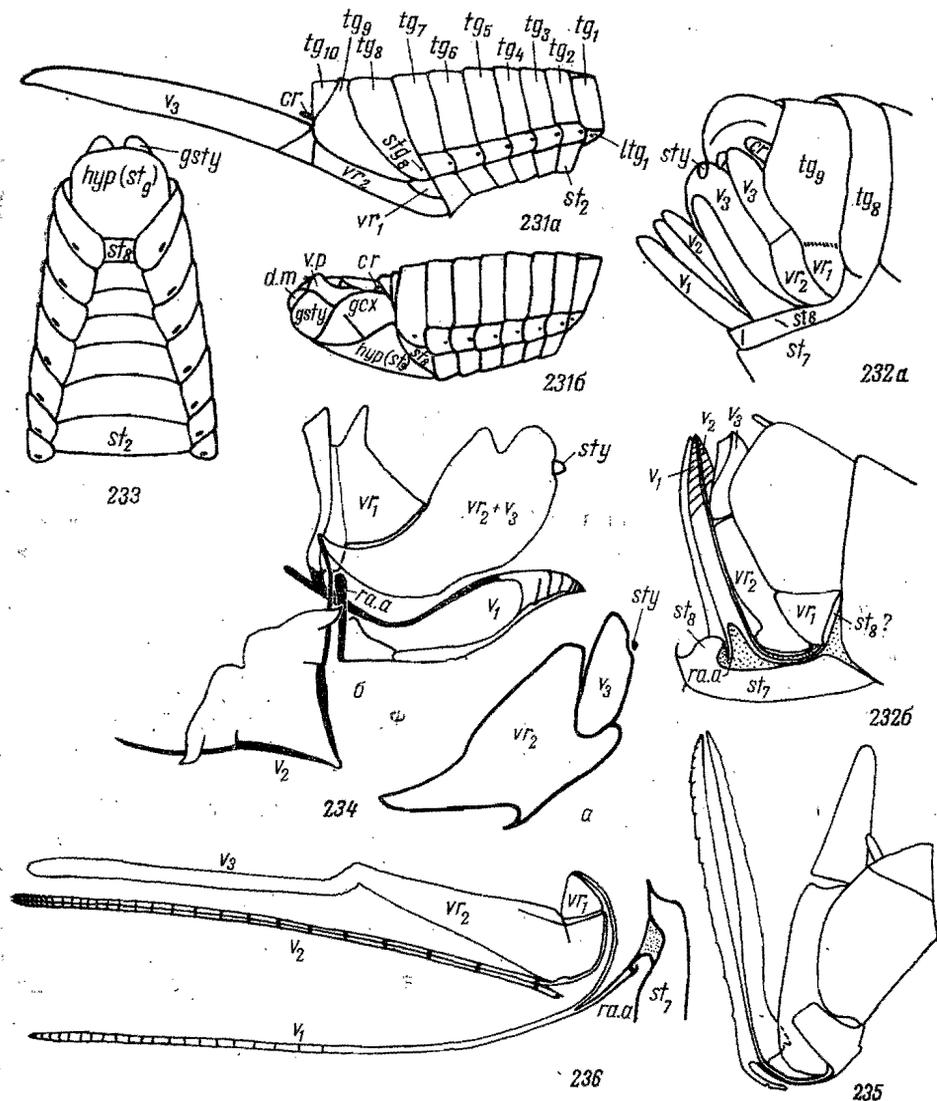


Рис. 231—236. Брюшко и яйцеклад Symphyta

231. Брюшко *Xyela* Dalm. (Xyelidae) сбоку; а — ♀, б — ♂. 232. Яйцеклад *Priophorus* Dahlb. (Tenthredinidae): а — куколка, б — имаго. 233. Брюшко ♂ *Perga* Leach (Pergidae) снизу. По Тейту, 1962. 234. Третья створка яйцеклада *Cephalcia* Panz. (а) и яйцеклад *Pamphilius* Latr. (б) (Pamphiliidae). По Эзеру, 1961. 235. Яйцеклад *Cerphus* Latr. (Cephiidae). По Эзеру, 1961. 236. Яйцеклад *Urocerus* Geoffr. (Siricidae)

генезе именно эта линия дольше всего остается незаросшей и что тергиты действительно срастаются из двух половинок. Возможно, что здесь мы снова имеем дело с частичным гипомерфозом.

Первый стернит брюшка Symphyta не развит, равно как и девятый стернит у самок. Восьмой стернит самки, как показывает сравнение взрослого насекомого с куколкой (рис. 232), рудиментарный, тесно связанный с базальными частями яйцеклада, а часто, вероятно, вполне редуцированный. Восьмой стернит самца чаще нормальный или слегка выемчатый по середине (рис. 233); но у Xyelidae, Pamphiliidae, Megalodontidae, Cimbicidae, Tenthredinidae и Diprionidae эта выемка очень глубокая, так что средняя

часть восьмого стернита едва выступает из-под предыдущего или вообще не видна (рис. 231). Девятый стернит самца сильно увеличен и прикрывает снизу наружные гениталии, у самки он редуцирован. Последний стернит состоит из двух боковых пластинок, расположенных над гениталиями, возможно, что в действительности это не стернит, а парапроткты.

На стыке последнего тергита и стернита, у углов лежащего между ними анального отверстия, расположены короткие одночлениковые придатки, вполне соответствующие по положению членистым придаткам личинок *Ramphiliidae*. Мидлтон (Middleton, 1921) показал, что эти придатки образуются на последней паре брюшных ног личинки. Возможно, им соответствуют сенсорные бугорки на задней поверхности последней пары ног личинок *Macrochelini* (Smith, 1967). Учитывая данные Андо и Окада (см. выше), мы можем считать, что эти придатки скорее всего гомологичны 11-й паре ног, т. е. являются церками (Шаров, 1966).

Мускулатура брюшка *Symphyla* подробно описана Дхиллоном (Dhillon, 1966).

ЯЙЦЕКЛАД

Строение яйцеклада перепончатокрылых довольно примитивно (рис. 232, 234—236) и за некоторыми исключениями близко к исходному для *Pterygota* состоянию этого органа.

Яйцеклад образован тремя парами створок, из которых первые две, соответствующие гонопофизам восьмого и девятого сегментов и обозначаемые как V_1 и V_2 , образуют собственно яйцеклад и при яйцекладке непосредственно проникают в субстрат. Третьи створки (V_3), являющиеся выростами второго вальвифера, в работе яйцеклада непосредственного участия не принимают. Их функция состоит в защите более нежных первых пар створок, в связи с чем третью пару створок обычно называют ножнами яйцеклада.

Створки первой пары, не сросшиеся друг с другом, своим основанием подходят к первому вальвиферу — небольшому треугольному (у *Ramphiliidae*, *Megalodontidae*, *Cerphidae* и *Xiphodriidae* — четырехугольному) склериту, природа которого не вполне ясна. Маркс и Лоусон (Marks, Lawson, 1962) изображают его как непосредственное продолжение латеротергита восьмого сегмента *Blattodea*, *Isoptera* и *Mantodea*, однако в действительности эти структуры хотя и соседствуют друг с другом топографически, но не сливаются ни у одной из изученных ими форм. У *Odonata* (рис. 237) V_{11} также примыкает к тергитам восьмого и девятого сегментов, но не является, видимо, латеротергитом ни одного из них: девятый латеротергит у них хорошо развит, а восьмой маркируется дыхальцем, с которым V_{11} не обнаруживает никакой связи.

В яйцекладе *Rhaneoptera* (рис. 238) и *Hymenoptera* первый вальвифер топографически и онтогенетически более тесно связан с девятым тергитом и со вторым вальвифером, а не с восьмым тергитом, который к тому же сохраняет нормально развитыми свои латеротергиты. Например, у куколки *Priophorus* (*Tenthredinidae*; рис. 232) граница первого вальвифера с восьмым тергитом и стернитом очень четкая, а с девятым тергитом и вторым вальвифером не выражена. Наличие девятого латеротергита у стрекоз, план строения яйцеклада которых очень сходен с *Hymenoptera* и *Hymenoptera*, препятствует гомологизации V_{11} с этим склеритом. Поэтому первый вальвифер следует рассматривать скорее как обособившуюся часть второго вальвифера. По крайней мере у *Symphyla* к переднему краю V_{11} , от которого отходят гонопофизы восьмого сегмента (первая пара створок), в процессе метаморфоза прирастают узкие боковые части восьмого стернита. Середина этого склерита прирастает к предыдущему стерниту, а к ней — короткие передние ветви оснований первых створок, в результате чего обе

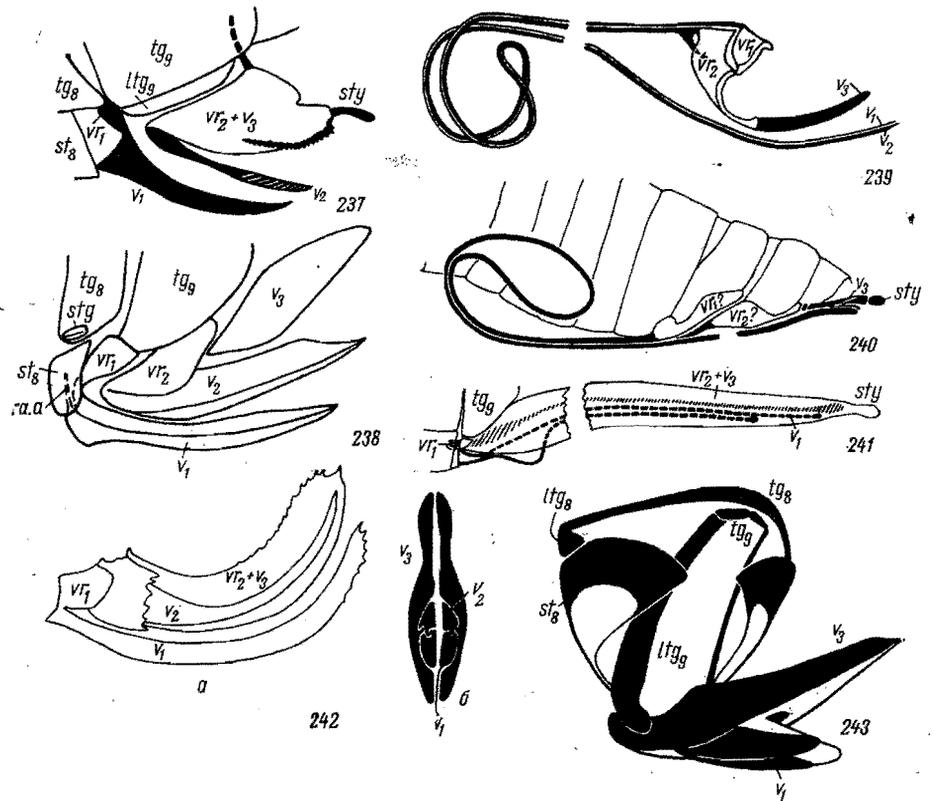


Рис. 237—243. Яйцеклад насекомых

237. *Agrion* L. (Odonata). 238. *Cercopis* Fabr. (Homoptera). 239. *Orussus* Geoffr. (Orussidae). 240. *Archescytina* Till. (Homoptera). По Беккер-Мигдисовой, 1960. 241. *Raphidia* L. (Raphidioptera). 242. Orthoptera; а — *Dissosteira* Scudd. По Снодграссу, 1933, б — поперечное сечение яйцеклада *Gryllacris* Serv. По Веберу, 1933. 243. *Macrodytes* Thoms. (Coleoptera)

базальные ветви гонапофизов восьмого сегмента оказываются связанными со своим стернитом.

Вторые створки яйцеклада (гонапофизы девятого сегмента) отходят от второго вальвифера — более крупного, чем первый, приблизительно прямоугольного склерита. Дорзально они на большем или меньшем протяжении срастаются между собой, так что часто свободными остаются только их вершины. Вентрально и несколько изнутри каждой из них проходит ребро, которое вкладывается в желоб верхнего края первой створки, располагающейся под соответствующей ей второй. Это сочленение прочно скрепляет части яйцеклада и в то же время позволяет створкам легко двигаться друг относительно друга, прогибая или прокальвая субстрат. В соответствии с этими функциями вершины обеих пар створок вооружены ребрами, насечками, зубцами и т. д. (голые только у некоторых *Xyelidae*). У некоторых *Siricidae* (рис. 105, 236) створки приблизительно через равные расстояния несут утолщения, доходящие от вершины по крайней мере до основания ножен и заставляющие вспомнить кольчатость гонапофизов *Thysanura* и членистость первых створок яйцеклада некоторых вымерших тараканов (Вишнякова, 1968). Кроме того, первые две пары створок яйцеклада *Symphyla* пронизаны системой каналов, соединяющихся, по мнению Цирнгибла (Zirngiebl, 1937—1938), с протоками придаточных желез и служащих для выхода их секрета. По другим данным (Cagne, 1962) этот секрет выходит у основания яйцеклада, видимо, через гонопор.

У большинства Symphyta створки яйцекалада широкие, так что яйцекалад плоский, режущий, и лишь у Siricidea, Orussidea и некоторых Xyelidae яйцекалад становится колющим, игловидно тонким и округлым в поперечном сечении. В результате этого поверхность яйцекалада и испытываемые им силы трения уменьшаются и яйцекалад легче проникает в субстрат. С другой стороны, плоский яйцекалад позволяет изменять принятое вначале направление своего движения в плоскости самого яйцекалада. Для игловидного яйцекалада такой возможности не существует — однажды выбранное направление не может быть скорректировано в процессе его работы. Поэтому в том случае, когда яйцо должно быть отложено в строго определенную точку субстрата, приобретение игловидного яйцекалада должно сопровождаться сильным развитием органов чувств, позволяющих точно определить положение этой точки, в частности антенн. Особенно это должно быть заметно при длинном яйцекаладе, и действительно, у тех самок Xyela, которые обладают игловидным яйцекаладом, антенны оказываются более длинными, чем у других (Расницын, 1965а). У самок Orussidae резко увеличен предпоследний членик антенн (рис. 135). Для Parorgyssidae такой закономерности отметить пока не удастся, поскольку антенны известны только у самок с коротким яйцекаладом.

Положение яйцекалада в теле у самок Orussus (рис. 239) вообще чрезвычайно своеобразно, так что аналогию можно провести здесь только со своеобразными древними равнокрылыми семейства Archescytinidae (рис. 240). Первые две пары створок яйцекалада *Orussus* сильно удлинены и втянуты внутрь тела, где лежат в особом мешке, достигающем самого основания переднегруди. Здесь они образуют петлю, проходящую между ветвями фурки переднегруди. Вершина яйцекалада остается у вершины брюшка, прикрытая здесь смыкающимися у Orussidae краями девятого тергита, под которыми спрятаны и все остальные части яйцекалада. Для сравнения можно отметить, что у *Archescytina* петля яйцекалада не проникает в грудь, а свернута в спираль внутри брюшка.

Третьи створки яйцекалада Symphyta, т. е. его ножны, представляют собой выросты второго вальвифера, к вершинам которого они прикреплены. Действительно, хотя у большинства Symphyta ножны явственно сочленены с вальвифером, у Argidae, Pergidae, некоторых Pamphiliidae и, по-видимому, также у Archexyelinae граница между ними совершенно не выражена (рис. 45, 234).

Перед вершиной ножен Megalodontidea расположены маленькие стили, хорошо развитые также на вершине ножен у куколок Tenthredinidea (рис. 232, 234). Рудименты стилей присутствуют, по-видимому, и у куколки *Xyela* (Расницын, 1968б). Наличие стилей на вершине третьих створок яйцекалада перепончатокрылых и у многих других насекомых, например у Odonata, Grylloblattodea, Raphidioptera, Trichoptera—Lipe, Homoptera—*Archescytina* (рис. 237, 240, 241), свидетельствует о том, что эти створки, так же как и второй вальвифер, образованы основанием конечности девятого сегмента.

Принятая здесь трактовка строения и гомологии некоторых частей яйцекалада не всегда совпадает со взглядами других авторов, касавшихся тех же вопросов. Впрочем, разнообразие мнений о гомологии частей яйцекалада насекомых столь велико, что изложение их всех, неизбежное при подобном сравнении точки зрения автора с выдвигавшимися ранее, было бы слишком громоздким и излишним ввиду существования новейших обстоятельных работ и обзоров по обсуждаемой проблеме (Michener, 1944; Tuxen, 1956; Matsuda, 1957; Scudder, 1957, 1961; Stys, 1959; Oeser, 1961; Marks, Lawson, 1962; Sharov, 1966, и др.). Поэтому автор предпочел попытаться обосновать принятую им схему строения яйцекалада, не прибегая к сопоставлению мнений разных авторов.

Общая схема строения яйцеклада, сравнительно стабильная в пределах отряда перепончатокрылых, оказывается весьма изменчивой, если сравнивать между собой представителей более крупных групп насекомых. Так, третья пара створок возникла только у *Pterygota*. У *Thysanura* ее еще не было, нормального строения стили девятого сегмента сидели на вершинах кокситов, или, по Шарову (1966), прекоккс, не измененных по сравнению с кокситами предыдущих сегментов. В качестве ножен эти створки функционируют у *Palaeoptera*, *Paraneoptera* и *Hymenoptera*; у *Polyneoptera* (рис. 242) они окончательно вошли в состав яйцеклада, функционально, а затем и морфологически постепенно вытесняя вторые створки. То же самое независимо произошло, видимо, у предков большинства *Oligoneoptera* (исключая перепончатокрылых). Об этом свидетельствует тот факт, что у немногочисленных представителей этой группы, сохранивших настоящий яйцеклад, способный самостоятельно проникать в субстрат (рис. 241—243), функцию проникновения выполняют именно третьи створки яйцеклада. При редукции яйцеклада эти створки исчезают последними, например у *Mecoptera* и *Tipulidae*, где они функционально замещаются стернитом восьмого сегмента, у *Sialis* и т. д.

Высказанное выше предположение о том, что защитная функция третьих створок яйцеклада насекомых первична по отношению к функции активного проникновения в субстрат, основано на следующих фактах.

Поскольку для проникновения в субстрат вполне достаточно двух створок, не удивительно, что во всех яйцекладах, в которых третьи створки выполняют активную функцию проникновения в субстрат, по крайней мере вторая пара оказывается сильно ослабленной, если не редуцированной. Поэтому логично ожидать, что приобретение после этого третьими створками защитной функции ножен яйцеклада будет сопровождаться переходом их активной функции только к первой паре створок ввиду редукции второй пары их. В действительности же этого не наблюдается — в яйцекладах с ножами вторые створки, по-видимому, всегда хорошо развиты. Кроме того, такие яйцеклады наблюдаются только у насекомых, откладывающих яйца в ткани растений и притом тесно связанных с ними, или же развивающихся в воде. Если в растения начинают откладывать яйца насекомые, третьи створки у которых являются рабочей частью яйцеклада, например, *Dytiscidae* и многие *Orthoptera* (рис. 242—243), защитная функция третьих створок не восстанавливается. Поэтому представляется более вероятным, что кокситы девятого сегмента, войдя в состав яйцеклада у первых *Pterygota*, выполняли у них вначале функцию ножен. Они должны были защищать от повреждений тонкие первые пары створок, приспособленные для прорезания тканей растений.

Правда, Шаров (1955) предполагает, что возникновение третьих створок могло быть связано с использованием стилей девятого сегмента и их мускулатуры для управления собственно яйцекладом, в частности отгибания его вниз, перпендикулярно субстрату. Хорошим подтверждением этого предположения оказалось строение яйцекладов мезозойских тараканов, описанное Вишняковой (1968). Возможно, у *Polyneoptera* имел место именно этот процесс, в результате которого третьи створки должны были возникнуть непосредственно из стилей. Если это действительно так, то третьи створки *Polyneoptera* и остальных *Pterygota* оказываются негомологичными (как мы видели, стили сидят на вершине третьих створок этих насекомых), а их яйцеклады — невыводимыми друг из друга¹.

¹ Едва ли можно предположить, что у *Palaeoptera*, *Paraneoptera* и *Oligoneoptera* также произошло предполагаемое для *Polyneoptera* вытеснение стилей вальвифером. В последнем случае это могло быть вызвано необходимостью повышения жесткости (прочности) основного рабочего инструмента — третьих створок яйцеклада. Увеличение прочности створок здесь было достигнуто за счет сокращения и затем редукции отчлененной их части — стилуса. Для остальных групп, третьи створки которых

Таким образом, яйцеклад большинства Oligoneoptera, третья створка которых не несет защитной функции, может быть только вторичным по отношению к яйцекладу Hymenoptera. Превращение ножен в рабочую часть яйцеклада было обусловлено, по-видимому, переходом от откладки яиц в растения к помещению их в щели субстрата, где нежные режущие стилеты оказывались ненужными и к тому же легко повреждаемыми. Замена их ножами яйцеклада, менее уязвимыми и несущими многочисленные сенсории (особенно на стилях), кажется в таком случае экологически оправданной.

Что касается особенностей строения других частей яйцеклада, то они мало помогают анализу эволюции крупных групп насекомых, хотя порой оказываются важными диагностическими признаками. Так, в отличие от перепончатокрылых восьмой стернит других насекомых с развитым яйцекладом обычно более или менее хорошо развит, хотя нередко и расщеплен вдоль. При этом у Paraneoptera (рис. 238) половинки стернита сочленены с первым вальвифером и основанием первой створки. Обе первые пары створок у Palaeoptera и Polyneoptera не срослись (рис. 237, 242), у многих Paraneoptera срослись, у перепончатокрылых, как мы видели, срослась лишь вторая пара, у остальных Oligoneoptera возможны любые варианты вплоть до срастания створок третьей пары (рис. 241, 243), что, видимо, не известно ни у каких других насекомых.

Копулятивный аппарат самца

Мужские гениталии Symphyta образованы в отличие от женских придатками девятого и, по мнению Шарова (1966), десятого сегментов брюшка. Они прочно спаяны в единый орган, относительно независимый в своих движениях от остального брюшка (рис. 244—250). В основании копулятивного аппарата расположено базальное кольцо, очевидно, вторично отчлененное от оснований кокситов девятого сегмента. У Pergidae базальное кольцо отсутствует (рис. 245). Кокситы расположены латерально и, будучи одной из самых крупных частей генитальной капсулы, образуют ее стенки. С вершинами кокситов подвижно сочленены гоностили — стили девятого сегмента, сильно увеличенные и обычно несущие на вершине перепончатый диск, с помощью которого гонококситы и гоностили, захватывающие, подобно щипцам, вершину брюшка самки, кроме того, могут еще и присасываться к ней. У Xyelidae перепончатый диск расположен терминально, у Megalodontidea, Siricidae и Xiphodriidae субтерминально на внутренней (нижней) стороне, у остальных современных Symphyta он редуцирован. У Cephalidae и Orussidae, но не у Pterogynidae (рис. 125) исчезло подвижное сочленение гоностилей со своими кокситами.

К вентральному краю кокситов прирастают так называемые вользеллы, развившиеся, согласно Шарову (1966), из гонапофизов девятого сегмента. Дистально вользеллы раздвоены, их латеральная, морфологически дорзальная головка (куспис) обычно неподвижная. По данным Дхиллона (Dhillon, 1966), у *Athalia* она отчленена и снабжена особым мускулом. Медиальная головка вользеллы, дигитус, подвижна и вместе с кусписом образует дополнительные щипцы копулятивного аппарата. Одна из головок вользеллы может отсутствовать, а сами вользеллы своим свободным медиальным краем (первично вентральным) часто бывают повернуты вверх и спрятаны на внутренней стороне кокситов. У дорзального края гонококситов, но независимо от них расположен пенис, образованный двумя

первично выполняют пассивную, защитную роль, такая перестройка оказывается функционально необоснованной, тем более что сочленение внутри створки не исчезает, как у Polyneoptera, а, наоборот, новообразуется.

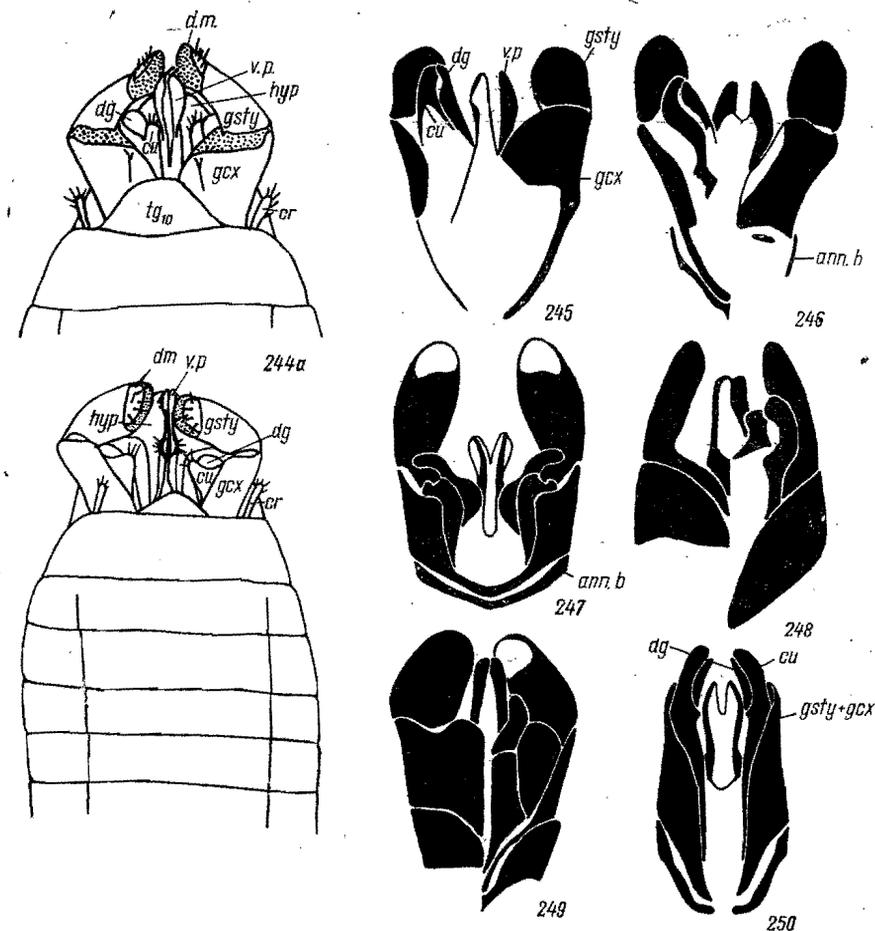


Рис. 244—250. Гениталии самцов Symphyta

244. *Xyela* Dalm. (Xyelidae): а — еще не сбросившая куколочную шкуру, б — слиявшая. 245. *Acordulecera* Say (Pergidae), правая половина — сверху, левая — снизу. По Россу, 1937. 246. *Arge* Schrnk. (Argidae), правая половина — сверху, левая — снизу. По Россу, 1937. 247. *Acantholyda* A. Costa (Pamphiliidae) снизу. По Снодрассу, 1941. 248. *Janus* Steph. (Cephidae), правая половина — сверху, левая — снизу. По Россу, 1937. 249. *Urocerus* Geoffr. (Siricidae), правая половина — сверху, левая снизу. По Россу, 1937. 250. *Orussus* Geoffr. (Orussidae) снизу. По Снодрассу, 1941

сросшимися дорзально вальвами — гонапофизами десятого сегмента (Шаров, 1966). Линия срастания вальв пениса обычно короткая, но у Cephidae, Siricidae и Orussidae вальвы срослись почти по всей длине, а у Cephidae, кроме того, срастаются и вентральные края вальв.

Описанное соотношение частей копулятивного аппарата справедливо для нормального, первичного его положения. Однако для самцов Symphyta весьма характерно переворачивание гениталий на 180°. Прежде всего это свойственно всем Tenthredinidae, у которых гениталии перевернуты уже у куколки. Гениталии перевернуты и у Xyelinae (по крайней мере у современных), однако здесь они закладываются в нормальном положении, а переворот происходит в момент последней линьки (рис. 244).

Среди мезозойских Symphyta формы с перевернутыми гениталиями попадают sporadически и в других группах, так что этот признак оказывается гораздо менее устойчивым, чем казалось ранее, — иногда по нему

различаются даже виды одного рода (*Syntexyela inversa* и *S. gracilicornis*, Anaxyelidae). Этот факт вызывал у автора удивление до тех пор, пока наблюдение живого самца *Xeris spectrum* (Siricidae) не показало, что это насекомое способно произвольно переворачивать свой копулятивный аппарат на 180° и спустя некоторое время возвращать его на место. Перевернутое положение гениталий обнаруживается иногда и у самцов современных Pamphiliidae (Middlekauff, 1958), так что положение гениталий действительно может быть изменчивым у многих Symphyta.

Мужские гениталии перепончатокрылых относятся к одним из наиболее примитивных в пределах Pterygota. Едва ли не единственными признаками специализации здесь является объединение двух половых протоков в один, еще не произошедшее у некоторых ухверток и поденок, и обособление базального кольца, которое, впрочем, не развито у Pergidae. Образование двувёршинной вользеллы, очевидно, следует рассматривать как специализацию первично простого гонапофиза, однако наличие развитых дигитуса и кусписа в гениталиях примитивного жука рода *Priacma* (Cupedidae), вообще очень похожих на копулятивный аппарат перепончатокрылых (Edwards, 1953), свидетельствует о том, что двуветвистость вользеллы могла возникнуть уже у предка Oligoneoptera.

Сходным с перепончатокрылыми первичным планом строения гениталий обладает большинство крылатых насекомых — не только многие другие Oligoneoptera, но и Paraneoptera и Palaeoptera. Современные представители последних, впрочем, отличаются значительной редукцией копулятивного аппарата. Даже у поденок, обладающих такими примитивными признаками, как парные половые протоки и членистые гоностили, вользеллы полностью редуцированы.

Совершенно иначе устроены гениталии Polyneoptera. Стили девятого сегмента, равно как и их кокситы, здесь не входят в состав гениталий и не принимают прямого участия в копуляции. Вользеллы не развиты, так что копулятивный аппарат образован одним только пенисом, правда, очень сильно усложненным. Очевидно, столь различные образования, как гениталии Polyneoptera и остальных Pterygota, возникли независимо из более примитивного состояния. Исходное строение гениталий сохранилось у Thysanura, где развиты вользеллы, а стили и кокситы девятого сегмента еще не включены в копулятивный аппарат.

ЛИЧИНКА

Личинки Symphyta (рис. 251—259) червеобразной формы, сравнительно мало подвижные. Большинство из них — Xyelidae (Macroxyelini) и первично все современные Tenthredinidea, кроме Blasticotomidae — открытоживущие фитофаги, связанные преимущественно с листьями и хвоей. Остальные группы обитают в тканях растений — в мужских шишках голосемянных (*Xyela*), в стволах деревьев (Siricidea), в веточках древеснистых или стеблях травянистых растений (Cephidae, Xyelidae — *Pleroneura*, *Xylecia*), в стержнях вай папоротников (Blasticotomidae), наконец, в паутинных трубках или свернутых и скрепленных паутиной листьях (Megalodontidea). Личинки Orussidea также встречаются в тканях растений, но в отличие от всех остальных Symphyta они не фитофаги, а паразиты, развивающиеся на различных древогрызущих насекомых (а Paroryssidae, судя по короткому яйцекладу многих из них, вероятно, и на открытоживущих).

Вторично к скрытому образу жизни перешли и многие Tenthredinidea. Одни из них (минеры) проделывают ходы в ткани листа, другие питаются внутри плодов, третьи развиваются внутри галлов — в полых разрастающихся растительной ткани, возникающих в данном случае под действием

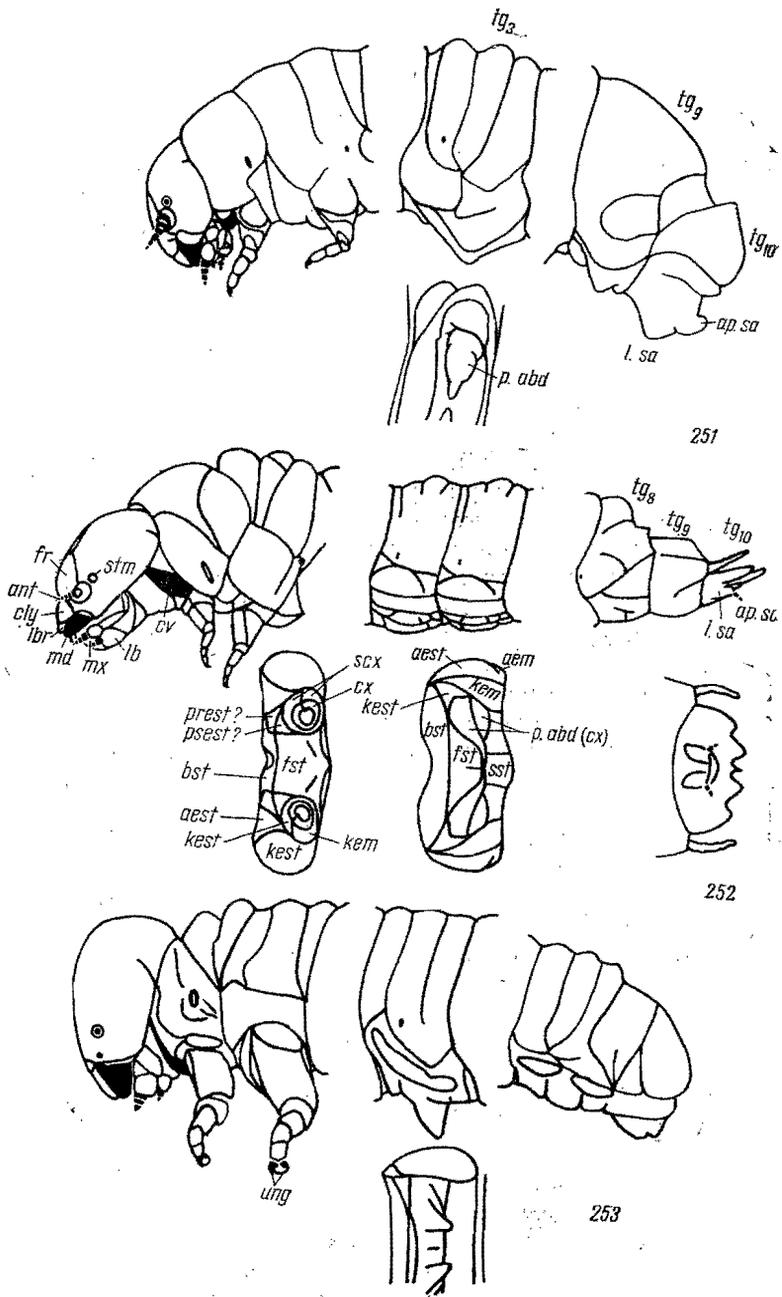


Рис. 251—253. Личинки Symphyta

251. *Megaxyela* Ashm. (Xyelidae). По Юазе, 1923. Внизу — третий сегмент брюшка снизу. 252. *Runaria* Mal. (Blasticotomidae). Внизу — второй сегмент груди и третий и десятый сегменты брюшка снизу. 253. *Arge* Schrnk. (Argidae). По Юазе, 1923. Внизу — третий сегмент брюшка снизу

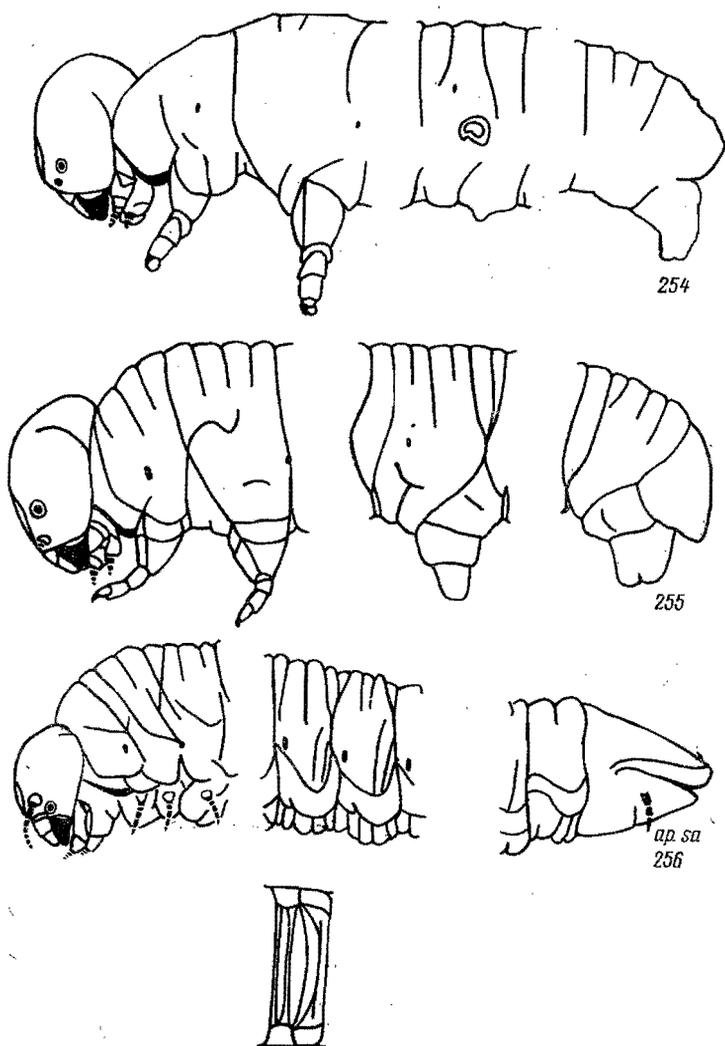


Рис. 254—256. Личинки Symphyta

254. *Acordulecera* Say (Pergidae). По Юазе, 1923. 255. *Strongylogaster* Dahlb. (Tenthredinidae). По Юазе, 1923. 256. *Acantholyda* A. Costa (Pamphiliidae). Внизу — третий сегмент брюшка снизу

активных веществ, выделяемых насекомыми при яйцекладке (Иванова-Казас, 1961, Малышев, 1966). Некоторые живут в свернутых листьях или проделывают ходы в стеблях растений. В результате образ жизни Tenthredinidea охватывает все варианты экологии остальных Symphyta, кроме паразитизма и обитания в мужских шишках хвойных.

Таким образом, среда обитания и способ питания личинок Symphyta гораздо более разнообразны, чем у имаго, — функции последних состоят почти исключительно в спаривании, отыскании места яйцекладки и в дополнительном питании преимущественно пыльцой и нектаром цветов, реже другими растительными соками или, в виде исключения, даже насекомыми (Расницын, 1965а; Малышев, 1966). В результате, несмотря на гораздо более простую организацию (отсутствие крыльев, короткие ноги и антенны, редуцированные глаза и т. д.), личинки Symphyta не менее разнообразны в своем строении, чем имаго, и что самое главное — их

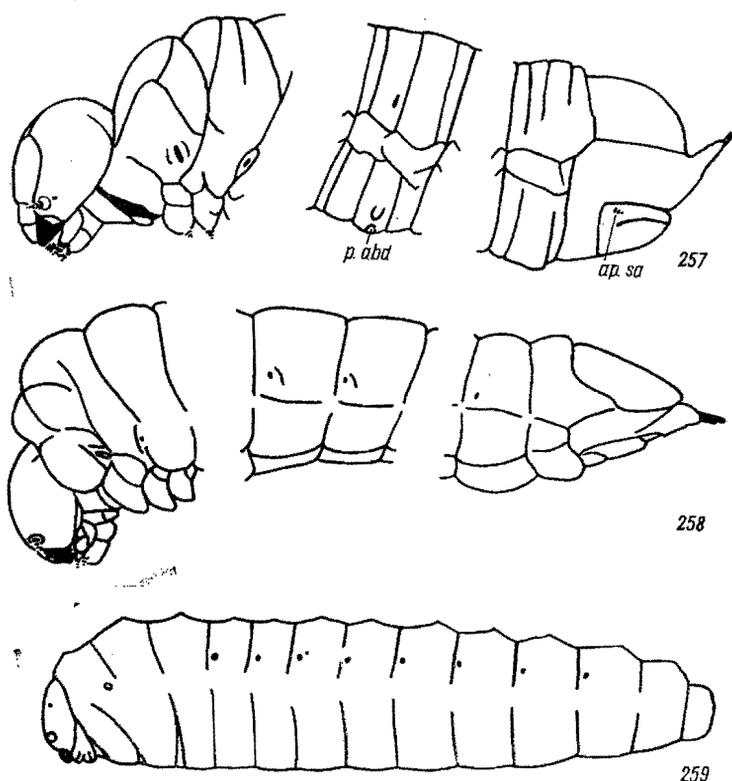


Рис. 257—259. Личинки Symphyta

257. *Syrista* Knw. (Cephidae). 258. *Xiphydria* Latr. (Xiphydriidae). По Юазе, 1923. 259. *Orussus* Geoffr. (Orussidae). По Паркеры, 1935

признаки не менее важны с точки зрения анализа эволюции подотряда, чем признаки взрослых насекомых. Однако степень изученности личинок, как и у большинства других насекомых, гораздо меньшая, поэтому обзор их морфологии будет еще менее равномерным, чем то, что относилось к имаго. Наибольшее внимание здесь обращается на признаки, в дальнейшем используемые как аргументы филогенетических построений, т. е. позволяющие отличать одно семейство или надсемейство Symphyta от другого (или других), или отвечающие наиболее примитивному в пределах рассматриваемого таксона состоянию той или иной структуры. Частные же внутрисемейственные специализации, хотя и очень интересные сами по себе, здесь, как правило, не рассматриваются.

ГОЛОВА

Голова личинок Symphyta обычно полусферическая, ротовыми органами направленная вниз или косо вниз и вперед (у минеров часто прямо вперед). Швы головной капсулы довольно немногочисленны (рис. 139, 260—262). Хорошо развит эпикраниальный шов, образованный непарным коронарным швом и двумя отходящими от него боковыми ветвями, называемыми фронтальным швом. В нижнюю часть фронтальных швов впадают близко расположенные передние ножки и верхние ветви тенториума. Таким образом, положение передних ножек тенториума личинок Symphyta более специализированное, чем у имаго, где передние ножки впада-

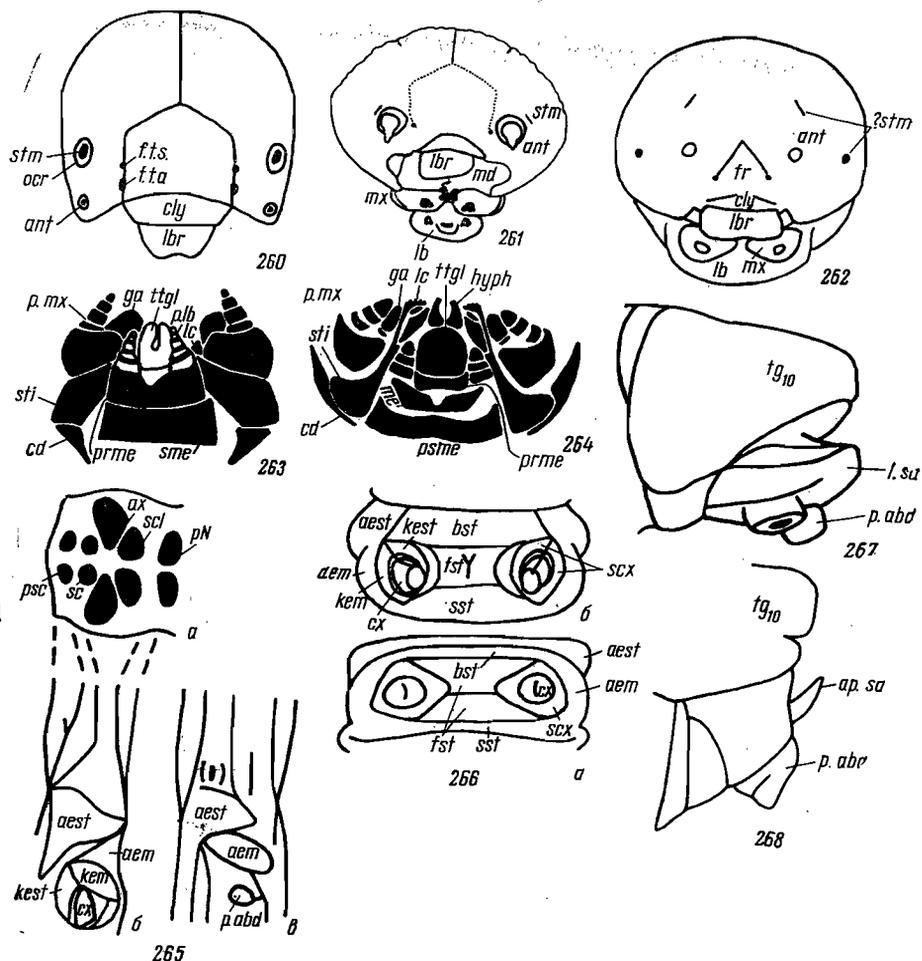


Рис. 260—268. Личинки Symphyta

260. Голова *Clavellaria* Leach (Cimbicidae). По Паркеры, 1935. 261. Голова *Urocerus* Geoffr. (Siricidae). По Паркеры, 1936. 262. Голова *Orussus* Geoffr. (Orussidae). По Паркеры, 1935, 263. Лабимаксиллярный комплекс *Clavellaria* Leach (Cimbicidae). По Паркеры, 1935. 264. Лабимаксиллярный комплекс *Perga* Leach (Pergidae). По Тейту, 1962. 265. Схема расчленения второго сегмента груди; а — предкуполка, б — личинка, в — третий сегмент брюшка личинки *Pteronidea* Rohw. (Tenthredinidae). По Миддлтоу, 1921. 266. Схема расчленения стернитов: *Cimbex* Oliv. (Cimbicidae); а — грудь, б — брюшко. 267. Вершина брюшка *Cimbex* Oliv. (Cimbicidae). По Снодграссу, 1931. 268. Вершина брюшка *Sterictiphora* Billb. (Argidae). По Лоренцу и Краусу, 1956

ют в эпистомальный шов. Боковые края наличника свободные, благодаря чему наличник ограничен только клипеофронтальным (эпистомальным) швом, клипеогенальное часто нет, как у имаго *Xyelidae*. Затылочный шов, как у имаго, разбит на две ветви, поднимающиеся от углов затылочного отверстия вверх, но не соединенные здесь и оканчивающиеся слепо. Постокципитальный шов развит, гипостомальный и плевростомальный не выражены. Часто развиты постгенальные швы — нижние части затылочного шва, отделенные от верхних областью слияния затылочного шва с постокципитальным. Постгенальные швы отходят выше тенториального моста и достигают края капсулы у заднего мандибулярного или у кардинального сочленения. Замыкания головной капсулы у личинок *Symphyta* не происходит в противоположность тому, что наблюдается у личинок и имаго огромного большинства других *Oligoneoptera*.

Тенториум выглядит, как у имаго Neuropteroidea и Mecopteroidea, продолжением капсулы, пересекающим затылочное отверстие. Однако передние ножки тенториума, несущие верхние его ветви, отходят не от краев капсулы, а от средней части тенториума, отделяя кнаружи от себя задние ножки. Последние еще находятся в одной плоскости с мостом тенториума, расположенным между ними, и вместе с ним в плоскости затылочного отверстия, но само сдвигание передних ножек уже является первым шагом в направлении, характерном для жуков и взрослых перепончатокрылых и удаляющим их личинок от примитивного состояния, свойственного большинству Oligoneoptera.

Антенны личинок Symphyta окружены, как и у имаго, кольцевым швом. Последний соприкасается с фронтальным швом только у Xyelidae, Blasticotomidae, у *Vitimilarya* (Tenthredinidea incertae sedis; рис. 83) и у Siricidae, у остальных удален от него (вторичное состояние, более специализированное по сравнению с тем, что характерно для имаго). Антенны короткие (лишь у Megalodontidea достигают половины ширины головы), у Xyelidae шестичлениковые, у Megalodontidea семичлениковые, у Blasticotomidae шестичлениковые. У Tenthredinidae число члеников меняется от одного до пяти, у Diprionidae и Xiphyriidae их три, у Cephidae — четыре-пять, у Argidae, Pergidae и Orussidae антенны одночлениковые, у Siricidae антенны описываются как одно-двучлениковые, но у *Urocerus* (рис. 261) они выглядят скорее трехчлениковыми.

Глазки одиночные, сравнительно крупные. По-видимому, они не гомологичны личиночным глазкам большинства остальных Oligoneoptera, возникшим в результате распада фасеточных глаз на обособленные омматидии; фасеточные глаза еще сохраняются у личинки *Panorpa* (Bierbrodt, 1942). Наличие кольцевого шва вокруг личиночных глазков Symphyta аналогично шву вокруг сложных глаз имаго и иное его гистологическое строение (многочисленные рабдомы, объединенные под одним хрусталиком; см. Hesse, 1901) указывает на происхождение глазков в результате слияния омматидиев. У Siricidae и Orussidae глазки не развиты.

Первичное положение глазков, характерное для многих личинок Oligoneoptera, — выше и немного латеральнее антенн, непосредственно примыкая к их основаниям, — сохраняется только у Macroxyelinae (Xyelidae). Согласно Паркеру (Parker, 1935), то же положение занимают рудименты глазков (глазные ямки) Siricidae. У Tenthredinidea глазки также расположены дорзальнее или дорзолатеральнее антенн, но сильно удалены от них. Таково же положение глазных ямок Orussidae, но Паркер помимо них изображает какие-то темные пятна, похожие на рудименты глазков, латеральнее антенн. Возможно, что о дорзальном положении рудиментов глазков у Orussidae говорить еще преждевременно.

У Cephidae глазки удалены от антенн и сдвинуты вниз, располагаясь латеральнее их. У Xyelinae и Megalodontidea глазки расположены уже ниже антенн, непосредственно примыкают к ним или у многих представителей второй группы располагаются на некотором расстоянии от них.

Таким образом, наблюдаются два морфологических ряда перемещения личиночных глазков: Macroxyelinae — Tenthredinidea, где глазки удаляются от антенн, а затем иногда сдвигаются латерально, и Macroxyelinae — Xyelinae — Megalodontidea — Cephidae, где глазки сдвигаются вниз и в стороны.

Мандибулы короткие, сильные, снабженные мощными зубцами или у большинства Tenthredinidea (кроме Blasticotomidae) с почти ровным режущим краем, иногда шиловидные. Молярная часть мандибулы превращена в режущий край или отсутствует (у большинства Tenthredinidea, кроме Blasticotomidae, и у Orussidae). Плоскость зубцов мандибулы обычно приближается к перпендикулярной плоскости ее движения, как это ха-

рактенно для грызущих челюстей растительоядных насекомых. Лишь у *Xyelidae*, *Blasticotomidae* и в меньшей степени у *Megalodontidea* мандибулы приближаются к режущим челюстям хищных насекомых и сапрофагов с плоскостью зубцов, приблизительно параллельной плоскости движения мандибулы.

Нижние челюсти (рис. 263—264) нормального строения (с кардо, стипесом, галеей, лацинией и четырех-пятичлениковым щупиком), образуют с нижней губой лабиомаксиллярный комплекс. Первый членик щупика обычно считается пальшигером (частью стипеса), но по данным Паркера (Parker, 1935), это все же, видимо, членик щупика. У *Siricidea* (рис. 261) щупик двучлениковый, у *Orussidae* (рис. 262) нижняя челюсть нерасчлененная и без придатков.

Нижняя губа образована прементумом и постментумом, последний иногда — у *Trachelus*, *Perga* (рис. 167, 264) — расчленен на ментум и субментум, дистальные лопасти (глоссы и параглоссы) не обособлены. Нижнегубной щупик трехчлениковый, у *Orussidae* одночлениковый.

Мускулатура головы подробно описана Паркером (Parker, 1935). Здесь важно указать только, что, как у имаго, тенторио-мандибулярные, гипофарингео-мандибулярные и кранио-лабиальные мышцы у личинок не развиты, но помимо кранио-кардинальной мышцы, известной у имаго, у личинок найдена отсутствующая у них кранио-стипитальная. Таким образом, мускулатура головы у личинок *Symphyla* лишь немного примитивнее, чем у имаго.

ГРУДЬ

Как и у других личинок *Oligoneoptera*, грудные сегменты *Symphyla* слабо отличаются от брюшных, особенно в дорзальной части, разделенной поперечными складками на несколько полей. Исследования Мидлтона (Middleton, 1921) показали, что первичное, основное число этих полей и в грудном и в брюшном сегментах равно четырем, что грудные и брюшные поля соответствуют друг другу, а первые, кроме того, еще и частям тергита взрослого насекомого (рис. 265). В частности, переднее поле переднегруди в процессе метаморфоза превращается в шейную мембрану, среднегруди — в прескутум, заднегруди и первого сегмента брюшка — в постнотум среднее и заднегруди соответственно. Второе поле переднегруди вместе с третьим образует переднеспинку, в средне- и заднегруди второе поле превращается в переднюю часть скутума, третье — в скутеллум и боковые части скутума, соответствующие аксиллам *Siricidea* и *Orussidae*. Таким образом, складка между вторым и третьим полями соответствует не V-образному шву, а поперечному, возникающему у имаго высших древогрызущих и паразитических *Symphyla*. По-видимому, она возникла не как новообразование, а в результате описанного выше процесса гипоморфной гетерохронии (задержка развития некоторых признаков, характерных для ранних стадий онтогенеза, и сохранение их у более поздних стадий). Четвертое поле личиночного тергита соответствует постскутальной мембране. Превращение переднего поля сегмента личинки *Symphyla* в постнотум предыдущего сегмента в одних случаях и в прескутум — в других заставило Мидлтона предположить гомологичность прескутума и постнотума, которые, по его мнению, не встречаются рядом друг с другом.

Ниже узких поперечных полей тергита расположены два крупных выпуклых участка (первый впереди и выше второго), называемых обычно соответственно субспиракулярными и супрапедальным. Судя по рисункам Мидлтона (Middleton, 1921), они соответствуют анапистерну и анапимеру. Под супрапедальной лопастью расположена нога, сидящая на субкоксе, которая имеет не кольцевую, а почти цилиндрическую форму и выглядит нормальным члеником ноги. Субкокса имеет шов, соединяющий

коксальный продольный шов с границей между предполагаемым анэпимером и анэпистерном и, очевидно, соответствующий нижней части плеврального шва.

Стеральная часть грудного сегмента (рис. 266) разделена поперечными складками на четыре поля, иногда подразделенными вторично. На середине заднего края последнего поля располагается углубление, вероятно, соответствующее аподеме спинистернума, поэтому последнее поле можно рассматривать как спинистернум. Предшествующее ему поле лежит между субкоксами. Оно часто несет продольный шов, а по бокам, у постеромедиальных углов субкокс, нередко снабжено ямками, возможно, соответствующими фуркальным аподемам. В связи с этим указанное поле может быть гомологизировано с фуркастернумом. Лежащие впереди субкокс два поля, вероятно, следует сопоставлять с базистернумом и пребазистернумом.

Ноги большинства личинок *Symphyla* хорошо развиты, лишь у некоторых скрытоживущих форм (*Siricidae*, *Cephalidae*, некоторые *Tenthredinidae*) редуцированы до нерасчлененных сосочков, а у *Orussidae* полностью редуцированы. Правда, у личинки *Syrista* (*Cephalidae*; рис. 257) остатки расчленения ноги сохраняются, но коготков уже нет.

Нормальная, не редуцированная нога личинки *Symphyla* состоит из пяти-шести члеников (помимо субкокс), причем шестичлениковая с отчлененной лапкой характерна для *Blasticitomidae* и *Argidae*. У *Cephalcinae* (*Ramphiliidae*) нога тоже шестичлениковая, но здесь обычно предполагается, правда бездоказательно, вторичное расчленение вертлуга, а не обособление лапки, которая в пятичлениковой ноге остальных *Symphyla* и многих других личинок *Oligoneoptera* объединена с голенью в тибготарзус. Претарз обычно когтевидный, но у *Argidae* развиты два коготка, один из которых превращен в пузырь, но все же сохраняет явственное сходство со вторым коготком.

Как известно, для личинок *Oligoneoptera* характерны все три описанных выше типа ног: у *Coleoptera* (*Archostemata* и *Adephaga*) и у большинства *Neuropteroidea* ноги шестичлениковые, обычно с парными коготками, между которыми нередко сохраняется непарный когтевидный претарз, или с одним только когтевидным претарзом. У *Trichoptera* и большинства *Lepidoptera* ноги также шестичлениковые с когтевидным претарзом. Напротив, у *Mecoptera*, *Micropterygidae* (*Lepidoptera*), у *Polyphaga* и *Mухоффага* (*Coleoptera*) и у некоторых *Neuroptera* лапка не отчленена от голени и нога не более чем пятичлениковая. При этом коготок обычно непарный, но иногда кроме когтевидного претарза присутствуют и парные коготки.

Обычно считается, что наиболее примитивны шестичлениковые ноги с парными коготками, хотя основания для такого вывода все же кажутся недостаточными. Прежде всего для тех форм, которые более всего по уровню своей организации соответствуют личинке *Oligoneoptera*, т. е. *Monura*, многие *Mugilapoda* и особенно молодые личинки (*larvulae*) поденок (Захваткин, 1953; Шаров, 1957а, 1966; Расницын, 1965б, и т. д.) обладают непарным коготком. При этом личинки поденок, которые морфологически, вероятно, наиболее близки к первым личинкам *Oligoneoptera*, обладают вначале такими же пятичлениковыми ногами с неотчлененной лапкой и непарным коготком, как у *Polyphaga* и у большинства *Symphyla*, и лишь впоследствии их нога становится шестичлениковой. Такое же обособление лапки в начале постэмбрионального развития характерно и для некоторых *Megaloptera* и *Neuroptera* (Stitz, 1931; Obenberger, 1958). Судя по рисункам многих эмбриологов насекомых и многоножек, позднее обособление лапки является правилом онтогенеза *Atelocerata*, так что пятичлениковая нога соответствует более раннему этапу развития, чем шестичлениковая. Еще позже в онтогенезе появляются парные коготки.

По-видимому, различное строение ноги личинок насекомых обусловлено их выходом из яйца на разных стадиях морфогенеза в результате эмбрионализации и дезэмбрионализации развития. Под эмбрионализацией понимается более позднее вылупление, т. е. уход ранних стадий постэмбрионального развития под защиту яйцевых оболочек, что сокращает объем постэмбрионального морфогенеза и облегчает упрощение, рационализацию всего процесса развития (Шмальгаузен, 1942; Захваткин, 1953; Расницын, 1965б). С эмбрионализацией тесно связана имагинизация, проявляющаяся в онтогенетически более раннем, чем у предка, появлении тех или иных признаков или всего их комплекса (Шаров, 1957а). Действительно, при эмбрионализации признаки, ранее появлявшиеся в процессе постэмбрионального развития, теперь обнаруживаются раньше, у новорожденной личинки, что характерно для имагинизации. Наоборот, если признак, возникая в процессе имагинизации все раньше и раньше, начинает обнаруживаться у новорожденного организма, то результат этого процесса будет выглядеть типичной эмбрионализацией.

Обратный эмбрионализации процесс — более ранний выход из яйца — называется дезэмбрионализацией. По мнению ряда авторов (Захваткин, 1953; Шаров, 1957а; 1966), дезэмбрионализация распространена гораздо меньше, чем эмбрионализация и имагинизация, и в типичной своей форме едва ли имела существенное значение в эволюции каких-либо организмов, кроме паразитических. Поэтому наиболее примитивным состоянием ноги личинки *Oligoneoptera*, по-видимому, следует считать такое, которое соответствует наиболее ранней стадии нормального морфогенеза, т. е. пятичлениковую ногу с одиночным коготком. Это позволяет предположить, что наиболее примитивным строением ноги в пределах *Symphyla* обладают *Xyelidae* и *Tenthredinidae*, а шестичлениковые ноги *Blasticotomidae* и *Argidae* возникают в результате частичной эмбрионализации или, скорее, имагинизации. Однако быть вполне уверенным в этом нельзя, поскольку достаточно широко распространены и обратные процессы частичной дезэмбрионализации (частный случай гипоморфной гетерохронии, см. выше), которые могут приводить к превращению шестичлениковой ноги в пятичлениковую.

БРЮШКО

Согласно данным Мидлтона (Middleton, 1924), тергалные части брюшных сегментов, кроме последнего, который здесь рассматривается особо, во многих случаях несут те же самые складки, что и грудные сегменты (рис. 265). Правда, второе и третье поля нередко подразделены вторично, так что число полей у многих *Tenthredinidea* может достигать шести-семи. У *Argidae*, *Pergidae*, *Cephalidae* (кроме *Syrista*) и некоторых *Tenthredinidae* число полей сокращено до трех (по крайней мере в некоторых из этих случаев четвертое поле не исчезло, а просто скрыто под третьим). У *Siricidae*, *Orussidae* и у некоторых эндофитных *Tenthredinidea* интрасегментальные складки на спинной стороне брюшка исчезают полностью.

Вдоль боков тела личинки тянутся следующие друг за другом часто в виде ломаной линии субспиракулярные и супрапедальные лопасти, вполне соответствующие предполагаемым анаэпистернам и анаэпимерам груди. У *Siricidae* и *Cephalidae* (опять-таки кроме *Syrista*) обе лопасти сливаются друг с другом, усиливая и без того значительное сходство их с фестонами по бокам тела. У *Argidae* фестоны образованы одними только субспиракулярными лопастями, удлинившимися и вытеснившими вниз супрапедальные; у *Orussidae* фестоны, равно как и все остальные интрасегментальные поля груди и брюшка, не развиты.

Вентрально сегменты брюшка разделены на ряд поперечных полей, и весьма вероятно, что некоторые границы между ними соответствуют

складкам грудного сегмента и, следовательно, частям типичного стернита (рис. 266). Однако число их непостоянно, и провести полную их гомологию пока едва ли возможно, может быть, только за исключением фуркастернума, расположенного между брюшными ножками, если последние развиты (см. ниже), и лежащего позади них спинистернума. Помимо поперечных складок и полей на брюшном сегменте *Xyelidae* и *Tenthredinidea* (включая и *Blasticotomidae*) имеются и поперечные, косые или дугообразные линии, отделяющие различной формы участки. Некоторые из этих участков обычно приподняты и образуют брюшные ножки, лучше всего развитые у *Tenthredinidae*, *Cimbicidae*, *Diprionidae*, где они окружены одной или двумя кольцевыми складками и обычно вдавлены на вершине. У *Xyelidae*, *Argidae* и у тех *Pergidae*, у которых брюшные ножки вообще развиты, они имеют форму конуса или валика, не окаймленного кольцевым швом и без вдавленной вершины. У *Blasticotomidae* и многих *Pergidae* ножки на первых девяти сегментах брюшка не развиты, у остальных *Tenthredinidea* они отсутствуют, по крайней мере на первом и девятом сегментах.

Базальный членик брюшной ножки или, если он явственно не выражен, — лопасть, прилегающая снаружи к дистальной части ноги, топографически соответствует субкоксе грудного сегмента. Дистальный членик ножки (или единственный, если проксимального нет), вероятно, гомологичен всей дистальной части грудной ноги.

Оба типа ножек топографически соответствуют друг другу и грудным ногам и, очевидно, гомологичны им; по крайней мере в некоторых случаях эмбриологически показано, что они развиваются из сериально гомологичных им зачатков (Graber, 1890; Ando, Okada, 1958; Иванова-Казас, 1961). На этом основании можно говорить также, что брюшные ножки *Symphyla* гомологичны и брюшным ногам многих других *Oligoneoptera*, несмотря на то, что результаты исследований Хинтона (Hinton, 1955) указывают на независимое их возникновение. Правда, гомологию можно провести, видимо, не со всеми личинками *Oligoneoptera*: по данным Мартыновой (1950), брюшные ножки *Panorpa* и *Micropteryx* сериально не гомологичны грудным и располагаются на месте интерпедальных макроклет в первом случае и супрапедальных — во втором. Отсутствие гомологии между грудными и брюшными ногами *Panorpa* действительно совершенно очевидно.

При переходе личинок *Symphyla* к скрытому образу жизни расчленение вентральной стороны брюшка, так же как и дорзальной, упрощается, а брюшные ножки обычно исчезают. Так, у *Megalodontidea*, *Cephidea*, *Siricidea* и *Orussidae* нет ни брюшных ножек, ни продольных или косых складок, причем в первой группе число складок еще велико (шесть-семь), у *Cephidae* оно сокращается до трех или (у *Syrista*) — до четырех, у остальных складки вообще исчезают.

Приведенное выше описание морфологии первых девяти сегментов брюшка личинки *Symphyla* включает попытку гомологизации различных структур груди и брюшка, в том числе и таких, гомология которых кажется заведомо невозможной (прескутум, мезоскутум и скутеллум, эпистерн и эпимер, фуркастернум и спинистернум, субкоксы и т. д.). В некоторых случаях топографическое и морфологическое соответствие этих структур бросается в глаза, однако оно едва ли может быть объяснено привычным образом, т. е. наличием всех таких структур, в том числе прескутума, скутеллума и т. д., в брюшке предков *Symphyla*. Скорее всего, характерное расчленение тергита грудного сегмента *Pterygota* первично возникло именно в груди и на брюшко не распространялось. Появление такого же расчленения брюшного сегмента обусловлено, вероятно, иными процессами, а именно возможностью переноса морфогенетических механизмов, нормально связанных с развитием какого-либо органа, на аналогичное ему об-

разование. В наиболее ярком виде этот процесс проявляется при мутационном или регенерационном замещении одного органа другим. Например, при замещении антенны палочника *Carausius* или мухи *Drosophila* конечностью (Snodgrass, 1960) появляющаяся ножка оказывается ножкой именно этого насекомого, а не того организма, антенна которого еще была ногой (если такое животное вообще существовало: гомология антенн с конечностями, а тем более с глазами, которые у ракообразных при регенерации также замещаются антеннами, еще далеко не доказана). Очевидно, развитие такой ножки, сидящей на совершенно ненормальном для нее месте, идет под действием того же механизма, который управляет развитием нормальной ноги. Если же это так, то нельзя отрицать принципиальную возможность появления и на брюшке нормально расчлененных ног и даже крыльев (если это будет эволюционно оправдано), а не только тех весьма простых структур, которые предполагаются для брюшка личинок *Symphyla*. Действительно, известна ведь у *Drosophila* мутация *tetraptera*, ведущая к появлению двух пар передних крыльев.

Последний сегмент брюшка личинок *Symphyla* устроен иначе, чем предыдущие. Тергальная часть цельная, без первичной системы складок. Боковых лопастей (фестонов) также нет, тергит от стернита отделен только довольно длинной анальной щелью, углы которой часто продолжают вперед в виде складок. Тергит по заднему краю бывает вооружен одиночными или парными выростами, из которых наиболее важен непарный супраанальный отросток *Megalodontidea*, *Cephidae* и *Siricidea*. В двух последних группах этот отросток направлен назад и служит опорой личинке, прокладывающей ходы в древесине; в первой — загнут вперед, позволяя личинке цепляться за паутину ее гнезда и, подтягиваясь, двигаться в нем задним концом вперед. Стернальная, субанальная часть сегмента у *Macroxyelinae* (*Xyelidae*) и у *Tenthredinidea* (кроме *Blasticotomidae*) на вершине несет парные подталкиватели. Собственно, по-настоящему парные они только у *Tenthredinidae*, *Diprionidae* и *Cimbicidae* (рис. 267), у остальных парные или двухраздельные присоски сидят на общем основании. У *Macroxyelini* на заднем крае подталкивателя сидят два бугорка, у *Sterictiphorinae* (*Argidae*) на этом месте находятся отчлененные придатки (рис. 268). У *Blasticotomidae* двучлениковые субанальные придатки расположены на вершине субанальной лопасти, лишенной подталкивателей. Сильное их развитие связано, видимо, с тем, что личинка в своем коротком ходе в стержне вайи папоротника сидит задним концом тела к выходу и вокруг выходного отверстия, окруженного пенистыми выделениями личинки, строит трубку из своих экскрементов. Поэтому наличие сильного сенсорного аппарата на заднем конце тела кажется вполне оправданным: помимо членистых субанальных придатков здесь развиты длинные трубчатые выросты в углах одного-двух предпоследних тергитов (рис. 252). Трехчлениковые субанальные придатки *Megalodontidea* расположены несколько иначе — они удалены от заднего края субанальной лопасти (последнего стернита) и помещаются под передними углами анальной щели. Придатки торчат в стороны в соответствии с основной своей функцией постоянного контроля за состоянием неустойчивых и ненадежных стенок паутинного гнезда или трубки, свернутой из листьев, и осязания при движении в этом гнезде задним концом вперед. Сходным образом расположенные, но направленные назад и прижатые к телу субанальные придатки *Cephidae* являются, видимо, нефункционирующими рудиментами, поскольку эти личинки обитают в проделанных ими ходах в тканях растений. В связи с этим число члеников субанальных придатков может сокращаться до одного, причем у *Syrista* уменьшение числа члеников с четырех до двух происходит в процессе развития личинки. У *Siricidea*, *Orussidae* и у большинства *Xyelidae* и *Tenthredinidea* субанальные придатки не развиты.

Различное положение и строение субанальных придатков личинок *Symphyla* требуют решения вопроса о наиболее примитивной форме этого образования. Как показывают эмбриологические и онтогенетические данные, субанальные придатки и сами подталкиватели возникают из зачатков конечностей 11-го сегмента (см. выше). Очевидно, что в этом случае придатки, тем более членистые или хотя бы отчлененные, гомологичны церкам. Наиболее обычное положение церков дорзальное, у взрослых перепончатокрылых — около углов анальной щели. Однако у молодых личинок *Thysanura* они еще расположены латерально или даже вентрально, как и полагается гомологам конечностей, и иногда еще не расчленены, подобно стилям (Delany, 1959; Шаров, 1966). Таким образом, положение субанальных придатков *Cephalidae* и *Megalodontidea* ближе к таковому имаго, у *Xyelidae* и *Tenthredinidae* они находятся приблизительно в том же месте, что и зачатки конечностей эмбриона. Поскольку субанальные придатки из-за их вентрального положения не могут быть непосредственно выведены из церков других насекомых, обычно расположенных дорзально, очевидно, они возникли у перепончатокрылых хотя и из тех же зачатков, но независимо. Следовательно, вторично возникает и их членистость, вторичным нужно рассматривать также изменение их положения по сравнению с положением зачатков конечностей. Другими словами, наиболее примитивно строение субанальных придатков *Macroxyelini*, наименее — *Megalodontidea* и *Cephalidae*. Перемещение субанальных придатков у представителей двух последних групп в направлении, характерном для церков имаго, является, следовательно, еще одним примером частичной имагинизации.

Положение гомологов последней пары конечностей у личинок *Oligoneoptera* вообще довольно изменчиво. У *Mecopteroidea*, как и у перепончатокрылых, они располагаются субанально, то же самое характерно, видимо, и для личинок *Neuropteroidea* (снабженные крючками выступы у *Corydalidae*, парные подталкиватели у *Neuroptera* и *Rhaphidioptera*). Для жуков более характерны дорзальные церки, но у *Cyrtinidae* развиты две группы крючков, занимающие субанальное положение и похожие на придатки конца брюшка *Corydalidae*, а у личинок *Burridae* хорошо выражены парные подталкиватели, в то время как церки у них отсутствуют.

СЛЮННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Строение слюнных желез *Symphyla* (рис. 269), как показал Максвелл (Maxwell, 1955), весьма разнообразно и может быть с успехом использовано при выяснении эволюции подотряда. Дальнейшие рассуждения основаны почти исключительно на материалах упомянутого автора, хотя и приводят иногда к несколько иным, чем у него, выводам.

Слюнных желез одна — три пары, их протоки впереди соединяются в непарный проток, который открывается на вершине нижней губы. Обычно выделяется одна пара главных желез, другие же (придаточные) маленькие, нередко вообще исчезающие. Реже, например у некоторых *Argidae* и *Cladini* (*Tenthredinidae*), хорошо развиты две или даже все три пары желез, имеющие в этом случае разное строение. У *Cephalidae* развиты две одинаковые железы, но они сливаются между собой раньше, чем в предыдущих случаях, и, вероятно, возникли в результате расщепления одиночных главных желез. На главной железе, а при нескольких их парах — на одной, редко на двух из них в дистальной (передней) их части нередко развит резервуар (местное расширение протока). Резервуар характерен для *Xyelidae*, *Xiphidriidae*, *Blasticotomidae* и многих *Argidae*, *Pergidae* и *Tenthredinidae*, отсутствует у *Pamphiliidae*, *Cephalidae*, *Siricidae*, *Cimbicidae*, *Diprionidae* и у части *Argidae*, *Pergidae* и *Tenthredinidae*. Прок-

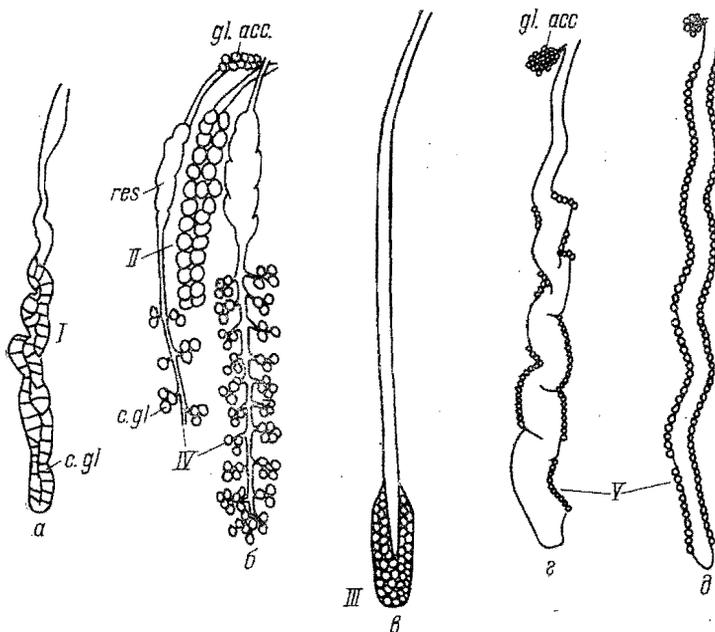


Рис. 269. Типы слюнных желез личинок Symphyta

а — *Xyela* Dalm. (Xyelidae), б — *Arge* Schrnk. (Argidae), в — *Tremex* Jur. (Siricidae), г — *Cimbex* Oliv. (Cimbicidae), д — *Tenthredo* l. (Tenthredinidae).
По Максвеллу, 1955

симальнее резервуара проток в большей или меньшей своей части покрыт железистыми клетками, имеющими разную форму и различным образом соединенными с протоком. Для анализа родственных отношений надсемейств и семейств Symphyta это разнообразие удобнее объединить в пять основных типов строения слюнных желез. К первому типу относятся железы Xyelidae, железистые клетки которых крупные и прямоугольные; будучи расположенными в два ряда, они охватывают узкий проток целиком. Придаточные железы у Xyelidae не известны. Максвелл считает такие железы наиболее примитивными, однако ничем не аргументирует это предположение, кроме факта общей примитивности Xyelidae. Впрочем, данные, противоречащие мнению Максвелла, также отсутствуют.

Ко второму типу можно отнести железы во многом сходного строения, но с округлыми клетками, окружающими узкий проток более чем двумя клетками на каждом уровне. Такие железы характерны для Argidae и Blasticotomidae, а также, может быть, для придаточных желез других Tenthredinidae (Максвелл не описывает подробно строение придаточных желез). Железы третьего типа устроены сходным образом, но в отличие от всех остальных типов их железистые клетки одеты общим чехлом, а проток в поперечном сечении квадратный, а не круглый. Такие железы развиты у Megalodontidae, Cephidae и Siricidae.

Четвертый тип желез характеризуется железистыми клетками, соединенными с узким общим протоком вторичными протоками; последние могут быть индивидуальными или общими для нескольких клеток. Такие железы развиты у Argidae и Pergidae, а в придаточных железах — и у других Tenthredinidae. У Cladiini железы этого (а может быть, также и второго) типа могут быть такого же размера, как основные для Tenthredinidae железы пятого типа. Последние отличаются широким или четко-видным расширенным протоком, в который по одной или группами впадают клетки, расположенные в два ряда. Возможно, что двухрядное располо-

жение клеток обусловлено происхождением желез пятого типа от первого, в этом случае действительно примитивного, как и считает Максвелл, однако быть уверенным в этом пока трудно. Железы пятого типа известны только у *Diprionidae*, *Cimbicidae* и *Tenthredinidae*, причем у первых и некоторых из последних протоки главной железы, сужаясь, как обычно, дистально, здесь на небольшом участке принимает клетки четвертого типа.

Очевидно, это придаточные железы, приросшие к главным.

Максвелл указывает на наличие желез пятого типа у *Perga* и *Cerealces*, однако у последнего, как и у других *Pergidae*, он изображает железы четвертого типа, а для *Perga* такие же железы рисует Тейт (Tait, 1962).



Рис. 270. Кишечник и мальпигиевы сосуды личинки *Xyela* Dalm.
По Максвеллу, 1955

МАЛЬПИГИЕВЫ СОСУДЫ

Строение мальпигиевых сосудов не удается использовать для анализа эволюции *Symphyla*, однако на этих образованиях также следует остановиться. Дело в том, что для *Oligoneoptera* характерно небольшое число мальпигиевых сосудов, а у многих перепончатокрылых их десятки и сотни, как у большинства *Polynoptera*. Этот факт выдвигался в качестве аргумента, свидетельствующего о полифилии *Oligoneoptera* (Handlirsch, 1906—1908). Однако в действительности у ряда личинок *Symphyla*, в том числе у некоторых *Xyelidae*,

Pergidae и *Tenthredinidae*, у *Blasticotomidae*, *Cephidae* и *Siricidea*, развито меньше десятка мальпигиевых сосудов сравнительно простого строения и впадающих в кишечник поодиночке (рис. 270). Очевидно, увеличение числа сосудов у *Hymenoptera* происходит вторично, что лишает основания противопоставление по этому признаку перепончатокрылых другим *Oligoneoptera*.

ЭВОЛЮЦИЯ SYMPHYTA

ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

Поскольку при построении филогенетических схем один и тот же фактический материал нередко трактуется различным образом, прежде чем приступить к описанию эволюции Symphyta, следует кратко изложить основные принципы филогенетического анализа, принятые в настоящей работе.

Многие термины, понятия и определения, используемые ниже, заимствованы автором у Геннига (Hennig, 1953), однако общий подход к решению указанной проблемы здесь несколько иной.

Палеонтологический материал по исследуемой группе, равно как и по большинству других групп организмов, недостаточен для того, чтобы геохронологическая последовательность ископаемых остатков могла считаться отражением действительных родственных отношений представителей исследуемой группы. Поэтому описание филогенеза неизбежно основывается на анализе признаков, т. е. любых особенностей исследуемых организмов, отличающих их друг от друга и сближающих между собой. Естественно, что сюда на равных основаниях входят морфологические, физиологические, экологические и любые другие признаки.

Важнейшая роль палеонтологических данных связана преимущественно с тем, что они сильно расширяют наши представления о разнообразии исследуемой группы, увеличивая тем самым число доступных для анализа признаков (к сожалению, обычно преимущественно морфологических). Кроме того, они указывают на момент времени, к которому уже должен был появиться тот или иной таксон.

Вымершие организмы нередко оказываются промежуточными между современными по тем или иным признакам, но лишь крайне редко они могут рассматриваться как действительно переходные формы между разными таксонами.

Целью анализа признаков является выяснение того, какое из двух (или нескольких) состояний данной структуры является первичным (примитивным), т. е. исходным для других состояний, а какое вторичным. По Геннигу первое называется плезиоморфным признаком, второе — апоморфным. Формы, сходные по плезиоморфному признаку, являются симплезиоморфными (по этому признаку), а по апоморфному — синапоморфными. Сам факт такого сходства называется соответственно симплезиоморфией и синапоморфией. Отличие одного члена данного таксона от всех остальных его членов по плезиоморфному признаку обозначается как аутплезиоморфия, по апоморфному — как аутапоморфия.

Филогенетический анализ заключается в решении двух тесно связанных, но все же различных вопросов. В первую очередь восстанавливаются

морфология и биология предка каждой из групп исследуемых таксонов, предполагаемых монофилетическими, и всей изучаемой совокупности таксонов целиком. Далее устанавливается, не является ли таким предком какой-либо из реально существующих таксонов.

Описанная процедура не всегда осуществляется в явном виде, особенно если очевидно, что ни один из известных таксонов не может претендовать на роль общего предка. Однако сам ход анализа обязательно включает хотя бы мысленную реконструкцию предка и его сравнение с реально существующими формами.

Общий предок всех членов данной группы таксонов должен быть настолько примитивен, чтобы любой признак, известный у членов группы,

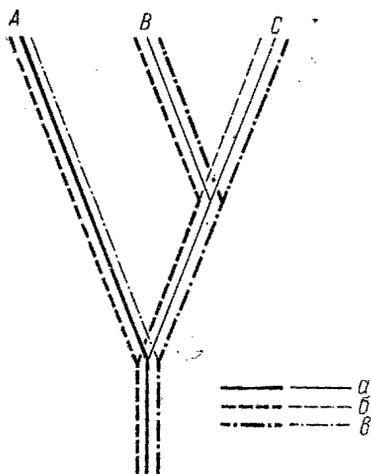


Рис. 271. Схема эволюции трех видов (А, В и С) по трем признакам (а, б и в). Плезиморфное состояние по каждому признаку изображено толстыми линиями, апоморфное — тонкими

мог быть выведен из признаков предка. Иными словами, предок плезиморфен по всем признакам, отличающим членов группы друг от друга, поэтому его реконструирование сводится к объединению всех плезиморфных признаков, установленных в данной группе. Поскольку при такой реконструкции наиболее доступными для анализа часто оказываются признаки, существенные для таксонов именно того ранга, к которому относятся сравниваемые группы, и ближайших следующих за ним, реконструкция предка крупных таксонов неизбежно оказывается схематичной. Фактически при восстановлении особенностей предка отряда, например, результатом обычно является указание, каковы были признаки того подотряда, в лучшем случае семейства, к которому относился ближайший общий предок всех членов этого отряда, т. е. последняя в филогенетическом ряду форма, потомками которой являются все члены этого отряда.

Восстанавливая признаки предковой формы, нужно всегда помнить, что признак, плезиморфный в большинстве случаев, в некоторых группах может быть апоморфным и наоборот: как было показано выше, изменение отдельного признака может идти в обратном направлении, в результате чего восстанавливается утраченное примитивное состояние. Вполне естественно, что реконструированный с учетом этих фактов предок может обладать признаками, традиционно считающимися специализированными (апоморфными).

Сравнение полученной реконструкции предка с реально существующими таксонами может показать, что предполагаемый предок может быть включен в один из этих таксонов без существенного изменения его диагноза. В таком случае обычно делается заключение, что указанный таксон является предковым по отношению к данной группе, т. е. что ее ближайший общий предок был членом этого таксона. Если при этом предковый таксон входит в исследуемую группу, последняя является монофилетической и может быть выделена в особый таксон, если же не входит, то группа полифилетична. Таким образом, монофилетичным, по нашему мнению, следует считать такой таксон, ближайший общий предок которого, хотя бы и реконструированный, по своим признакам является членом этого таксона (Пономаренко, Расницын, 1966).

Отысканием или реконструкцией предка и подтверждением монофилетичности исследуемой группы заканчивается первый этап филогенетичес-

кого анализа. Вторым этапом является выяснение родственных отношений членов этой группы, т. е. определение последовательности ветвей филогенетического древа. В этом случае приходится сравнивать характер признаков, сближающих и различающих родственные группы.

Допустим, мы имеем три таксона — А, В и С (рис. 274). Ни один из них не является предком какого-либо другого, т. е. каждый из них обладает какими-то апоморфными признаками. В этом случае может оказаться, что по одному из признаков А и В симплезиоморфны, следовательно, С по нему аутапоморфен. По другому признаку А аутиплезиоморфен, В и С синапоморфны. Сходство по примитивному признаку (симплезиоморфия) легко возникает в результате независимого сохранения примитивного состояния. Если наши три вида раньше были одинаково примитивными по какому-то признаку, то изменение одного из них, например С, автоматически делает А и В симплезиоморфными, даже если мы заранее знаем, что В гораздо ближе к С, чем к А. Поэтому симплезиоморфия не может служить основанием для предположения о родстве связанных ею таксонов. Иначе дело обстоит с синапоморфией. Конечно, сходные изменения также могут возникать независимо, в результате конвергенции или параллелизма. Однако чаще таксоны оказываются синапоморфными в результате того, что они происходят от общего предка, приобретшего апоморфию по данному признаку (кладистическая синапоморфия). Поэтому в рассмотренном нами примере таксоны В и С, связанные синапоморфией, вероятно, более близко родственны друг другу, чем каждый из них к А, т. е. общий предок всех трех таксонов дивергировал вначале на А и общего предка В и С и лишь затем последние обособились друг от друга.

Возможность конвергентного возникновения синапоморфии делает ненадежным построение филогенеза по одному такому признаку. Дело даже не в том, что одной синапоморфии недостаточно — вполне возможно, что в промежутке между двумя дивергенциями изменение действительно могло произойти только по одному из анализируемых признаков. Для того чтобы быть более уверенным в близком родстве В и С, необходимо не столько найти дополнительные доказательства синапоморфной связи между ними, сколько убедиться в отсутствии синапоморфии между А и В, с одной стороны, и А и С — с другой. Действительно, если В по одному признаку синапоморфен с С, а по другому с А, то очевидно, что лишь одна из этих синапоморфий может быть кладистической. Вторая синапоморфия неизбежно должна оказаться конвергентной, и задача состоит в том, чтобы определить, по какому из признаков произошла конвергенция. Существует и другая возможность: может быть неправильно определено, какой из признаков апоморфен, а какой плезиоморфен, т. е. симплезиоморфия принята за синапоморфию.

Фактически именно эти проблемы — выделение синапоморфий и доказательство их кладистической природы — являются центральными в филогенетике, поскольку в настоящее время трудно описать строгую логическую схему их решения, как это, видимо, возможно в отношении других этапов филогенетического анализа. Здесь же главным остается детальное и всестороннее изучение признака и возможных путей его появления с использованием всех доступных морфологических, экологических, физиологических, эмбриологических, генетических и других аргументов. Ввиду этого достаточно надежное выделение кладистических синапоморфий возможно лишь в более или менее изученных группах, в частности, имеющих современных представителей или хотя бы морфоэкологических аналогов исследуемой группы в современной фауне.

В соответствии с изложенным выше описание эволюции Symphyta начинается с реконструкции предка подотряда. Положение этого предка в филогенезе Pterygota оказывается неясным, поэтому несколько страниц

пришлось посвятить проблеме происхождения Oligoneoptera и лишь затем перейти к анализу взаимоотношений надсемейств и семейств подотряда. При этом использовались результаты по возможности более разностороннего анализа признаков, полученные в предыдущей части работы.

РЕКОНСТРУКЦИЯ БЛИЖАЙШЕГО ОБЩЕГО ПРЕДКА SYMPHYTA

Морфологический анализ перепончатокрылых подотряда Symphyta показал, что почти все известные у них плезиоморфные признаки могут быть найдены у представителей семейства Xyelidae. Поэтому общий предок подотряда, обладающий всеми плезиоморфными признаками, должен настолько мало отличаться от общего предка Xyelidae (Расницын, 1968а), что по своим особенностям он будет естественно входить в состав этого семейства, не изменяя его диагноза. Другими словами, предком всех Symphyta (а через них, видимо, и остальных перепончатокрылых) был какой-то, пока ближе не известный, представитель Xyelidae. С этим выводом хорошо согласуются древность семейства Xyelidae и его очень большое разнообразие в мезозое.

Схематическая реконструкция морфологии имаго этого насекомого дана на рис. 272. Личинка его, насколько позволяют судить имеющиеся сведения, морфологически была сходна с личинкой Macroxyelini (рис. 251). Сложнее вопрос с экологией предковой формы. Личинки Macroxyelini питаются листьями покрытосемянных растений, не существовавших в триасе и юре, откуда уже известны представители различных групп Symphyta. Кроме того, личинки Macroxyelini сравнительно плохо приспособлены к открытому существованию на листьях растений и к питанию ими: их мандибулы ближе по своему строению к мандибулам схизофагов и хищников, чем таких типичных филлофагов, как личинки высших Tenthredinidea и Lepidoptera. Ноги личинок Xyelidae, видимо, слабы для прочной фиксации на таком неустойчивом субстрате, как раскачиваемые ветром листья и тонкие ветви растений, поскольку многие из них, подобно личинкам Pamphiliidae, дополнительно прикрепляются к субстрату с помощью редких паутинок (Duar, 1898а, b). Возможно, что такой весьма несовершенный способ фиксации действительно был первым этапом приспособления к экзозитному образу жизни и что личинки Xyelidae первично обладали способностью использовать секрет своих слюнных желез не только для постройки кокона, но и для фиксации на субстрате.

Однако существуют факты, заставляющие сомневаться в том, что уже первые Symphyta питались открыто на листьях, например, голозерных растений. Прежде всего в мезозое до начала мела почти не было открытоживущих филлофагов не только среди Hymenoptera, но и в числе других личинок Oligoneoptera. По мнению Панфилова (1967), в течение палеозоя и большей части мезозоя потребление насекомыми зеленых частей растений вообще было очень небольшим. Далее, среди современных Xyelidae представители только одной трибы Macroxyelini живут открыто, а личинки остальных современных форм обитают внутри веточек или мужских шишек голосемянных растений. Для многих из вымерших групп семейства характерен удлинённый яйцеклад, также свидетельствующий о скрытом образе жизни личинок этих насекомых. Столь сильная тенденция к обитанию в тканях растений весьма показательна, тем не менее маловероятно, чтобы предок Symphyta мог развиваться вполне эндофитно. Существование внутри растения и питание его тканями накладывают на личинок Oligoneoptera сильный отпечаток приблизительно того же характера, как при паразитизме, т. е. вызывают их

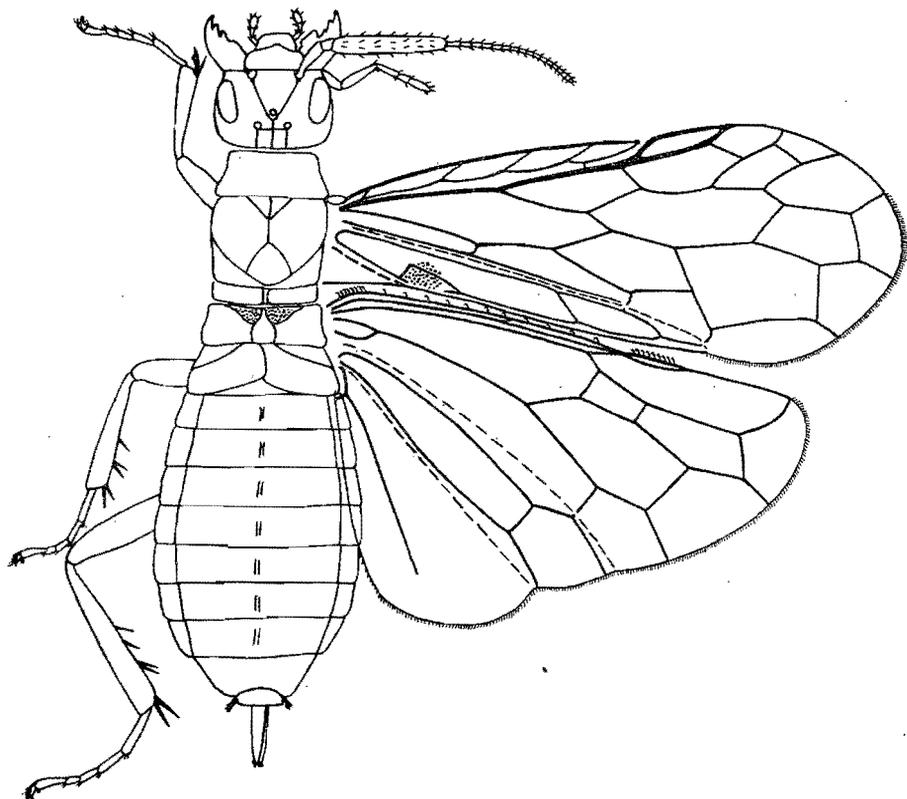


Рис. 272. Реконструкция предка Symphyta

морфологическое упрощение и специализацию (рис 257—259) (Smith, 1967).

Общий предок Symphyta скорее всего был связан с какими-то промежуточными местообитаниями — не внутри тканей растения, но и не на поверхности его фотосинтезирующих органов. При этом он должен был быть тесно связан с растением (в противном случае, как показано выше, происходит быстрая утрата третьими створками яйцеклада их первичной функции ножен), однако его экология не должна была способствовать узкой специализации Symphyta.

Указанием на характер местообитания, удовлетворяющего этим требованиям, является, по-видимому, экология представителей рода *Xyela*, личинки которых развиваются в молодых, еще не раскрывшихся мужских шишках сосен. Конечно, предковая форма развивалась не в точно таких же условиях, как сильно упрощенные личинки *Xyela*, но существование ее в раскрытых, зрелых шишках и питание пыльцой кажутся вполне возможными, тем более что древние голосемянные часто обладали очень крупными мужскими шишками.

По мнению ряда авторов, приспособление к питанию пыльцой вообще имело большое значение в эволюции многих насекомых (Гринфельд, 1962; Малышев, 1966; Шаров, 1968, и т. д.). Условия же существования в открытой шишке достаточно близки к условиям скважин и полостей подстилки, справедливо считающихся исходным местообитанием насекомых (Гиляров, 1949), и не должны были вызывать необратимой специализации личинок. Более того, с этим образом жизни хорошо согласуются некоторые особенности строения примитивных личинок Symphyta. Так, сенсор-

ные субанальные бугорки или придатки могут быть весьма полезными при движении в щелях между спорофиллами задним концом тела вперед. Способность личинки к выделению паутины обеспечивала ее безопасность при переходе с одной шишки на другую и защищала от иных обитателей этого убежища, которое привлекало к себе насекомых обилием легкодоступной и питательной генеративной ткани, близкой по составу к обычной пище хищников и сапрофагов (точнее, микрофагов типа *Panorpa*). Поэтому при настоящем уровне знаний наиболее вероятным кажется предположение, что первые Hymenoptera, относившиеся к семейству Xyelidae, развивались в зрелых мужских шишках голосемянных растений.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ

Перепончатокрылые занимают обособленное положение в когорте Oligoneoptera, и попытка сближения их с теми или другими отрядами или надотрядами насекомых с полным превращением выглядит неубедительно. Так, выведение Hymenoptera из Neuropteroidea, в частности сближение их с Raphidioptera, основывается просто на самом факте наличия яйцекада (симплезиоморфия!) и на поверхностном сходстве характера жилкования (Мартынов, 1937а, б; Родендорф, 1962). Представление о происхождении перепончатокрылых от Mecopteroidea основывается на габитуальном сходстве в действительности совершенно различных личинок Symphyta, Mecoptera и Lepidoptera и на наземном образе их жизни (Crampton, 1938; Chen, 1946) или же на неточной реконструкции жилкования *Cretavus* (Шаров, 1957а; Мартынова, 1959). Эта реконструкция напоминает крыло Mecoptera лишь примитивностью жилкования, и даже если бы она была вполне верной, она не могла бы служить основанием для сближения этих групп.

Перепончатокрылые, по-видимому, и не могут быть сближены с какими-либо Oligoneoptera, поскольку представители других отрядов когорты, по крайней мере современных, синапоморфны по некоторым важным признакам. Прежде всего для этих насекомых характерны превращение третьих створок яйцекада из ножен в основную его рабочую часть и связанная с этим глубокая редукция по меньшей мере второй пары створок. Такой яйцекад первично используется для помещения яиц в щели субстрата, и при вторичном переходе к откладке яиц в ткани растений (у Dytiscidae) третьи створки продолжают активно участвовать в процессе яйцекадки. Для огромного большинства Coleoptera, Neuropteroidea и Mecopteroidea s. l. (как для имаго, так и для личинок) очень характерно замыкание головной капсулы между ротовым и затылочным отверстиями, которое у перепончатокрылых происходит лишь на поздних этапах эволюции и притом только у имаго. Все это свидетельствует о том, что перепончатокрылые, по-видимому, представляют собой первую, наиболее раннюю ветвь эволюции Oligoneoptera, отошедшую от основного ствола когорты раньше любого другого отряда, может быть, только за исключением Caloneuroidea и Glosselytroidea, для которых еще не известно строение соответствующих органов.

Проблема происхождения перепончатокрылых превращается, таким образом, в проблему происхождения всех насекомых с полным превращением. Число работ, посвященных этому вопросу, огромно, подробный разбор их здесь невозможен, да и едва ли нужен ввиду того, что анализ проблемы и подробная библиография содержатся в ряде недавних статей и монографий на эту тему (Гиляров, 1949; 1957; Залесский, 1949, 1958; Шаров, 1953, 1957а, в, 1966; Расницын, 1965б; Родендорф, 1968; Chen, 1946, 1955; Hinton, 1963, и т. д.). Поэтому ниже будут изложены лишь

принятая здесь гипотеза происхождения *Oligoneoptera* и необходимая ее аргументация.

Насекомые с полным превращением обнаруживают синапоморфное сходство со всеми когортами и инфраклассами *Pterygota*, однако надежность этих синапоморфий различна. Наименее надежным представляется единственный апоморфный признак, сближающий их с *Polyneoptera*, — способ образования зародышевых оболочек. Согласно Шарову (1957в, 1966), выдвинувшему этот признак в качестве основания для сближения *Polyneoptera* с *Oligoneoptera*, а *Paraneoptera* с *Palaeoptera*, зародышевые оболочки двух первых групп образуются путем нарастания складок на передний и задний концы поверхностно расположенной длинной зародышевой полоски. Наружный листок складки становится при этом серозой, внутренний — амнионом. Головной конец зародыша в процессе образования оболочек остается на месте или даже сдвигается вперед. У *Palaeoptera* и *Paraneoptera* более короткая зародышевая полоска, сдвигаясь назад, погружается хвостовой своей частью в желток яйца. Увлеченная этим движением в глубь яйца внезародышевая бластодерма превращается во внутренний слой оболочки (амнион), оставшаяся на поверхности часть бластодермы дает серозу. По мнению Шарова, оба эти способа образования оболочек независимо происходят из того типа развития, который характерен для *Thysanura*. У этих насекомых очень короткая зародышевая полоска погружается в желток целиком, всей спинной поверхностью, и амнион образуется бластодермой, увлеченной в желток обоими концами зародыша.

В действительности же различия способов образования оболочек далеко не так резки. Прежде всего как для *Thysanura*, так и для всех когорт и инфраклассов *Pterygota* чрезвычайно характерно подгибание на вентральную сторону задней части зародышевой полоски по крайней мере в начале образования оболочек. В результате не только у *Palaeoptera* и *Paraneoptera*, но и у *Thysanura* и очень многих *Polyneoptera* и *Oligoneoptera* оболочками в первую очередь одевается задний конец зародыша, как это хорошо видно из описаний или рисунков многих эмбриологов (Graber, 1890; Heymons, 1897, 1905, 1906, 1909; Knowler, 1900; Hirschler, 1909; Strindberg, 1913; Krause, 1938; Miller 1940; Шаров, 1953; Ando, Okada, 1958; Иванова-Казас, 1964). При этом у *Tachycinus* (*Orthoptera*) образование зародышевых оболочек происходит в точности таким же способом, как у *Palaeoptera* и *Paraneoptera* (Krause, 1938); судя по рисунку Грабера (Graber, 1890, рис. 32), то же самое характерно для *Lina* (*Coleoptera*). Типичное для *Palaeoptera* и *Paraneoptera* сдвигание головы зародыша назад характерно для многих *Polyneoptera*, правда, лишь у упомянутого *Tachycinus* и у термита *Eutermes* (Knowler, 1900) оно происходит в процессе образования зародышевых оболочек, в других случаях перемещение головы зародыша наблюдается уже после образования зародышевых оболочек (Krause, 1938). Очень короткая зародышевая полоска *Plesioptera* погружается в желток всей спинной поверхностью, как у *Thysanura*, но зародышевые оболочки образуются не одновременно с погружением, а до него, в результате обычного подгибания заднего конца зародышевой полоски (Miller, 1939, 1940). Это не позволяет использовать характер эмбриогенеза веснянок в качестве доказательства непосредственного перехода от способа развития *Thysanura* к тому, что наблюдается у *Polyneoptera* и *Oligoneoptera*, минуя сдвигание зародыша в желток задним концом вперед. С другой стороны, способ развития зародыша некоторых стрекоз и клопов сближается с таковым большинства *Polyneoptera* и *Oligoneoptera*. В частности, у *Libellulidae* и *Cordulegasteridae* большая часть оболочек образуется не при погружении зародыша в желток, а в результате нарастания типичных амниотических складок. У *Epiophledia* (*Ani-*

soygyoptera) не происходит сдвигания головы зародыша назад (Ando, 1962). Зародыши некоторых клопов (*Coranus*, *Plea* и др.) также не сдвигаются назад и не инвагинируются (Coben, 1968). Все эти факты свидетельствуют о большой изменчивости способов образования зародышевых оболочек и о недостаточной устойчивости этого признака для того, чтобы по одному нему можно было судить о родственных отношениях крупных групп насекомых. Имеющиеся данные, по-видимому, свидетельствуют в пользу гипотезы Андо (Ando, 1962), предполагавшего первичность типа развития, характерного для Palaeoptera. Образование зародышевых оболочек путем нарастания амниотических складок возникает, видимо, как модификация этого способа при сдвигании процесса их закладки на более позднюю стадию эмбриогенеза, стадию длинной зародышевой полоски. У разных представителей Pterygota этот процесс происходил, по-видимому, независимо, как об этом свидетельствует разнообразие типов образования оболочек во всех крупных группах насекомых. Таким образом, мы не имеем достаточных оснований для сближения Oligoneoptera с Polyneoptera.

Гораздо более существенно сходство насекомых с полным превращением с Palaeoptera и Paraneoptera. Все три группы синапоморфны по таким признакам, как использование стилей девятого сегмента самца в качестве активной части копулятивного аппарата, и антагонизм интерфрагмальных и скуто-фрагмальных (скуто-латерофрагмальных) мышц. Oligoneoptera и Paraneoptera синапоморфны по признаку крышевидного (первично) складывания крыльев, при котором в заднем крыле подгибается лишь небольшая часть анальной системы, так что основания анальных жилок остаются не перевернутыми. Oligoneoptera и Paraneoptera синапоморфны по криптостернии, т. е. инвагинации стернита средне- и заднегруди имаго, сохраняющейся при развитии полете по крайней мере на том сегменте, который несет основные крыловые мышцы. Косвенно все три группы связывают также характерная для них тенденция образования сосущего хоботка и часто очень глубокие параллелизмы жилкования многих представителей (см., например, Родендорф и др., 1962).

По-видимому, предки современных Pterygota дивергировали вначале на две группы, одна из которых оказалась предковой для Polyneoptera, другая — для Palaeoptera, Paraneoptera и Oligoneoptera, и лишь затем обособились друг от друга последние три группы.

Для выяснения родственных связей Palaeoptera, Paraneoptera и Oligoneoptera следует подробнее рассмотреть упомянутый выше момент расхождения главных путей эволюции Pterygota. По мнению А. Г. Шарова, первые крылатые насекомые, Archoptera, обладали крыльями, направленными в покое косо назад таким образом, что на брюшко налегала только их анальная область. В полете крылья выводились вперед. Такие насекомые из-за большого размера торчавших назад и в стороны крыльев не могли быть обитателями скважин подстилки и других сходных местобитаний и жили, видимо, на деревьях, питаясь в значительной степени их пыльцой (микроспорами). Развивались они по типу археметаболии: из яйца выходила личинка с плохо выраженной грудной тагмой и нерасчлененными (а на наш взгляд, и неотчлененными) лапками. Личинка постепенно приобретала признаки взрослого насекомого, рост и линьки продолжались и по достижении половой зрелости (Шаров, 1966, 1968).

Дальнейшая эволюция Archoptera по направлению к Polyneoptera представляется довольно ясной. Их предки, еще не приспособленные к сильному полету и обладавшие широкими слабокостализованными крыльями, перешли к обитанию в укрытиях (в подстилке, щелях коры деревьев и т. д.), причем здесь же протекало все их развитие от яйца до имаго. В условиях отбора на минимальные поперечные размеры прячущегося насекомого это должно было привести к складыванию крыльев и к

подгибанию всей или почти всей анальной области особенно широкого заднего крыла. Сходство способов существования крылатого взрослого насекомого и бескрылых стадий его развития привело к глубокой эмбрионализации и имагинизации онтогенеза, в результате чего постэмбриональные стадии оказались очень похожими на имаго (типичное неполное превращение). Однако противоречие между одинаковым образом жизни имаго и бескрылых стадий развития и различной их морфологией (наличие крыльев) привело в одних случаях к ослаблению функции полета (у большинства современных *Blattopteroidea*, *Plecopteroidea* и у *Phasmatodea*), в других — к экологической дивергенции бескрылых и крылатых стадий (у *Plecoptera*). Третьи (*Orthoptera*) приобрели прыгательные ноги, заменяющие крылья в их функции средства спасения от опасности. Интересно, что именно это направление эволюции оказалось биологически наиболее прогрессивным, что указывает на важность недооценивавшейся ранее функции крыльев как органов бегства от врага (Расницын, 1965б).

Основным моментом эволюции *Palaeoptera* было совершенствование полета, в результате чего они стали проводить в воздухе большую часть времени и утратили способность складывать крылья (точнее, выводить их из той плоскости, в которой крыло движется в полете). Это позволило им сократить до минимума время подготовки к полету, хотя и мешало прятаться в укрытиях. Судя по современным представителям группы, онтогенез этих насекомых долгое время существенно не изменялся, причем большинство из них, по мнению Родендорфа (1968), оставалось наземными.

Становление *Oligoneoptera* и *Paraneoptera* было связано, вероятно, с переходом к обитанию в гуще растений, т. е. в условиях более ограниченного пространства, чем у *Palaeoptera*, но все же более свободного, чем у *Poluneoptera*. Здесь оказалось достаточно складывать крылья домиком, а не плоско на брюшке. Выработанный к этому времени довольно сильный полет позволил уменьшить ширину крыльев, что сделало возможным складывание крыльев с подгибанием небольшого участка заднего крыла, несущего одну или две анальные жилки.

Синапоморфия *Palaeoptera*, *Paraneoptera* и *Oligoneoptera* по признакам крыловой мускулатуры и гениталий самца позволяет предположить, что эти изменения произошли еще у их общего предка. Возможно, что изменение направления скуто-фрагмальной мышцы было связано с особенностями функционирования крылового аппарата, например с постоянно распростертым положением крыльев. Другими словами, предполагается возможным происхождение *Oligoneoptera* и *Paraneoptera* непосредственно от *Palaeoptera*. В пользу этой гипотезы свидетельствует сам факт существования *Diaphanopteroidea*, морфологически промежуточных между *Palaeoptera* и *Oligoneoptera*, а может быть, также между *Palaeoptera* и *Paraneoptera* (Carpenter, 1963). Морфология *Palaeoptera*, группы весьма примитивной, не противоречит их возможной роли предка двух упомянутых когорт.

Вопрос о том, произошли ли *Paraneoptera* и *Oligoneoptera* от *Palaeoptera* одним стволем, двумя или даже многими, остается открытым. Действительно, едва ли не единственным апоморфным признаком, объединяющим *Oligoneoptera* и *Paraneoptera*, помимо способа складывания крыльев является криптостерния, однако строение вентральной части груди большинства *Palaeoptera* и, следовательно, момент возникновения этого признака не известны. Не исключена возможность и независимого появления криптостернии. Поэтому родственные отношения *Oligoneoptera* и *Paraneoptera* представляются сейчас совершенно неясными.

Не является очевидной и монофилия *Oligoneoptera*. Они также объединяются, по-видимому, только одной синапоморфией — полным превращением. Последнее представляет собой атипичную эмбрионализацию, в результате которой почти весь постэмбриональный морфогенез

оказался сконцентрированным в покоящейся куколке, функционально вполне соответствующей яйцу (Новак, 1961). Куколка отделяет друг от друга крылатые и бескрылые активные стадии развития и позволяет им эволюционировать независимо и использовать все преимущества каждой из них. Прозошедшее в результате появления куколки разобщение процессов морфогенеза и активных функций (питание, расселение и размножение) и явилось вероятной причиной расцвета этой группы (Расницын, 19656). Таким образом, и Oligoneoptera объединяются одним только признаком, недоступным для изучения у форм, возможно, близких к их предкам (вымершие Diaphanopteroidea), и способным появляться независимо. Как известно, полным превращением обладают некоторые Paraneoptera — Thysanoptera, Aleuroidea, самцы Coccidea. Вторичность этого явления очевидна — для всех представителей Paraneoptera, в том числе и перечисленных выше, характерна эмбрионализация. Правда, здесь она не столь глубока, как у Polyneoptera, в частности полное расчленение лапок происходит не в эмбриональном, а в постэмбриональном развитии (Расницын, 19656). Тем не менее первые постэмбриональные стадии всех Paraneoptera можно считать настоящими нимфами, а не личинками, как у Oligoneoptera. Таким образом, представление о монофилии последних покоится на весьма ненадежном основании, и перепончатокрылые, как наиболее обособленная их группа, могут в дальнейшем оказаться происходящими непосредственно от каких-то Palaeoptera. Однако пока полифилия Oligoneoptera не доказана, эту группу следует рассматривать как единый таксон. Для нас же важно отсутствие резкой грани между ней и Palaeoptera: предполагаемые различия между ними не требуют серьезных отличий экологии их личинок, равно как не предполагают таких изменений и процесс превращения Archoptera в Palaeoptera. В обоих случаях изменяется строение и поведение только поздних стадий развития — имагинальной при возникновении Palaeoptera, нимфальной (впоследствии куколочной) — при превращении их в Oligoneoptera. Предполагаемая же Шаровым экология личинок Archoptera оказывается той же самой, что и наиболее вероятная экология личинок первых Hymenoptera — питание микроспорами в шишках голосемянных. Это совпадение независимых гипотез подтверждает правдоподобность изложенных выше взглядов на пути становления отряда Hymenoptera.

ДАЛЬНЕЙШАЯ ЭВОЛЮЦИЯ SYMPHYTA

Анализ строения Symphyta показал, что нам не известно ни одного аноморфного признака, который объединял бы все надсемейства, произошедшие от Xyelidae, позволяя тем самым считать, что они отошли от Xyelidae единым стволом.

По-видимому, таких стволов было два: от Xyelidae обособился с одной стороны предок Tenthredinidea, с другой — общий предок Megalodontidea, Cephidea, Siricidea и Orussidea. У первого надсемейства при этом появились такие аноморфные признаки, как узкая, глубоко вырезанная сзади переднеспинка, неподвижно соединенная со среднеспинкой, спинистернум, приросший к переднему краю среднегруди, мощная поперечная фурка средне- и заднегруди, отсутствие терго-педальных и некоторых других мышц, короткий первый отрезок RS и сдвинутая дистально поперечная 2r-rs переднего крыла, короткий яйцеклад, гениталии самцов, постоянно перевернутые и без перепончатого диска на гоностиглях, сдвинутые вверх от оснований антенн личиночные глазки. Эти изменения должны были уже произойти к моменту появления первых представителей Tenthredinidea в древних фаунах, т. е. не позже середины юры.

Остальные (скрытоживущие) Symphyta синапоморфны по таким при-

знакам, как сдвинутые вниз верхние ветви тенториума, проплевры, широко смыкающиеся по средней линии, субапикальное положение перепончатых дисков гоностилей, сдвигание вниз глазков личинки, перемещение ее субанальных придатков к углам анальной щели и появление в слюнных железах общей оболочки и четырехугольного в разрезе протока. Перечисленные признаки должны были быть приобретены общим предком *Megalodontidea*, *Cephidea*, *Siricidea* и *Orussidea* после отделения его от *Xyelidae*, но до обособления хотя бы одного из четырех надсемейств, т. е. не позднее конца триаса.

Помимо указанных выше признаков для всех членов рассматриваемой группы надсемейств характерно замыкание затылочного отверстия, связанное с усилением мандибул, и обусловленное скрытым образом жизни упрощение расчленения личинки — редукция всех складок брюшного стернита, кроме поперечных. Однако эти особенности могли возникнуть независимо: у *Megalodontidea* усиливались режущие мандибулы, а у остальных — грызущие, способ существования личинок тех и других резко различен, так что приспособление к скрытому образу жизни могло происходить параллельно. Поэтому замыкание головной капсулы и сокращение расчленения личинок могли возникнуть независимо и, следовательно, позже.

Отношения предков двух основных групп *Symphyta* с теми или иными подсемействами *Xyelidae* представляются следующими. Соединение SC и C с птеростигмой, укороченный яйцеклад, открытый в большинстве случаев образ жизни и дорзальное положение глазков личинки сближают *Tenthredinidea* с *Macroxyelinae*, а перевернутые гениталии самцов — с *Xyelinae*. Впрочем, последний признак, как мы видели, часто возникает независимо, и сходство по нему может быть конвергентным. Предок *Megalodontidea* — *Siricidea* по своей экологии и морфологии личинки сближается с *Xyelinae*, личинки которых ведут вполне скрытый образ жизни и обладают сдвинутыми книзу глазками, а по морфологии имаго — к *Madygellinae*. Впрочем, одно другому не противоречит, поскольку *Madygellinae* морфологически легко выводятся из *Xyelinae*, а экологически, судя по яйцекладу *Sirecomima*, должны были быть весьма сходными с ними. С другой стороны, *Pararchexyela*, габитуально довольно сходная с представителями этой группы, явно более древнего происхождения — строение ее SC более примитивно, чем у *Archexyelinae*. Если эта форма не представляет третью, независимую линию потомков *Xyelidae*, а действительно родственна *Megalodontidea*, *Cephidae* и *Siricidea*, то возникновение всех этих насекомых автоматически сдвигается в глубь эволюции *Xyelidae*. Однако поверхностное габитуальное сходство жилкования крыла отнюдь не доказывает действительного родства *Pararchexyela* с этими насекомыми. Поэтому имеющиеся к настоящему времени данные все же позволяют считать *Tenthredinidea* потомками каких-то, ближе нам не известных *Macroxyelinae*. Равным образом можно предполагать, что общий предок *Megalodontidae*, *Cephidea*, *Siricidea* и *Orussidea* обладал признаками *Madygellinae* и был членом этого подсемейства.

Среди надсемейств скрытоживущих *Symphyta* наиболее обособлены *Megalodontidea*, характеризующиеся гипертрофированными режущими мандибулами, соединением наличника и гипостом медиальнее оснований мандибул, редуцированным яйцекладом, не способным обеспечить полное погружение яйца в ткань растения, и обитанием в гнездах, построенных с помощью паутины. Эти признаки должны были появиться после обособления надсемейства, но до появления первых типичных его представителей, т. е. не позже середины юры.

Представители других надсемейств перешли к прокладыванию ходов в тканях растений, преимущественно в древесине. В связи с этим они приобрели мощные грызущие челюсти, а их личинки, кроме того, — направ-

ленный назад супраанальный отросток, впоследствии редуцировавшийся у *Orussidea*. Придатки и расчленение личинок подверглись большей или меньшей степени редукции. Для имаго *Siricidea*, *Cephidea* и *Orussidea* также очень характерна редукция неизменной (наружной) вершинной шпоры передних голеней и спинистернума переднегруди и срастание передних ветвей среднегрудной фурки. Общий предок трех эндофитных надсемейств должен был приобрести все эти признаки до начала юры, когда появляются первые представители *Siricidea*.

Среди трех рассматриваемых надсемейств более обособлены *Cephidea*. По многим признакам, особенно личиночным, *Cephidae* примитивнее *Siricidea* и *Orussidea*, по другим они аутапоморфны, поэтому *Cephidae* не могут быть ни предками, ни потомками двух других групп. К апоморфным признакам *Cephidae* можно отнести удаление оснований антенн от наличника, резкое сужение костального поля, редукцию шероховатого поля переднего крыла и ценхров заднеспинки, латеральную сплюснутость брюшка, срастание гоностилей с гонококсами и утрату их перепончатого диска, а также связь личинок с покрытосемянными растениями. Все эти особенности должны были появиться у предка *Cephidea* до начала мела, поскольку в пограничных между юрой и мелом отложениях найдено крыло представителя *Cephinae*, более специализированного морфологически подсемейства единственного семейства *Cephidae*.

Становление *Siricidea* сопровождалось замыканием затылочного отверстия в результате смыкания гипостом (а впоследствии и постген), появлением игловидного, механически более совершенного яйцеклада и глубокой редукцией расчленения, придатков и глаз личинки. Произошло это не позднее самого конца триаса.

Orussidea, вероятно, являются непосредственными потомками *Siricidea*. Об этом говорит не только отсутствие у них аутоплезиоморфных признаков, но и их синапоморфия с частью последних: поперечный шов среднеспинки, характерный для *Orussidea* и большинства *Siricidea*, еще не развит у *Anaxyelidae* и *Gigasiricidae*. По-видимому, первые *Orussidea* обособились от основного ствола *Siricidea* уже после того, как от него отошли упомянутые два семейства, но не позже середины юры, поскольку остатки *Parorgyssidae* известны из верхнеюрских отложений. Более подробно родственные связи *Orussidea* и *Siricidea* будут рассмотрены позднее, в ходе анализа эволюции последних.

ЭВОЛЮЦИЯ TENTHREDINIDEA

Наиболее примитивное семейство *Tenthredinidea*, *Xyelotomidae*, по морфологии имаго может рассматриваться в качестве общего предка всех остальных. Небольшое число члеников жгутика их антенн не является серьезным тому препятствием, поскольку у *Xyelocerus* антенны восьми-члениковые — всего на один членик меньше, чем наиболее типичные антенны *Tenthredinidae*. У *Blasticotomidae*, *Argidae* и *Cimbicidae* число члеников еще меньше, и лишь у *Diprionidae* и некоторых *Pergidae* оно увеличено, но здесь многочленистость антенн сопровождается гипертрофией их функции (в частности, перистостью их жгутика у самцов) и, вероятно, возникла вторично.

Blasticotomidae и *Xyelotomidae* объединяются рядом примитивных признаков (сохранение «ксилелидных» антенн, хорошо выраженного первого отрезка RS и некоторых других особенностей) и могут не быть более родственны друг с другом, чем с другими семействами. *Argidae* и *Blasticotomidae* синапоморфны по признакам глубокой редукции жгутика «ксилелидных» антенн и шестичлениковости ноги личинки, снабженной, правда, различным коготковым аппаратом. С другой стороны, *Argidae* сближаются с *Pergidae* по признакам редукции поперечной 2r-rs переднего

крыла, по одночлениковым антеннам личинок и по наличию у них слюнных желез с вторичными протоками, соединяющими главный с секреторными клетками. *Blasticotomidae* аутплезиоморфны по таким признакам, как спленистернум, присосший к среднегрудю, но еще не вошедший в ее состав, сравнительно примитивная фурка, шестичлениковые антенны личинки, примыкающие к краям лба, и мандибулы, сохраняющие в основании режущий край, гомологичный молярной части челюсти. Все это делает правдоподобным предположение, что *Blasticotomidae* являются древней, независимой ветвью, произошедшей непосредственно от *Xyelotomidae*. *Argidae* и *Pergidae* представляют, вероятно, вторую линию эволюции *Tenthredinidea*, к третьей же относятся *Tenthredinidae*, *Diprionidae* и *Cimbicidae*. Последние три семейства не обнаруживают существенных признаков сходства ни с *Argidae* и *Pergidae*, ни с *Blasticotomidae*. Они синапоморфны по таким признакам, как редуцированные анаплеуральные швы среднегрудю и преапикальные шпоры голеней, глубоко-выемчатый, почти невидимый снаружи восьмой стернит самца, сильно развитые брюшные ножки личинки и ее своеобразные слюнные железы с широким протоком, окаймленным двумя рядами секреторных клеток. Внутри этой группы, по-видимому, наиболее примитивны *Tenthredinidae*, из которых можно вывести остальные два семейства. Последние не обнаруживают определенных признаков, сближающих их друг с другом и противопоставляющих третьему семейству; вероятно, они произошли от *Tenthredinidae* независимо.

Таким образом, эволюция *Tenthredinidea* представляется в следующем виде. Не позднее середины юры предки надсемейства должны были приобрести признаки семейства *Xyelotomidae*, давшего три линии потомков. Одни из них не позднее начала кайнозоя перешли к развитию в стержнях вай папоротников и приобрели признаки *Blasticotomidae*. Две другие линии эволюции надсемейства приобрели характерные свои особенности также не позднее палеогена, откуда уже известны представители всех современных семейств *Tenthredinidea*. С другой стороны, они едва ли могли появиться намного раньше конца юры — начала мела. К этому времени относится находка первой листогрызущей личинки (*Vitimil larva*) и *Mesocephus*, почти несомненно развивавшегося на покрытосемянных растениях. Выше приводились соображения о том, что до второй половины мезозоя, точнее до появления покрытосемянных, питание зелеными частями растений, характерное для современных семейств *Tenthredinidea*, было мало распространено. *Tenthredinidea* довольно плохо подчиняются закономерности, установленной Бенсоном (Benson, 1945, 1964) и говорящей о частой связи более примитивных *Symphyla* с голосеянными. Этот факт можно истолковать как указание на возможную вторичность такой связи в пределах надсемейства. Поэтому становление обеих основных групп современных *Tenthredinidea* могло быть связано с возникновением покрытосемянных растений и приурочено, следовательно, ко второй половине мезозоя.

Дивергенция каждой из двух главных линий эволюции *Tenthredinidea* должна была закончиться к началу кайнозоя. При этом дивергенция *Argidae* и *Pergidae* сопровождалась у первой группы полной редукцией жгутика с образованием характерных трехчлениковых антенн и появлением у личинки парных коготков и полного расчленения грудных ног, а также хорошо развитых брюшных ножек. У *Pergidae* восстановилось гомономное расчленение антенн и исчезла поперечная m-cu заднего крыла.

Предок второй ветви *Tenthredinidea* еще до дивергенции приобрел, как мы видели, признаки номинального семейства. Отделение *Cimbicidae* от древних *Tenthredinidae* сопровождалось появлением головчатых

антенн, исчезновением RS между ячейками 1г и 2г и некоторыми другими изменениями. Важнейшими изменениями, характеризовавшими обособление Diprionidae, были гипертрофия их антенн, редукция поперечной 2г-гс и переход личинок на питание хвойными.

ЭВОЛЮЦИЯ СКРЫТОЖИВУЩИХ SYMPHYTA

В надсемействе Megalodontidea родственные связи остаются совершенно неясными. Pamphiliidae и Xyelydidae габитуально сходны друг с другом, но сходство их обусловлено преимущественно симплезиоморфией (жилкование крыльев и отчасти строение антенн). Parapamphiliidae известны лишь по одному отпечатку плохой сохранности, их своеобразное жилкование не обнаруживает сколько-нибудь существенных признаков сходства с другими членами надсемейства. Megalodontidae очень близки к Pamphiliidae по признакам личинки, но у двух других семейств личинки вообще не известны, а имаго Megalodontidae еще менее похоже на других Megalodontidea, чем Parapamphiliidae.

Дивергенция Megalodontidea на четыре семейства произошла не позднее середины юры, поскольку из верхней юры известны остатки двух семейств. Порядок дивергенций, приведших к обособлению семейств, не известен. Становление Xyelydidae, известных только из средней или поздней юры, сопровождалось редукцией основания CuA переднего крыла с выпрямлением M + CuA и исчезновением SC заднего крыла, остальных семейств — постепенной редукцией увеличенного третьего членика антенн (возможно, еще не произошедшей у Parapamphiliidae) и увеличением головы. Последнее, впрочем, характерно и для многих Xyelydidae, а у других членов надсемейства может идти несколько по-разному, так что весьма вероятно конвергентная природа этого приспособления у представителей разных семейств Megalodontidea.

Помимо перечисленных особенностей, общих для Pamphiliidae, Parapamphiliidae и Megalodontidae, у представителей первого семейства возникают укороченные первый отрезок RS и поперечная 1m-cu и расщепленный второй тергит брюшка. Pamphiliidae появились не позже палеогена и сохранились доныне. У представителей двух других семейств исчезла SC, кроме того, у Megalodontidae в результате выпрямления R костальное поле стало узким и ровным, первый отрезок RS оказался направленным косо к основанию крыла, преэпистерны приобрели трапециевидную форму, к их переднему краю прирос спланистернум, а на члениках жгутика антенн появились отростки, часто расширенные к вершине. Megalodontidae известны только из современной фауны. Для плохо сохранившихся позднюрских Parapamphiliidae характерно укорочение первых отрезков RS и M при расширенном костальном поле и развитом основании CuA.

Эволюция Serphidea здесь подробнее не разбирается, потому что в этой группе нам известно только одно семейство.

В надсемействе Siricidea первичной, исходной для остальных семейств группой могут быть Gigasiricidae, обладающие множеством примитивных признаков. Anaxuelidae, обособившиеся от них раньше других групп (может быть, кроме Sepulcidae и Myrmecicidae), к середине юры утратили продольный ствол SC и поперечные 2г-г переднего крыла и 1г-г заднего. К настоящему времени от этого некогда многочисленного семейства сохранился единственный реликт, *Syntexis libocedrii* Rohw.

Xiphydriidae, Karatavitidae и Siricidae, обладающие поперечным швом среднеспинки, должны были отделиться от Gigasiricidae общим стволом. Sepulcidae и Myrmecicidae, строение среднеспинки которых не известно, также могут оказаться членами этой группы, однако точное их место в

Филогенезе Siricidea не известно. Первые могут оказаться, например, предками Xiphidriidae, Karatavitidae и даже Anaxyelidae, вторые — потомками Siricidae или непосредственно Gigasiricidae. Если же вернуться к трем семействам, для которых доказано наличие поперечного шва, то Siricidae, сохранившие продольный ствол SC и дистальное положение cu-a, но утратившие примитивное строение поперечного шва и первого отрезка RS, оказываются наиболее обособленными в этой группе. Xiphidriidae и Karatavitidae более близки друг к другу, но базальное смещение 3r-m у первых и редукция ценхров и шероховатого поля у вторых не позволяет считать какое-либо из этих семейств предком другого. Однако общий предок Xiphidriidae и Karatavitidae вполне мог быть предком и надсемейства Orussidea, поскольку даже более примитивные Parogussidae (вероятные предки современных Orussidae) не обладают, по-видимому, ни одним признаком, аутилезиоморфным по отношению к предку Xiphidriidae и Karatavitidae. С другой стороны, Karatavitidae обладают множеством апоморфных признаков, сближающих их с высшими перепончатокрылыми (Aroscrita). К таким признакам относятся поперечный шов среднеспинки, редукция ценхров и шероховатого поля, полная редукция SC, сдвинутая базально 2r-rs, сужение брюшка между первыми двумя его сегментами и т. д. Возможно, что Karatavitidae действительно являются предками Aroscrita или по крайней мере близки к ним, однако более серьезное рассмотрение этого важного вопроса требует не только глубокого анализа современных представителей высших Hymenoptera, но и описания многочисленных, часто очень примитивных юрских Aroscrita (Расницын, 1968а), что далеко выходит за рамки настоящей работы.

Схематическое изображение эволюции перепончатокрылых подотряда Symphyta приведено на рис. 273.

АНАЛИЗ ПУТЕЙ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПРОГРЕССА SYMPHYTA В СРАВНЕНИИ С LEPIDOPTERA

Бабочки и Symphyta (главным образом Tenthredinidea) весьма сходны экологически. И те и другие являются преимущественно открытоживущими филофагами, и в той и в другой группе появляются формы, делающие мины в тканях листа, свертывающие листья, делающие паутиные гнезда, галлы, питающиеся внутри стеблей и плодов, и т. д. Личинки Tenthredinidea и гусеницы бабочек габитуально очень сходны. Происхождение или расцвет обеих групп тесно связан с появлением покрытосемянных растений. Бабочки, правда, представлены значительно большим числом видов — порядка 100 тысяч (Grassé, 1949—1951), тогда как у Tenthredinidea их всего около 5000 из приблизительно 5500 видов Symphyta (Benson, 1951—1958). Общая изменчивость строения бабочек (как взрослых, так и личинок), по-видимому, меньше морфологического разнообразия Tenthredinidea. Правда, экологическая пластичность Lepidoptera выше — среди них довольно много обитателей почвы, есть хищные и водные формы, не представленные среди личинок Symphyta, наконец, они многочисленны во всех климатических зонах, тогда как Symphyta связаны преимущественно с северной умеренной зоной. Однако численность обеих рассматриваемых групп, по крайней мере в умеренной зоне, кажется сравнимой. Об этом свидетельствуют, например, результаты круглосуточных кошений, проводившихся в 1965—1967 гг. Ю. И. Черновым и его сотрудниками. Согласно данным, которые Чернов любезно сообщил автору, личинки Tenthredinidea по числу и по биомассе в несколько раз более обильны, чем гусеницы бабочек, в различных биотопах тундры Таймыра и в открытых местообитаниях Подмосковья. Под пологом леса

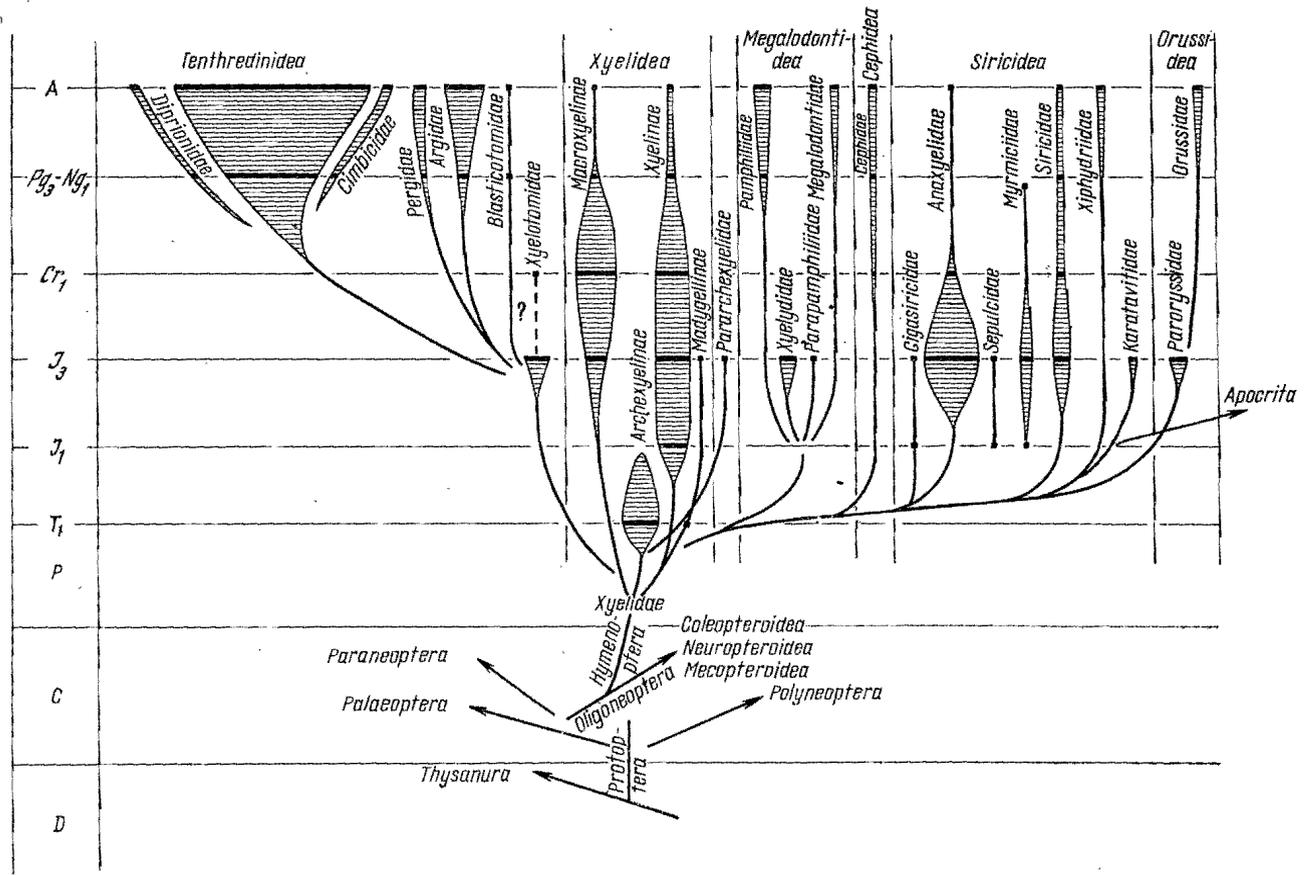


Рис. 273. Схема филогенеза Symphyta

и в Подмоскowie, и в Стрелецкой степи количество и тех и других приблизительно одинаково, и лишь в открытой степи гусеницы оказываются в несколько раз более многочисленными, чем личинки пилильщиков. Таким образом, эти группы в умеренной зоне достигли сравнимого уровня биологического прогресса, однако разными способами, хотя они и занимают практически одну и ту же экологическую нишу. Разница состоит прежде всего в количестве видов, населяющих одну и ту же территорию, и в плодовитости. Шарп (1910), например, приводит для Англии 2000 видов бабочек, а Бенсон (Benson, 1951—1958) — всего 400 с небольшим видов Tenthredinidea (460 видов всех Symphyta). В Московской области по устному сообщению Е. М. Антоновой найдено около 1400—1500 видов бабочек, а по данным Л. Г. Прохоровой, также не опубликованным, — около 370 видов Symphyta, из них приблизительно 320 видов Tenthredinidea, т. е. тоже в 4—5 раз меньше, чем бабочек.

Плодовитость Symphyta Бенсон (Benson, 1950) оценивает в среднем в 60 яиц с максимумом в 1000 яиц у *Urocetus* (Siricidae) и минимумом в 16 у *Acantholyda* (Pamphiliidae). Сходные данные получены Иватой (Iwata, 1958) при вскрытии многочисленных представителей подотряда. При этом плодовитость, превосходящая 200 яиц, характерна только для Siricidae и Xiphodidae, причем особенно высокое число яиц первых, близкое к 1000, очевидно, связано с двух-трехлетним их жизненным циклом. Интересно, кроме того, что среди остальных Symphyta более высокая плодовитость (до 100—150 яиц) и регулярное развитие нескольких поколений в течение года характерны преимущественно для высших представителей подотряда — Tenthredinidea (некоторые Tenthredinidae, Diprionidae) и Siricidae. Наоборот, более примитивные Symphyta (Xyelidae, Megalodontidae, Cephidae, Blasticotomidae) обладают обычно очень небольшой плодовитостью, порядка 20—50 яиц, и лишь одной генерацией в год (Benson, 1950; Iwata, 1958, и данные авторы¹). Очень низка плодовитость также у крайне специализированного *Orussus* (Cooper 1953; Iwata, 1958).

У бабочек картина, в общем, обратная — наиболее типичное число яиц видимо порядка 500—1000 (Поспелов, 1935; Mell, 1940; Bayer, 1967, и др.), причем наибольшая плодовитость характерна, по мнению Мелла (Mell, 1940), для более примитивных (особенно Nerialidae), а наименьшая — для высших (Rhopalosega и др.)². К тому же для бабочек, видимо, более характерно развитие нескольких поколений в год, чем для Symphyta, что еще более подчеркивает разницу между ними в этом отношении.

Что касается большого числа видов бабочек, то помимо экологической пластичности этих насекомых оно может объясняться наличием эффективного и лабильного аппарата репродуктивной изоляции в виде разнообразно и часто ярко окрашенных крыльев бабочек и сильно развитой системы пахучих волосков, продуцирующих половые аттрактанты — летучие видоспецифичные вещества, обеспечивающие встречу полов. Действительно, представим две популяции, некоторое время бывшие географически изолированными и при этом дивергировавшие настолько, что при последующей встрече, вызванной разрушением географической преграды, скрещивание между ними оказалось возможным, но жизнеспособность гибридов несколько снизилась. В результате встречи популяций должен начаться обмен генами и, следовательно, их сближение, уменьшающее отрицательный эффект скрещивания. Однако, поскольку этот эффект еще не исчез, будет идти и отбор приспособлений, препятствующих скрещиванию, постепенно ослабевающий по мере сбли-

¹ 30—40 яиц по результатам вскрытия трех самок *Xyela julii* Bréb.

² Очевидно, исключением из этого правила являются Micropterygidae, откладывающие всего около 150 яиц (Мартынова, 1950). Впрочем, это совершенно особые насекомые, относимые нередко к отдельному отряду Zeugloptera.

жения популяций. Результат при равной исходной жизнеспособности гибридов зависит от легкости появления эффективных изолирующих механизмов. В случаях быстрого их возникновения обмен генами может затормозиться настолько, что обусловленное им сближение популяций будет подавлено их дивергенцией, вызванной исходными различиями экологии и генетико-автоматическими процессами. Это приведет к полному обособлению видов. При более медленном развитии механизмов репродуктивной изоляции, наоборот, обмен генами может успеть уничтожить различия между популяциями и повысить жизнеспособность гибридов до нормы прежде, чем изолирующие механизмы станут сколько-нибудь эффективными. В результате отбор на нескрещиваемость исчезнет, изолирующие механизмы разрушатся и популяции объединятся. Очевидно, что в тех условиях, при которых популяции бабочек успевают разделиться, для *Symphyla* может оказаться более вероятным слияние популяций. Возможно, с этим отчасти и связано большое разнообразие бабочек. Другой причиной могут оказаться некоторые особенности генетики перепончатокрылых, делающие большой размер популяции особенно выгодным для них (см. ниже).

Очень важной характеристикой организма является его плодовитость. Она отражает смертность потомства, поскольку известно, что среднее многолетнее значение численности популяций по сравнению с темпами размножения изменяется медленно и может считаться приблизительно постоянно. Это значит, что из числа потомков каждой пары организмов независимо от их плодовитости в среднем только одной паре удастся оставить свое потомство (Richards, 1961). Поскольку у всех организмов в каждом поколении гибнет все потомство, за исключением двух особей, плодовитость отражает прежде всего среднюю смертность вида, т. е. способность его особей противостоять внешним воздействиям. В условиях, сравнимых по уровню сложности среды, плодовитость, следовательно, отражает индивидуальную устойчивость организма, его способность противодействовать факторам среды, причем плодовитость тем выше, чем меньше индивидуальная устойчивость. Последняя определяется степенью независимости, автономности организма от среды. Понятие автономности от среды является, как известно, весьма близким к морфофункциональному прогрессу¹. Таким образом, плодовитость в условиях равноценной среды отражает в определенной степени уровень морфофункционального прогресса (Завадский, 1968). В то же время разные экологические ниши имеют тенденцию становиться равноценными в этом смысле. Действительно, если какая-нибудь ниша более благоприятна и обеспечивает более легкое выживание по сравнению с соседними, то способность организмов мигрировать и изменяться приведет за достаточное время к интенсивной колонизации такой ниши. В результате увеличение биотической составляющей факторов среды компенсирует недостаточную жесткость и напряженность существовавших ранее связей членом ценоза друг с другом и с абиотической средой, и ниша станет равноценной другим, следовательно, недоступной для интенсивной колонизации. Таким образом, экологические ниши и биоценозы в целом представляются как бы системой сообщающихся сосудов, в которых роль соединительных трубок играет способность организмов к эволюции и миграции, а

¹ Эту форму прогресса мы называем морфофункциональной, поскольку морфофизиологический прогресс слишком тесно связывался Северцовым с энергетическими процессами («уровень энергии жизнедеятельности»), которые, по-видимому, слабее скоррелированы с прогрессивной эволюцией, чем степень автономности организма от среды (Аршавский, 1968). Существеннейшим способом достижения такой автономности являются, как известно, развитие нервной системы — один из наиболее очевидных признаков прогресса — и другие пути совершенствования регуляторных способностей организма (Пономаренко, 1966; Расницын, 1966б).

роль земного притяжения — естественный отбор. Поскольку условия на земле непрерывно меняются, а миграция и особенно эволюция требуют значительного времени (емкость «сосудов» изменчива, а пропускная способность соединяющих их каналов мала), то в отдельных нишах возможны иногда значительные временные отклонения от среднего уровня. Специализированные обитатели таких недолговечных (в эволюционном масштабе) ниш могут обладать низкой плодовитостью, не будучи прогрессивными, однако и время жизни таких групп будет коротким. Если же ориентироваться на сравнительно долго живущие группы, в частности на таксоны более высокого ранга, чем вид, то экологические ниши можно считать приблизительно равноценными, а плодовитость — отражением уровня морфофункционального прогресса.

Интересно, что уменьшение плодовитости не только является следствием морфофункционального прогресса, но и может способствовать прогрессу биологическому. Как показал Викторов (1967), уменьшение плодовитости облегчает управление численностью, позволяя достигнуть необходимого изменения плотности популяции и меньшим изменением смертности.

При сравнении плодовитости разных организмов нужно помнить, что для этой цели следует рассчитывать число потомков не на одну самку, а на одну особь в родительской популяции, или, что то же самое, число самок в потомстве одной самки. Для этого общее число потомков нужно умножить на долю самок в популяции. При учете этого фактора разница между плодовитостью бабочек и *Symphya* несколько уменьшится: у первых самцы обычно не менее многочисленны, чем самки, у вторых наоборот, они составляют в среднем всего около $1/3$ — $1/4$ популяции (Вержуцкий, 1966). С другой стороны, плодовитость должна рассчитываться за единицу времени, а не на поколение, так что при наличии нескольких поколений в год плодовитости каждого из них должны складываться. Бабочки, по-видимому, чаще дают несколько поколений в год, чем *Symphya*, так что учет этого фактора скорее всего увеличит разницу в плодовитости.

Сказанное выше позволяет сделать вывод о том, что при сравнимых уровнях биологического прогресса *Lepidoptera* и *Tenthredinidea* у последних он достигается увеличением морфофункциональной прогрессивности. Поэтому уместно поставить вопрос о конкретных прогрессивных приспособлениях. Некоторые из таких приспособлений обеспечивают, по-видимому, относительно низкую смертность яиц. Действительно, многие авторы указывают на смертность яиц *Tenthredinidea* в пределах 0—25% (Thalenhorst, 1942, 1953; Niklas, 1943; Griffiths, 1959; Forbes, Daviault, 1964; Dahlsten, 1967), причем в некоторых из этих случаев низкая смертность яиц наблюдается даже при снижении общей численности. У бабочек на стадии яйца, наоборот, часто гибнет более половины потомства (Ito, 1959, 1961). Известны, правда, отдельные указания и на ничтожную гибель яиц некоторых бабочек (Schwerdtfeger, 1941a; Otto, 1964), и на повышенную смертность яиц *Tenthredinidea*. Однако многие данные о значительной гибели яиц последних относятся к моментам резкого падения численности популяции: расчеты, приведенные например, у Жери и Дюосуа (Geri, Dusaussou, 1966) и Дальстена (Dahlsten, 1967), свидетельствуют о том, что в этих случаях в потомстве каждой самки до имгинальной стадии доживает в среднем значительно меньше одной самки. При этом данные последнего автора свидетельствуют о том, что смертность яиц в наибольшей степени коррелирует с интенсивностью падения численности: при смертности яиц в 14,5; 18 и 34% яйцепродукция последующего поколения составляла соответственно 31, 23 и 18% от совокупной плодовитости предыдущего. Другие аналогичные случаи высокой смертности яиц (Benjamin, 1955; Rylvkin, 1963; Křístek, Mrkva,

1963, и др.) также, видимо, могут быть связаны с падением численности популяции. Поэтому весьма вероятно, что у *Tenthredinidea* в условиях равновесной популяции на стадию яйца приходится в среднем менее 20—30% совокупной смертности. Столь низкая смертность яиц может быть отчасти обусловлена примитивной формой заботы о потомстве у этих насекомых, выражающейся в откладке яиц внутрь тканей растений, в условия постоянно максимальной влажности, полной защиты по крайней мере от хищников и возможности роста зародыша в яйце помимо желтка за счет всасывания окружающей яйцо влаги (Benson, 1950). Правда, это не объясняет причин часто ничтожной (до 5, реже 15—20%) смертности яиц *Pamphiliidae* (Schwerdtfeger, 1941b, Röhrig, 1953; Kudela, 1957). *Pamphiliidae* экологически близки к *Tenthredinidea*, их яйца также способны увеличивать свои размеры за счет соков растения (Schwerdtfeger, 1941 в), однако откладываются они открыто на поверхность растения. Поэтому кажется совершенно необъяснимым, каким образом *Pamphiliidae* обеспечивают не только малую смертность открыто расположенных яиц, но и самую возможность своего существования при крайне низкой плодовитости (в среднем порядка 20—40 яиц) и двух-трехлетней генерации у части популяции многих видов.

У многих *Tenthredinidea* сравнительно низка смертность и молодых личинок, часто не превышающая смертности взрослых личинок и особенно предкуколок и куколок в коконах (Thalenhorst, 1942; Griffiths, 1959; Ito, 1961; Geri, Dusaussouy, 1966; Dahlsten, 1967). У бабочек, наоборот, смертность молодых гусениц нередко бывает очень велика (Schwerdtfeger, 1941a; Ito, 1959, 1961). Повышенная устойчивость молодых личинок *Tenthredinidea*, также характерная для более высокоорганизованных животных (Ito, 1961), может быть объяснена возможностью увеличения размера их яиц за счет уменьшения числа последних. Особенно важно, что здесь удалось достигнуть большего сокращения их числа (и увеличения размера), чем этого можно было бы добиться только за счет сокращения эффективной плодовитости (т. е. рассчитанной с учетом соотношения полов и числа генераций). Дело в том, что у перепончатокрылых сильно сокращено необходимое число самцов в популяции, т. е. эффективная плодовитость (число самок в потомстве за единицу времени) уменьшена заметно меньше, чем абсолютная плодовитость. Уменьшение необходимого числа яиц, развивающихся в самцов, и позволило перепончатокрылым дополнительно увеличить объем оставшихся яиц.

Изменение соотношения полов произошло здесь в полном соответствии с гипотезой о функциях самцов, предложенной Геодакяном (1965а, б). Согласно Геодакяну, самцы выполняют функцию основного канала связи между отбором и генотипом следующего поколения: более изменчивые, чем самки, они принимают на себя основной удар отбора, поскольку последний наиболее жестко элиминирует крайние варианты индивидуальной изменчивости. Поэтому любые изменения среды в первую очередь сказываются на более изменчивых самцах, сдвигая в ту или иную сторону распределение генов в их генотипах. В процессе спаривания и последующего размножения генотипические изменения самцов передаются потомству и отбор управляет генотипом последнего, почти не затрагивая самок и не снижая тем самым суммарной плодовитости популяции.

Механизмы повышенной изменчивости самцов в большинстве случаев не известны, однако перепончатокрылые представляют в этом отношении исключение. В отличие от большинства других насекомых, их самцы развиваются из неоплодотворенных гамет и являются гаплоидами. Благодаря этому у них отсутствует эффект доминирования: любая мутация полностью проявляет себя, не будучи подавленной действием других гомологичных ей генов. Поэтому все мутации проявляются сначала у самцов перепончатокрылых, и только в том случае, когда

отбор допустит здесь значительную их концентрацию, эти мутации могут проявиться и у самок (речь идет о рецессивных и полудоминантных мутациях, составляющих, как известно, большинство мутаций). Даже в пределах тех вариантов, которые прошли отбор, самцы оказываются разнообразнее самок, значительная часть генотипической изменчивости которых скрыта доминированием, и в первую очередь подвергаются избирательной элиминации при изменении условий существования. Благодаря этому самцы перепончатокрылых с очень большой интенсивностью выполняют свою функцию канала связи между средой и генотипом следующего поколения, одновременно являясь мощным барьером, защищающим самок от действия отбора и, следовательно, сильно снижающим их смертность. Именно поэтому удалось снизить численность самцов без заметного ущерба для их функций.

У бабочек положение обратное — у них самцы не только диплоидны, но и гомохромосомны, т. е. половые хромосомы самцов одинаковы, а у самок различны, в противоположность тому, что характерно для большинства других животных. В результате не самцы, а самки оказываются гаплоидными по двум хромосомам (X и Y), следовательно, более разнообразны по контролируемым ими признакам.

Помимо возможности изменить в нужную сторону соотношение полов гаплоидность самцов дает перепончатокрылым еще ряд преимуществ. Прежде всего она автоматически создает отрицательную обратную связь между соотношением полов последовательных поколений, поддерживающую его на оптимальном уровне. Действительно, недостаток самцов приводит к тому, что самки в большем количестве начинают откладывать неоплодотворенные яйца, из которых выходят самцы. В следующем поколении количество последних увеличится, но если увеличение будет чрезмерным, самки получат избыточное количество спермы и число неоплодотворенных самок сильно снизится. В результате уменьшится число неоплодотворенных яиц и, следовательно, самцов.

Будучи мощным фильтром для неблагоприятных мутаций, гаплоидность самцов перепончатокрылых также эффективно удерживает их изменчивость в пределах оптимума, снижая смертность основной части популяции — самок — за счет предотвращения выпячивания у них неблагоприятных мутаций. Однако этот эффект гаплоидности самцов полезен только при стабильных условиях: мощный фильтр, отбрасывающий все сколько-нибудь неблагоприятные мутации, сильно сокращает запас изменчивости популяции. В нормальной, диплоидной популяции равновесная частота неблагоприятной рецессивной мутации, обозначаемая $1 - q$, как известно, равна $1 - q = \sqrt{u/s}$, где: s — коэффициент селекции, т. е. разность между единицей и отношением смертности мутантов к смертности нормальных особей, u — частота появления данной мутации, частота мутирования гена в данном направлении. В полностью гаплоидной популяции, где половой процесс отсутствует или диплоидная фаза кратковременна, $1 - q = u/s$, т. е. обычно на два-три порядка ниже, чем у диплоидов. У перепончатокрылых с их гаплоидными самцами $1 - q = u/s \cdot 1/k$, где k — доля самцов в популяции. Следовательно, частота рецессивной мутации у них всего в три-четыре раза больше, чем у гаплоидов, что лишь несущественно приближает перепончатокрылых к нормальным, диплоидным организмам. Такая обедненность скрытого запаса изменчивости в популяции перепончатокрылых должна снижать их эволюционную пластичность, затруднять им процесс приспособления к изменяющимся условиям. Постоянные гаплоиды, относящиеся обычно к более примитивным группам (одноклеточные, низшие растения и т. д.), в таких условиях компенсируют малый запас изменчивости ускорением оборота генов — увеличением скорости размножения (плодовитости и числа поколений), благодаря чему увеличивается число мутаций, прояв-

ляющихся в единицу времени. Плодовитость *Symphyta*, как мы видели, сравнительно очень мала, и она едва ли может быть компенсирована некоторым увеличением по сравнению с бабочками размера популяции (меньшее число видов при сравнимой суммарной частоте особей). Если в таких условиях *Tenthredinidea* смогли оказаться процветающей группой, то это свидетельствует об их высокой индивидуальной устойчивости даже в изменчивой среде, т. е. о высокой автономности от среды этих насекомых. Трудно себе представить, чтобы такая устойчивость, «надежность» организма могла обеспечиваться одними только перечислявшимися формами примитивной заботы о потомстве, в частности скрытым развитием яиц, возможностью их роста и т. д. Дело здесь, видимо, в каких-то других, пока недостаточно известных факторах, может быть, в большем разнообразии адаптивного поведения, в высокой организации нервной системы, развитие которой имело такое большое значение в эволюции высших перепончатокрылых подотряда *Aprocrita* (Родендорф, 1950, Малышев, 1966). Действительно, среди *Tenthredinidea* есть формы, не только откладывающие яйца в защищенное место, но и охраняющие их и выведшихся личинок, например *Perga*, *Dielocerus*, *Pachylota* и др. (Benson, 1938). При этом у *Perga affinis* Кбу Карн (Carne, 1962) описывает чрезвычайно сложные формы поведения взрослого насекомого и его колониальных личинок (тщательная подготовка места яйцекладки, согласованные действия личинок с непрерывным обменом информацией между ними, высокая способность к зрительной и иной ориентации, наличие постоянных «лидеров» в колоннах мигрирующих личинок и т. д.). Некоторые менее яркие, но по существу сходные приспособления обнаруживаются, видимо, и у других *Tenthredinidea*. Так, для многих из них характерны колониальность личинок, разнообразие активных способов защиты вплоть до выбрасывания на значительное расстояние различных ядовитых жидкостей и т. д. (Benson, 1950). Возможно, для представителей надсемейства действительно свойственно повышенное развитие нервной системы, однако для решения этого вопроса необходимы специальные исследования.

Выше речь шла преимущественно о *Tenthredinidea*. *Megalodontidea* экологически весьма близки к ним, и все сказанное о первом надсемействе, возможно, относится и ко второму. Экология личинок остальных *Symphyta* ближе к личиночной экологии жуков. Конечно, эти формы являются реликтами и никакого сравнения с уровнем биологического прогресса жуков не выдерживают. Однако интересно, что по способам приспособления, обеспечившим *Xyelidae*, *Sephidae* и *Siricidae* саму возможность сохранения при наличии таких сильных конкурентов, этим перепончатокрылым соответствуют лишь высшие *Coleoptera*. Так, *Irididae* и *Platypodidae*, подобно *Siricidae*, специально засевают субстрат, на котором будут развиваться их личинки, симбиотическими грибами. *Attelabidae*, подобно *Sephidae*, определенным способом обрабатывают живые растения, резко изменяя их свойства в направлении, благоприятном для развития личинок этих насекомых. В мужских шишках сосен вместе с личинками *Xyela* автор находил только личинки долгоносика *Anthonomus varians* Рк. Что касается наиболее специализированных представителей *Symphyta*, *Orussidea*, то их экологическими аналогами являются только такие высокоорганизованные насекомые, как паразитические перепончатокрылые.

Таким образом, *Symphyta* достигли сравнительно высокой степени биологического прогресса за счет прогресса морфофункционального. При этом большая индивидуальная устойчивость этих насекомых, видимо, обусловлена разнообразием и сложностью адаптивного поведения, которые позволяют каждому отдельному организму выживать в ши-

роких пределах изменения среды. В результате популяция может не подвергаться избирательному уничтожению и, следовательно, не эволюционировать в ответ на такие изменения.

Интенсивное увеличение разнообразия способов индивидуальной адаптации, по-видимому, характерно уже для ранних этапов эволюции перепончатокрылых. Это приспособление, позволяющее снизить необходимую скорость эволюционного ответа на изменение условий, возможно, является защитной реакцией на обеднение скрытого запаса изменчивости и уменьшение эволюционной лабильности группы, обусловленные, как мы видели, гаплоидностью самцов перепончатокрылых.

Все сказанное здесь о Symphyta в еще большей степени относится к Apsocrita, высшим Hymenoptera, гораздо дальше ушедшим по пути, начатому представителями первого подотряда. Индивидуальная устойчивость этих насекомых нередко гораздо выше (а плодовитость ниже), чем у Symphyta, в связи с необычайным усложнением их поведения, превосходящим все достигнутое беспозвоночными и низшими позвоночными. Этой проблеме посвящены многочисленные, часто весьма обстоятельные работы, некоторые из них упоминаются в предисловии.

СПИСОК УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ К РИСУНКАМ

- A*, *A*₁, *A*₂ — анальные жилки
a, *a*₁, *a*₂ — анальные ячейки
*a*₁-*a*₂, *a*₂-*a*₃ — анальные поперечные жилки
*aem*₁, *aem*₂, *aem*₃ — анаэпимер передне-, средне- и заднегруды
*aest*₁, *aest*₂, *aest*₃ — анаэпистерн передне-, средне- и заднегруды
agl — алаглосса
ann. b — базальное кольцо
ant — антенна
anir — антеннария
ap. em — эпимеральная аподема переднегруды
ap. oc — глазная аподема
ap. sa — субанальный придаток
ar — аролиум (присоска)
ar. a — дуговидное основание анальных жилок
*Ax*₁, *Ax*₂ — аксиллярные пластинки
ax — аксиллы
b. t. s. — верхние ветви тенториума
ba, *ba*₁, *ba*₂ — базаларе
*bst*₁, *bst*₂, *bst*₃ — базистерниты передне-, средне- и заднегруды
C — костальная жилка
c. ax — аксиллярный корд
c. C. — костальное поле
c. gl. — железистая клетка
c. occ — затылочный гребень
c. pl — плевральное ребро
cd — кардо
cd. cdhy — кардинальный сочленовный мышечок гипостом
cd. plcx — коксальный сочленовный мышечок плеврита
cd. pscx — коксальный сочленовный мышечок постэпистерна
cd. stcx — коксальный сочленовный мышечок стернита
cd. incx — коксальный сочленовный мышечок трохантина
clr — шпора
cly — наличник
cn — ценхр
cr — церк
cu — куспис
cu-a — кубитоанальная поперечная жилка
CuA — передняя кубитальная жилка
CuP — задняя кубитальная жилка
cv — цервикалии
cx — тазик
d. m — перепончатый диск
dg — дигитус
esga — эктогалея
*em*₁, *em*₂, *em*₃ — эпимеры передне-, средне- и заднегруды.
enga — эндогалея
*est*₁, *est*₂, *est*₃ — эпистерн передне-, средне- и заднегруды
f — бедро
f. ant — антеннальное отверстие
f. apl — апилевральная щель
f. fu — фуркальная ямка
f. md — мандибулярное отверстие
f. occ — затылочное отверстие
f. o — ротовое отверстие
f. t. a — передние тенториальные ямки
f. t. p — задние тенториальные ямки
f. t. s — верхние тенториальные ямки
fr — лоб
*fst*₁, *fst*₂, *fst*₃ — фуркастерниты передне-, средне- и заднегруды
ga — галея
gcx — гонокоска
ge — щеки
gl — глосса
gl. acc — придаточная железа
gsty — гоностилус
gu — гулярная пластинка
h — гумеральная поперечная жилка
*h*₁, *h*₂ — гумеральные пластинки
h. b — базальные зацепки
h. d — дистальные зацепки
h. m — срединные зацепки
hy — гипостомы
hyp — гипошигий
hypb — гипофаринкс
J, *J*₁, *J*₂ — югальные жилки
*ket*₁, *ket*₂, *ket*₃ — катэпимер передне-, средне- и заднегруды
*kest*₁, *kest*₂, *kest*₃ — катэпистерн передне-, средне- и заднегруды
l. ph — фарингеальная пластинка
l. sa — субанальная лопасть
l. sp — супрацедальная лопасть
l. ssp — субспиракулярная лопасть
lb — нижняя губа
lbr — верхняя губа
lc — лация
lphr — латерофрагма
*ltg*₁, *ltg*₂ — латеротергиты брюшка
m — медиальная жилка
m-cu, *1m-cu*, *2m-cu* — медиокубитальные поперечные жилки
Mr, *Mr*₁, *Mr*₂ — медиальные пластинки
mci, *1mci*, *2mci* — медиокубитальные ячейки
md — мандибула (верхняя челюсть)
me — ментум
mx — максилла (нижняя челюсть)

*N*₁, *N*₂, *N*₃ — нотум передне-, средне- и заднегруды.
oc — сложный глаз
occ — затылок
ocl — глазок
ocr — окулярия
p. a — крыловой отросток
p. abd — брюшная ножка
p. lb — нижнегубной щупик
p. mx — нижнечелюстной щупик
p. sa — супраанальный отросток
p. t. a — передние ножки тенториума
p. t. p — задние ножки тенториума
p. tt — мост тенториума
p. tt. p — задний тенториальный мост (ложная гулярная пластинка)
pbst — пребазистернит
pcx — посткоккале
pdc — педицеллюс
pge — постены
pgl — параглосса
*phr*₁, *phr*₂, *phr*₃ — фрагмы
pl. a — анальная складка
pl. j — югальная складка
pls — плевростомы
*pN*₁, *pN*₂, *pN*₃ — постнотум передне-, средне- и заднегруды
pocc — постокципшут
ppc — пренектус
pr. eex — эпикоксальный отросток плеврального ребра
*prest*₁, *prest*₂, *prest*₃ — преэпистерн передне-, средне- и заднегруды
prme — прементум
*psc*₁, *psc*₂, *psc*₃ — прескутум передне-, средне- и заднегруды
*psest*₁, *psest*₂, *psest*₃ — постэпистерн передне-, средне- и заднегруды
psme — постментум
psti — парастипес
pt — птеростигма
R — радиальная жилка
*R*₁ — передняя ветвь радиальной жилки
r, *1r*, *2r* — радиальные ячейки
r-m, *1r-m*, *2r-m* — радиомедиальные поперечные жилки
r-rs, *1r-rs*, *2r-rs* — поперечные жилки между *R*₁ и *RS*
ra. a — передняя базальная ветвь первой створки яйцеклада
res — резервуар
rm, *1rm*, *2rm* — радиомедиальные ячейки
RS, *RS*₁, *RS*₂ — радиальный сектор и его ветви
*rs*₁-*rs*₂ — поперечная жилка между ветвями *RS*
s. apl — анаплевральный шов

s. clg — клипеогенальный шов
s. cor — коронарный шов
s. est — эпистомальный (клипеофронтальный) шов
s. fg — фронтогенальный шов
s. fr — фронтальный шов
s. hy — гипостомальный шов
s. ihy — интергипостомальный шов
s. ipg — интерпостгенальный шов
s. m — срединный шов
s. occ — затылочный шов
s. pcc — прекоксальный шов
s. pl — плевральный шов
s. pls — плевростомальный шов
s. pocc — постокципитальный шов
s. pocl — заглазковый шов
s. pg — постгенальный шов
s. pps — параксидальный шов
s. t — поперечный шов
s. V — V-образный шов
sa — субаларе
SC, *SC*₁, *SC*₂ — субкостальная жилка и ее ветви
*sc*₁, *sc*₂, *sc*₃ — скutum передне-, средне- и заднегруды
sca — скапус (первый членок антенны)
*scl*₁, *scl*₂, *scl*₃ — скутеллум передне-, средне- и заднегруды
scx — субкокка
sme — субментум
*sst*₁, *sst*₂, *sst*₃ — спинистерниты передне-, средне- и заднегруды
*st*₁, *st*₂ — стерниты брюшка
stig — стигма (дыхальце)
sti — стипес
stm — стемма (личиночный глазок)
*sty*₉ — стилус девятого сегмента
ta — лапка
te — виски
*tg*₁, *tg*₂ — тергиты брюшка
tgl — тегула
ti — голень
*tn*₁, *tn*₂, *tn*₃ — трохантин передне-, средне- и заднегруды
tr — вертлуг (первый членок двучленистого вертлуга перепончатокрылых)
trl — второй членок двучленистого вертлуга перепончатокрылых (отчлененное основание бедра)
ttgl — тотaglосса
ung — коготок
*V*₁, *V*₂, *V*₃ — створки яйцеклада
v. mp — мальпигиев сосуд
v. p — вальва пениса
*Vr*₁, *Vr*₂ — вальвиферы
vs — вользелла
vx — темя

ЛИТЕРАТУРА

- Аршавский И. А. 1966. «Энергетическое правило мышц» и физиологические механизмы дивергенции и эволюции млекопитающих.— Ж. эволюц. физиологии, 2, № 6, 511—519.
- Беккер Э. Г. 1966. Теория морфологической эволюции насекомых. М., Изд-во МГУ.
- Вахрамеев В. А. 1964. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени.— Труды Геол. ин-та АН СССР, 102.
- Вержущкий Б. Н. 1966. Пилдильщики Прибайкалья. М., изд-во «Наука».
- Викторов Г. А. 1967. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. М., изд-во «Наука».
- Вишнякова В. Н. 1968. Мезозойские тараканы с наружным яйцекладом и особенности их размножения.— В кн. «Юрские насекомые Каратау». М., изд-во «Наука».
- Генкина Р. З. 1966. Ископаемая флора и стратиграфия нижнемезозойских отложений Иссык-Кульской впадины (Северная Киргизия). М., изд-во «Наука».
- Геодакян В. А. 1965а. Роль полов в передаче информации.— Проблемы передачи информации, 1, вып. 1, 105—112.
- Геодакян В. А. 1965б. О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов.— Проблемы кибернетики, вып. 13, 187—194.
- Гиляров М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.— Л., Изд-во АН СССР.
- Гиляров М. С. 1957. Эволюция постэмбрионального развития и типы личинок насекомых.— Зоол. ж., 36, № 11, 1683—1697.
- Гринфельд Э. К., 1962. Происхождение антофилии у насекомых. Л., Изд-во ЛГУ.
- Завадский К. М. 1968. Вид и видообразование. М., изд-во «Наука».
- Залесский Ю. М. 1949. Происхождение крыльев и возникновение полета у насекомых.— Успехи соврем. биол., 28, вып. 3 (6), 400—414.
- Залесский Ю. М., 1958. Морфофункциональные причины складывания крыльев у древнекрылых насекомых.— Зоол. ж., 37, № 6, 845—854.
- Захваткин А. А. 1953. К вопросу о происхождении личинок Holometabola. Сб. научных работ. М., Изд-во МГУ, 195—203.
- Иванова-Казас О. М. 1961. Очерки по сравнительной эмбриологии перепончатокрылых. М., Изд-во ЛГУ.
- Каратауское юрское озеро. 1968. Путеводитель экскурсии пятой палеоэколого-литологической сессии. Алма-Ата.
- Колесников Ч. М. 1964. Стратиграфия континентального мезозоя Забайкалья.— В кн. «Стратиграфия и палеонтология мезозойских и кайнозойских отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока». М.— Л., изд-во «Наука».
- Красинец С. С. 1966. О значении двустворчатых листовых ракообразных (Conchostraca) для стратиграфии мезозойских пресноводно-континентальных отложений восточного Забайкалья. Материалы по геологии и полезным ископаемым Читинской области, вып. 2. М., Госгеолтехиздат, 32—64.
- Кузичкина Ю. М., Ренман Е. А., Сикстель Т. А. 1958. Схема стратиграфии юрских отложений Средней Азии. М., Госгеолтехиздат, 112—121.
- Малышев С. И. 1959. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М., изд-во «Советская наука».
- Малышев С. И. 1966. Становление перепончатокрылых и фазы их эволюции. М.— Л., изд-во «Наука».
- Мартинсон Г. Г. 1961. Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии.— Труды Байкальской лимнол. станции. АН СССР, 19.
- Мартынов А. В. (Martynov), 1925. Über zwei Grundtypen der Flügel bei den Insekten und ihre Evolution.— Z. Morphol. Ökol. Tiere., 4, H. 3, 405—501.
- Мартынов А. В. (Martynov), 1930. New Permian insects from Tikhije Gory, Kazan Province. I. Palaeoptera.— Труды Геол. музея АН СССР, 6, 69—96.

- Мартынов А. В. 1937а. Лясовые насекомые Шураба и Кизил-Кии.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 7, вып. 1.
- Мартынов А. В. 1937б. Крылья термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых.— В кн. «Академику Насонову». М., Изд-во АН СССР, 83—150.
- Мартынова Е. Ф. 1960. О строении гусениц *Micropteryx* (Lepidoptera).— Энт. обзор., 31, № 1—2, 142—150.
- Мартынова О. М. 1948. Материалы по эволюции Mesoptera.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 14, вып. 1.
- Мартынова О. М. 1959. Филогенетические взаимоотношения насекомых мекотеронидного комплекса.— Труды Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 27, 221—229.
- Мартынова О. М. 1961. Современные и ископаемые верблюдки (Insecta, Raphidioptera).— Палеонтол. ж., № 3, 73—83.
- Мешкова Н. П. 1961. О личинках *Ephemeroptis trisetalis* Eichw. (Insecta).— Палеонтол. ж., № 4, 164—168.
- Новак В. 1961. Вопросы филогенеза насекомых с превращением с точки зрения данных о гормонах метаморфоза.— Энт. обзор., 40, № 1, 5—18.
- Новилов Н. И. 1961. О геологическом возрасте тургинского горизонта Забайкалья. Материалы по геологии и полезным ископаемым Читинской области, вып. 1. М., Госгеолтехиздат, 63—73.
- Панфилов Д. В. 1967. О роли насекомых в древних и современных континентальных биоценозах.— Зоол. ж., 46, № 5, 645—656.
- Панфилов Д. В. 1968. Эколого-ландшафтная характеристика юрской фауны насекомых Каратау.— В кн. «Юрские насекомые Каратау». М., изд-во «Наука», 7—22.
- Писцов Ю. П. 1966. Стратиграфия верхнемезозойских пресноводно-континентальных отложений восточного Забайкалья. Материалы по геологии и полезным ископаемым Читинской области, вып. 2. М., Госгеолтехиздат, 100—125.
- Пономаренко А. Г. 1961. О систематическом положении *Coptoclava longopoda* Ping (Ins., Coleoptera).— Палеонтол. ж., № 3, 67—72.
- Пономаренко А. Г. 1966. Развитие регулирующей способности живых организмов.— Бюлл. МОИП, серия биол., № 3, 150.
- Пономаренко А. Г. 1969. Историческое развитие жесткокрылых-архостемат.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 125.
- Пономаренко А. Г., Расницын А. П. 1966. Филогенетические и структурно-функциональные критерии сходства и различия в практике систематики.— Бюлл. МОИП, серия биол., № 3, 146.
- Поспелов В. П. 1935. Энтомология [цит. по Ежикову И. И., 1963. К организации чехлоносок рода *Fumea* (Lepid., Psychidae).— Труды Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 8, 159—169].
- Прингл Дж., 1963. Полет насекомых. М., ИЛ.
- Расницын А. П. 1963. Позднеюрские перепончатокрылые Каратау.— Палеонтол. ж., № 1, 86—99.
- Расницын А. П. 1964. Новые триасовые перепончатокрылые Средней Азии.— Палеонтол. ж., № 1, 88—96.
- Расницын А. П. 1965а. К познанию биологии, системы и филогенеза пилильщиков подсемейства *Xyelinae* (Нум., Xyelidae).— *Polskie Pismo Entomol.*, 35, № 2, 483—519.
- Расницын А. П. 1965б. Некоторые аспекты взаимоотношений процессов морфогенеза и роста в эволюции онтогенеза насекомых.— Энт. обзор., 44, № 3, 476—485.
- Расницын А. П. 1966а. Новые Xyelidae (Нумелоптера) из мезозойских отложений Азии.— Палеонтол. ж., № 4, 69—85.
- Расницын А. П. 1966б. Усиление регулятора как критерий эволюционного прогресса.— Бюлл. МОИП, серия биол., № 3, 149—150.
- Расницын А. П. 1968а. К эволюции функции яйцеклада в связи с происхождением паразитизма у перепончатокрылых.— Энт. обзор., 47, № 1, 61—70.
- Расницын А. П. 1968б. Новые мезозойские пилильщики.— В кн. «Юрские насекомые Каратау». М., изд-во «Наука», 190—236.
- Расницын А. П., Пономаренко А. Г. 1967. К методике ориентировочной оценки разнообразия локальных фаун прошлого.— Палеонтол. ж., № 3, 98—105.
- Родендорф Б. Б. 1949. Эволюция и классификация летательного аппарата насекомых.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 16.
- Родендорф Б. Б. 1950. Об изучении конкретных путей эволюции насекомых. М., Изв. АН СССР, серия биол., № 1, 78—97.
- Родендорф Б. Б. 1964. Историческое развитие двукрылых насекомых.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 100.
- Родендорф Б. Б. 1968. Направления филогенетического развития крылатых насекомых.— Ж. общей биол., 29, № 1, 57—67.

- Родендорф Б. Б. и др. 1962. Основы палеонтологии. Членистоногие. Трахейные и хелицеровые. М., Изд-во АН СССР.
- Рязанова Г. И. 1965. О соотношении веса тела и площади крыльев у стрекоз.— Зоол. ж., 44, № 9, 1357—1362.
- Рязанова Г. И. 1967. Особенности строения крыльев стрекоз в связи с характером их полета. Автореф. канд. дисс.
- Сикстель Т. А. 1962. Флора поздней перми и нижнего триаса в Южной Ферганае.— В кн. «Стратиграфия и палеонтология Узбекистана и сопредельных районов», кн. 1. М., Изд-во АН СССР, 248—414.
- Сикстель Т. А. 1967. Высшие растения триаса Средней Азии. В кн. «Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР». М.—Л., изд-во «Наука», 108—112.
- Синицын В. М. 1962. Палеогеография Азии. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Сукачева И. Д. 1968. Новые мезозойские ручейники Забайкалья.— Палеонтол. ж., № 2, 59—75.
- Сушкин П. П. 1915. Обратим ли процесс эволюции? Новые идеи в биологии, № 8. Пг., 1—39.
- Тазихин Н. Н., Колесников Г. М. 1967. Континентальные отложения юры и мела юга Сибирской платформы и Забайкалья.— В кн. «Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений Азиатской части СССР». М.—Л., изд-во «Наука», 30—40.
- Тахтаджян А. Л. и др. 1963. Основы палеонтологии. Голосемянные и покрытосемянные. М., изд-во «Наука».
- Циновский Я. М. 1953. Рогохвосты и пилильчики. Насекомые Латвийской ССР. Рига, Изд-во АН Латв.ССР.
- Чернова О. А. 1961. О систематическом положении и геологическом возрасте поденок рода *Ephemeroopsis* Eichw. (Ephem., Hexagenitidae).— Энтомол. обзор., 40, № 4, 358—469.
- Шаров А. Г. 1953. Развитие щетинохвосток в связи с проблемой филогении насекомых.— Труды Ин-та морфол. животных АН СССР, вып. 8, 63—127.
- Шаров А. Г. 1957а. Типы метаморфоза насекомых и их взаимоотношения (по сравнительно-онтогенетическим и палеонтологическим данным).— Энтомол. обзор., 36, № 3, 569—576.
- Шаров А. Г. 1957б. Первая находка мелового жалоносного перепончатокрылого (Нут., Aculeata).— Докл. АН СССР, 112, № 2, 943—944.
- Шаров А. Г. 1957в. Сравнительно-онтогенетический метод и его значение в филогении (на примере насекомых).— Зоол. ж., 36, № 1, 64—84.
- Шаров А. Г. (Sharov). 1966. Basic arthropod stock. Pergamon Press.
- Шаров А. Г. 1968. Филогения ортоптероидных насекомых.— Труды Палеонтол. ин-та АН СССР, 118.
- Шарп Д. 1910. Насекомые. СПб.
- Шишкин М. А. 1967. Пределы необратимости эволюции.— Бюлл. МОИП, серия биол., № 4, 151—152.
- Шмальгаузен И. И. 1940. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Шмальгаузен И. И. 1942. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., Изд-во АН СССР.
- Шовен Р. 1965. От пчелы до гориллы. М., изд-во «Мир».
- Яковлев В. Н. 1962. Рыбы отряда Pholidophoriformes юры Каратау.— Палеонтол. ж., № 3, 90—101.
- Яковлев В. Н. 1967. Пресноводные рыбы мезозоя и кайнозоя и их стратиграфическое значение.— В кн. «Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений Азиатской части СССР». М.—Л., изд-во «Наука», 92—96.
- Ando H. 1962. The comparative embryology of Odonata with special reference to a relic dragonfly *Epiophlebia superstes* Selys.— Japan. Soc. Prom. Sci. Tokyo.
- Ando H. and Okada M. 1958. Embryology of the butterburstem sawfly *Aglaostigma occipitosa* (Malaise) as studied by external observation.— Acta hymenopterologica, 1, 55—62.
- Arora G. L. 1956. The relationship of the Symphyta (Hymenoptera) to other insects on the basis of adult external morphology.— Res. Bull. Panjab Univ., N 90, 85—119.
- Baeyer M. B. 1967. Observations on reproductive potential in some Noctuidae (Lepidoptera).— South Africa. J. Sci., 63, N 4, 154—159.
- Beier M. 1961. Blattodea. In.: Bronne H. G. Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. 5, Abt. 3, Beih. 6, Lief. 4. Leipzig, S. 587—848.
- Benjamin D. M. 1955. The biology and ecology of the red-headed pine sawfly.— U. S. Dept. Agric. Techn. Bull., N 1118.
- Benson R. B. 1935. On the genera of Cephidae, and the erection of a new family Syntexidae.— Ann. and Mag. Natur. Hist., Ser. 10, 16, 534—553.
- Benson R. B. 1938. On the classification of the sawflies (Hymenoptera Symphyta).— Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 87, pt 15, 353—384.

- Benson R. B. 1945. Classification of the Pamphiliidae.— Proc. Roy. Entomol. Soc. London, 14, N 3—4, 25—33.
- Benson R. B. 1950. An introduction to the natural history of British sawflies.— Trans. Soc. Brit. Ent., 10, N 2, 45—142.
- Benson R. B. 1951—1958. Handbook for the identification of British insects, v. 6. Hymenoptera. Pt. 2. Symphyta. London.
- Benson R. B. 1954. Classification of the Xiphydriidae.— Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 105, pt 9, 151—162.
- Benson R. B. 1963. Some new Western Australian sawflies of the Euryinae and Phylacteophaginae (Hym., Pergidae). — J. Roy. Soc. West Austral., 46, pt. 3, 81—84.
- Benson R. B. 1964. Hostplant relationship as a taxonomic character in sawflies (Hym., Symphyta).— Proc. XII Internat. Congr. Entomol. London, 100—101.
- Bierbrodt É. 1942. Der Larvenkopf von *Panopra communis* L. und seine Verwandlung mit besonderer Berücksichtigung des Gehirns und der Augen.— Zool. Jahrb., Anat., 68, 49—136.
- Böving A. G. and Craighhead T. 1930—1931. An illustrated synopsis of the order Coleoptera.— Entomol. Amer., 11, N 1—4.
- Bradley J. Ch. 1966. The phylogeny of the Hymenoptera. — Proc. X Internat. Congr. Entomol. Ottawa, 265—269.
- Carne P. B. 1962. The characteristics and behaviour of the sawfly *Perga affinis affinis*.— Austral. J. Zool., 10, N 1, 1—54.
- Carpenter F. M. 1930. The Lower Permian insects of Kansas. Pt. 3. The Protohymenoptera.— Psyche, 37, 343—374.
- Carpenter F. M. 1963. Studies on Carboniferous insects of Commeny, France.— Pt. V. The genus *Diaphanoptera* and the order Diaphanopteroidea.— Psyche, 70, N 4, 240—256.
- Chadwick L. E. 1959. Spinasternal musculatura in certain insect orders.— Smithsonian Misc. Collect., 137, 117—156.
- Chen S. H. 1946. Evolution of the insect larva.— Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 97, pt 7, 381—404.
- Chen S. H., 1955. The origin and evolution of the class Insecta. Acta entomol. Sinica, 5, N 1, 1—43.
- Cobben R. H., 1938. Evolutionary trends in Heteroptera. Pt. I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion. Wageningen.
- Compere H. 1962. The reality of sternites in the mesothorax of Hymenoptera.— Proc. Entomol. Soc. Wash., 64, N 4, 224—228.
- Cooper K. W. 1953. Egg gigantism, oviposition and genital anatomy: their bearing on the biology and phylogenetic position of *Orussus* (Hym., Siricoidea).— Proc. Rochester Acad. Sci., 10, 39—68.
- Crampton C. C. 1938. The interrelationship and lines of descent of living insects.— Psyche, 45, 165—181.
- Czihak G. 1953. Beiträge zur Anatomie der Thorax von *Sialis flavilatera* L.— Österr. Zool. Z., 4, H. 4—5, 421—448.
- Dahlsten D. L. 1967. Preliminary life tables for pine sawflies in the *Neodiprion fulviceps* complex (Hym., Diprionidae).— Ecology, 48, N 2, 275—289.
- Delany M. J. 1959. The life histories and ecology of two species of *Petrobius* Leach.— Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 63, 501—533.
- Demoll R. 1909. Die Mundteile der Wespen, Tenthrediniden und Uroceriden, sowie über Stiboreceptor der Uroceriden.— Z. wiss. Zool., 92, H 2, 187—209.
- Dhillon S. S. 1966. Morphology and ecology of *Aithalia proxima* Klug (Hym., Tenthredinidae). Alig. Musl. Univ. Publ. (Zool. Ser. Indian Ins. Typ., N 7).
- Dyar H. G. 1898a. Notes on some sawfly larvae, especially Xyelidae.— Canad. Entomol., 30, 176.
- Dyar H. G. 1898b. Description of an unusual sawfly larva belonging to the Xyelinae.— Psyche, 8, № 265, 213—214.
- Edwards J. G. 1953. The morphology of the male terminalia of beetles belonging to the genus *Priacma* (Cupesidae).— Bull. Inst. Roy. Sci. Natur. Belg., 29, 1—2.
- Ferris G. F. 1940. The myth of the thoracic sternites of insects.— Microentomol., 5, 87—90.
- Forbes R. S. and Daviault L. 1964. The biology of the Mountainash sawfly *Pristiphora geniculata* (Htg) in Eastern Canada.— Canad. Entomol., 96, N 8, 1117—1133.
- Garlick W. G. 1923. Notes on the feeding habits of an adult sawfly.— Canad. Entomol., 55, N 11, 256—257.
- Gerri C. et Dusaussoy G. 1966. Etude d'une population of *Diprion pini* (Hym., Symphytes) en forêt Fontaineblau. II. Etablissement d'un table de mortalité.— Ann. Soc. entomol. France (n. s.), 2, N 1, 535—548.
- Gervet J. 1962. Etude de l'effet de groupe sur la ponte dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L.— Ins. Sociaux, 9, N 3, 231—263.
- Gervet J. 1965. La ponte et sa régulation dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L.— Behaviour, 25, N 3—4, 221—223.

- Graber V. 1890. Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten.— Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl., 57, 621—734.
- Grassé P. P. 1949—1951. Traité de zoologie, t. 9—10. Paris.
- Griffiths K. J. 1959. Observations on the European pine sawfly *Neodiprion sertifer* (Geoffr.) and its parasites in Southern Ontario.— Canad. Entomol., 91, N 8, 501—512.
- Händlirsch A. 1906—1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig.
- Hasken W. 1939. Der Thorax von *Panopra communis* L.— Zool. Jahrb., Anat. und Ontog. Tiere, 65, H 3, 295—338.
- Hennig W. 1953. Kritische Bemerkungen zum phylogenetische System der Insekten.— Beitr. Entomol., 3, Sonderheft.
- Hesse R. 1901. Über die sogenannten einfachen Augen der Insekten. (Vorlauf. Mitt.).— Zool. Anz., 24, N 634, 30—31.
- Heymons R. 1897. Entwicklungsgeschichte Untersuchungen an *Lepisma saccharina*.— Z. wiss. Zool., 62, 583—631.
- Heymons R. 1906. Über die ersten Jugendformen von *Machilis alternata* Silw.— Sitzber. Ges. naturforsch. Freunde, N 10, 253—259.
- Heymons R. 1909. Die verschiedenen Formen der Insekt Metamorphose und ihre Bedeutung im Vergleich zur Metamorphose anderen Arthropoden.— Ergebn. und Forsch. Zool., 1, 137—188.
- Heymons R. und Heymons S. H. 1905. Über die Keimhüllen von *Machilis*.— Verhandl. Dtsch. zool. Ges., 15, 123—135.
- Hinton H. E. 1955. On the structure, function and distribution of the prolegs of the Panorpoidea with criticism of the Berlese — Imms theory.— Trans. Roy. Entomol. Soc. London., 106, pt 13, 455—540.
- Hinton H. E. 1963. The origin and function of the pupal stage.— Proc. Roy. Entomol. Soc. London, Ser A. 38, N 4—6, 77—85.
- Hirschler J. 1909. Die Embrionalentwicklung von *Donacia crassipes*.— Z. wiss. Zool., 92, H. 4, 627—744.
- Ito Y. 1959. (Comparative ecology). Iwanami Shoten.
- Ito Y. 1961. Factors that affect the fluctuations of animal number, with special reference to insect outbreaks.— Bull. Natur. Hist. Agric. Sci. (Japan), Ser. C, N 13, 57—89.
- Iwata K. 1958. The comparative anatomy of the ovary in Hymenoptera, pt II. Symphyta.— Mushu, 31, 47—60.
- Kelsey L. P. 1954. The scleto-motor mechanism of the dobsonfly, *Corydalus cornutus*, Pt I. Head and Prothorax.— Cornell Univ. Agric. Exper. Stat. Mem., N 334.
- Kelsey L. P. 1957. The scleto-motor mechanism of the dobsonfly, *Corydalus cornutus*. Pt II. Pterothorax.— Cornell Univ. Agric. Exper. Stat. Mem., N 346.
- Knower H. Mc. J. 1900. The embryology of a termite.— J. Morphol., 16, 505—568.
- Knox V. 1935. The body wall and musculature of the thorax of *Hexagenia*.— In: Needham J. S. et al. Biology of mayflies. Ithaca, N. Y., p. 135—178.
- Krause G. 1938. Die Ausbildung der Körpergrundgestalt im Ei der Gewachshaus-schrecke *Tachycines asynamgrus*.— Z. Morphol. und Ökol. Tiere, 34, 499—564.
- Křístek J., Mrkvá R. 1963. Příspěvek k bionomii, kontrole a prognoze hřebenule ryšavé (*Neodiprion sertifer* Geoffr.).— Lesn. časop., 9, pt 1, 35—48.
- Kudela M. 1957. Hubeny ploskohřbetky smrkove (*Cephalcia abietis* L.) insecticidyve vztahu k jejím přirozeným nepřatelum.— Práce výzkun. ústavů lesn. CSR, 12, 191—247.
- Kuhn O. 1961. Die Tier- und Pflanzenwelt des Sohlenhofener Schiefers.— Geol. bavarica, 48.
- Lindquist O. H. and Trinnel J. L., 1965. The Trefoil Sawfly *Atomacera debilis* Say (Hymenoptera: Argidae) in Ontario.— Canad. Entomol. 97, N 2, 181—184.
- Maatilis. 1949. A synopsis of asiatic Siricoidea with notes on certain exotic and fossil forms (Hym., Symphyta), Notes d'entomologie Chinoise, 13, fasc. 2, 11—189.
- Malaise R. 1945. Tenthredinoidea of Southeastern Asia with a general zoogeographical review.— Opuscula entomol., Suppl. 4.
- Mallach N. 1937. Über Bau und Funktion der Cenchri am Tenthredinoidenthorax.— Inaugural-Dissert. Univ. Berlin.
- Matsuda R. 1957a. Morphology of the head of a sawfly, *Macrophya pluricincta* Norton (Hym., Tenthredinidae).— J. Kansas Entomol. Soc., 30, N 3, 99—108.
- Matsuda R. 1957b. Comparative morphology of the abdomen of machilid and a raphidiid.— Trans. Amer. Entomol. Soc., 87, N 1, 39—62.
- Matsuda R. 1960. Morphology of the pleurosternal region of the pterothorax in insects.— Ann. Entomol. Soc. America, 51, 84—94.
- Matsuda R. 1963. Some evolutionary aspects of the insect thorax.— Annual Rev. Entomol., 8, 59—76.
- Matsuda R. 1965. Morphology and evolution of the insect head.— Mem. Amer. Entomol. Inst., N 4.
- Marks E. P. and Lawson F. A. 1962. A comparative study of the dictyopteran ovipositor.— J. Morphol., 111, N 2, 139—171.

- Maxwell D. E. 1955. The comparative internal larval anatomy of sawflies (Hym., Symphyta).— *Canad. Entomol.*, 87, Suppl. 1.
- Mell R. 1940. Eiproduktion bei Lepidopteren in Tropenrangangebieten.— *Z. angew. Entomol.*, 27, H. 3, 503—539.
- Mitchener C. G. 1944. A comparative study of the abdominal appendages of the eighth and ninth abdominal segments in insects.— *Ann. Entomol. Soc. America*, 37, 336—351.
- Middlekauff W. W. 1958. The North American sawflies of the genera *Acantholyda*, *Cephalcia* and *Neurotoma* (Hym., Pamphiliidae).— *Univ. Calif. Publ. Entomol.*, 14, N 2, 51—174.
- Middleton W. 1921. Some notes on the abdominal structures of sawflies.— *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 23, 139—144.
- Miller A. 1939. The egg and early development of the stonefly *Pteronarcys proteus* Newman (Plecoptera).— *J. Morphol.*, 64, 555—609.
- Miller A. 1940. Embryonic membranes, yolk cells and morphogenesis of the stonefly *Pteronarcys proteus* Newman (Plecoptera).— *Ann. Entomol. Soc. America*, 33, 437—477.
- Morimoto R. 1960. On the social cooperation in *Polistes chinensis antennatus* Perez.— *Kontyu*, 28, N 3, 198—206.
- Niklas O.-F. 1943. Zur Lebensweise des kleinen Fichtenblattwespe *Lygaeonematus abietum* Htg (= *Lyg. pini* Retz.) in verschiedenen Bestandsformen des Forstamtes Eichwald Ostpreußen.— *Z. angew. Entomol.*, 30, H. 2, 224—251.
- Obenberger J. 1958. Entomologie, t. 4. Praha.
- Oeser R. 1961. Vergleichend-morphologischen Untersuchungen über den Ovipositor der Hymenopteren.— *Mitt. zool. Mus. Berlin*, 37, N 1, 3—124.
- Otto F. J. 1964. Bionomie und Ökologie der in Westfalen vorkommenden Arten der Gattung *Paraswammerdamia* Friese (Lepid., Yponomeutidae).— *Z. angew. Entomol.*, 54, H. 4, 387—435.
- Parker H. L. 1935. Notes on the anatomy of Tenthredinid larvae with special reference to the head.— *Boll. Lab. Zool. Portici*, 28, 159—191.
- Richards O. W. 1956. An interpretation of the ventral region of the hymenopterous thorax.— *Proc. Roy. Entomol. Soc. London*, ser. A, 31, N 7—8, 99—104.
- Richards O. W. 1961. The theoretical and practical study of natural insect population.— *Annual Rev. Entomol.*, 6, 147—162.
- Riek E. F. 1955. Fossil insects from the triassic beds at Mt. Crossby.— *Austral. J. Zool.*, 3, N 4, 654—691.
- Röhrig E. 1953. Die Larchengespinstblattwespe *Cephalcia alpina* Klug.— *Z. angew. Entomol.*, 35, H. 2, 207—245.
- Ross H. H. 1936. The ancestry and wing venation of the Hymenoptera.— *Ann. Entomol. Soc. America*, 29, 99—111.
- Ross H. H. 1937. A generic revision of the nearctic sawflies.— *Illinois Biol. Monogr.*, 15, N 2.
- Ryvkina B. V. 1963. Zur Kenntnis der Biologie von Kiefernblattwespen in Bjelorusland.— *Beitr. Entomol.*, 13, H. 3—4, 455—464.
- Schwerdtfeger F. 1941a. Über die Ursachen des Masswechsels der Insekten.— *Z. angew. Entomol.*, 28, H. 2—3, 254—303.
- Schwerdtfeger F. 1941b. Zur Kenntnis der Kiefernsonnungsgespinstblattwespe (*Acantholyda erythrocephala* L.).— *Z. angew. Entomol.*, 28, H. 1, 125—156.
- Scudder G. G. E. 1957. Reinterpretation of some basal structures in the insect ovipositor.— *Nature*, 180, N 4581, 340—341.
- Scudder G. G. E. 1961. The comparative morphology of the insect ovipositor.— *Trans. Roy. Entomol. Soc. London*, 113, pt. 2, 25—40.
- Smart G. 1959. Notes on the mesothoracic musculature of Diptera. *Smithsonian Misc. Collect.*, 137, 331—364.
- Smith R. D. 1967. A review of the larvae of Xyelidae with notes on the family classification.— *Ann. Entomol. Soc. America*, 60, N 2, 376—384.
- Snodgrass R. E. 1910. The thorax of Hymenoptera.— *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 39, 37—91.
- Snodgrass R. E. 1929. The thoracic mechanism of grasshopper and its antecedents.— *Smithsonian Misc. Collect.*, 82, N 2.
- Snodgrass R. E. 1960. Facts and theories concerning the insect head.— *Smithsonian Misc. Collect.*, 142, N 4.
- Snodgrass R. E. 1962. Suture or sulcus? — *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 64, N 4, 222—223.
- Stitz H. 1931. Planipennia. In: *Biologie der Tiere Deutschlands*, pars 35 fasc. 33, 34—304.
- Strindberg H. 1913. Embryologische Studien an Insekten.— *Z. wiss. Zool.*, 106, H. 1—2, 1—227.
- Stys P. 1959. Reinterpretation on the theory of the origin or the pterygote ovipositor and notes on the terminology of the female ectodermal genitalia of insects.— *Acta Univ. Carolinae (Biol.)*, 1, 75—85.

- Tait N. N. 1962. The anatomy of the *Perga affinis* Kirby.— Austral. J. Zool., 10, N 4, 652—683.
- Taylor E. B. 1934. Morphology of the tenthredinid head.— Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, 22, 41—70.
- Thalenhorst W. 1942. Der Zusammenbruch einer Massenvermehrung von *Diprion pini* L. und seine Ursachen.— Z. angew. Entomol., 29, H. 3, 367—411.
- Thalenhorst W. 1953. Vergleichende Betrachtungen über den Massenwechsel der Kiefernbuschhornblattwespen.— Z. angew. Entomol., 35, H. 2, 168—182.
- Tiegs O. W. 1955. The flight muscles of insects — their anatomy and physiology, with some observations on the structure of striated muscle in general.— Philos. Trans., ser. B, 238, 221—359.
- Tillyard R. J. 1927. The ancestry of the order Hymenoptera.— Trans. Entomol. Soc. London, 31, 307—317.
- Tindall A. R. 1965. The functional morphology of the thorax of *Limnephilus marmoratus* Curtis (Trich., Limnephilidae).—Trans. Roy. Entomol. Soc. London, 115, N 5, 126—166.
- Treat A. E. 1959. The metathoracic musculature of *Crymodes devastator* (Brace) (Noctuidae), with special reference to the tympanic organ.— Smithsonian Misc. Collect., 137, 365—378.
- Tuxen S. L. 1956. Taxonomist's glossary of genitalia in insects. Copenhagen.
- Weber H. 1927. Die Gleiderung der Sternalregion des Tenthredinidenthorax.— Z. wiss. Ins.-Biologie, 22, N 6—8, 161—198.
- Yoshikawa K. 1963. Introductory studies on the life economy of Polistinae wasps. II. Superindividual stage. 3. Dominance order and territory.— J. Biol. Osaka Univ., 14, 55—61.
- Zirngiebl L. 1937. Die Legewerkzeuge der Blattwespen (Tenthredinoidea). Teil 1.— Beitr. naturkundl. Forsch. in Südwestdeutschl., 2, H. 1, 68—99.
- Zirngiebl L. 1938. Die Legewerkzeuge der Blattwespen (Tenthredinoidea).— Teil 2.— Beitr. naturkundl. Forsch. in Südwestdeutschl., 3, H. 1, 39—65.

ТАБЛИЦЫ
И ОБЪЯСНЕНИЯ К НИМ

ОБЪЯСНЕНИЯ К ТАБЛИЦАМ

Т а б л и ц а I

- Фиг. 1. *Leioxyela mollis* sp. nov., голотип ПИН № 2240/4613 (× 4,8); нижний триас Средней Азии (Джайляучо)
 Фиг. 2. *Spathoxyela fossilis* (A. Rasnitsyn, 1965), голотип ПИН 1989/2616 (× 13,5); нижний мел (?) Забайкалья (Байса)

Т а б л и ц а II

- Фиг. 3. *Xyela (Mesoxyela) mesozoica* A. Rasnitsyn, 1965, голотип ПИН № 1989/2617 (× 13); нижний мел (?) Забайкалья (Байса)
 Фиг. 4. *Ludoxyela excellens* A. Rasnitsyn, 1966, голотип ПИН № 2384/1316 (× 7,3); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
 Фиг. 5. *Angaridyela vitimica* A. Rasnitsyn, 1966, голотип ПИН № 1989/2618 (× 6,6); нижний мел (?) Забайкалья (Байса)

Т а б л и ц а III

- Фиг. 6. *Chaetoxyla hirsuta* A. Rasnitsyn, 1966, голотип ПИН № 1668/2340 (× 8,8); нижний мел (?) Забайкалья (Байса)
 Фиг. 7. *Uroxyela sicicauda* A. Rasnitsyn, 1966, голотип ПИН № 1989/3348 (× 15); нижний мел (?) Забайкалья (Байса)

Т а б л и ц а IV

- Фиг. 8. *Xyelotoma nigricornis* A. Rasnitsyn, 1968, голотип ПИН № 2066/3334 (× 9,5); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
 Фиг. 9. *Xyelodyda excellens* A. Rasnitsyn, 1968, голотип ПИН № 2066/3332 (× 9); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
 Фиг. 10. *Mesolyda depressa* sp. nov., голотип ПИН № 2784/1163 (× 4,2); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)

Т а б л и ц а V

- Фиг. 11. *Prolyda xyelocera* A. Rasnitsyn, 1968, голотип ПИН № 2239/2498 (× 11); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
 Фиг. 12. *Protosirex xyelopterus* sp. nov., голотип № 2784/1164 (× 6,4); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
 Фиг. 13. *Anaxyela gracilis* Martynov, 1925, голотип ПИН № 2452/481 (× 5,6); верхняя юра южного Казахстана (Галкино)

Т а б л и ц а VI

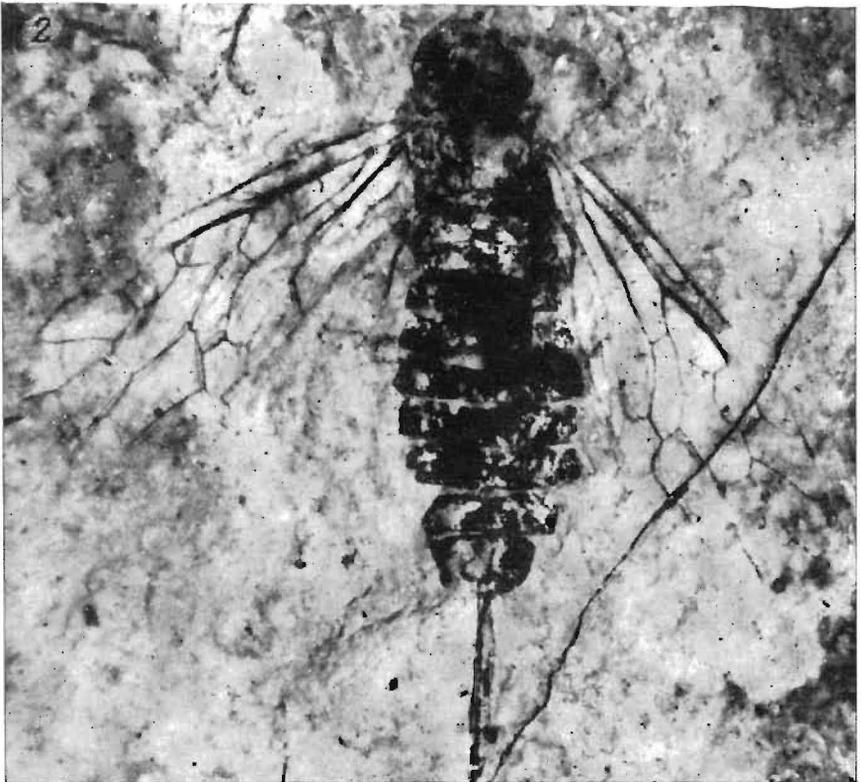
- Фиг. 14. *Anaxyela nana* (A. Rasnitsyn, 1968), голотип ПИН № 2554/1300 (× 13,5); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
 Фиг. 15. *Brachysyntexis nova* sp. nov., голотип ПИН № 2784/1159 (× 6,8); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
 Фиг. 16. *Syntexyela inversa* A. Rasnitsyn, 1968, голотип ПИН № 2066/3339 (× 6,3); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
 Фиг. 17. *Syntexyela gracilicornis* A. Rasnitsyn, 1968, голотип ПИН № 2066/3341 (× 5,6); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
 Фиг. 18. *Urosyntexis magna* (A. Rasnitsyn, 1968), голотип ПИН № 2554/1301 (× 5,4); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)

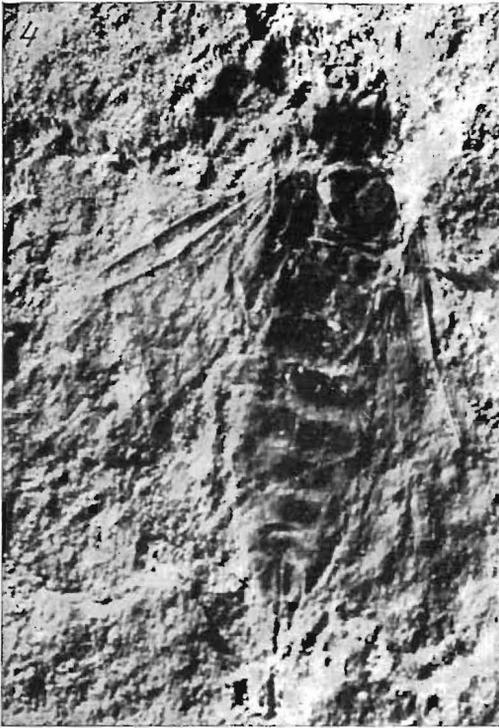
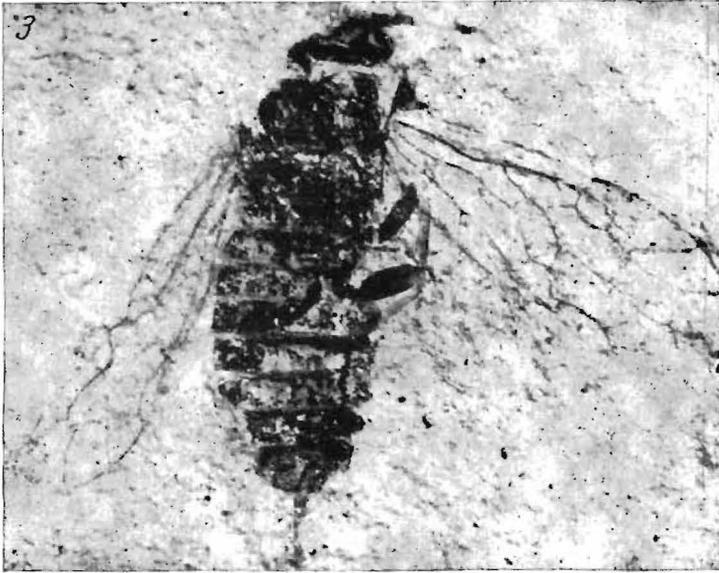
Т а б л и ц а VII

- Фиг. 19. *Karatavites angustus* A. Rasnitsyn, 1963, экз. ПИН № 2784/1170 ($\times 5,6$); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
Фиг. 20. *Aulisca odontura* A. Rasnitsyn, 1968, голотип ПИН № 2066/3336 ($\times 4,3$); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
Фиг. 21. *Myrmecium schroeteri* (Germar, 1839), экз. № 1847 I 501 (голотип *Fabellovena karschi* Orpenheim, 1885) ($\times 1,3$); верхняя юра Западной Европы (Золенгофен)

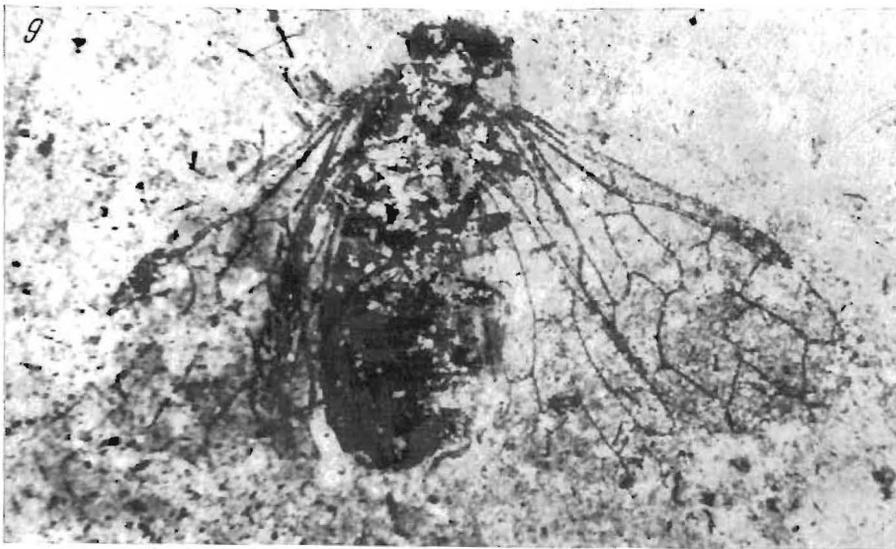
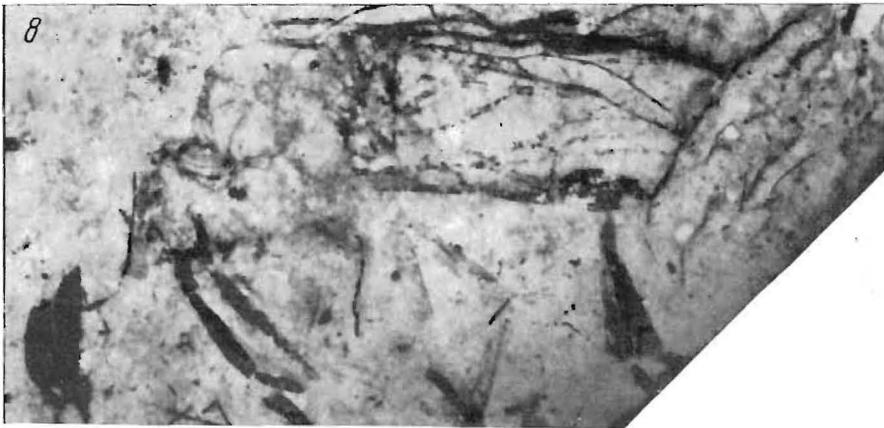
Т а б л и ц а VIII

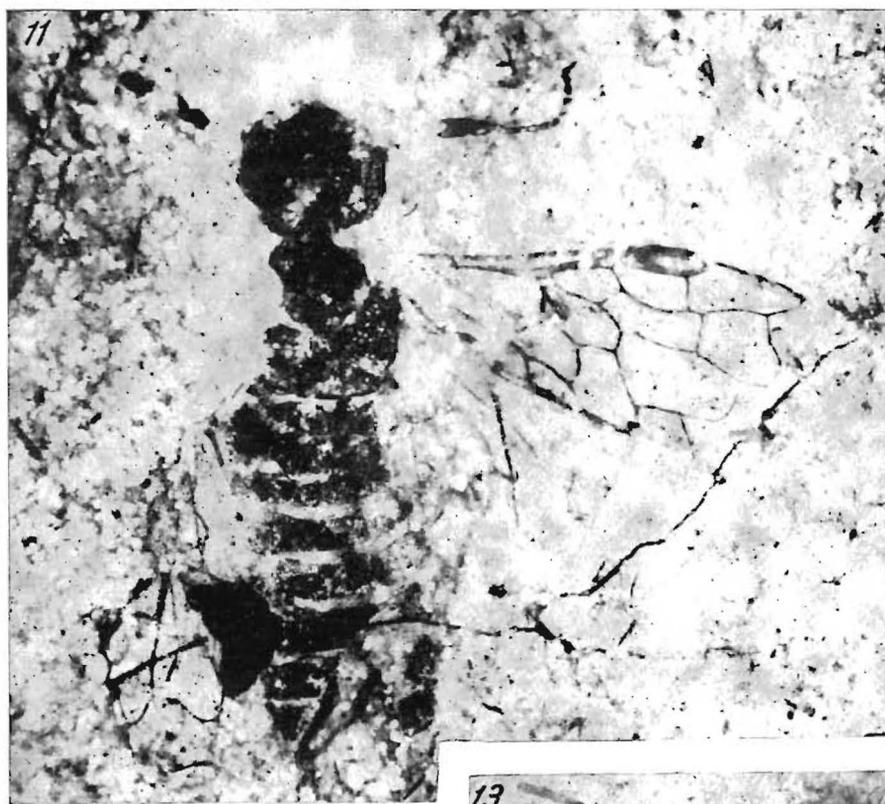
- Фиг. 22. *Paroryssus extensus* Matrunov, 1925, голотип ПИН № 2452/479 ($\times 10,7$); верхняя юра южного Казахстана (Галкино)
Фиг. 23. *Microryssus brachyurus* A. Rasnitsyn, 1968, голотип ПИН № 2239/2531 ($\times 21$); верхняя юра южного Казахстана (Михайловка)
Фиг. 24. *Pristiphora* sp. (современная) в полете

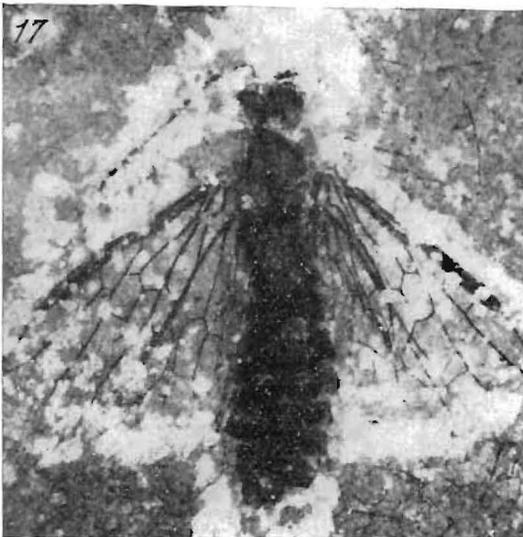
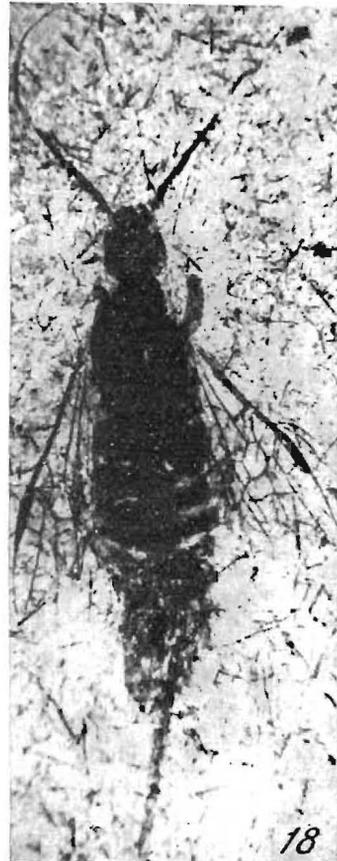
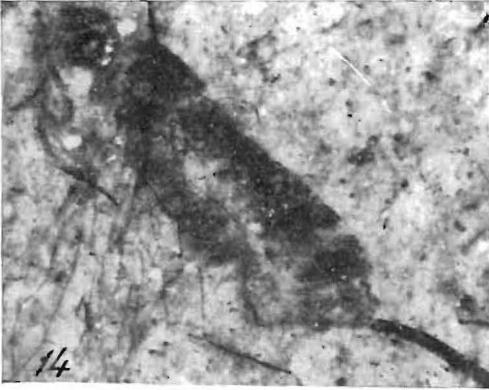


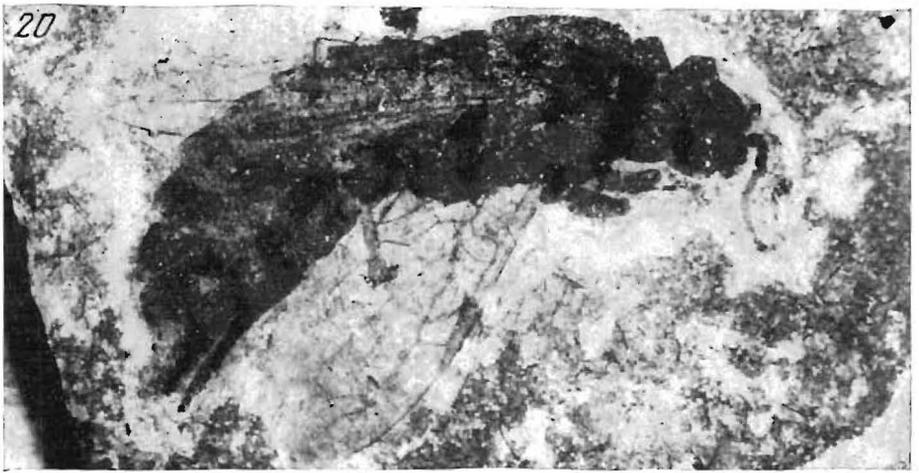


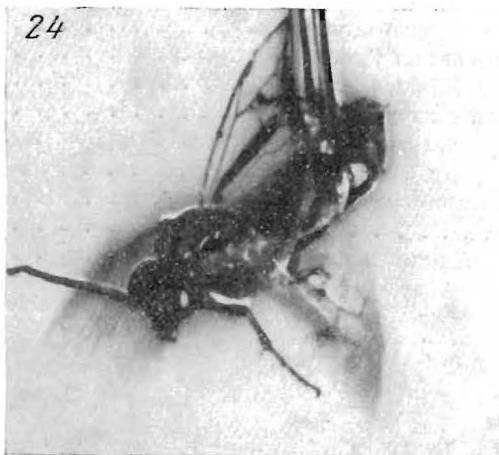
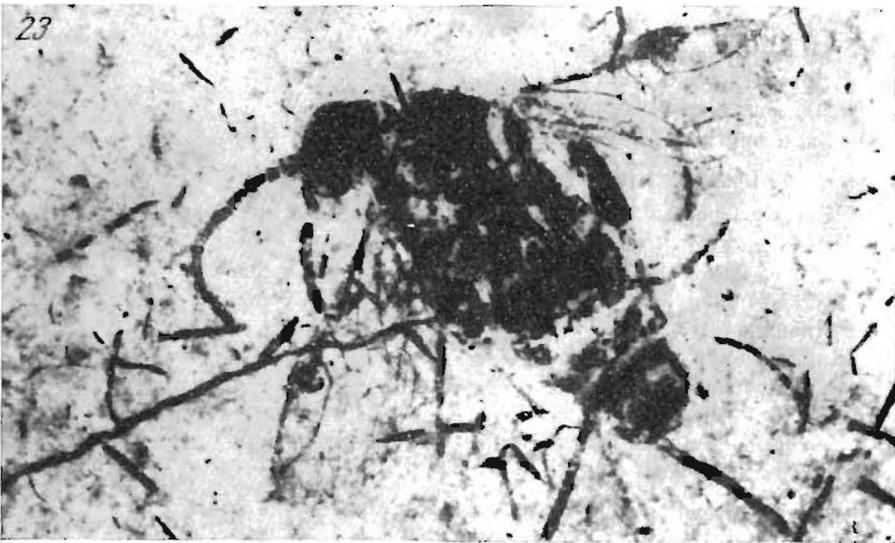
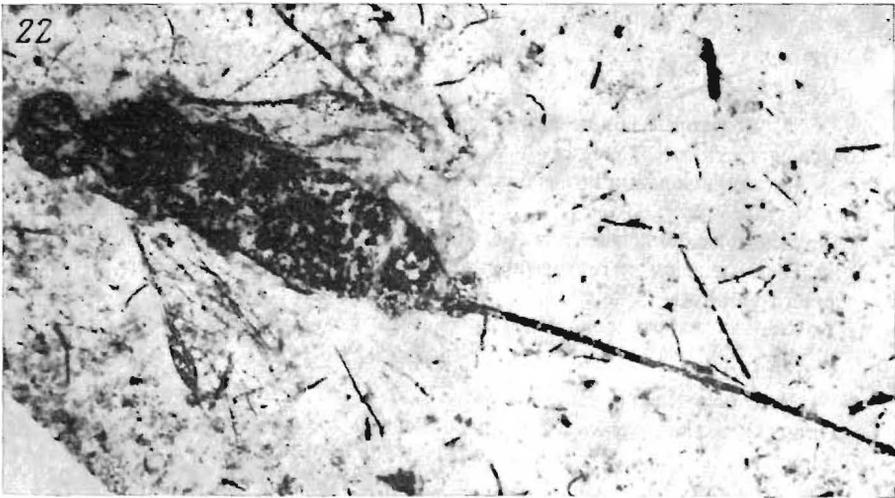












О Г Л А В Л Е Н И Е

От редактора	3
Предисловие	5
1. Некоторые общие замечания о вымерших Symphyta	9
Особенности захоронения и фоссилизации Symphyta	9
Местонахождения мезозойских перепончатокрылых подотряда Symphyta	10
Фаунистические комплексы мезозойских Symphyta	15
Геологическое и географическое распространение мезозойских Symphyta	18
Степень паратаксономичности системы мезозойских Symphyta	22
2. Описательная часть	24
Определительные таблицы и новоописания мезозойских Symphyta	24
Надсемейство Xyelidea	27
Надсемейство Tenthredinidea	55
Надсемейство Megalodontidea	57
Надсемейство Cephidea	60
Надсемейство Siricidea	61
Надсемейство Orussidea	75
Superfamilia incertae sedis. Семейство Pararchxyelidae	76
3. Сравнительно-морфологический очерк Symphyta	79
Взрослое насекомое	79
Голова	79
Грудь	96
Брюшко	131
Личинка	139
Голова	142
Грудь	145
Брюшко	147
Слюнные железы	150
Мальпигиевы сосуды	152
4. Эволюция Symphyta	153
Общие принципы филогенетического анализа	153
Реконструкция ближайшего общего предка Symphyta	156
Происхождение перепончатокрылых	158
Дальнейшая эволюция Symphyta	162
Эволюция Tenthredinidea	164
Эволюция скрытоживущих Symphyta	166
Анализ путей биологического прогресса Symphyta в сравнении с Lepidoptera	167
Список условных обозначений к рисункам	176
Литература	178
Таблицы и объяснения к ним	185