

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ**

**Биолого-почвенный факультет
Кафедра Энтомологии**

Решиков Алексей Валентинович

**Строение Метаторакально-проподеального
комплекса и второго абдоминального
сегмента в семействе Ichneumonidae
(Hymenoptera)**

Выпускная квалификационная работа бакалавра

**Научный руководитель
д. б. н. Дмитрий Рафаэлевич Каспарян**

**Куратор к. б. н., старш. преп.
Федор Владимирович Константинов**

С-Петербург

2002

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	2
Глава 1. Краткий морфологический обзор изучаемых структур	4
Глава 2. История изучения метаторакально-проподеального комплекса и II абдоминального сегмента	8
2.1. Слияние I абдоминального сегмента с грудью (образование проподеума)	8
2.2. Редукция постнотума заднегруди	9
2.3. Образование стебелька	10
2.4. Таксономическое и филогенетическое значение обсуждаемых признаков	10
2.5. Связь морфофункциональных изменений II абдоминального сегмента с эволюцией паразитизма	13
Глава 3. Строение метаторакально-проподеального комплекса исследованных представителей Ichneumonidae	16
Обсуждение	27
Выводы	29
Список литературы	30

ВВЕДЕНИЕ

Цель данной выпускной квалификационной работы – показать разнообразие строения метаторакально-проподеального комплекса и второго абдоминального сегмента в крупнейшем семействе наездников - семействе Ichneumonidae (Hymenoptera). Термином «метаторакально-проподеальный комплекс» в данной работе обозначается проподеум - первый сегмент брюшка, вошедший в состав груди и соединенный с ним метапостнотум, а вторым абдоминальным сегментом – сегмент, образующий стебелек.

Большинство детальных работ посвященных особенностям строения перепончатокрылых проводилось в начале XX века, и представителям семейства Ichneumonidae не уделялось должного внимания. В литературе имеется множество разрозненных данных о таксономическом значении морфологических признаков различных структур, в том числе относящихся к базальным абдоминальным сегментам. Несмотря на то, что многие специалисты обращали особое внимание на морфологические признаки групп, относящихся к семейству Ichneumonidae, системного изучения строения представителей этого семейства в целом не проводилось. Это, по всей вероятности, связано с большим размером семейства. В связи с вышеизложенным описание строения метаторакально-проподеального комплекса и второго абдоминального сегмента в семействе Ichneumonidae представляется актуальным и ставится задача – показать разнообразие строения метаторакально-проподеального комплекса и второго абдоминального сегмента в доступных для исследования подсемействах наездников.

Ichneumonidae – одно из крупнейших и наименее изученных семейств перепончатокрылых, распространенное всемирно. В мировой фауне насчитывается до 100 тысяч видов. Семейство включает 36 подсемейств, характеризующихся не только различиями в строении, но и разнообразием форм паразитизма.

Строение метаторакально-проподеального комплекса и второго абдоминального сегмента было исследовано на примере 43 видов наездников, относящихся к 19 подсемействам. Выбор подсемейств основывался на доступности их представителей и полярности проявлений признаков изучаемых структур.

Для всех исследованных видов были сделаны рисунки метаторакально-проподеального комплекса и второго абдоминального сегмента. Также в работе представлены общие схемы строения обсуждаемых структур и рисунки полярных проявлений признаков (рис. 7, 11). В ходе исследования признаки, которые используются в филогенетических работах, были сведены в таблицу (табл. 1).

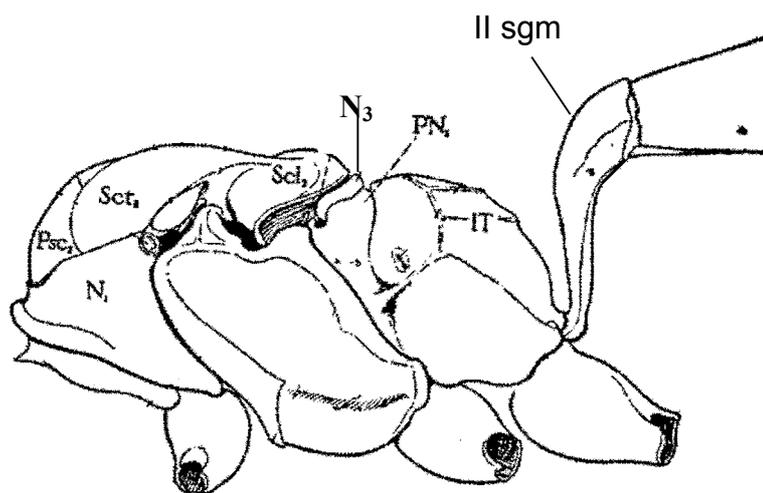
Материалом для проведенных исследований послужили сборы, сделанные летом 2001 года в заповеднике «Лес на Ворскле» (Белгородская область), а также материал, собранный автором в Ленинградской области и Национальном парке «Себежский» (Псковская область), использовались некоторые экземпляры из коллекций ЗИН РАН. Было исследовано более 70 экземпляров относящихся к 43 видам. Определение велось по Определителю насекомых европейской части СССР, (Каспарян, 1981) и, отчасти, с использованием работ Таунса (Townes, 1969), Хорстмана (Horstman, 1980, 1986, 1990, 1991), Шварца и Шоу (Schwarz, 1995; Schwarz & Shaw, 2000). Анатомирование проводилось под бинокулярном МБС – 9 с увеличением 28 крат.

Автор выражает признательность А.В. Куприянову за неоценимую помощь в написании работы и предложение термина "метаторакально-проподеальный комплекс", Ф. В. Константинову как куратору, а так же Д. Куику и его коллегам за предоставление подробных кладограмм семейства Ichneumonidae.

ГЛАВА 1. КРАТКИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОБЗОР ИЗУЧАЕМЫХ СТРУКТУР

После работ Латрейля ни у кого не должно было возникать сомнений, что видимый перехват "осиная талия" стебельчатобрюхих перепончатокрылых образован вторым сегментом брюшка, а первый неподвижно соединен с грудью и частично редуцирован (Latreille, 1821). В связи с такой особенностью строения, в дорсальной части груди стебельчатобрюхих принято выделять пять склеритов: пронотум, мезоскуто-прескутум, мезоскутеллум, метанотум и проподеум - первый абдоминальный сегмент (Snodgrass, 1910, Matsuda, 1970) (рис. 1). Однако, система обозначения склеритов груди во многих таксономических работах основана на традициях систематиков и не соответствует таковой Снодграсса. Так, в систематике семейства Ichneumonidae и других высших перепончатокрылых, в последние 20 лет принято называть грудь и первый абдоминальный сегмент мезосомой, а брюшко - метасомой (без учета первого абдоминального сегмента). Сегменты метасомы обозначают арабскими цифрами. При этом истинный первый абдоминальный сегмент не учитывается.

Рис. 1 строение груди представителей Ichneumonidae (Snodgrass, 1910)



N_1 – пронотум; Psc_2 и Sct_2 – мезоскуто-прескутум; Scl_2 – мезоскутеллум; N_3 – метанотум; PN_3 – метапостнотум; IT – проподеум; II sgm - второй абдоминальный сегмент.

В морфологических исследованиях сегменты брюшка обозначаются римскими цифрами, и их счет начинается с первого абдоминального сегмента (Snodgrass, 1910). Первоначально истинный первый абдоминальный сегмент был назван промежуточным сегментом (Latreille, 1821). Ныне принятое название – "проподеум" ввел Ньюман (Newman, 1833). Также для этой структуры были предложены названия эпинотум (в систематике муравьёв) (Emery, 1900; Wheller, 1910) и метаскутеллум (Marlatt, 1896). Часто термин «проподеум» употребляется не вполне корректно. Так, при слиянии I абдоминального сегмента с метапостнотумом с отсутствием шва между ними, этот комбинированный отдел для удобства называют просто проподеумом, хотя у других форм так называют только I абдоминальный сегмент. Во избежание такого несоответствия предлагается использовать для обозначения метапостнотума и проподеума термин метаторакально-проподеальный комплекс.

Как уже говорилось, проподеум представляет собой 1-й сегмент брюшка, слившийся с грудью. Тергит этого сегмента видоизменён по форме, а стернит редуцирован (Snodgrass, 1910). Спереди проподеум слит с метапостнотумом, от которого обычно отделен поверхностным вдавлением. Проподеум у Ichneumonidae очень часто разделён системой килей на ряд полей (рис. 2). В описаниях системы килей я придерживаюсь названий, предложенных в работе Каспаряна (1981). В наиболее полном случае имеется три пары продольных килей (срединные дорсальные, латеральные и плевральные) и два поперечных киля (базальный и апикальный). В основании проподеума посередине расположено базальное поле, ограниченное по бокам дорсальными килями, а сзади – базальным поперечным килем. Позади к нему примыкает ареола - поле, ограниченное дорсальными, базальным и апикальным килями. Очень часто базальный поперечный киль, разделяющий базальное поле и ареолу, посередине не выражен, но сохраняются его латеральные участки снаружи от дорсальных килей – костулы. Между дорсальными и латеральными килями расположены латеральные поля, а между латеральными и плевральными килями – плевральные поля; они разделены поперечными базальным и апикальным килем на 1-е, 2-е и 3-е, начиная от основания сегмента. Дыхальца проподеума расположены, в основном, на 1-м плевральном поле или на границе между 1-м и 2-м плевральным полем. Латеральный киль при соединении с апикальным поперечным килем на вершине 2-го латерального поля часто выдаётся в виде зубца. Очень часто кили сильно редуцированы.

Проподеальные кили являются набором таксономически весьма значимых признаков. Они широко используются в построении определительных таблиц для определения родов и видов, принадлежащих к различным подсемействам. Они имеют и филогенетическое значение, например, в подсемействе *Microleptinae* отсутствие базального поперечного кия характеризует эту группу наездников. Форма самого проподеума также варьирует. Он может быть весьма коротким или очень удлинённым (рис. 4-6). Так, у представителей подсемейства *Diplazontinae* проподеум укорочен, а у *Camproleginae* и *Anomaloninae* вытянут. В последнем подсемействе он сильно выдается над задними тазиками. Различна и скульптура проподеума; так, у *Anomaloninae* поверхность проподеума грубо ячеистая без килей, а в остальных подсемействах более или менее гладкая и обычно несет кили. Также различно расположение сочленовного отверстия проподеума. Обычно оно расположено на уровне тазиков, но у представителей подсемейства *Labeninae* и *Townesioninae* II абдоминальный сегмент причленяется выше уровня тазиков.

Второй абдоминальный сегмент в большинстве случаев бывает сужен перед дыхальцами. В этом случае суженная часть называется стебельком, а часть позади дыхалец носит название раструб (терминология относительно строения II абдоминального сегмента приведена здесь по Мейеру, 1933 и Каспаряну, 1981). Степень развития стебелька является важным таксономическим признаком. Ярким примером сильного развития стебелька служит группа подсемейств *Ichneumoniformes* (рис. 22-25). В тоже время во многих подсемействах он не развит. Например, представители подсемейства *Diplazontinae* имеют крайне короткий и широкий II абдоминальный сегмент резко сужающийся в своем основании (рис. 4). На боковой поверхности 1-го тергита перед дыхальцами часто имеется пара вдавлений - глиммы. Исходно они располагаются базально. Такое состояние сохраняется во многих подсемействах. Часто они являются суббазальными, то есть располагаются ближе к середине тергита, а у некоторых представителей семейства отсутствуют вовсе (рис. 7). Посередине дорсальной поверхности тергита II абдоминального сегмента часто проходит пара продольных дорсальных килей. По верхнебоковым краям тергита могут проходить дорсолатеральные продольные кили, а снизу по границе со стернитом - вентролатеральные кили. 1-й стернит состоит из склеротизованной базальной части и мембранозной апикальной. Иногда стернит может быть полностью склеротизованным и слитым с тергитом. Это наблюдается в таких

подсемействах, как Cryptinae, Ichneumonidae, Xoridae, Agriotypinae, Samproleginae, Anomaloninae, Ophioninae и Adelogmatinae.

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МЕТАТОРАКАЛЬНО-ПРОПОДЕАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА И II АБДОМИНАЛЬНОГО СЕГМЕНТА

2.1. Слияние I абдоминального сегмента с грудью (образование проподеума)

Эволюционные преобразования, увенчавшиеся слиянием I сегмента брюшка с грудью у перепончатокрылых обсуждались еще в начале XX века Снодграссом (Snodgrass, 1910), Кремптоном (Crampton, 1931) а также другими морфологами (Tillyard, 1927; Pratt, 1940; Given, 1944). В работах этих авторов было убедительно продемонстрировано, что тенденция к слиянию I сегмента брюшка с грудью существует у представителей подотряда Symphita.

Тенденция слияния первого абдоминального сегмента с грудью отмечалась уже у *Xyelidae* и *Pamphiliidae* (Snodgrass, 1910; Tillyard, 1927; Saini & Dhillon, 1978); в этих семействах I и II сегменты брюшка тесно сочленены с заднегрудью. У представителей же *Tenthredinidae*, *Cimbicidae* и *Xiphydiridae* наблюдается усиление ассоциации I сегмента с метатораксом (Snodgrass, 1910), и часть его латерального края прилегает близко к дорсальному краю метаплевры. У приведенных выше семейств II абдоминальный сегмент не претерпевал глубоких изменений. Подобные морфологические отличия, по всей вероятности, у предков стебельчатобрюхих перепончатокрылых могли быть первым шагом в ряду морфологических преобразований на пути к формированию проподеума (Tillyard, 1927).

Образование проподеума связано с редукцией плевральных и стернальных элементов I сегмента и увеличением тергита (Crampton, 1931). Задний край плевральных и стернальных элементов I абдоминального сегмента с образованием проподеума мог расшириться, по мнению некоторых авторов (Pratt, 1940; Given, 1944), в полукруглую полосу. Она ограничивает дорсальную половину отверстия проподеума, образующего сочленение со стебельком. Однако, у Штрик говорится о том, что стернит I абдоминального сегмента редуцирован, а его рудименты остаются на сочленовой мембране (Stryk, 1930).

Проподеум вполне развит только у стебельчатобрюхих; у *Chalcidoidea* как наиболее специализированных их представителей проподеум сильно склеротизован и неподвижно соединён с окружающими частями метаторакса

(Snodgrass, 1910). Латерально он слит с метаплеврами а спереди с крайне редуцированным метапостнотумом. У *Ichneumonoidea* и *Aculeata* проподеум также вполне слит с окружающими частями метаторакса: латерально – с метаплеврами и спереди – с метапостнотумом. Однако у этих групп данное слияние настолько сильное, что линия соединения не видна (Snodgrass, 1910).

2.2. РЕДУКЦИЯ ПОСТНОТУМА ЗАДНЕГРУДИ

В ряду современных групп перепончатокрылых наблюдается значительное разнообразие вариантов строения метапостнотума от явной его выраженности до полной редукции. У *Tenthredinidae* постнотум метаторакса – это узкий поперечный склерит, лежащий между метанотумом и I абдоминальным сегментом, соединенный с последним (Saini & Dhillon, 1978). У представителей семейств *Argidae* и *Cimbicidae* он продолжается латерально в эпимеры, у *Siricidae* же он состоит из двух узких склеритов, ассоциированных с передней частью тергита I абдоминального сегмента (Snodgrass, 1910). Однако у многих других стебельчатобрюхих перепончатокрылых он представляет собой простой узкий дорсальный склерит между задними участками метаплевр (Snodgrass, 1910); так, в случае *Ichneumonidae* постнотум довольно отчетливый, хотя и слит с проподеумом (Saini & Dhillon, 1978). Все же в некоторых подсемействах он часто бывает весьма редуцированным (Snodgrass, 1910). Наконец, у *Aculeata* метапостнотум полностью редуцирован. Незнученность степени этой редукции постнотума привела к появлению ошибочной номенклатуры, широко применявшейся до работ Снодграсса. Часто проподеум принимался за метапостнотум, или за весь метаторакс, а II сегмент за I абдоминальный сегмент соответственно или же метанотум часто называли постскутеллумом мезоторакса. В работах Снодграсса (Snodgrass, 1910), Саини и Диллона (Saini & Dhillon, 1978) рассмотрено отнюдь не все разнообразие вариантов строения метаторакально-проподеального комплекса *Ichneumonidae*. Оно будет представлено более подробно в специальной части этой работы.

2.3. ОБРАЗОВАНИЕ СТЕБЕЛЬКА

Стебельчатобрюхие перепончатокрылые характеризуются наличием стебелька брюшка. Так, II сегмент брюшка Chalcidoidea изменён по сравнению с остальными абдоминальными сегментами. Он узкий в основании и расширяется вдоль своей оси. Данная структура, по мнению Снодграсса, может быть рассмотрена, как примитивный недоразвитый стебелек, тогда как у Ichneumonidae стебелек уже вполне сформирован (Snodgrass, 1910). Строение II абдоминального сегмента в различных семействах перепончатокрылых разобрано в работе Ксении Штрик (Stryk, 1930). Для Ichneumonidae, рассмотренных на примере *Megarhyssa citraria* (в работе Штрик употребляется синоним *Thalessa citraria*), характерен II абдоминальный сегмент, образующий стебелек. Он несет стернит, разделенный на мембранозную часть (в верхней половине стернита) и склеротизованную (в основании стернита). Склеротизованная часть стернита у *Megarhyssa citraria* разделена продольной полосой. Однако, в виду большого размера семейства, работа Штрик не отражает всего разнообразия строения II абдоминального сегмента в семействе Ichneumonidae. В ней также не прослеживается и эволюционного становления стебелька как характерной для Arocrita структуры.

2.4. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОБСУЖДАЕМЫХ ПРИЗНАКОВ

Морфологические признаки пропodeума и II абдоминального сегмента имеют зачастую большое таксономическое значение и используются в построении филогении семейства Ichneumonidae (Townes, 1969; Каспарян, 1981; Gauld, 1991). Как в видовой, так и в надвидовой систематике используются система килей и образованных ими полей пропodeума, микроскульптура кутикулы пропodeума, форма, расположение сочленовного отверстия, а так же форма пропodeальных дыхалец. Ряд особенностей строения II абдоминального сегмента также имеют большое значение.

К настоящему времени опубликовано несколько кладограмм, основанных на морфологических данных и реконструирующих филогению Ichneumonidae в целом или отдельных групп в составе этого подсемейства. Все они были

построены с использованием признаков, относящихся к строению проподеума и II сегмента брюшка. Нередко для построения кладограмм привлекаются экологические признаки крупных групп, о которых будет сказано ниже. Одна из филогенетических схем разработанных с использованием морфологических признаков, относящихся к строению проподеума была опубликована Гольдом (Gauld 1983) для подсемейства Labeninae. Затем этот же автор с использованием морфологических признаков построил кладограмму для представителей подсемейства Ophioninae (Gauld, 1988). В этой работе рассматриваются филогенетические отношения шести подсемейств (Ophioninae, Campopleginae, Cremastinae, Tersilochinae, Banchinae и Stenopelmatinae). Главной апоморфией Ophioninae является редукция глимма, которая наблюдается параллельно у некоторых Tersilochinae. В ряду других синапоморфий Ophioninae с Campopleginae, Cremastinae и Tersilochinae: стернит и тергит 1-го сегмента брюшка слиты, дыхальца 1-го тергита расположены близ заднего края, брюшко сжато с боков.

Кладограмма для подсемейства Mesochorinae была разработана Уолом (Wahl, 1993), также с использованием интересующих нас признаков. В качестве одной из апоморфий, характеризующих подсемейство в целом автор предлагает апоморфию - большие и глубокие глиммы. Он характеризует это подсемейство такими плезиоморфиями, как вытянутая ареола, имеющая форму вытянутого шестиугольника, размытый дорсальный край раструба.

Изучаемый комплекс признаков был использован и Беннеттом (Bennett, 2001) при реконструкции филогенетических взаимоотношений в подсемействе Agryotipinae.

Существуют и работы, содержащие кладистические деревья всего семейства Ichneumonidae. Такое дерево помещено в работе Каспаряна (1996), посвященной путям эволюции паразитизма (рис. 9). Основными признаками для построения этой кладограммы стали различные направления специализации к паразитизму, но так же использовались и морфологические данные. Апоморфией крупной ветви, включающей Xorydinae, Agryotipinae, Labeninae, Cryptinae и Ichneumoninae считается слияние стернита 1-го сегмента метасомы с тергитом. Параллельное слияние стернита с тергитом наблюдается у Adelognathinae. Недавно выделенное подсемейство Townesinae (Каспарян 1994) характеризуется следующими апоморфиями: дыхальца проподеума удлиненные, основание брюшка выше основания тазиков, (последнее состояние признака параллельно

развивается у Labeninae). Объединение Ichneumoninae и Cryptinae подтверждается синапоморфией - дыхальца II абдоминального сегмента расположены за серединой тергита, причем аутапоморфией Ichneumoninae является небольшое расстояние от них до заднего края тергита. В качестве аутапоморфии Microleptinae в той же работе указывается отсутствие базального поперечного кия проподеума.

В 1998 Голдом и Уолом (Gauld and Wahl, 1998) выпущена статья о системе ветви Pimpliformes, содержащей подсемейства Pimplinae, Acaenitinae, Cylloceriinae, Orthocentrinae и Diplazontinae (рис. 8). Эта работа опирается на большое количество морфологических признаков. Как апоморфия для Tryphoninae (внешней группы) в ней принято расположение дыхалец II абдоминального сегмента за серединой тергита. Следует отметить, что все представители этого подсемейства кроме рода *Sphinctus* имеют дыхальца перед серединой тергита II абдоминального сегмента. Далее, синапоморфией для всех Pimpliformes кроме Tryphoninae указывается отсутствие глимм, что, в таком случае говорит о вторичном их появлении у многих из представителей этой филогенетической ветви. Такая интерпретация филогении Pimpliformes заставляет усомниться в правильности кладограммы. Однако, для ветви Ichneumoniformes в качестве апоморфий оправданно предлагается: слияние стернита с тергитом во II абдоминальном сегменте и захождение стернита II сегмента за середину тергита. Апоморфиями ветви Ophioniformes служат следующие признаки: проподеум вытянут, имеет широкий и глубокий базальный проподеальный желобок. В тоже время, для Diplazontinae короткий проподеум совершенно справедливо отмечен как плезиоморфия. В этой же работе даны кладограммы, основанные на экологической специализации паразитов, о которой речь пойдет ниже. В отличие от Каспаряна (1996), авторы рассматривают только одно подсемейство Tryphoninae с койнобионтным типом паразитизма (о койнобионтном и идиобионтном типах паразитизма сказано ниже).

Второй работой по филогении семейства в целом является работа, написанная коллективом авторов (Quicke et al., 2000) и основанная как на морфологических, так и на молекулярных данных (рис.10). В этой работе многие ветви Ichneumonidae представлены, как полифилитические таксоны. Согласно представленным авторами данным, Tryphoninae ответвляются от Ophioniformes в самом их основании, тогда как ранее они сближались с Labeniformes (Gauld, 1997). В качестве одной из апоморфий для них предлагаются базальные глиммы. По

этому вопросу Куик придерживается точки зрения Уола (Wahl, 1986). Ранее Голд помещал Orthopelmatinae в Labeniformes (Gauld, 1997), а по представленным авторами данным они находятся в Orhioniformes и характеризуются слиянием стернита и тергита II абдоминального сегмента.

Из рассмотренных выше литературных данных очевидно, что анализ признаков строения проподоума и II абдоминального сегмента чрезвычайно важен для выявления филогенетических связей внутри семейства Ichneumonidae. Поэтому, изучение морфологии базальных сегментов брюшка представителей этого семейства не теряет своей актуальности.

2.5. СВЯЗЬ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ II АБДОМИНАЛЬНОГО СЕГМЕНТА С ЭВОЛЮЦИЕЙ ПАРАЗИТИЗМА

Представители семейства Ichneumonidae паразитируют на весьма большом круге хозяев, на различных жизненных стадиях хозяина, в различных биотопах. В семействе Ichneumonidae развивались разные стратегии паразитирования, с которыми связывают морфофункциональные изменения структур брюшка (Черногуз, 1993; Каспарян, 1980). Эти стратегии - идиобионтный и койнобионтный паразитизм. Идиобионтный паразитизм (Haeselbarth, 1979; Askew and Shaw, 1986; Gauld, 1988; Черногуз, 1993) - это стратегия освоения паразитоидами неподвижных или малоподвижных хозяев, имеющих твердые покровы. Твердые покровы и укрытия хозяина используются для защиты потомства паразитоида (Haeselbarth, 1979; Каспарян, 1996). Койнобионтный паразитизм - это стратегия выживания на подвижном хозяине (Haeselbarth, 1979). При этом для защиты потомства паразитоидом используются защитные реакции самого хозяина. Изначально разделение на идиобионтов и на койнобионтов было введено экологами (Haeselbarth, 1979) и использовалось только для оценки степени специализации таксонов. Так идиобионты более примитивны и слабо специализированы трофически, а койнобионты более специализированы. Анализ морфологических особенностей, коррелирующих с этим признаком, показывает, что идиобионтный и койнобионтный типы паразитизма имеют более общее, филогенетическое значение (Gauld, 1988).

Принято выделять три основных направления в эволюции паразитизма у высших перепончатокрылых (Каспарян 1996). Это идиобионтный паразитизм (исначальная форма паразитизма), койнобионтный паразитизм на личинках

филлофагов и койнобионтный паразитизм на скрытоживущих хозяевах с заражением их в прямом контакте. Агрессивный тип заражения, то есть прямой контакт с подвижным хозяином противопоставляется заражению неподвижных хозяев и рассматривается как неперенный элемент морфо-функционального прогресса, который обеспечивает более высокие темпы эволюционных изменений метасомы у наездников, характеризующихся койнобионтным типом паразитирования (Gauld, 1988; Каспарян, 1996).

Для таких эктопаразитических подсемейств, как Pimplinae, Cryptinae и Labeninae, характеризующихся идиобионтным типом паразитирования, примечательна высокая степень параллелизмов в эволюции строения базальных сегментов брюшка (Townes, 1969).

Подсемейство Agriotypinae отражает широкие возможности адаптивной радиации среди Ichneumonidae. В связи с паразитированием на предкуколках ручейников под водой имаго этих наездников приобрело ряд специфических особенностей строения брюшка и проподеальный половой диморфизм (Townes, 1969; Bennett, 2001). У представителей этого подсемейства наблюдается усиленная склеротизация брюшка, для самцов характерна редукция некоторых килей проподеума (Bennett, 2001).

В процессе перехода от заражения эндофитных личинок к заражению личинок в коконе важным этапом, по мнению Голда (Gauld, 1988), был паразитизм на личинках жалоносных перепончатокрылых, строящих кокон внутри стеблей, в древесине в ходах ксилофагов и трещинах коры. А Каспарян (1969) полагает, что правомерней предполагать их ориентацию на любые укрытые в подобных условиях коконы, учитывая сравнительно низкий уровень трофической специализации этих наездников, определенный их эктопаразитизмом. По мнению ряда авторов (Gauld, 1988; Каспарян, 1996) освоение коконов перепончатокрылых происходило в двух направлениях: переход к паразитизму в открыто расположенных коконах и специализация на жалоносных перепончатокрылых, гнездящихся в древесине, ветках, стеблях, переходящая в паразитизм в гнездах пчел и ос. Установление прямого контакта с открыто расположенным хозяином стало шагом к изменению в эволюции поведения самки при заражении хозяина, что определило некоторые морфологические особенности, например, формирование длинного стебелька у Cryptinae. Прямой контакт с хозяином привел к возникновению идиобионтного эндопаразитизма в куколках (Каспарян, 1980); паразитизм на неподвижном объекте не способствовал развитию высокой

подвижности брюшка и заметных эволюционных преобразований II абдоминального сегмента (отличие эндопаразитических Pimplini от эктопаразитических Pimplinae).

Общей, главной особенностью поведения самки, так же определяющей многие другие стороны биологии, при койнобионтном паразитизме стало заражение подвижного открытоживущего хозяина, которые являются более доступными и легко обнаруживаемыми (Дбар, 1993; Каспарян, 1996). Заражение подвижных стадий в прямом с ними контакте требовало значительных морфофизиологических преобразований всех стадий развития наездников. Конечно, прежде всего, эти изменения развились у имаго. Так, морфофункциональные адаптации самки связаны с освоением подвижного хозяина с эластичными покровами в прямом контакте (Каспарян, 1996). Койнобионтный эндопаразитизм у подсемейств *Campopleginae*, *Ophioninae*, *Anomaloninae* связан с приспособлением самки к атаке подвижного сопротивляющегося и опасного хозяина (Каспарян, 1990, 1996). В этих подсемействах наблюдается тенденция к удлинению 1-го тергита метасомы, ведущему к повышению подвижности метасомы. Эти морфофункциональные изменения возникали параллельно подобным изменениям у идиобионтов, заражающих открытые коконы (*Cynipinae* и *Ichneumoninae*). Идиобионтный и койнобионтный паразитизм в эволюции семейства *Ichneumonidae* могут трактоваться как два адаптивных типа, определившие эволюцию двух основных филогенетических линий семейства (Gauld, 1985; Каспарян, 1996; Wahl and Gauld, 1998). Эндопаразитизм возникает параллельно в обеих этих линиях (Гохман, 1988; Дбар, 1993).

Рассматриваемые в этой работе морфологические изменения II сегмента брюшка в подсемействах заражающих открытоживущих хозяев, по всей вероятности вторичны. У инклинатов (Малышев 1966; Iwata 1976) и примитивных паразитов ксилофагов точное попадание яйцекладом в канал, проделанный хозяином, несомненно, сопровождалось совершенствованием управления яйцекладом и, возможно, было одной из причин, обуславливающих высокую подвижность брюшка за счет образования перетяжки между I и II абдоминальным сегментом с последующим образованием проподеума и стебелька (Каспарян, 1996).

Как уже было сказано выше, именно прямой контакт наездника с активной, подвижной личинкой хозяина определяет морфофункциональные преобразования 1-го сегмента метасомы. Морфофункциональный прогресс

жалоносных перепончатокрылых также подтверждает первостепенную важность прямого контакта с хозяином (Каспарян 1980).

Глава 3. Строение метаторакально-проподеального комплекса исследованных представителей Ichneumonidae

PIMPLINAE: большое подсемейство, включающее семь триб. Это эктопаразиты скрытоживущих личинок Holometabola (в том числе ксилофагов), эктопаразиты личинок и прредкуколок в коконе, хищники в яйцевых коконах пауков, койнобионтные паразиты взрослых пауков, эндопаразиты куколок, реже вторичные паразиты (Каспарян, 1981).

Материал: 11 видов из 6 триб. *Neoxorides sp.*, *Deuteroxorides sp.* (Poemenini); *Rhyssella obliterated* (Gravenhorst) (Rhyssini); *Zaglyptus varipes* (Gravenhorst), *Scambus buoliana* (hartig), *Dolichomitus pterelas say* (Ephialtini); *Pimpla aetiopsis*(Curtis), *P. instigator* (Fabricius) (Pimplini); *Acrodactyla degener* (Haliday), *Polysphincta tuberosa* (Gravenhorst) (Polysphinctini); *Theronia atalantae* (Poda) (Delomeristini)

Метапостнотум: у *Rhyssella obliterated* (рис. 34, 36), *Scambus buoliane* (рис. 39, 40), *Dolichomitus pterelas* (рис. 50, 51), *Pimpla aetiopsis*(рис. 42, 43), *Zaglyptus varipes* (рис. 38, 41) наблюдается сильная редукция постнотума до состояния едва заметного рудимента. У *Deuteroxrides sp.*, *Theronia atalantae* и *Neoxorides sp.* он вполне выражен, по крайней мере его латеральные части (рис. 30, 32, 35, 37, 48, 49), у *Acrodactyla degener* и *Polysphincta tuberosa* метапостнотум отчетливый (рис. 31, 33, 46, 47).

Кили проподеума: в целом наблюдается значительная редукция. Среди рассмотренных здесь представителей трибы Poemenini наблюдается как почти полная редукция системы килей проподеума (в роде *Neoxorides* (рис. 30, 32), так и сохранение килей (у рода *Deuteroxoides* (рис. 35, 37). У *Rhyssella obliterated* сохраняется лишь плевральный киль (рис. 34). У *Zaglyptus varipes* сохраняются все кили, лишь средняя часть базального поперечного кия отсутствует (рис. 38). У *Dolichomitas pterelas* сохраняются только плевральный, дорсальный продольные кили, часть латерального и апикальный киль, *Scambus buoliana* имеет только

апикальный и часть латерального кия (рис. 39, 40). В трибе Pimplini прослеживается редукция плеврального, дорсального и базального килей, что показано у *Pimpla aetiopisi* *Pimpla instigator* (рис. 41-45). *Polysphincta tuberosa* имеет только часть латерального и апикального килей (рис. 46, 47), *Acrodactyla degener* же имеет часть латерального, дорсальный, апикальный кили (рис. 31, 33). *Theronia atalantae* имеет полный набор килей проподеума (рис. 48, 49).

II абдоминальный сегмент: у рассматриваемых видов короткий и плотный (рис. 30-34, 42-53), но у *Zaglyptus varipes* удлинённый (рис. 38, 41). Дыхальца расположены перед серединой сегмента, а у *Zaglyptus varipes* они расположены на середине. В большинстве случаев развиты дорсальные кили II сегмента. Так у *Theronia atalantae* тергит II сегмента имеет отчетливые дорсальные кили (рис. 48, 49), у *Pimpla aethiopes*, *Pimpla instigator* и *Polysphincta tuberosa* кили II сегмента также имеются (рис. 42-47), у *Neoxorides sp.*, *Deuteroxoides sp.* и *Rhysella obliterated* эти структуры отсутствуют (рис. 30, 32, 34-37). Глиммы обычно имеются. У *Rhysella obliterated*, (рис. 34, 36), *Pimpla aethiopes*, *Pimpla instigator*, *Polysphincta tuberosa* (рис. 42-47), *Dolichomitas pterelas* *Zaglyptus varipes*, *Scambus buoliane* (рис. 38-41) и *Theronia atalantae* (рис. 48-51) глиммы базальные.

Из литературных данных известно, что в подсемействе Pimplinae наблюдается значительная редукция полей проподеума, кроме трибы Delomeristini. Это подтверждает пример *Theronia atalantae*. У представителей трибы Polysphinctini наблюдается как редукция, так и сохранение системы килей проподеума (в этой работе примеры *Acrodactyla degener* и *Polysphincta tuberosa*). В трибе Ephialtini на примере изученных видов можно проследить переход от частичной к полной редукции килей проподеума. Для большинства представителей подсемейства характерен II абдоминальный сегмент, несущий глиммы и дыхальца перед серединой тергита.

CRYPTINAE: крупнейшее подсемейство, большая часть представителей которого является эктопаразитами коконов различных насекомых, скрытоживущих насекомых и яйцевых коконов пауков (Каспарян, 1981).

Материал: 9 видов из 3 триб. *Mesoleptus sp.*, *Gelis instabilis* (Cresson), *Dichrogaster aestivalis* (Gravenhorst) (Gelini); *Mesostenidea ligator*, *Cryptus armator* (Gravenhorst) *C. minator* (Gravenhorst) (Cryptini); *Megaplectes monticola* (Gravenhorst), *Stenarella gladiator* (Scopoli), *Buathra laborator* (Thunberg) (Echthriini)

Метапостнотум: хорошо развит, но в трибе Gelini наблюдается редукция. Так, у *Mesoleptus sp.* метапостнотум хорошо развит (рис. 16, 20), у *Dichrogaster aestivalis* отчетливы только его латеральные участки (рис. 18, 21), и он полностью редуцирован у *Gelis instabilis* (рис. 17, 19). В трибе Cryptini сильной редукции постнотума не наблюдается. У *Mesostenidea ligator*, *Cryptus armator* и *Cryptus minator* данная структура вполне развита (рис. 22, 25-29). *Stenarella gladiator* и *Buathra laborator*, тоже имеют нередуцированный постнотум (рис. 12-15). Для *Megaplectes monticola* характерно то, что он располагается гораздо ниже уровня метанотума и проподеума, то есть поверхностное вдавление между метапостнотумом и проподеумом глубокое (рис. 23, 24).

Проподеум: обычно несет все кили, реже только поперечные кили или они полностью редуцированы. У *Gelis instabilis* наблюдается редукция килей (рис. 17, 19), у *Mesoleptus sp.* редукция только апикального кия и костул (рис. 16, 20), *Dichrogaster aestivalis* имеет полную систему килей (рис. 18, 21). В трибе Cryptini произошла утрата продольных килей, что показано для *Mesostenidae ligator*, *Cryptus armator* и *C. minator* (рис. 22, 25-29). У *Buathra laborator* сохраняется лишь апикальный киль (рис. 12, 14). У *Megaplectes monticola* и *Stenarella gladiator* произошла редукция базального кия и костул (13, 15, 23, 24).

II абдоминальный сегмент: дыхальца тергита II сегмента расположены далеко за серединой тергита. Глиммы отсутствуют. Стернит слит с тергитом (рис. 15-29).

Из литературных данных известно, что проподеум представителей этого подсемейства в большинстве случаев (кроме Cryptini) имеет полную систему килей, однако Echthriini иногда имеют только апикальный киль, а Cryptini – только базальный киль. Это подтверждается здесь примерами *Buathra laborator*, *Megaplectes monticola* и *Stenarella gladiator*. В трибе Gelini прослежена как полная, так и частичная редукция системы килей. У представителей подсемейства II абдоминальный сегмент удлиннен и изогнут коленообразно, стернит этого сегмента слит с тергитом.

BANCHINAE: эндопаразиты гусениц чешуекрылых (Каспарян, 1981).

Материал: 3 вида из рода *Banchus*: *Banchus sp.*, *B. monileatus* (Gravenhorst) и *B. algericus* (Shmiedeknecht) (Banchini).

Метапостнотум: у *Banchus algericus* и *Banchus monileatus* постнотум представлен в виде крайне маленького склерита между метанотумом и проподемом (рис. 78-81).

Проподеум: в трибе Banchini всегда отсутствует ареола и костулы, что показано на *Banchus monileatus* и *B. algericus* (рис. 78-81).

II абдоминальный сегмент: Стебелек не развит, дыхальца расположены перед серединой тергита, глиммы базальные (рис. 78-81).

Для подсемейства в целом характерна как редукция, так и сохранение системы килей проподеума. Апикальный валик имеется всегда. В трибе Banchini и Lissonotini всегда отсутствуют ареола и костулы. II абдоминальный сегмент всегда имеет глиммы и дыхальца перед серединой тергита.

ICHNEUMONINAE: большое подсемейство эндопаразитических наездников, специализирующихся в основном на куколках чешуекрылых (Каспарян, 1981).

Материал: *Amblijoppa fuscipennis* (Wesmael) (Protichneumonini).

Метапостнотум: отчетливо отделен от проподеума у данного вида (рис. 56,57).

Проподеум: поля проподеума и система килей хорошо развиты, что показано на примере *Amblijoppa fuscipennis* (рис. 56,57).

II абдоминальный сегмент: стебелек хорошо развит, дыхальца за серединой II сегмента, находятся вблизи заднего края тергита, расстояние между ними больше расстояния от них до заднего края тергита, глиммы отсутствуют, стернит слит с тергитом (рис. 56, 57).

Для этого подсемейства характерен проподеум с развитой системой килей. II абдоминальный сегмент имеет узкий полностью склеротизованный не имеющий глимм стебелек и короткий растрем с медиальными киями.

SAMPLEGINAE: подсемейство эндопаразитических наездников, специализирующихся на личинках чешуекрылых, пилильщиков и жесткокрылых (Каспарян, 1981).

Материал: *Dusona sp* (Limneriini).

Метапостнотум: *Dusona sp.* не имеет четкой границы между метапостнотумом и проподеумом (рис. 54, 55).

Проподеум: *Dusona sp.* имеет редуцированные поля проподеума (рис. 54, 55).

II абдоминальный сегмент: у *Dusona sp.* стройный, тонкий, без дорсальных килей, стебелек развит, дыхальца за серединой II сегмента, имеются суббазальные глиммы, стернит слит с тергитом (рис. 54, 55).

У представителей этого подсемейства проподеум в большинстве случаев с развитыми полями, здесь приводится пример их редукции у *Dusona sp.* II абдоминальный сегмент удлиннен, без дорсальных килей, с глиммами или без них.

ANOMALONINAE: небольшое подсемейство стройных наездников. Эндопаразиты гусениц и личинок жуков (Каспарян, 1981).

Материал: *Trichionotus debilis* (Wesmael) (Therionini).

Метапостнотум: хорошо развит и не отделен от проподеума (рис. 5, 6).

Проподеум: проподеум не несет килей, грубоячеестый, вытянут над тазиками (рис. 5, 6).

II абдоминальный сегмент: стебелек *Trichionotus debilis* очень хорошо развит, длинный, дыхальца за серединой II сегмента, глиммы отсутствуют, стернит слит с тергитом (рис. 5, 6).

Это подсемейство характеризуется тем, что проподеум не несет килей, грубоячеестый, вытянут над тазиками. II абдоминальный сегмент длинный и стройный, его стернит слит с тергитом, глиммы отсутствуют.

TRYPHONINAE: подсемейство эктопаразитических наездников, специализирующихся на заражении личинок пилильщиков (Каспарян, 1981).

Материал: 3 вида. *Eclytus sp.* (Oedemopsini), *Phytodietus sp.* (Phytodietini) и *Acrotomus lucidulus* (Gravenhorst) (Exentrini).

Метапостнотум: наблюдается редукция постнотума заднегруди, как у *Eclytus sp.* (рис. 58, 60), или отсутствие видимой границы между постнотумом и проподеумом, как у *Phytodietus sp.* (рис. 59, 61) и *Acrotomus lucidulus* (рис. 2).

Проподеум: *Eclytus sp.* не имеет только базального кля (рис. 58, 60), *Acrotomus lucidulus* характеризуется наличием полной системы килей (рис. 2), у *Phytodietus sp.* кили полностью редуцированы (рис. 59, 61),

II абдоминальный сегмент: у представленных видов удлиннен, его дыхальца расположены перед серединой, глиммы базальные, дорсальные кили развиты (рис. 2, 58-61).

Представители подсемейства Tryphoninae обычно имеют развитую систему килей проподеума. Представители трибы Phytodietini не имеют килей проподеума, представители трибы Oedemopsini редко утрачивают кили проподеума (здесь показана редукция базального кия у *Eclytus sp.*). В основном II абдоминальный сегмент короткий, но здесь показаны представители с удлинненным II абдоминальным сегментом. Это редкое проявление признака можно, по всей вероятности рассматривать как тенденцию к увеличению подвижности брюшка в связи с заражением активных хозяев.

СТЕНОРЕЛМАТИНАЕ: подсемейство эндопаразитов, заражающих личинок пилильщиков (Каспарян, 1981).

Материал: 2 вида. *Notopygus emarginatus* (Holmgren) (Ctenopelmatini) и *Asthenara socia* (Holmgren) (Pionini)

Метапостнотум: у *Notopygus emarginatus* и *Asthenara socia* как типичных представителей подсемейства редукции не наблюдается, он четко отделен от проподеума (рис. 72-75).

Проподеум: *Notopygus emarginatus* и *Asthenara socia* несут слабые кили, а базальный киль у этих видов отсутствует (рис. 72-75).

II абдоминальный сегмент: удлиннен, но дыхальца находятся на середине тергита. Глиммы есть у *Asthenara socia* (рис. 72, 73), а у *Notopygus emarginatus*, как у многих представителей этого подсемейства, редуцированы (рис. 74,75).

Для подсемейства в целом характерно слабое развитие килей проподеума. II абдоминальный сегмент от короткого до удлинненного. Приведенные здесь виды имеют удлинненный стебельковый сегмент, что, как и в случае Tryphoninae, может быть интерпретировано как тенденция к увеличению подвижности брюшка в связи с заражением активных хозяев.

ДИПЛАЗОНТИНАЕ: наездники, заражающие личинок или яйца мух из семейства Syrphidae (Каспарян, 1981).

Материал: *Diplazon sp.*

Метапостнотум: редукция постнотума (рис. 4).

Проподеум: *Diplazon sp.* имеет характерный укороченный выпуклый проподеум, который несет частями редуцированные кили (рис. 4).

II абдоминальный сегмент: укороченный с параллельными боками, в основании резко сужен, его дыхальца перед серединой, глиммы базальные (рис. 4).

Проподеум представителей этого подсемейства очень часто не несет килей. II абдоминальный сегмент укорочен, имеет параллельные бока, в основании резко сужен, его дыхальца находятся перед серединой, глиммы обычно маленькие и не глубокие.

ОРНИОНИНАЕ: эндопаразитические, в основном большие рыжие наездники, заражающие гусениц (Каспарян, 1981).

Материал: *Ophion ocellaris* (Ulbricht).

Метапостнотум: у *Ophion ocellaris* наблюдается явственная редукция метапостнотума (рис. 76, 77).

Проподеум: *Ophion ocellaris* имеет отчетливые поля проподеума, апикальный, дорсальный и плевральный валики частично редуцированы (рис. 76, 77).

II абдоминальный сегмент: удлиннен, его дыхальца расположены за серединой тергита, глиммы редуцированы, стернит слит с тергитом (рис. 76, 77).

Представители подсемейства Orhioninae в большинстве случаев несут только базальный киль, а некоторые сохраняют большее число килей. II абдоминальный сегмент удлиннен, его дыхальца расположены за серединой тергита, глиммы всегда редуцированы, стернит слит с тергитом

СРЕМАСТИНАЕ: небольшое подсемейство внутренних паразитов скрытоживущих гусениц и личинок жуков (Каспарян, 1981).

Материал: *Cremastus crassicornis* (Thomson).

Метапостнотум: для *Cremastus crassicornis* как типичного представителя подсемейства характерна крайняя редукция метапостнотума (рис. 66, 67).

Проподеум: *Cremastus crassicornis*, как представитель этого подсемейства имеет очень характерную форму полей проподеума. Кили у этого вида редуцируются, а апикальное поле вытянуто в длину и поперечно исчерчено (рис. 66, 67).

II абдоминальный сегмент: удлиннен, его дыхальца располагаются за серединой тергита, глиммы суббазальные, стернит слит с тергитом.

Поля и кили проподеума у представителей этого подсемейства хорошо развиты. Часто апикальное поле вытянуто, что встречается так же у *Cryptinae*. II абдоминальный сегмент удлиннен, его дыхальца располагаются за серединой тергита, глиммы обычно суббазальные, стернит слит с тергитом.

TERSILOCHINAE: эндопаразиты личинок долгоносиков и других мелких жуков (Каспарян, 1981).

Материал: *Spinolochus laevifrons* (Horstman, 1979).

Метапостнотум: *Spinolochus laevifrons* имеет редуцированный постнотум (рис. 68, 70).

Проподеум: имеет стертые в базальной части продольные кили и не имеет базального кия (рис. 68, 70).

II абдоминальный сегмент: удлиннен, его дыхальца за серединой тергита, глиммы редуцированы (рис. 68, 70).

Относительно развития системы проподеальных килей у представителей этого подсемейства недостаточно данных. Степень ее развития у разных родов варьирует. II абдоминальный сегмент удлиннен, его дыхальца за серединой тергита, глиммы могут быть редуцированными или отчетливыми.

ORTHOCENTRINAE: маленькое подсемейство, специализирующееся на грибных комарах *Mycetophilidae* (Каспарян, 1981).

Материал: *Orthocentrus fulvipes* (Gravenhorst, 1829).

Метапостнотум: отчетливый, отделен от проподеума (рис. 62, 65).

Проподеум: *Orthocentrus fulvipes* имеет проподеум с отграниченным апикальным полем, развитыми дорсальным и латеральным киями, редуцированными костулами (рис. 62, 65).

II абдоминальный сегмент: вытянут, дыхальца за серединой, глиммы суббазальные (рис. 62, 65).

Представители подсемейства имеют проподеум с отграниченным апикальным полем, развитыми дорсальным и латеральным киями и

редуцированными костулами, но иногда система килей бывает редуцирована. II абдоминальный сегмент вытянут, дыхальца на середине или за середине, глиммы обычно суббазальные.

MESOCHORINAE: небольшое подсемейство наездников, паразитирующих на других наездниках, развивающихся в чешуекрылых, жуках и перепончатокрылых (Каспарян, 1981).

Материал: *Cidaphus sp.*

Метапостнотум: хорошо развиты только латеральные части (рис. 63, 64).

Проподеум: имеет место частичная редукция полей проподеума, латеральный киль у *Cidaphus sp.* отсутствует (рис. 63, 64).

II абдоминальный сегмент: дыхальца находятся на середине тергита, глиммы отсутствуют (рис. 63, 64).

Представители этого подсемейства имеют полную систему килей проподеума, но лишь иногда некоторые кили редуцируются, как у *Cidaphus sp.* II абдоминальный сегмент удлиннен, его дыхальца находятся на середине тергита, имеются большие глиммы, но иногда отсутствуют.

МЕТОПИИНАЕ: маленькое подсемейство эндопаразитов куколок бабочек (Каспарян, 1981).

Материал: *Metopius dentatus* (Fabricius, 1779).

Метапостнотум: развит, но не отделен от проподеума (рис 69, 71).

Проподеум: короткий проподеум с редукцией полей. У данного вида сохраняются только неясные плевральные кили (рис. 69, 71).

II абдоминальный сегмент: дыхальца расположены на середине, глиммы отсутствуют (рис. 69, 71).

Сведений о строении представителей этого подсемейства крайне мало. Кили проподеума могут быть редуцированными и вполне развитыми.

COLLYRINAE: маленькое подсемейство наездников специализирующихся на пилильщиках (Каспарян, 1981).

Материал: *Collyria coxator* (Villers, 1789).

Метапостнотум: развит, но не отделен от проподеума отчетливым швом (рис. 84, 86).

Проподеум: удлинённый, с сильными продольными киями, имеется апикальный киль (рис. 84, 86).

II абдоминальный сегмент: удлинён, дыхальца на середине тергита, глиммы редуцированы (рис. 84, 86).

Проподеум представителей *Collyrinae* несет хорошо развитые продольные кили. II абдоминальный сегмент удлинён, дыхальца на середине тергита, глиммы редуцированы.

MICROLEPTINAE: сравнительно небольшое подсемейство паразитирующих на *Muscophilidae* наездников (Каспарян, 1981).

Материал: *Megastilus sp.*

Метапостнотум: хорошо заметен, но не отделен от проподеума (рис. 85, 87).

Проподеум: система килей проподеума не редуцирована. *Megastilus sp.*, рассмотренный здесь, имеет все кили, лишь латеральный и костула слабо выражены (рис. 85, 87).

II абдоминальный сегмент: удлинён, дыхальца на середине тергита, глиммы редуцированы (рис. 85, 87).

Проподеум с развитыми в большинстве случаев киями, II абдоминальный сегмент удлинён, дыхальца на середине тергита.

XORIDINAE: небольшое подсемейство паразитов ксилофагов (Каспарян, 1981).

Материал: *Xorides irrigator* (Fabricius)

Метапостнотум: редуцирован (рис. 88, 90).

Проподеум: сохраняет полную систему килей проподеума (рис. 88, 90).

II абдоминальный сегмент: удлинён, дыхальца на середине тергита, глиммы отсутствуют, стернит слит с тергитом (рис. 88, 90).

В большинстве случаев проподеальные кили развиты, II абдоминальный сегмент обычно длинный или не значительно удлинён, дыхальца располагаются

на середине тергита или перед серединой, стернит слит с тергитом. Глиммы всегда отсутствуют.

AGRIOTYPINAE: маленькое подсемейство наездников, специализирующихся на заражении предкуловок ручейников под водой (Каспарян, 1981).

Материал: *Agriotypus* sp.

Метапостнотум: имеют очень хорошо развитый постнотум, что видно у *Agriotypus* sp. (рис. 89, 91)

Проподеум: имеются только продольные кили проподеума (рис. 89, 91), для которых характерна усиленная склеротизация и половой диморфизм (Bennett, 2001).

II абдоминальный сегмент: удлиннен, дыхальца на середине тергита, глиммы суббазальные, стернит слит с тергитом (рис. 89, 91).

Описанный здесь вид характеризует подсемейство в целом.

ОБСУЖДЕНИЕ

На основе приведенного выше обзора в этой работе выделены типы строения метаторакально-проподеального комплекса и II абдоминального сегмента, которые приведены ниже. Признаки данных структур для изученных видов сведены в таблицу 1.

Особое внимание обращается здесь на степень выраженности метапостнотума (табл. 1, признак 9), а также на степень редукции килей проподеума (табл. 1, признак 2-7) и его форму (табл. 1, признак 8).

В строении II абдоминального сегмента можно выделить несколько филогенетически значимых признаков: степень развития стебелька, расположение дыхалец (табл. 1, признак 13), слияние стернита с тергитом (табл. 1, признак 16), наличие и расположение глимм (табл. 1, признак 12), в некоторых случаях наличие килей II абдоминального сегмента.

Здесь выделяется 4 следующих типа строения метапостнотума:

1. Метапостнотум явно выражен и отграничен от проподеума (рис. 3). Такое состояние признака у многих представителей можно рассматривать как плезиоморфное. Оно показано здесь у представителей *Stenopelmatinae* (рис. 72-75), *Orthocentrinae* (рис. 62, 65).
2. Метапостнотум выражен но не отделен от проподеума (рис. 3). Наиболее распространенное проявление признака в тех случаях когда не наблюдается редукция метапостнотума. Оно отмечено здесь у представителей *Tryphoninae* (рис. 59, 61), *Campopleginae* (рис. 54, 55), *Collyrinae* (рис. 84, 86), *Microleptinae* (рис. 85, 87).
3. Развита только латеральная часть метапостнотума (рис. 3). Состояние промежуточное между выраженностью и редукцией метапостнотума. Оно встречается во многих подсемействах. Здесь оно отмечено у некоторых *Pimplinae* (рис. 30, 32, 35, 37, 48, 49), немногих *Cryptinae* (рис. 18, 21), *Mesochorinae* (рис. 63, 64).
4. Метапостнотум редуцирован (рис. 3). Это состояние признака встречается у многих представителей семейства *Ichneumonidae*, но характерно не для всех подсемейств. Преобладание этого типа строения показано для *Pimplinae* (рис. 34, 36, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 50, 51), также он встречается у немногих *Cryptinae* (рис. 17, 19), *Tryphoninae* (рис. 58, 60), *Diplazontinae* (рис. 4), *Ophioninae* (рис. 76, 77),

Cremasinae (рис. 66, 67), Tersilochinae (68, 70). Иногда метапостнотум располагается гораздо ниже уровня метанотума и проподеума (рис. 23, 24).

Эти 4 типа строения метапостнотума показывают тенденцию к редукции этой структуры в большинстве подсемейств. Несмотря на то, что тот или иной тип может зачастую характеризовать отдельную группу, данный признак не задействован пока в филогенетических исследованиях.

Во многих подсемействах наблюдается редукция проподеальных килей. По всей видимости это общая тенденция, параллельно развивающаяся в разных подсемействах. Системы проподеальных килей для изученных здесь видов показаны на рисунках и в таблице 1. Набор килей проподеума имеет большое таксономическое значение для многих групп.

Варьирует и форма проподеума. Он может быть укороченным (у *Diplazontinae*, рис. 4), не укороченным (у большинства представителей, рис 20, 21) и вытянутым (у *Anomalopinae*, рис 5, 6). Этот признак является филогенетически значимым и используется при построении кладограмм.

Стебелек может быть от коротко до весьма удлиненного. Из приведенного выше обзора видно, что одни подсемейства характеризуются длинным стебельком (рис. 5, 6, 20), другие укороченным (рис. 4, 69, 71). В некоторых подсемействах с преобладанием укороченного стебелька встречаются группы с удлиненным стебельком (рис. 58, 60). Увеличение длины стебелька показывает тенденцию к увеличению подвижности брюшка, связанную с заражением активных хозяев.

С развитием стебелька связано расположение дыхалец. Они могут располагаться перед серединой, на середине и за серединой II тергита. На примере рассмотренных видов видно, что в связи с развитием стебелька дыхальца смещаются к заднему краю тергита (рис. 5, 6, табл. 1).

В связи с развитием стебелька во многих подсемействах наблюдается слияние стернита с тергитом (рис. 20, табл. 1).

Вдавления тергита II абдоминального сегмента – глиммы – могут быть расположены базально или суббазально, наконец отсутствовать. Во многих подсемействах наблюдается их редукция (рис. 5, 6, 20, 21), которая связана с развитием стебелька. Редукция глиммы часто происходит при слиянии стернита с тергитом и утоньшении стебелька. Этот признак также имеет филогенетическое значение и используется многими кладистами.

Нужно отметить, что данная тема требует дальнейшей разработки. Возможно, будет полезным расширение круга изучаемых видов, морфологическое изучение большего числа подсемейств. Неохваченным остался вопрос об устройстве сочленовного аппарата и метаторакально-проподеальной фрагмы.

ВЫВОДЫ

1. На примере 43 видов Ichneumonidae из 19 подсемейств рассмотрено разнообразие строения метаторакально-проподеального комплекса и II абдоминального сегмента. Выделены типы строения этих структур и сделан акцент на филогенетическом и таксономическом значении изученных признаков, которые сведены в таблицу 1. В ходе исследования для каждого вида были сделаны рисунки изучаемых структур а также обобщающие схемы их строения.

2. Для метапостнотума выявлено 4 типа строения:

а) Метапостнотум отчетливо отделен от проподеума. Такой тип строения отмечен для Stenopelmatinae и Ortocentrinae

б) Метапостнотум не отделен швом от проподеума. Отмечено у Tryphoninae, Collirinae, Microleptinae, Campopleginae.

в) Выражены только латеральные части метапостнотума. Показан у Cryptinae, Pimplinae, Mesochorinae

г) Метапостнотум редуцирован. Этот тип отмечен у Diplazontinae, Ophioninae, Tersilochinae, Cremastinae.

Указанные 4 типа строения метапостнотума показывают тенденцию к редукции этой структуры в большинстве подсемейств. Несмотря на то, что тот или иной тип может зачастую характеризовать целое подсемейство, данный признак не задействован пока в филогенетических исследованиях.

3. Рассмотрено разнообразие системы килей проподеума. По всей видимости отмеченная у большинства изученных наездников редукция килей проподеума – общая тенденция, параллельно развивающаяся в разных подсемействах.

4. Разнообразие формы проподеума может быть сведено к трем типам. Он может быть укороченным (как у Diplazontinae), не укороченным (у большинства

представителей), и вытянутым (у *Anomaloniinae*). Этот признак является филогенетически значимым и используется при построении кладограмм.

5. Показана тенденция к удлинению стебелька среди исследованных *Ichneumonidae*; в большинстве изученных случаев этот процесс сопровождался редукцией глимма и слиянием стернита и тергита. За редким исключением, степень развития стебелька является устойчивым признаком, характеризующим то или иное подсемейство в целом. Удлинение стебелька показывает тенденцию к увеличению подвижности брюшка, связанную с заражением активных хозяев.

Список литературы

- Гохман, В. Г. 1988.** Эколого-морфологические аспекты становления и эволюции наездников подсемейства Ichneumoninae (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Энтомологическое обозрение*, **67** (4): 821-825.
- Дбар, Р.С. 1993.** Пищевая специализация наездников подсемейства Campopleginae (Hymenoptera, Ichneumonidae) и некоторые аспекты ее становления // В кн.: *Пищевая специализация насекомых, труды ЗИН РАН*. **193**: 245-253.
- Каспарян, Д. Р. 1980.** Функциональный аспект эволюции жала перепончатокрылых (Hymenoptera) // *Энтомологическое обозрение*. **59** (1): 60-66.
- Каспарян, Д. Р. 1981.** Наездники – ихневмониды (Ichneumonidae). Определитель насекомых европейской части СССР. М – Л, ЗИН РАН, 1981. **3**(3): 688 стр.
- Каспарян, Д. Р. 1990.** Наездники-ихневмониды (Ichneumonidae). Подсемейство Tryphoninae: триба Exenterini. подсемейство Adelogmatinae // *Фауна СССР. Насекомые перепончатокрылые*. **3** (2): 342 стр.
- Каспарян, Д. Р. 1994.** Обзор наездников-ихневмонид подсемейства Townesinae subfam. nov. (Hymenoptera, Ichneumonidae) из балтийских янтарей // *Палеонтологический журнал*. **4**: 86-96.
- Каспарян, Д. Р. 1996.** Основные направления в эволюции паразитизма перепончатокрылых насекомых (Hymenoptera) // *Энтомологическое обозрение*. **75** (4): 756-789.
- Малышев, С. И. 1966.** Становление перепончатокрылых насекомых и фазы их эволюции. М.: 330 стр.
- Мейер, 1933.** Паразитические перепончатокрылые. *Pimplinae*. **1**: ***стр.

- Черногуз, Д. Г. 1993.** Стратегия и тактика паразитирования у перепончатокрылых // В кн.: *Пищевая специализация насекомых, труды ЗИН РАН.* **193**: 140-244.
- Askew, R.R. & Shaw, M.R. 1986.** Parasitoid communities: their size, structure and development // *Insect Parasitoids.* **4**: 225-264.
- Bennett, A. 2001.** Phylogeny of Agriotypinae (Hymenoptera: Ichneumonidae), with comments on the subfamily relationships of the basal Ichneumonidae // *Systematic Entomology.* **26** (3): 329-356.
- Crampton, G. C. 1931.** A phylogenetic study of the posterior metathorax and basal abdominal structures of insects, with particular reference to the Holometabola // *Journal of New York Entomological Society.* **39**: 323-347.
- Emery, C. 1900.** Intorno al Torace delle Formiche // *Bulletino della Societa Entomologica Italiana.* **32**: 103-119.
- Gauld, I. 1983.** The classification, evolution and distribution of the Labeninae, an ancient southern group of Ichneumonidae (Hymenoptera) // *Systematic Entomology.* **8**: 167-178.
- Gauld, I. 1988.** The phylogeny, classification and evolution of parasitic wasps of the subfamily Ophioninae (Ichneumonidae) // *Bulletin of the British Museum (Natural History) Entomology.* **51** (2): 543-600.
- Gauld, I. 1991.** The Ichneumonidae of Costa Rica, part 1 // *Memories of the American Entomology Institute.* **47**: 520 pp.
- Given, B. B. 1944.** Notes on the anatomy of *Diadromus* (Ichneumonidae, Hymenoptera) // *Transactions of the royal society of New Zealand.* **74**:154-164.
- Haeselbarth, E. 1979.** Zum Parasitierung der Puppen von Forleule (*Panolis flamea*), Kiefernspanner (*Bupalus piniarius*) und Heidelbeerspanner (*Boarmia bistorta*) in bayerischen Kiefernwaldern // *Zeitschrift anweg. Entomologien.* **87** (2): 186-202.

- Horstman, K. 1980.** Revision der europäischen Arten der Gattung *Aclastus* Forster (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Polskie pismo entomologiczne*. **30** (3): 133-158.
- Horstman, K. 1986.** Revision der westpalaarktischen Arten der Gattung *Latibulus* Gistel (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Osterr, Entomologen*. **38** (3/4): 110-119.
- Horstman, K. 1989.** Die westpalaarktischen Arten einiger Gattungen der Criptini (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*. **79**: 65-89.
- Horstman, K. 1990.** Neubeschreibungen einiger Schlupfwespen-Arten aus den Gattungen *Mastrus* Forster, *Odontonaeura* Forster und *Zoophthorus* Forster (Hymenoptera, Ichneumonidae, Cryptinae) // *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Osterr, Entomologen*. **42** (1/2): 1-14.
- Horstman, K. 1991.** Revision einiger Gattungen und Arten der Phygadeuonini (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*. **81**: 229-254.
- Horstmann, K. 1993.** Nachträge zu Revisionen der Gattungen *Aclastus* Forster, *Ceratophygadeuon* Viereck, *Chirotica* Forster und *Gelis* Thunberg (Hymenoptera, Ichneumonidae) // *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen*. **42** (1): 7-15.
- Iwata, K. 1976.** *Evolution of insects. Comparative Ethology of Hymenoptera*. L. 578 pp.
- Latreille, P. A. 1821.** De quelques appendices particuliers du thorax de divers insectes // *Memoire Annales du Musee d'Histoire Naturelle*. **7**: 1-21.
- Matsuda, R. 1970.** Morphology and evolution of the insect thorax // *Memories of Entomological Society. Canada*. **76**: 431 p.
- Newman, E. 1833.** Osteology, or the external anatomy of primary parts of insects // *Entomology Magazine*. **1**: 394-415.

- Pratt, H. D. 1940.** Studies on the Ichneumonidae of New England // *Journal of the New York Entomological Society*. **48** (1): 155-192.
- Quicke, D., Fitton, M., Notton, D., Broad G. & Dolgin, A. 2000.** Phylogeny of the Subfamilies of Ichneumonidae (Hymenoptera): A simultaneous molecular and morphological analysis // *Hymenoptera Evolution Biodiversity, Biocontrol*. Melbourne: 74-84.
- Saini, M. S. & Dhillon, S. S. 1978.** Adaptation modification of the first and second abdominal segments in order Hymenoptera // *Journal Animal Morphology and Physiology*. **25** (1,2): 44-53.
- Schwarz, M. 1995.** Revision der westpalaarktischen Arten der Gattungen *Gelis* Thunberg mit apteren Weibchen und *Thaumatogelis* Schmeiderknecht (Hymenoptera, Ichneumonidae) Part 1 // *Linzer biologischen Beitrage*. **27** (1): 5-105.
- Schwarz, M. & Shaw, M. 2000.** Western Palaearctic Cryptinae (Hymenoptera, Ichneumonidae) in the National Museum of Scotland, with nomenclatural changes, taxonomic notes, rearing records and special reference to the British check list. Part 3 Tribe Phigadeuonini, subtribes Chiroticina, Acrolytina, Hemitelina and Gelina (excluding *Gelis*), with descriptions of new species. // *Entomologist's Gazette*. **51**: 147-186.
- Sharkey, M. & Wahl, D. 1992.** Cladistics of the Ichneumonoidea (Hymenoptera) // *Journal of Hymenoptera Research*. **1** (1): 15-24.
- Snodgrass, 1910.** The thorax of the Hymenoptera // *Proceedings of the US National Museum*. **39**: 37-91.
- Stryk, X. 1930.** Untersuchungen uber das gelenk in der taille der apocriten Hymenopteren // *Zeitschrift fur Morphologie und Okologie der Tiere*. **16**: 648-748.
- Tillyard, 1927.** The Ancestry of the order Hymenoptera // *Transaction of Entomology Society*. **50**: 203-254.

Townes, H. 1969. Genera of Ichneumonidae, Part 1 // *Memories of the American Entomology Institute*. **11**: 300 pp.

Wahl, D. & Gauld, I. 1998. The cladistics and higher classification of the Pimpliformes (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *Systematic Entomology*. **23**(3): 265-298.

Wahl, D. 1993. Cladistics of the genera of Mesochorinae (Hymenoptera: Ichneumonidae) // *Systematic Entomology*. **18**: 371-387.

Wheller, W. H. 1910. Ants, their structure, development and behavior // *Columbia University Press*. L.: 453 pp.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1. Состояние признаков метаторакально-проподеального комплекса и II абдоминального сегмента

номер признака	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Neoxorides sp.	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2
Deuteroxoides sp.	2	1	1	1	1	1	1	2	2	3	3	2	2	2	2	2
Rhysella obliterated	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	1	2	2	2	2	2
Zaglyptus varipes	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	3	2	2	2	2	2
Scambus buoliane	2	1	2	2	1	2	1	2	2	2	3	2	2	2	2	2
Dolichomitas pterelas	2	1	2	2	1	2	1	2	2	2	1	1	2	2	2	2
Pimpla aethiopes	2	1	2	2	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2
P. instigator	2	1	2	2	2	2	1	2	2	2	1	2	2	2	2	2
Acrodactyla degener	2	1	1	2	1	2	1	2	3	1	1	2	2	2	2	2
Polysphincta tuberosa	2	1	2	2	2	2	1	2	3	2	1	2	2	2	2	2
Theronia atalantae	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	2	2	2	2	2
Mesoleptus sp.	2	2	1	1	1	2	1	2	3	1	3	1	2	2	1	1
Gelis instabilis	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	3	1	2	2	1	1
Dichrogaster aestivalis	2	1	1	1	1	1	1	2	2	1	3	1	2	2	1	1
Mesostenidae ligator	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	3	1	2	2	1	1
Cryptus armator	2	2	2	1	2	2	2	2	3	3	3	1	2	2	1	1
C. minor	2	2	2	2	1	1	2	2	3	2	3	1	1	2	1	1
Megaplectes monticola	2	1	1	1	1	2	1	2	3	2	3	1	2	2	1	1
Stenorella gladiator	2	2	2	1	2	2	2	2	3	2	3	1	2	2	1	1
Bauthra laborator	2	1	2	2	2	2	1	2	3	3	3	1	1	2	1	1
Banchus sp.	2	1	2	2	2	2	2	2	1	3	1	2	2	2	2	2
B. monileatus	2	1	2	2	1	2	2	2	1	3	1	2	2	2	2	2
B. algericus	2	1	2	2	1	2	2	2	1	3	1	2	2	2	2	2
Amblijoppa fuscipennis	2	1	1	1	1	1	1	2	3	3	3	1	1	2	1	1
Dusona sp.	2	2	2	2	1	2	2	2	1	3	2	1	2	2	2	1
Trichionotus debilis	1	2	2	2	2	2	2	1	1	1	3	1	2	2	1	1
Eclytus sp.	2	1	1	2	1	1	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2
Phytodietus sp.	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	1
Acrotomus lucidulus	2	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	2	2	2	2	2
Notopygus emarginatus	2	1	1	1	1	2	1	2	3	1	3	1	2	2	1	2
Asthenara socia	2	2	1	2	1	2	1	2	3	1	3	2	2	2	2	2
Diplazon sp.	2	1	1	2	1	2	1	2	1	1	3	2	2	1	2	2
Ophion ocellaris	2	1	1	2	1	2	1	2	1	3	3	1	2	2	1	1
Cremastus crassicornis	2	2	1	2	2	2	1	2	1	1	3	1	2	2	1	1
Spinolochus laevifrons	2	1	1	2	1	2	1	2	1	1	3	1	2	2	1	1
Orthocentrus fulvipes	2	1	1	1	1	2	1	2	3	1	3	2	2	2	2	2
Metopius dentatus	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	1	2	2	2	2	2
Cidaphus sp.	2	1	1	1	1	1	1	2	2	3	3	2	2	2	1	1
Collyria coxator	2	1	1	2	1	1	1	2	3	1	3	2	2	2	2	2
Megastilus sp.	2	1	2	2	2	2	1	2	3	2	3	2	2	2	2	2
Xorides irrigator	2	1	1	1	1	1	1	2	1	2	3	2	2	2	1	2
Agriotypus sp.	2	1	1	2	1	1	1	2	1	2	3	2	2	2	1	2

Обозначения признаков: 1. проподеум грубаячеистый (1), проподеум с тонкой скульптурой (2); 2. апикальный поперечный валик имеется (1), нет (2); 3.

дорсальный продольный валик есть (1), нет (2); 4. базальный продольный валик есть (1), нет (2); 5. плевральный валик есть (1), нет (2); 6. костула есть (1), нет (2); 7. латеральный валик есть (1), нет (2); 8. вершина пропodeума сильно вытянута над тазиками (1); вершина не вытянута (2); 9. постнотум редуцирован (1), развиты только латеральные части (2), развит (3); 10. дыхальца пропodeума круглые (1), овальные (2), эллиптические (3); 11. глиммы 1-го тергита суббазальные (1), базальные (2), эллиптические (3); 12. дыхальца 1-го тергита за серединой (1), перед или на середине (2); 13. расстояние между дыхальцами 1-го тергита больше их отстояния от края тергита (1), меньше (2); 14. 1-й тергит брюшка с параллельными боками, в основании резко сужен (1), постепенно сужен (2); 15. стернит 1-го сегмента слит с тергитом (1), нет (2); 16. стернит 1-го сегмента оканчивается за серединой тергита (1), перед серединой тергита (2). Серым цветом указаны неполные кили.

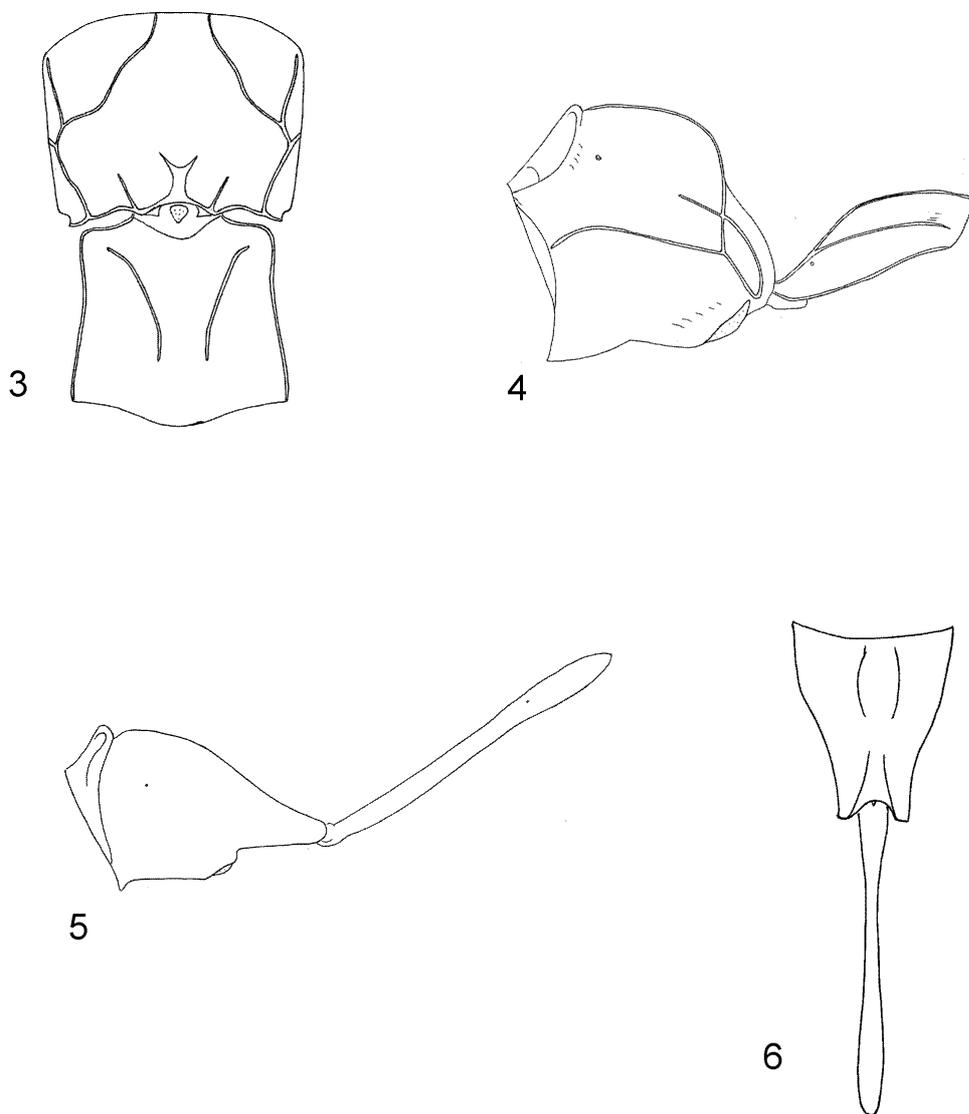


рис. 3-6 метаторакально-пропodeальный комплекс и II абдоминальный сегмент. 3, 4 - *Diplazon* sp., 5, 6 - *Trichionotus debilis*

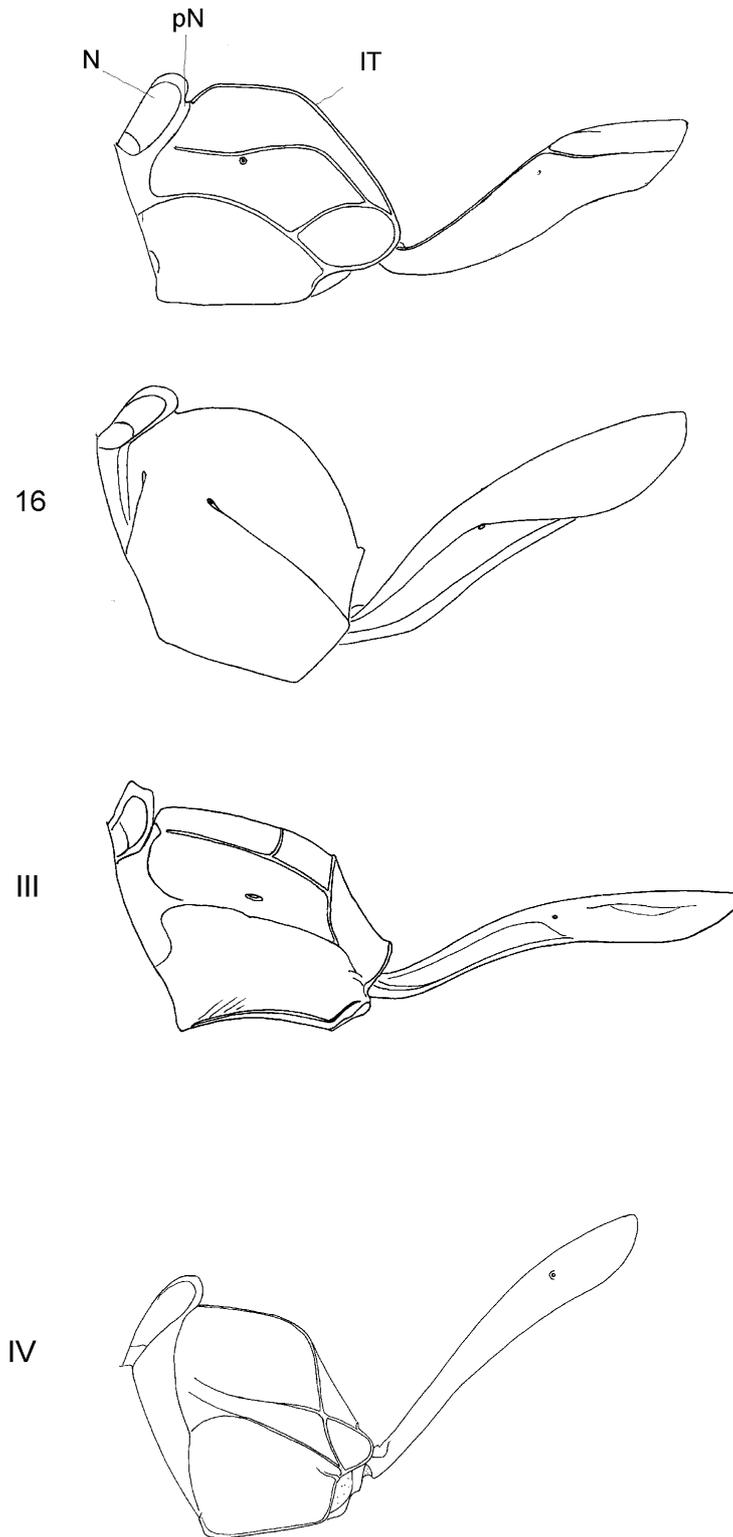


Рис.3 типы строения метапостнотума Ichneumonidae. I - метапостнотум явственно выражен и ограничен от пропodeума; II - метапостнотум выражен но не отделен от пропodeума; III развиты только латеральные части метапостнотума; IV- метапостнотум редуцирован.

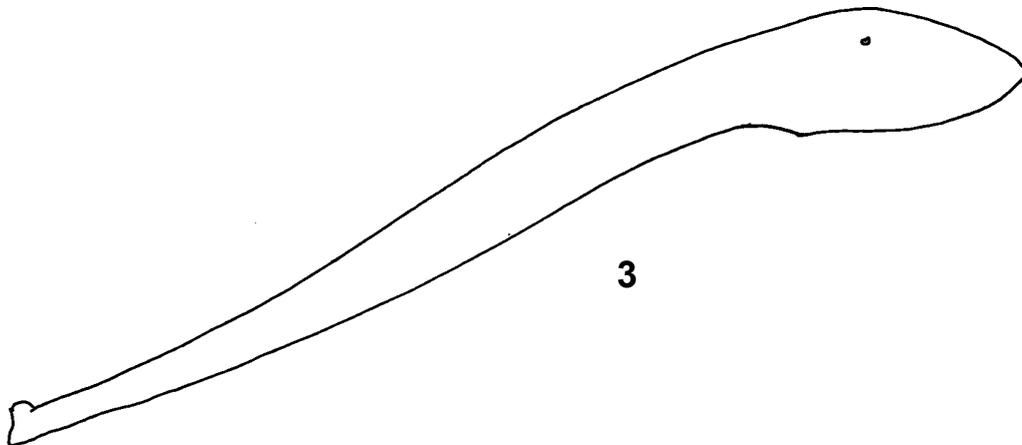
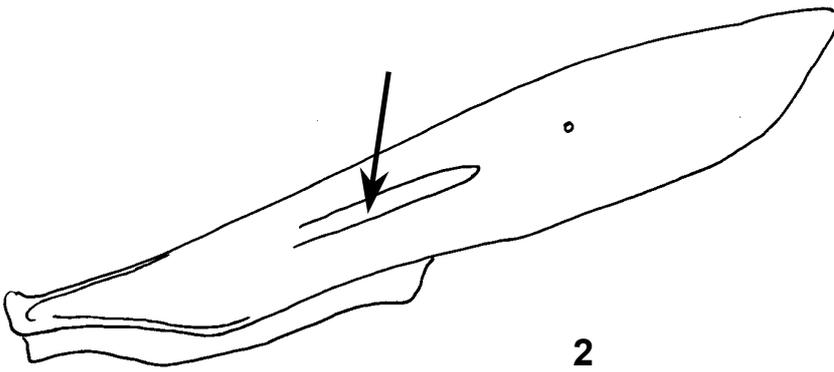
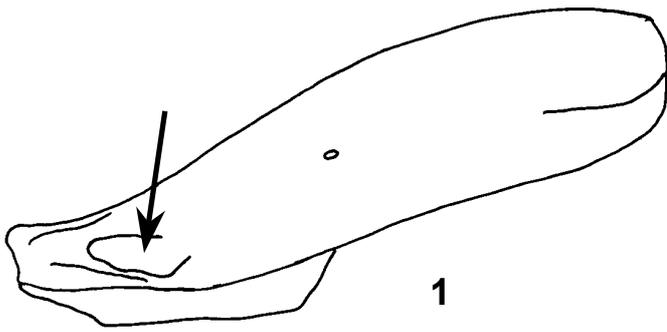


Рис. 7 Глиммы (указаны стрелкой):

1 – базальные (например: Pimplinae, Tryphoninae);

2 – суббазальные (например: Stenopelmatinae);

3 – отсутствуют (например: Cryptinae.

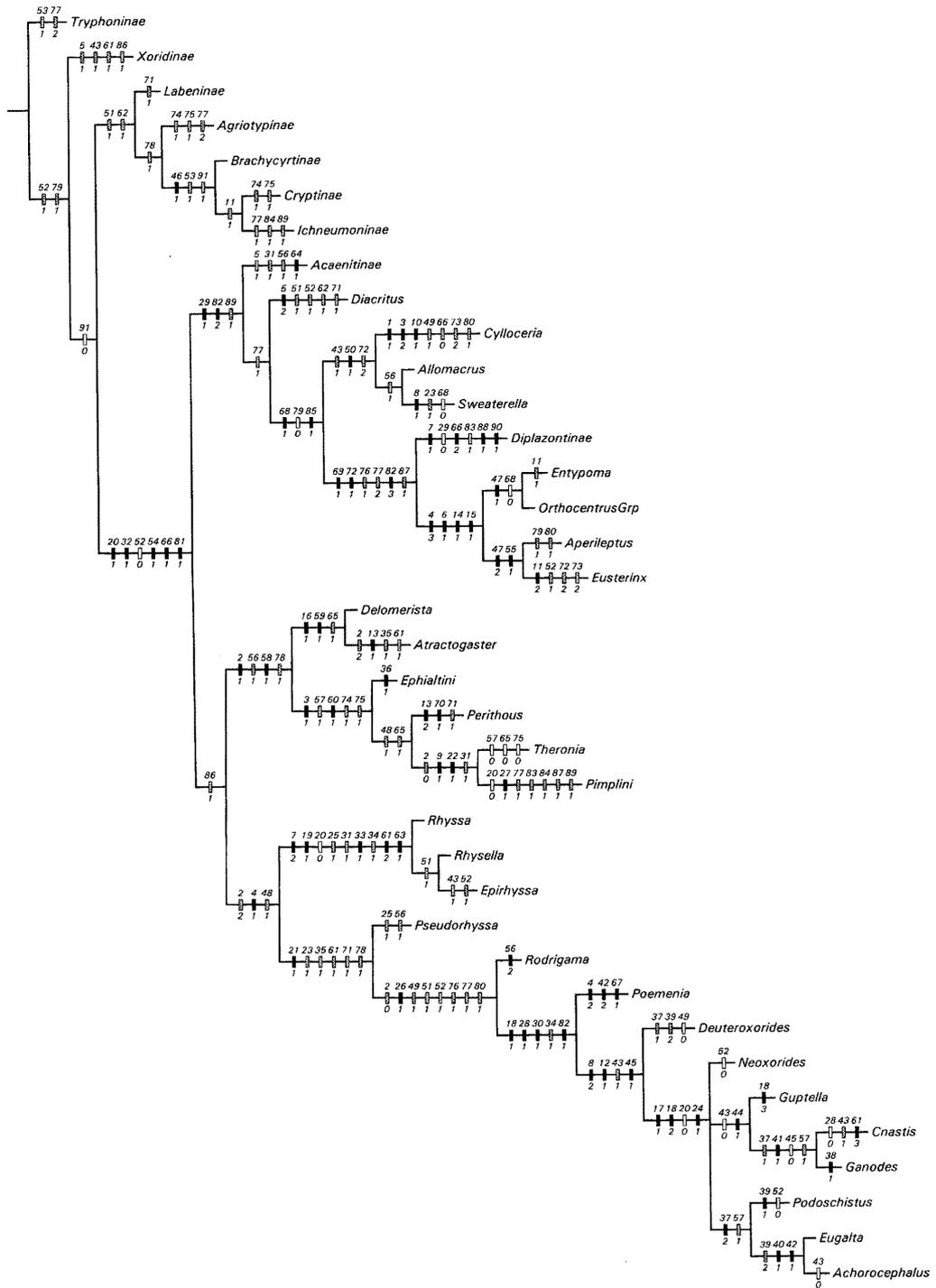
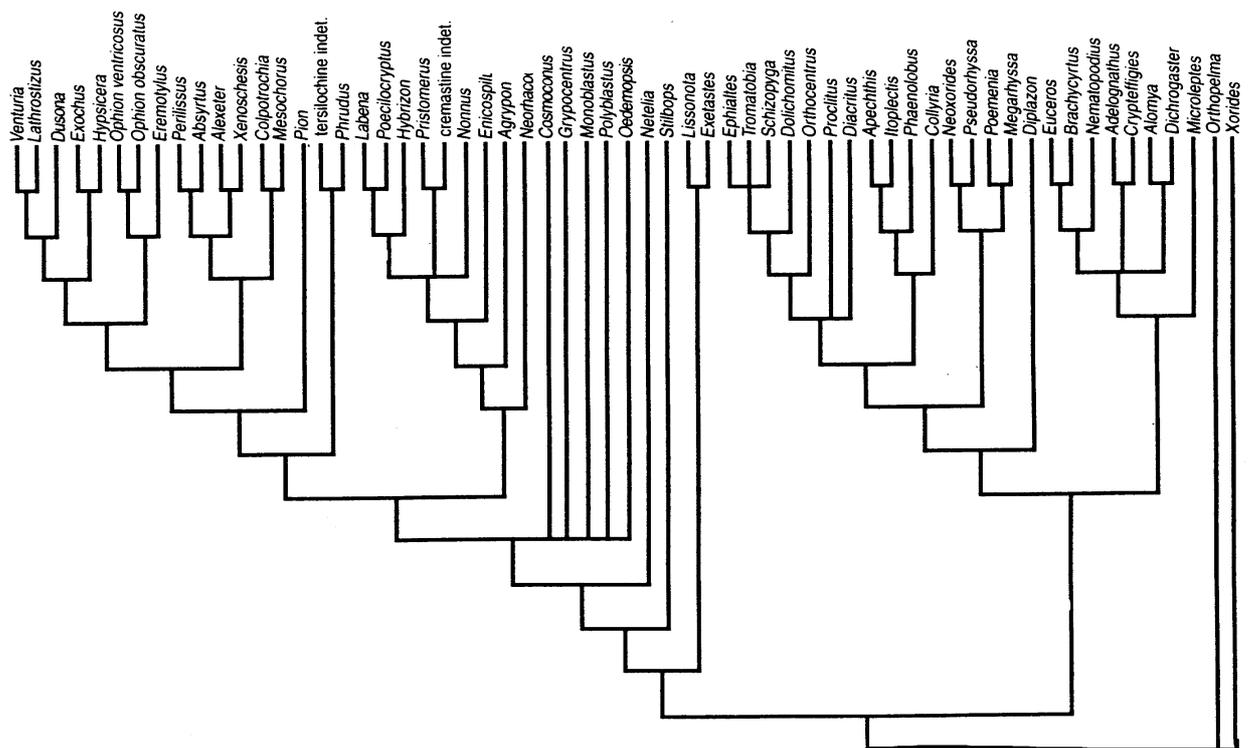


Рис. 8 Кладограмма Pimpliformes (Gauld & Wahl, 1998)



2

Рис. 10 Кладограммы Ichneumonidae (по Куику и др.)

1 – консенсус по 170 кладограммам, основанным на особенностях строения и образа жизни.

2 – консенсус по 72 кладограммам, основанным на анализе последовательностей ДНК.

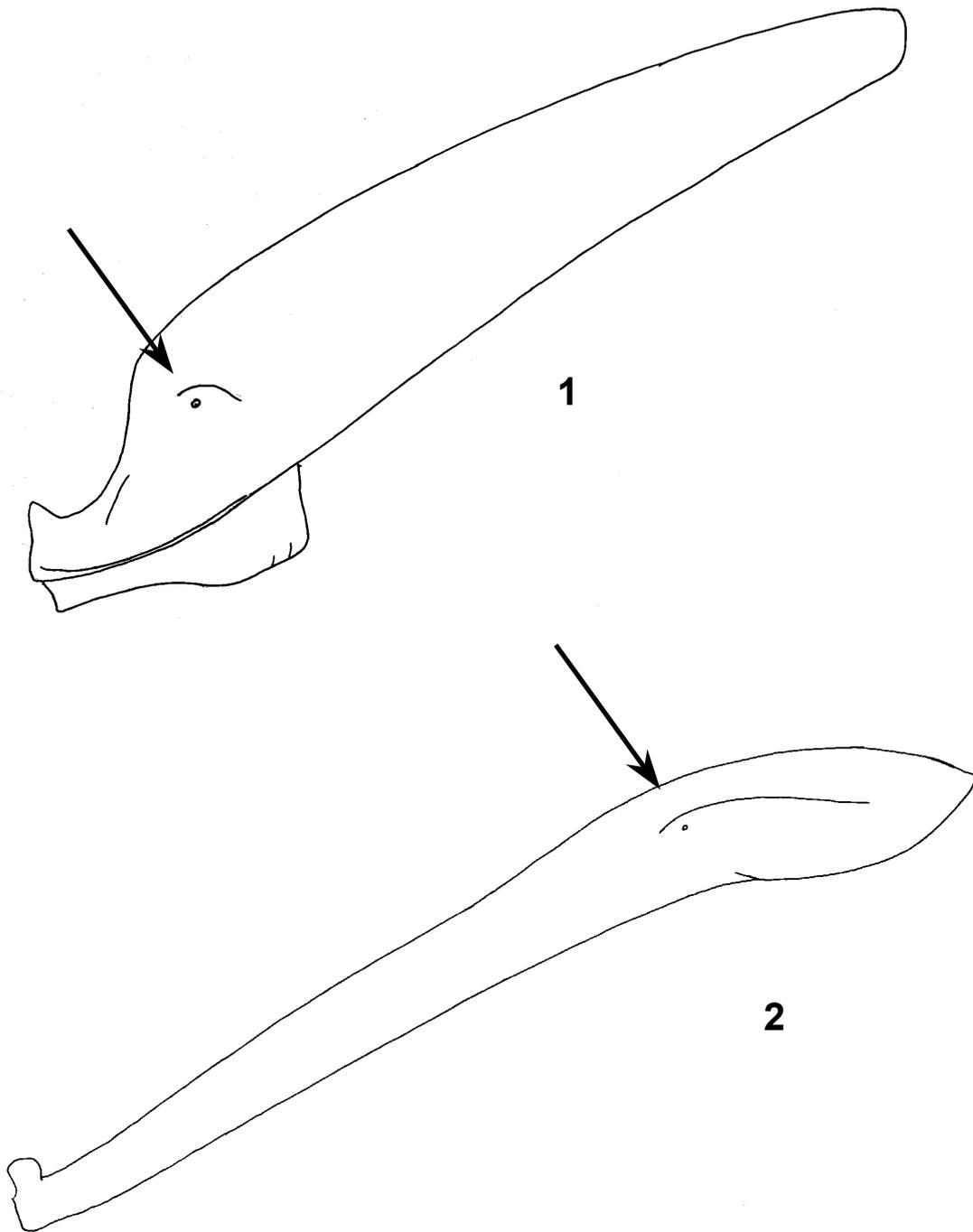
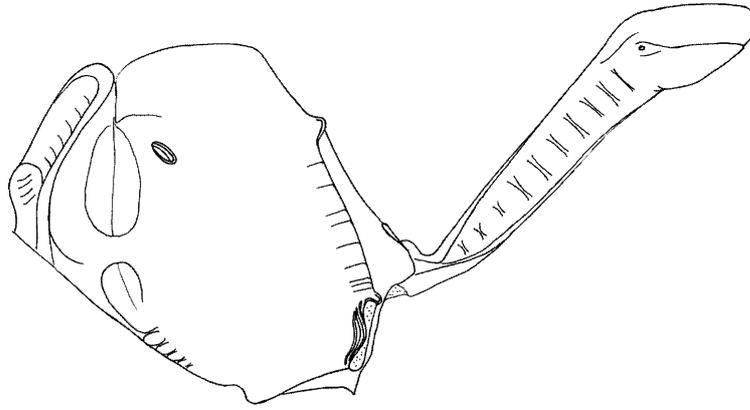
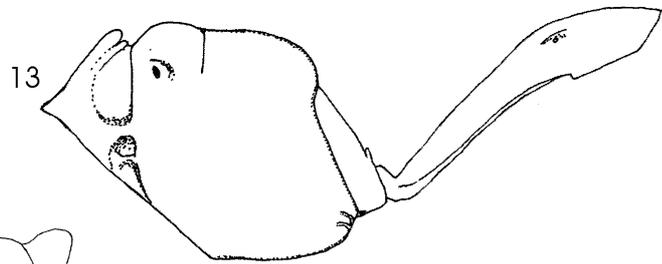


Рис. 11 Положение дыхалец
на I сегменте метасомы *Ichneumonidae*
Дыхальца (указаны стрелкой):

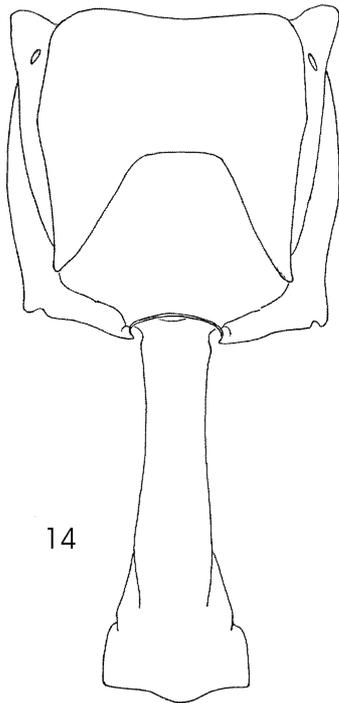
1 – перед серединой тергита (например:



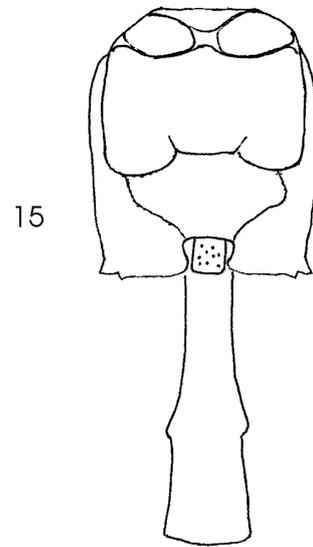
12



13



14



15

12 - 15 метаторокально-проподоальный комплекс и II абдоминальный сегмент. 12, 14 - *Bauthra laborator*; 13, 15 - *Stenorella gladiator*.

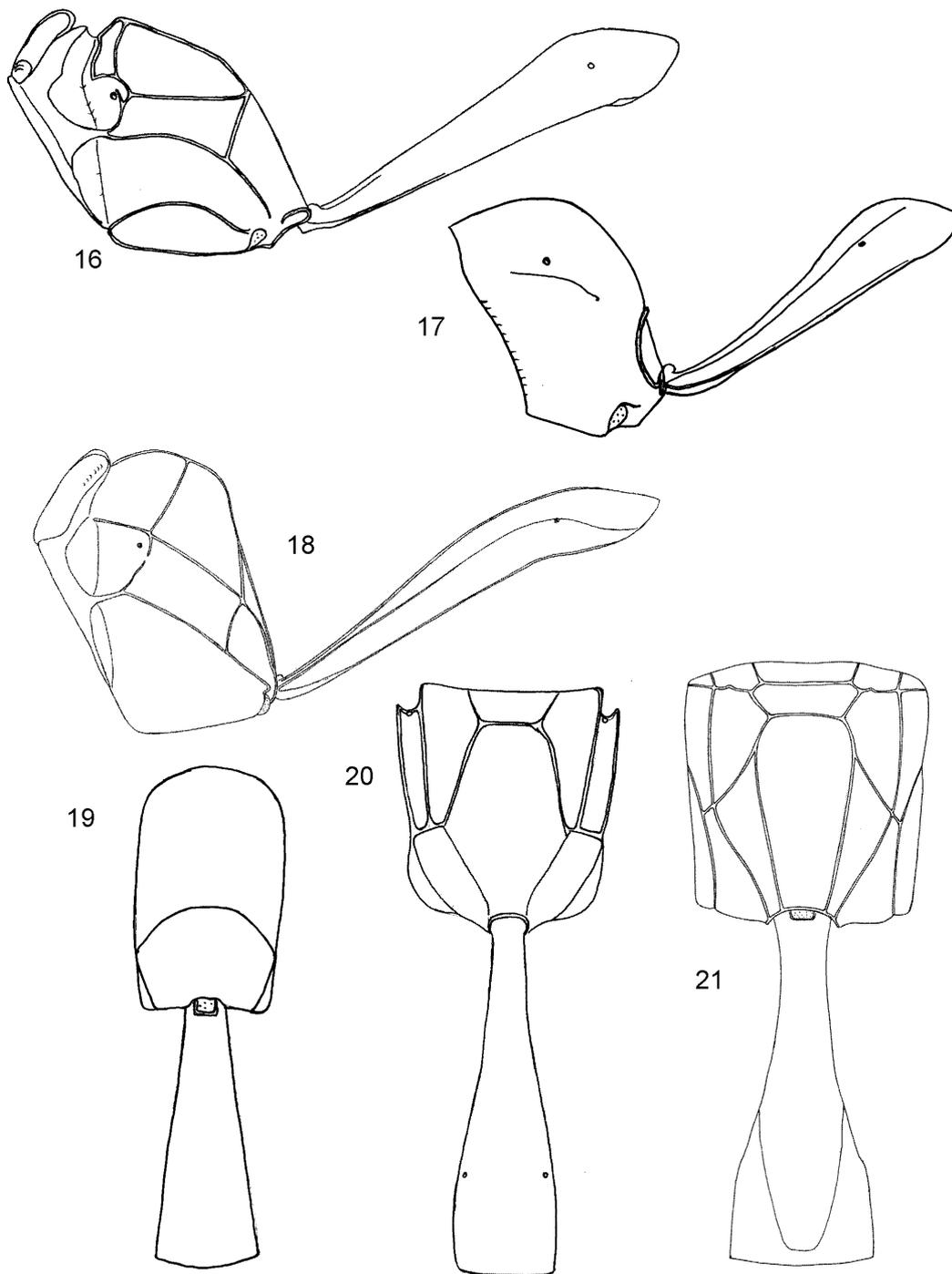


рис. 16 - 21 метаторокально-пропodeальный комплекс и II абдоминальный сегмент. 16, 20 - *Mesoleptus* sp.; 17, 19 - *Gelis instabilis*; 18, 21 - *Dichrogaster aestivalis*.

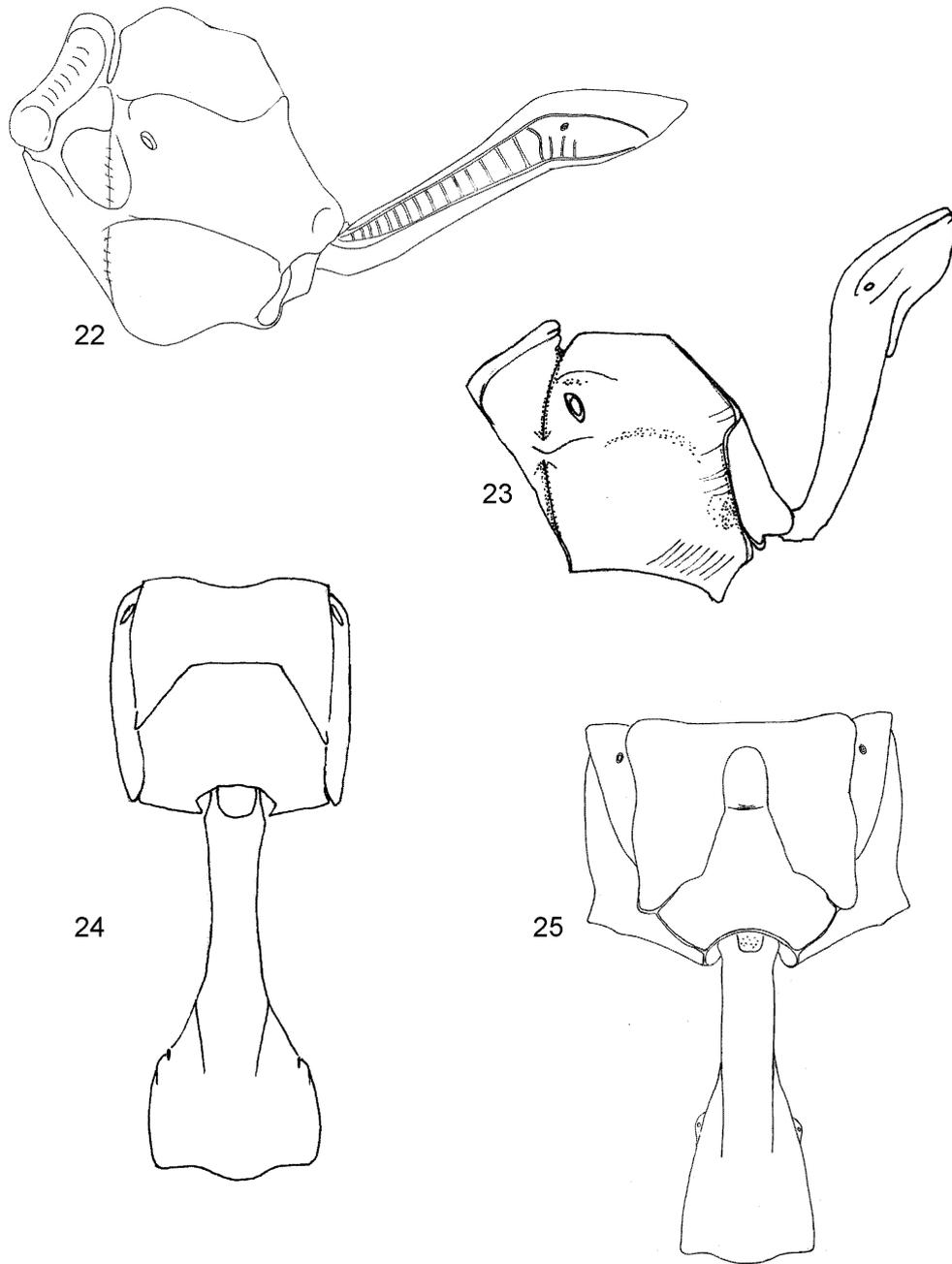
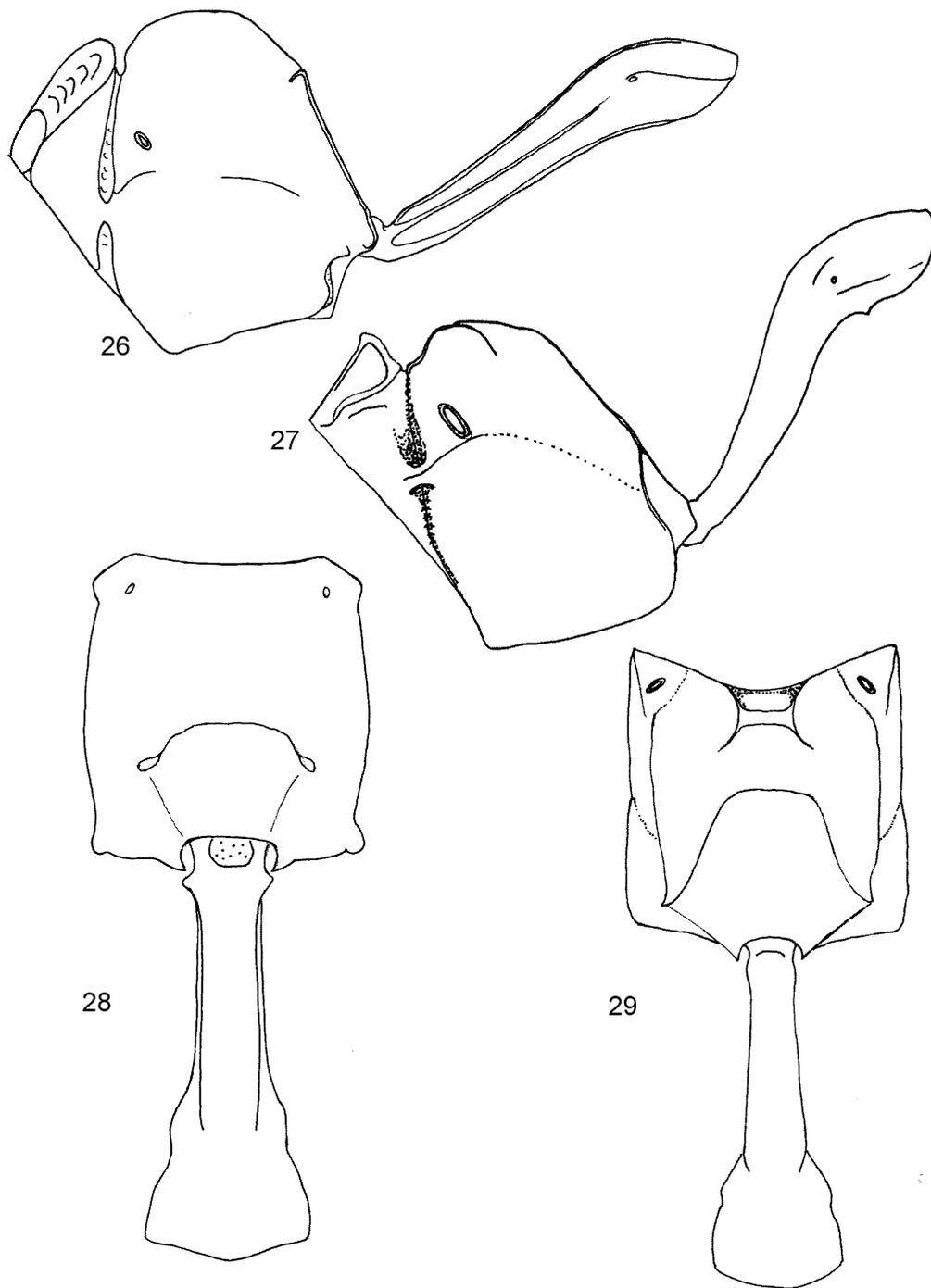


рис 22 - 25 метаторокально-ироподеальный комплекс и II абдоминальный сегмент. 23, 24 - *Megaplectes monticola*; 22, 25 - *Cryptus minor*.



зис. 26 - 29 метаторокально-ироподеальный комплекс и II абдоминальный сегмент. 26, 28 - Mesostenidae ligator; 27, 29 - Cryptus armator.

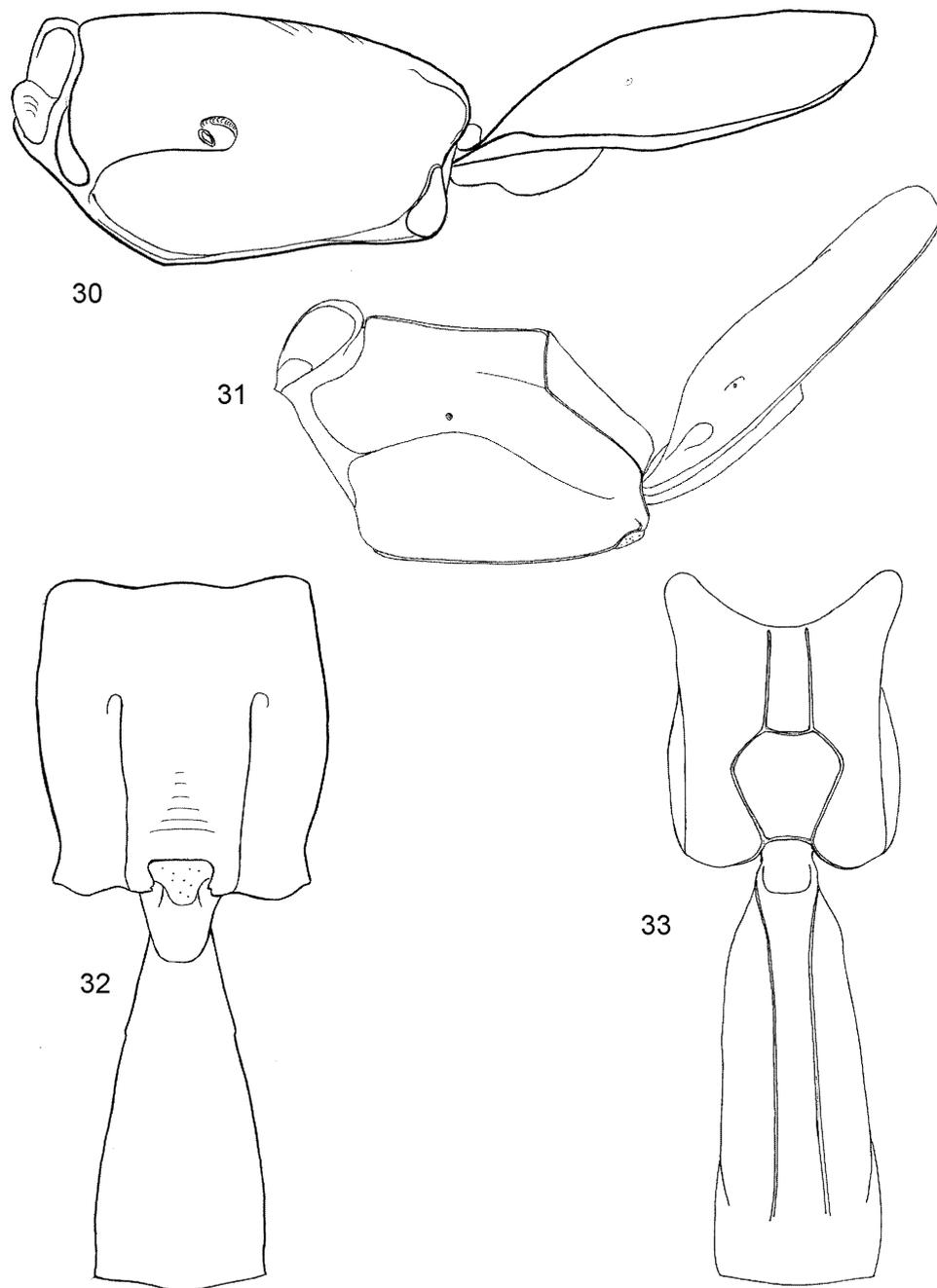


рис. 8-11 метаторокально-проподеальный комплекс и II абдоминальный сегмент. 30, 32 - *Neoxorides* sp.; 31, 33- *Acrodactyla degener*.

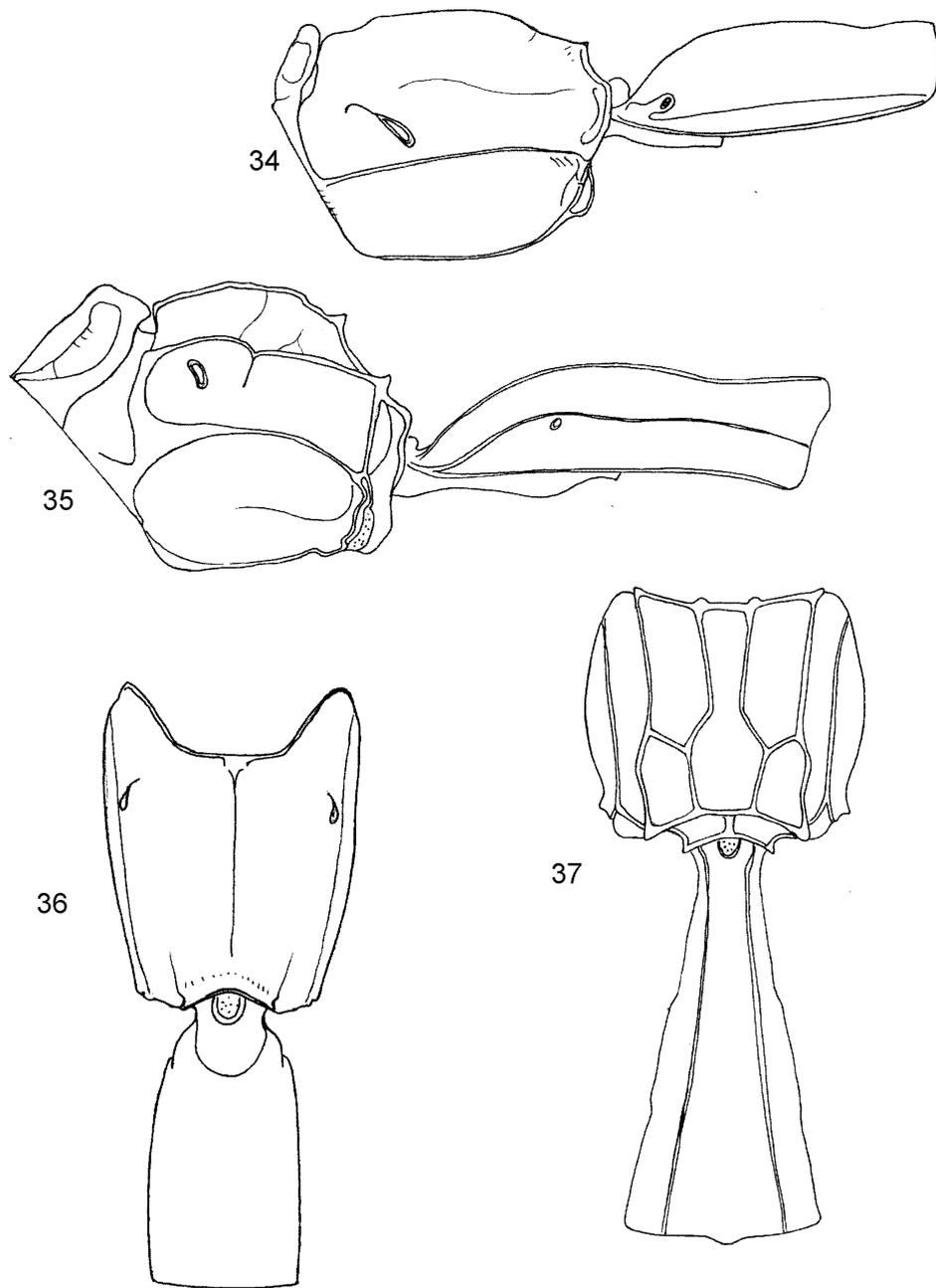


рис. 34 - 37 метаторокально-пропodeальный комплекс и II абдоминальный сегм. 34, 36 - *Rhyssella obliterata*; 35, 37 - *Deuteroxoides* sp.

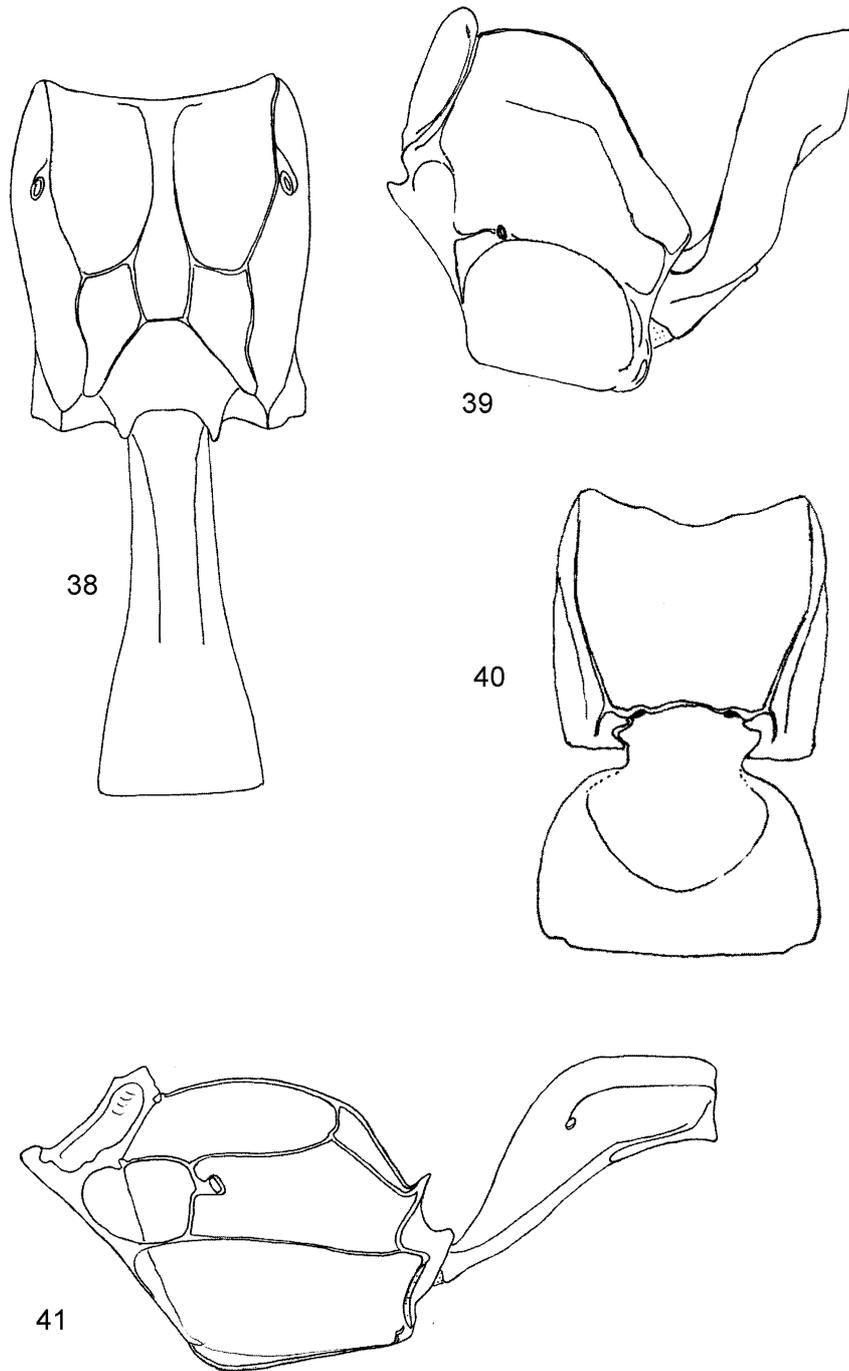


рис. 38 - 41 метаторокально-проподеальный комплекс и 1-й сегм. метасомы. 38, 41 - *Zaglyptus varipes*; 39, 40 - *Scambus buoliane*.

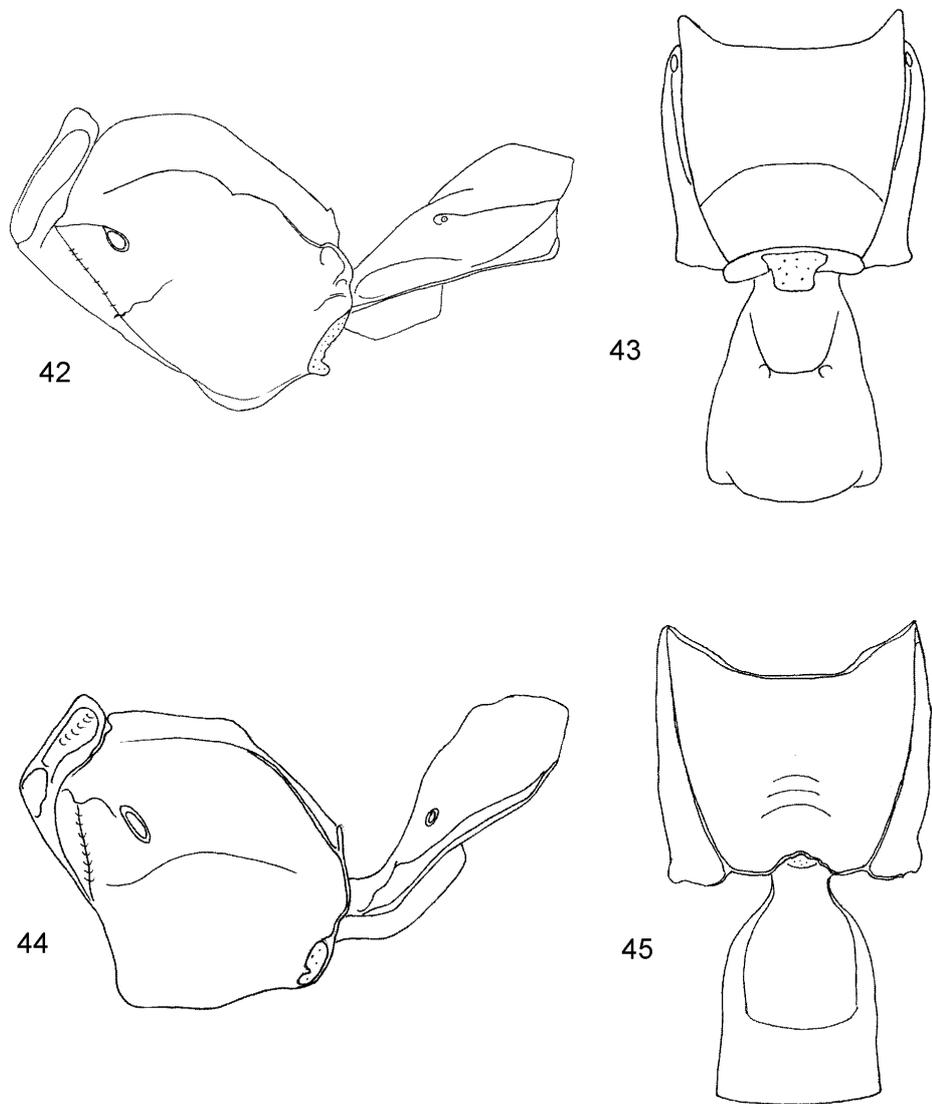
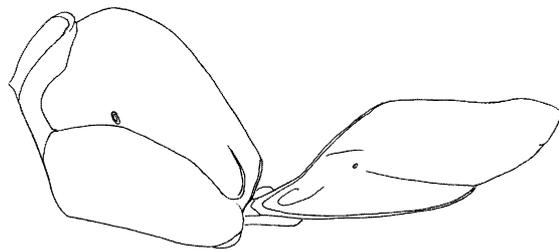
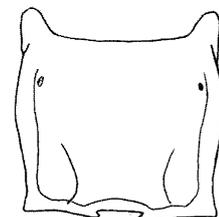


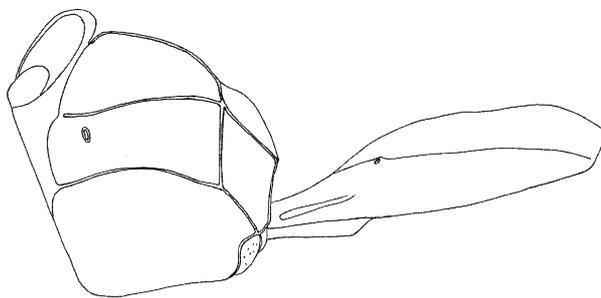
рис. 42-45 метаторокально-пропodeальный комплекс и II абдоминальный сегм. 42, 43- *Pimpla aethiopes*; 44, 45 - *P. instigator*.



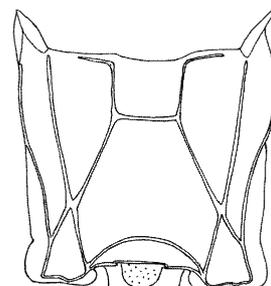
46



47



48



49

рис 46-49 метаторокально-проподеальный комплекс и II абдоминальный сгм. 46, 47 *Polysphincta tuberosa*; 48, 49 - *Theronia atalantae*.

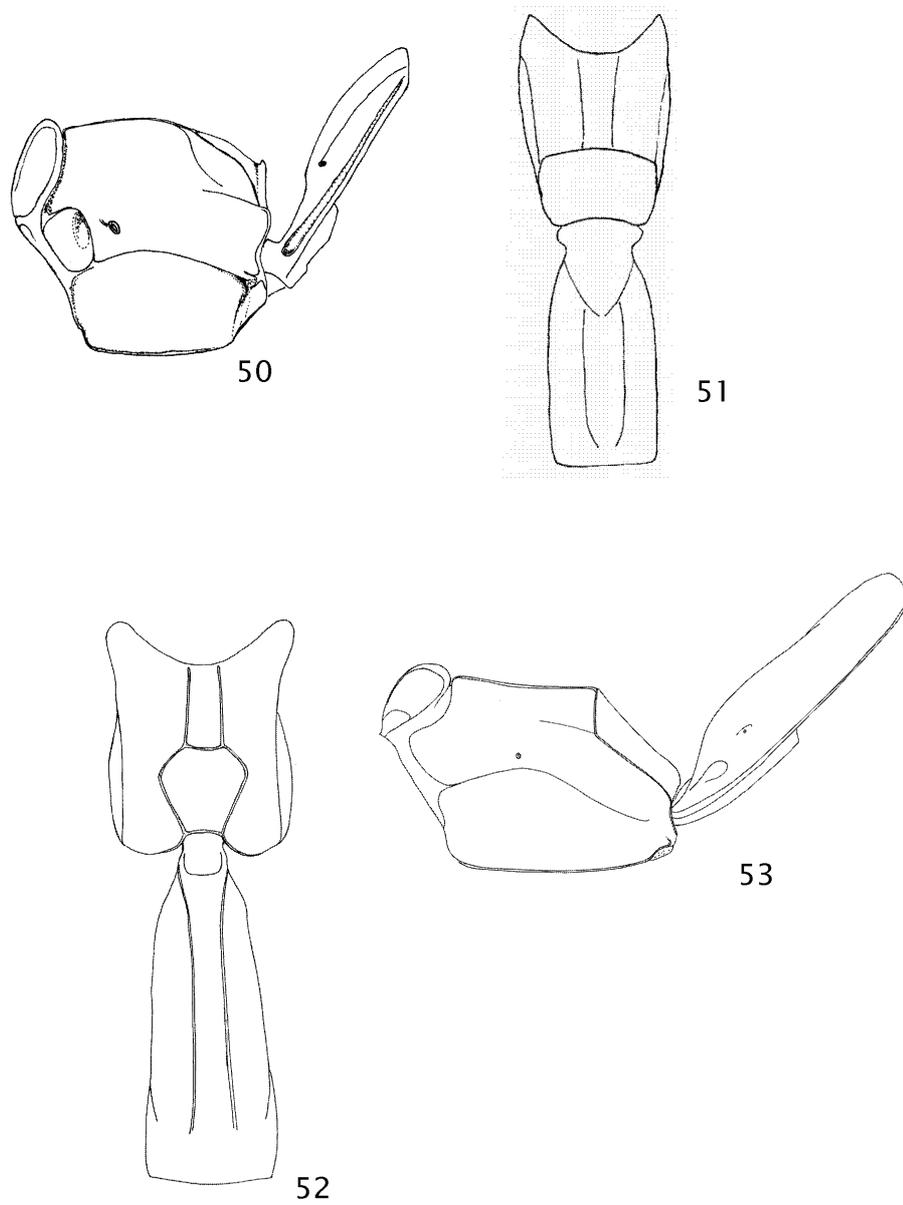


Рис. 50-53 метоторакально-проподеальный комплекс и II абдоминальный сегм. 50, 51 – *Dolichomitas pterelas*; 52, 53 – *Acrodactyla degener*

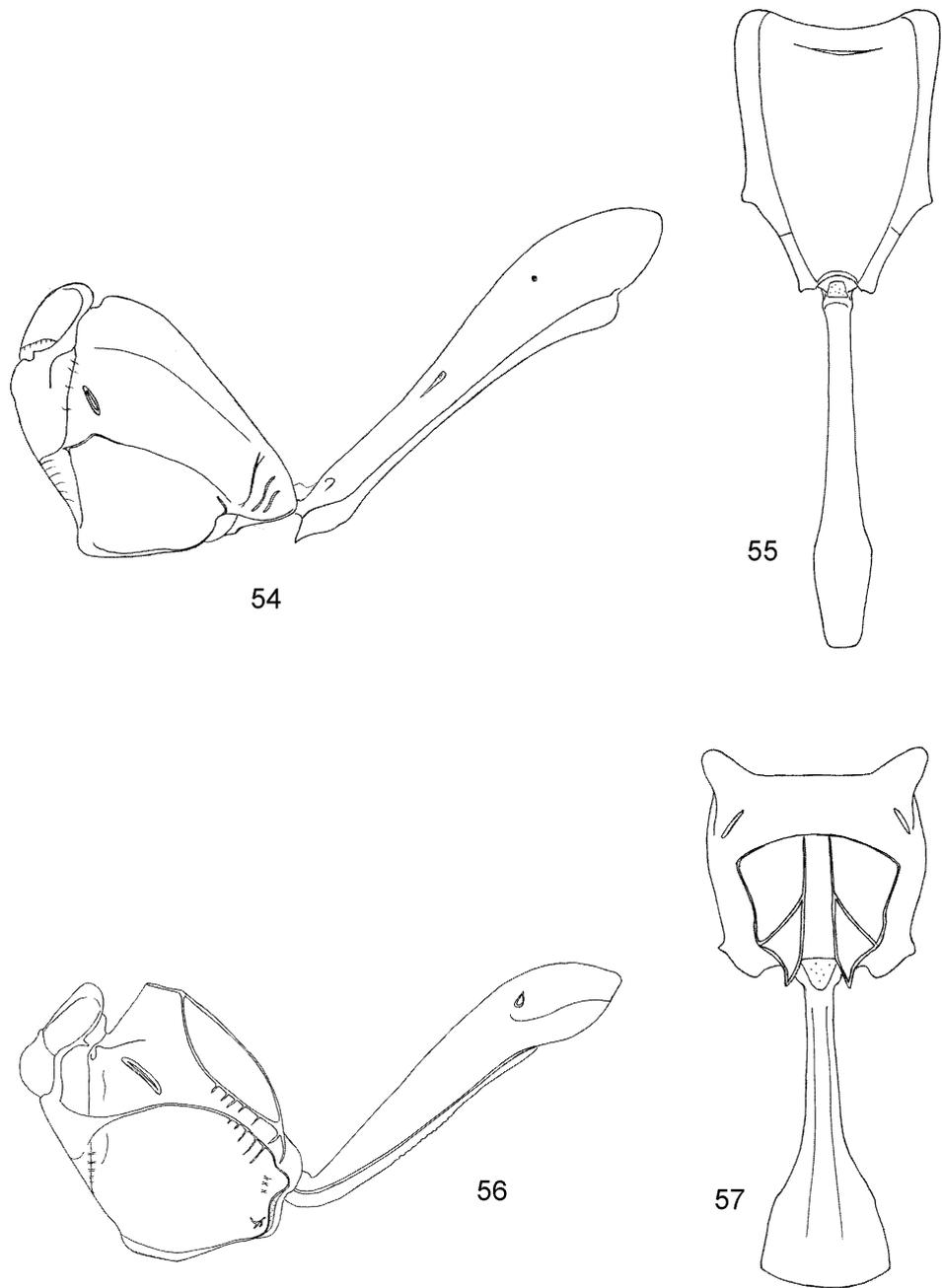
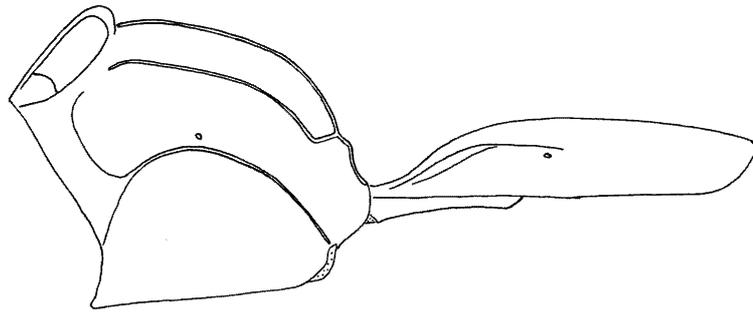
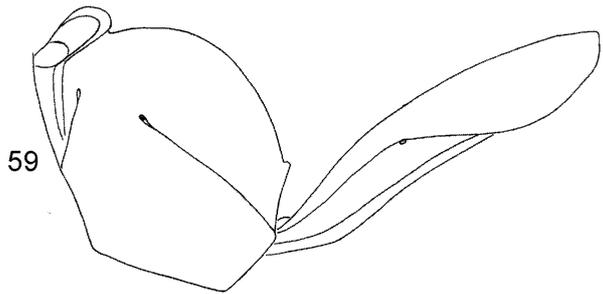


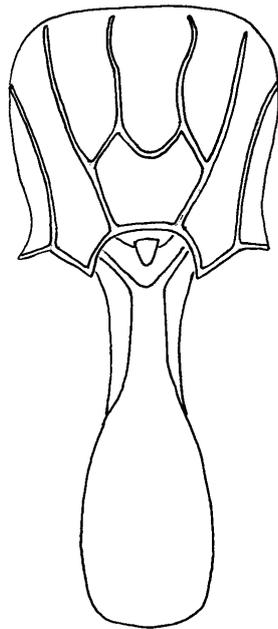
рис. 54-57 метаторокально-пропodeальный комплекс и II абдоминальный сгм. 54, 55 - *Dusa* sp.; 56, 57 - *Amblyjoppa fuscipennis*.



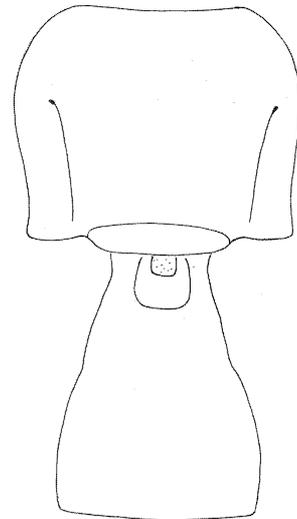
58



59

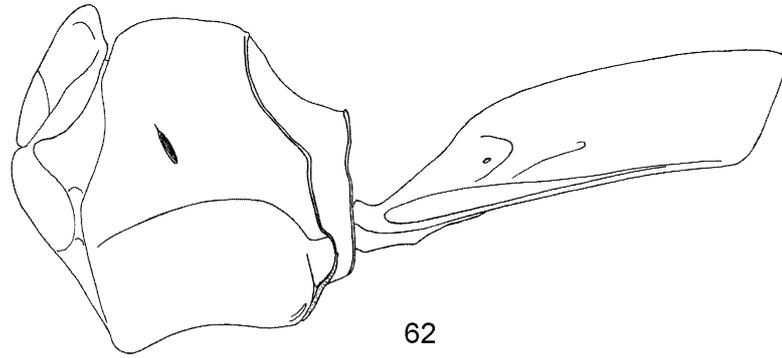


60

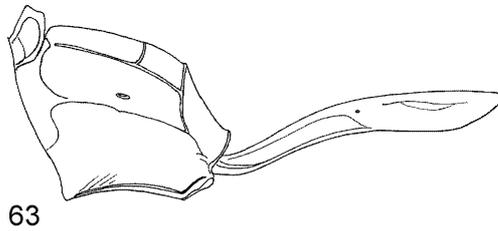


61

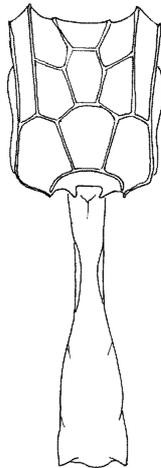
рис 58-61 метаторокально-пропodeальный комплекс и II абдоминальный сгм. метасомы. 58, 60 - *Eclytus* sp.; 59, 61 - *Phytodietus* sp.



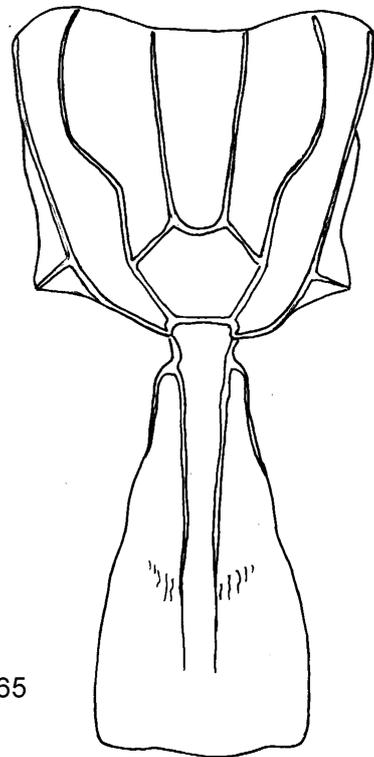
62



63



64



65

Рис. 62-65 метаторакально-пропodeальный комплекс и II абдоминальный сегм. 62, 65 - *Orthocentrus fulvipes*; 63, 64 - *Cidaphus* sp.

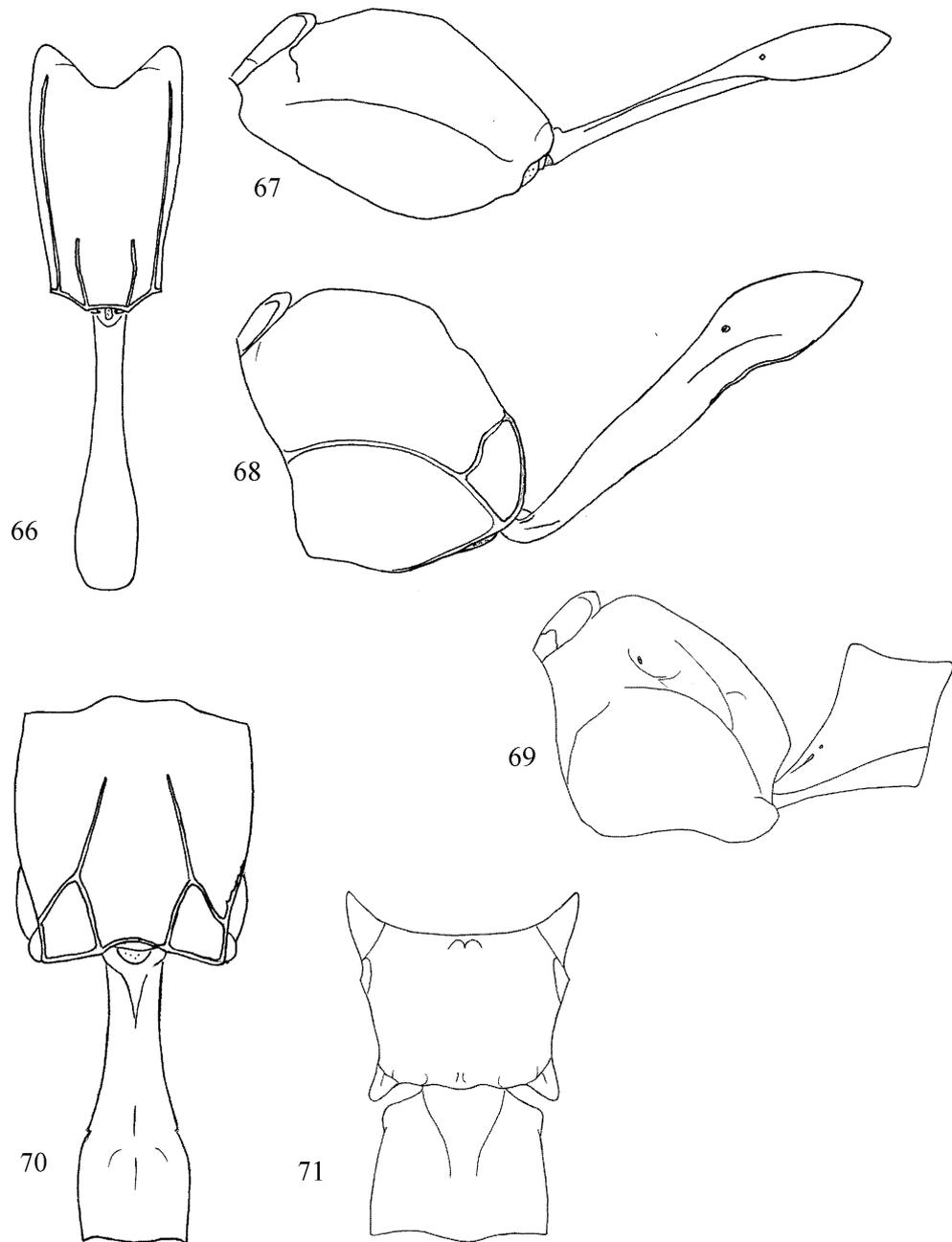


рис. 66-71 метаторокально-пропodeальный комплекс и II абдоминальный сегм. 66, 67 - *Cremastus crassicornis*; 68, 70 - *Spinolochus laevifrons*; 69, 71 - *Metopius dentatus*

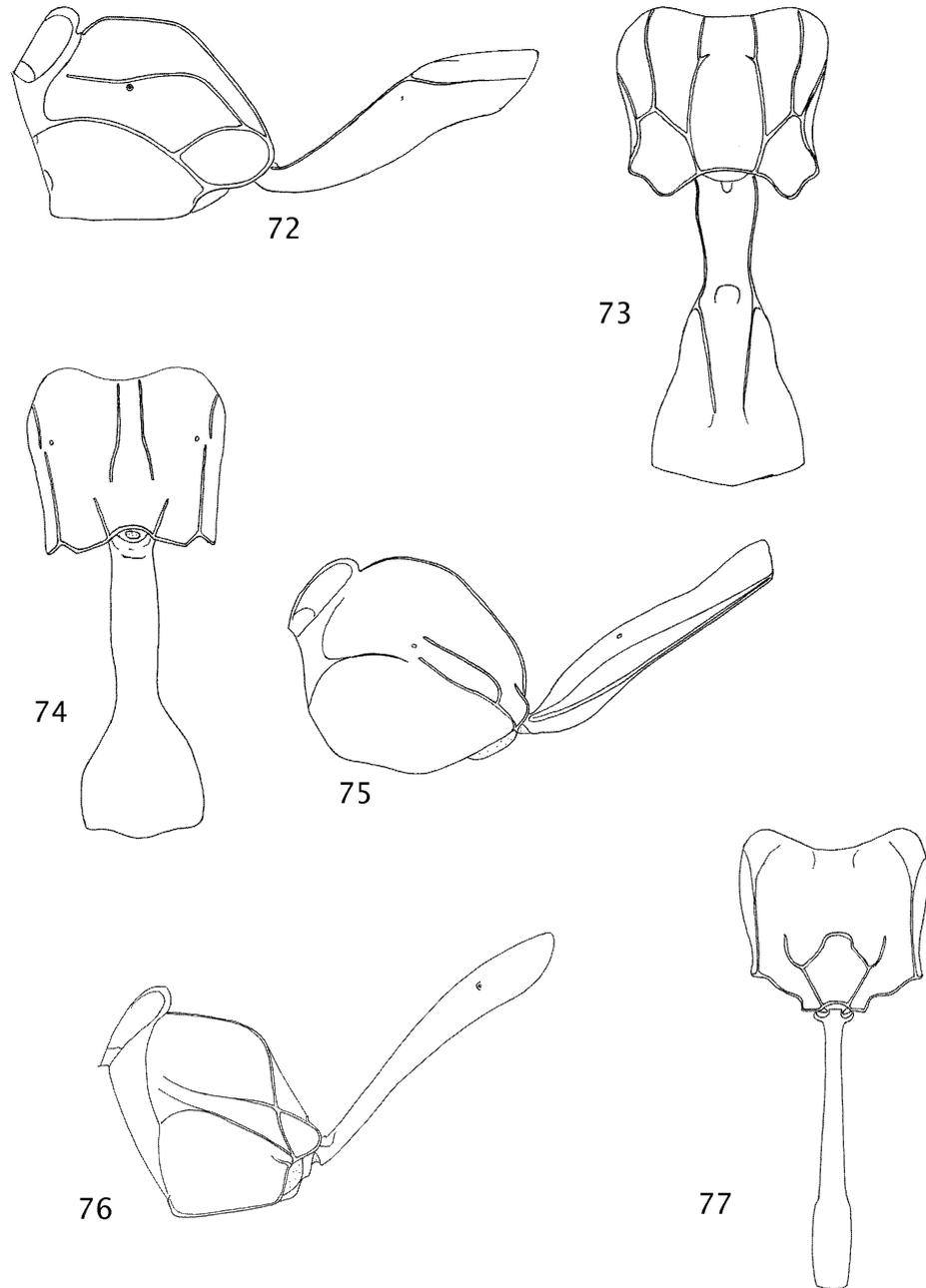
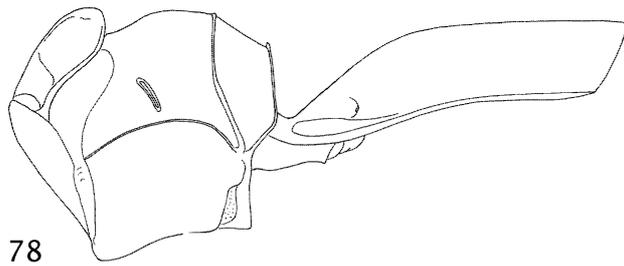
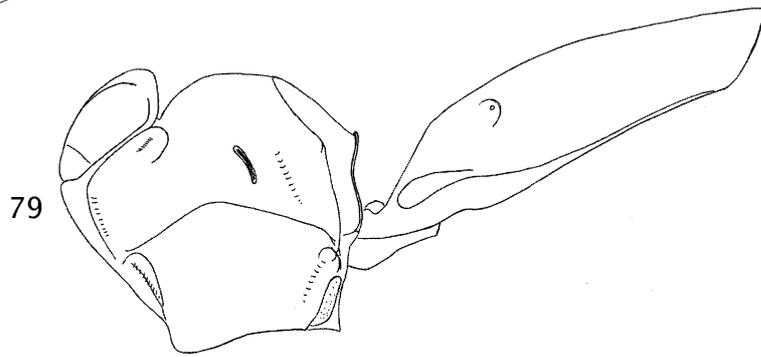


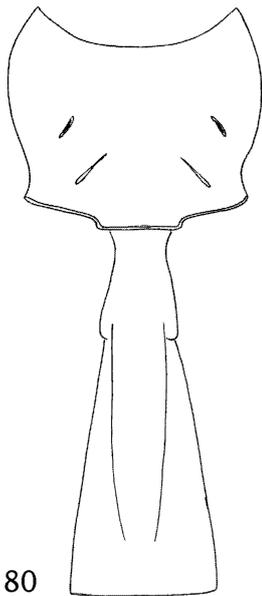
рис. 72-77 метасомально-пропodeальный комплекс и II абдоминальный сгм. 72, 73- *Notorygus emarginatus*; 74, 75 - *Asthenara socia*; 76, 77- *Ophion ocellaris*.



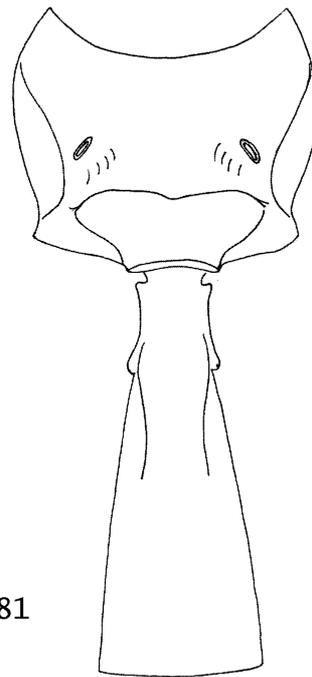
78



79



80



81

Рис. 78-81 метаторакально-пропodeальный комплекс и II абдоминальный сегм. 78, 80 - *Vanchus algericus*; 79, 81 - *Vanchus monileatus*